



Universidad de Concepción
Dirección de Postgrado
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Programa de Magíster en Ciencias con mención en Zoología

**LA EVOLUCIÓN DE LA COMPLEJIDAD DEL CANTO Y SU
EFECTO SOBRE LA ESPECIACIÓN DE AVES PASSERIFORMES**

POR GONZALO ANDRÉS TOLEDO BAEZA

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la
Universidad de Concepción para optar al grado académico de Magíster en
Ciencias con mención en Zoología

Profesor Guía: Dr. Enrique Alfonso Rodríguez Serrano
Profesores Co-Guías: Dr. Cristián Esteban Hernández Ulloa
Dr. Heraldo Norambuena Ramírez

octubre 2026
Concepción, Chile

Se autoriza la reproducción total o parcial, con fines académicos, por cualquier medio o procedimiento, incluyendo la cita bibliográfica del documento.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi profesor guía, el Dr. Cristián E. Hernández Ulloa por orientarme en el proceso académico, quien, junto a Enrique Rodríguez Serrano, me han enseñado a liderar mis ideas más allá de la investigación. Además, agradezco a Heraldo Norambuena Ramírez por su gentileza y por educarme en el área de la ornitología. A mis colegas de laboratorio, Nicolás, Joaquín, Carlos, Tomás, Javiera, Paula, Rubén y Felipe, gracias por hacer más amenas las tardes de trabajo y por compartir conmigo esta etapa. Agradezco especialmente a Felipe, coterráneo y mi *sensei* en la biología, quien me mostró esta carrera y continúa deslumbrándome con su pasión por la ciencia.

Agradezco también a mi tutor, Dr. Cristián E. Hernández Ulloa por los almuerzos y por permitirme ser tesista del proyecto FONDECYT-1240219 “The relevance of Zero-Force Evolutionary Law (ZFEL) to untangling the origin of terrestrial vertebrates’ diversity and complexity”, que me permitió enfocarme en la investigación.

Doy las gracias a mis amigos: Urru, Xalito y Checho, por acompañarme desde que tengo uso de razón, y a Benja, Vagi, Yerko, Basti, Lasko y

Vicho, por ser cordada de aventura en la escalada, la montaña y en la maza. Gracias por estar en las buenas y en las malas, y por devolverme la energía cuando el trabajo parecía consumirla.

A mi familia, mi gratitud más profunda. A Eduardo y mi tía Silvia por recibirme en su casa cuando la carrera partía, y por estar ahí para lo que fuera. A mi hermano Gabriel, por enseñarme y acompañarme en lo que ha podido, a mi hermana Carolina por estar para su hermano menor desde siempre. A mis bellos sobrinos Sofía y Mateo, y a mi primito Mati, gracias por enseñarme tanto sobre la vida y el amor. Gracias a mis abuelos por el esfuerzo puesto en la tierra, en la mina o en el hogar, ya que gracias a ello le dieron lo mejor a mis padres. Finalmente, agradezco profundamente a mi papá, Gabriel, por encender mi espíritu al mostrarme la naturaleza, el deporte y la aventura; a mi madre, Cecilia, quien siempre me ha apoyado desde su sensibilidad y amor de madre. Les agradezco por darme la vida y por permitirme sentirme vivo.

“Si puedo ver más lejos, es porque estoy sobre hombros de gigantes”

– Isaac Newton.

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	iii
ÍNDICE DE TABLAS	vi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vii
RESUMEN.....	viii
ABSTRACT	x
INTRODUCCIÓN	1
HIPÓTESIS.....	5
OBJETIVO GENERAL	6
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	6
METODOLOGÍA	7
Obtención de la complejidad del canto	7
Evolución de la complejidad del canto	10
Acumulación temporal de eventos evolutivos	13
Especiación dependiente del rasgo	15
RESULTADOS.....	19
Evolución de la complejidad de canto	19
Acumulación temporal de eventos evolutivos	23
Especiación dependiente del rasgo	26
DISCUSIÓN	29
CONCLUSIÓN	40
REFERENCIAS.....	42
ANEXOS.....	52

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Cambios direccionales y en la evolvabilidad de la complejidad del canto	20
Tabla 2. Comparación de los modelos QuaSSE que relacionan evolvabilidad histórica de la complejidad del canto y la tasa de especiación	26
Tabla suplementaria 1. Comparación de modelos evolutivos	52

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Filogenia de las especies de passeriformes incluidas en este estudio y visualización de los eventos evolutivos.	22
Figura 2. Acumulación temporal de cambios direccionales y de evolvabilidad según el número de linajes	25
Figura 3. Modelos QuaSSE.....	28
Figura suplementaria 1. Espectrograma del canto	52
Figura suplementaria 2. Distribución nula browniana de la correlación de rangos de Spearman	54
Figura suplementaria 3. Evaluación mediante bootstrap paramétrico de la comparación de modelos QuaSSE	55

RESUMEN

La complejidad del canto de las aves ha despertado el interés científico durante siglos, en particular porque este rasgo constituye una señal sujeta a selección sexual cuya divergencia puede contribuir al aislamiento reproductivo y a la especiación. Sin embargo, los estudios comparativos se han visto obstaculizados por la falta de definiciones coherentes sobre la complejidad del canto. En este trabajo, pusimos a prueba la hipótesis de que los linajes cuyos cantos exploran con mayor facilidad el espacio fenotípico podrían experimentar una especiación más rápida. A partir de grabaciones de 4.088 especies de passeriformes, cuantificamos una dimensión explícita de la complejidad del canto mediante la irregularidad espectro-temporal. Utilizamos el método FABRIC para reconstruir el cambio direccional y la variación histórica de la varianza evolutiva (evolvabilidad) y, posteriormente, evaluamos si la evolvabilidad acumulada a lo largo de la trayectoria evolutiva covariaba con la especiación mediante análisis QuaSSE, ES-sim y Bootstrap paramétrico. Los cambios direccionales resultaron heterogéneos, pero con una tendencia hacia el aumento de la complejidad, mientras que los cambios en evolvabilidad consistieron casi

exclusivamente de incrementos. El modelo QuaSSE con mayor respaldo estadístico describió una asociación sigmoidea positiva: la especiación estimada se mantuvo baja cuando la evolvabilidad histórica era reducida, aumentó bruscamente en un rango intermedio y tendió hacia una meseta superior. Estos resultados ponen de manifiesto la evolución heterogénea de una propiedad del canto definida de manera reproducible y vinculan su capacidad histórica de cambio con la diversificación desigual de los passeriformes. Las mesetas observadas son compatibles tanto con las restricciones a la divergencia de la señal en niveles bajos de evolvabilidad como con la disminución de los efectos de incrementos adicionales en dicha capacidad en el extremo superior del rasgo.

ABSTRACT

Bird song complexity has attracted scientific interest for centuries, particularly because this trait is a sexually selected signal whose divergence can contribute to reproductive isolation and speciation. Yet comparative tests have been hindered by inconsistent definitions of song complexity. Here, we tested the hypothesis that lineages whose songs explore phenotypic space more readily may speciate faster. Using recordings from 4,088 passerine species, we quantified an explicit dimension of song complexity through spectral-temporal irregularity. We used FABRIC to reconstruct directional change and historical variation in evolutionary variance, then tested whether cumulative pathwise evolvability covaried with speciation using QuaSSE, ES-sim and parametric-bootstrap analyses. Directional shifts were heterogeneous but biased towards increasing complexity, whereas inferred evolvability shifts were almost exclusively increases. The best-supported QuaSSE model described a positive sigmoidal association: estimated speciation remained low at low historical evolvability, rose sharply across an intermediate range and approached an upper plateau. These results identify heterogeneous evolution of a

reproducibly defined song property and link its historical capacity for change to uneven passerine diversification. The observed plateaus are compatible with constraints on signal divergence at low evolvability and with diminishing effects of further increases in evolvability at the upper end of the trait.

INTRODUCCIÓN

El canto de las aves es una señal de comunicación multidimensional (Gil & Gahr, 2002; Benedict & Najar, 2019) cuya divergencia puede alterar la elección de pareja y el reconocimiento de la especie, proporcionando así una vía potencial desde la evolución fenotípica hasta el aislamiento reproductivo y la diversificación (Slabbekoorn & Smith, 2002; Uy et al., 2018; Mason et al., 2017; García-Navas & Ortego, 2026). Estudios recientes indican que la divergencia acústica se asocia negativamente con la incidencia de hibridación y que una fuerte discriminación del canto predice el aislamiento reproductivo en simpatría (Freeman et al., 2022; García-Navas & Ortego, 2026). Estos hallazgos demuestran que la divergencia del canto puede contribuir al aislamiento precopulatorio en las poblaciones; asimismo, se ha sugerido que la selección sexual favorece a los individuos que producen cambios de frecuencia amplios y rápidos, un componente espectro-temporal característico de los cantos complejos (Bacquelé et al., 2026; Gil & Gahr, 2002; Suthers et al., 2012; Vallet et al., 1998). Esto es relevante porque la coincidencia en las características del canto ayuda a mantener la cohesión reproductiva; sin embargo, si las diferencias en dichas

características reducen el reconocimiento o la preferencia hacia individuos de otras poblaciones, pueden restringir el flujo génico, actuando como una barrera reproductiva precigótica (Edwards et al., 2005; Uy et al., 2018). Un ejemplo de ello se observa en *Phylloscopus trochiloides*, especie en la que el canto varía gradualmente a lo largo de su área de distribución; en áreas periféricas presentan cantos marcadamente distintos y en su zona de contacto no se reproducen (Irwin, 2000). Este proceso microevolutivo puede vincularse con la macroevolución a través de la **evolvabilidad**: aptitud de un sistema evolutivo para explorar el espacio de rasgos, es decir, la capacidad de la complejidad del canto para divergir evolutivamente (Pagel et al., 2022). Por consiguiente, es más probable que los linajes con una mayor evolvabilidad en la complejidad del canto diverjan, ya que este rasgo permite explorar una región más amplia del espacio fenotípico. Si dicha divergencia afecta a las características empleadas en el reconocimiento y la elección de pareja, puede aumentar la probabilidad de que surjan barreras reproductivas precigóticas y, con ello, acelerar la especiación (Cooney & Thomas, 2021; Edwards et al., 2005; Price, 1998; Uy et al., 2018). Sin embargo, para comprobar esta relación propuesta, es necesario contar con una dimensión de la complejidad del canto claramente

definida, biológicamente interpretable, reproducible y comparable entre especies.

Cumplir este requisito resulta complejo, dado que la estructura del canto de las aves varía a lo largo de múltiples ejes parcialmente independientes, tales como el tamaño del repertorio, la diversidad de elementos, la sintaxis, la duración, el ancho de banda, la repetición y la organización temporal (Rose et al., 2022). Los investigadores han estudiado estas características desde 1773 (Barrington, 1773) y han aplicado dichas medidas en numerosas investigaciones. No obstante, los resultados han sido a menudo contradictorios, ya que estos descriptores no tienen por qué covariar; además, etiquetar cualquiera de ellos como complejidad sin un constructo explícito ha dado lugar a una escasa concordancia entre estudios (Benedict & Najar, 2019; Soma & Garamszegi, 2011). En consecuencia, a falta de un marco conceptual que defina explícitamente la complejidad del canto y su relevancia biológica, resulta difícil determinar si los estudios están cuantificando realmente la misma propiedad. Por ello, evaluamos una dimensión de la complejidad del canto definida operacionalmente, en lugar de un descriptor arbitrario. Adoptamos la definición de complejidad propuesta por McShea (1996), entendida como la diferenciación entre las

partes de un sistema o sus interacciones. En el caso de estructuras organizadas en serie, como el canto de las aves, la complejidad puede medirse como **irregularidad (Cm)**, parámetro que cuantifica las diferencias entre elementos adyacentes en secuencias lineales de elementos homólogos (McShea, 1992). Así pues, la **complejidad del canto** equivale al grado de diferenciación entre elementos acústicos sucesivos. Esta definición posee una interpretación biológica, ya que la producción de grandes cambios de frecuencia en intervalos breves exige ajustes motores complejos. También se ajusta a la relación de compromiso entre la tasa de trino y el ancho de banda: a medida que aumenta la tasa de producción de sílabas, disminuye el ancho de banda máximo alcanzable (Elemans et al., 2008; Podos, 1996, 1997).

HIPÓTESIS

Al situar a las especies a lo largo de un eje explícito y comparable de diferenciación acústica, esta definición nos permite examinar la complejidad del canto actual y su capacidad de cambio a lo largo del tiempo evolutivo. Por consiguiente, evaluamos si la evolvabilidad histórica de la complejidad del canto está asociada a la especiación de los passeriformes. En concreto, analizamos si la variación histórica acumulada en la tasa evolutiva de la irregularidad de la frecuencia del canto guarda relación con las tasas de especiación de los passeriformes. La predicción es que una mayor evolvabilidad debería permitir que la irregularidad de la frecuencia explore una región más amplia del espacio fenotípico y, si la divergencia a lo largo de este eje acústico influye en el reconocimiento de pareja y en la cohesión reproductiva, aumentarán las oportunidades de aislamiento precigótico y, en última instancia, de especiación.

OBJETIVO GENERAL

Comprender la forma de evolución de la complejidad del canto en aves Passeriformes para determinar si esta tiene relación con la especiación del clado.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1) Determinar la complejidad del canto de Aves Passeriformes.
- 2) Estimar de qué forma evoluciona la complejidad del canto: determinando si la direccionalidad del rasgo ha aumentado o disminuido, y cuál es el espacio fenotípico explorado por el rasgo a escala macroevolutiva mediante el estudio de la evolvabilidad histórica.
- 3) Evaluar el momento de acumulación de los eventos de direccionalidad y evolvabilidad.
- 4) Determinar si existe una relación entre la evolvabilidad histórica de la complejidad del canto con la especiación de Aves Passeriformes.

METODOLOGÍA

Obtención de la complejidad del canto

Cuantificamos la complejidad del canto utilizando el marco de referencia de McShea (1992) para estructuras seriales. McShea definió tres medidas de complejidad para dichos sistemas: (1) Rango (R), el intervalo de variación dentro de la serie; (2) Polarización (C), el grado en que los elementos se alejan de la media y se concentran hacia los extremos del rango; e (3) Irregularidad (Cm), el grado de diferenciación entre elementos adyacentes: cuanto mayor sea el cambio de frecuencia y más breve el intervalo en el que este ocurre, mayor será la complejidad del canto. Por tanto, un valor de Cm más elevado indica cambios de frecuencia mayores y debe interpretarse como una irregularidad espectro-temporal, no como una medida integral del repertorio, la sintaxis o el contenido de información. Esta métrica se define como el logaritmo de la diferencia media entre segmentos consecutivos de la serie y se expresa matemáticamente de la siguiente manera:

$$C_m = \log \left(\frac{\sum_{i=1}^{N-1} |X_{i+1} - X_i|}{N-1} \right)$$

donde X_i es el valor del rasgo medido en el segmento i , y N es el número total de segmentos en la serie.

La producción vocal de las aves está sujeta a restricciones físicas, en particular a una compensación entre la tasa de producción de notas y el ancho de banda de frecuencia que limita las posibles combinaciones acústicas. No obstante, la selección sexual puede favorecer a los individuos capaces de producir elementos del canto cercanos a los límites fisiológicos de la producción vocal (Gil y Gahr, 2002). En este contexto, la irregularidad del canto refleja el grado de variación de la frecuencia a lo largo del tiempo y proporciona un indicador biológicamente interpretable de aspectos relacionados con la dificultad del desempeño vocal.

Para estimar empíricamente la complejidad del canto, descargamos grabaciones acústicas de aves paseriformes del repositorio Xeno-canto (xeno-canto, 2025), conservando únicamente aquellas clasificadas como “canto” y con una calificación de calidad “A”. Posteriormente, excluimos las grabaciones que contenían otras especies de fondo y convertimos los archivos seleccionados al formato .wav, obteniendo una base de datos final que contempló 60.243 grabaciones. Los análisis acústicos se realizaron en R

(R Core Team, 2026) utilizando la función “*freq_ts*” del paquete “*warbler*” (Araya-Salas y Smith-Vidaurre, 2025); extrajimos estimaciones de la frecuencia dominante a lo largo de cada canto empleando intervalos de 0,1 s y mantuvimos los parámetros restantes de la función en sus valores predeterminados (Fig. suplementaria 1). Utilizamos estas series temporales de frecuencia para calcular la métrica de irregularidad (C_m) propuesta por McShea (1992, 1996). La formulación original requirió modificaciones debido a las características de nuestros datos. Las diferencias medias entre segmentos consecutivos oscilaban entre 0 y 1; por consiguiente, una transformación logarítmica producía valores negativos, los cuales son incompatibles con un valor mínimo de complejidad igual a cero. En consecuencia, añadimos una constante de 1 a las diferencias medias antes de aplicar el logaritmo:

$$C_m = \log \left(\frac{\sum_{i=1}^{N-1} |X_{i+1} - X_i|}{N-1} + 1 \right)$$

Esta transformación evitó valores negativos sin alterar las relaciones relativas entre las observaciones y siguió la interpretación propuesta por

McShea (1992). Finalmente, se promediaron los valores individuales de Cm para obtener una estimación de la complejidad del canto a nivel de especie.

Evolución de la complejidad del canto

Los análisis se basaron en la filogenia aviar calibrada temporalmente propuesta por Claramunt et al. (2025), el árbol más reciente y con mayor cantidad de especies que cuenta con longitudes de rama derivadas de datos de secuencias de ADN. Tras restringir el árbol a los Passeriformes y a las especies representadas en el conjunto de datos de Xeno-canto, nuestra filogenia final consideró 4.088 especies (una cobertura del 61 % del orden Passeriformes; AviList Core Team, 2026). Para caracterizar el modo de evolución de la complejidad del canto, ajustamos los modelos de movimiento browniano (BM), Ornstein-Uhlenbeck (OU), Lambda, Kappa, Delta y FABRIC en BayesTraits v.5. Los modelos se estimaron mediante el método de Monte Carlo de cadenas de Markov con salto reversible (RJ-MCMC) durante 400 millones de iteraciones, descartando los primeros 50 millones como fase de calentamiento (burn-in) y tomando muestras cada 200.000 iteraciones. Esto resultó en 1.750 muestras posteriores a la fase de calentamiento por cadena.

Para el modelo FABRIC, los priors de los efectos direccionales (*FabricBeta*) se parametrizaron a partir de los datos utilizando *FabricUniversalPrior*. Seleccionamos una distribución Gamma con forma = 3,80 y escala = 0,06. Para los escalares de evolvabilidad (*VRNode*), mantuvimos el prior Gamma predeterminado de BayesTraits. Estimamos las log-verosimilitudes marginales mediante el muestreo *stepping-stone* con 1.000 pasos y 10.000 iteraciones MCMC por paso. Utilizamos seis cadenas independientes y convergentes para identificar cambios robustos en la direccionalidad y la evolvabilidad. Consideramos que un evento estaba respaldado de manera consistente cuando el cambio ocurría en más de dos cadenas para el mismo nodo o rama. Evaluamos la convergencia de las cadenas en Tracer v1.7.2 y exigimos tamaños efectivos de muestra (ESS) > 200 para todos los resultados. Evaluamos el soporte relativo de los modelos mediante factores de Bayes (BF) calculados a partir de logaritmos de verosimilitudes marginales estimados mediante muestreo *stepping-stone*. Para las comparaciones, el BF se calculó como $2(\ln(\text{MLFABRIC}) - \ln(\text{MLalternativo}))$, donde los valores positivos favorecían a FABRIC; un BF > 2 indicaba un soporte positivo, un BF de 6 a 10 un soporte fuerte y un BF > 10 un soporte muy fuerte para el modelo más complejo (Kass y

Raftery, 1995). FABRIC obtuvo el mayor soporte (Tabla suplementaria 1) y, por tanto, se utilizó en los análisis posteriores.

FABRIC amplía el proceso de movimiento browniano al permitir dos tipos independientes de eventos evolutivos a lo largo de una filogenia: cambios direccionales y cambios en la evolvabilidad (Pagel et al., 2022). Los cambios direccionales, β , se producen a lo largo de ramas individuales y desplazan el valor esperado del rasgo respecto al estado ancestral en una magnitud de $\beta \times t$, donde t es la longitud de la rama. Los valores positivos y negativos representan desviaciones hacia una mayor o menor complejidad del canto, respectivamente, y son heredados por los linajes descendientes. Estos cambios modifican la media del rasgo, pero no alteran la tasa evolutiva ni la varianza browniana de fondo. Por el contrario, los cambios en la evolvabilidad, v , se producen en los nodos y multiplican la varianza browniana de los linajes descendientes: $v > 1$ indica una mayor capacidad para explorar el espacio del rasgo, mientras que $v < 1$ indica una reducción con respecto a la tasa de fondo. Desde el punto de vista computacional, implementamos estos cambios reescalando las longitudes de las ramas filogenéticas, de modo que una mayor evolvabilidad alarga las ramas y una menor evolvabilidad las acorta. Por consiguiente, las muestras posteriores

del modelo están compuestas por árboles cuyas longitudes de rama han sido reescaladas según la evolvabilidad inferida. Finalmente, calculamos la evolvabilidad histórica (desde la raíz a cada punta del árbol) de cada especie a partir de la muestra posterior de árboles escalados con FABRIC. Para cada árbol de la muestra posterior, sumamos todas las longitudes de rama escaladas a lo largo de la trayectoria desde la raíz hasta cada especie actual. Estas distancias desde la raíz hasta la punta implementan el concepto de tasa a lo largo de la trayectoria y resumen la exposición histórica integrada de cada linaje a una varianza evolutiva que varía localmente (Avaria-Llautureo et al., 2021; Baker et al., 2015). Posteriormente, calculamos el promedio de la estimación para cada especie a partir de todas las muestras de la distribución posterior, obteniendo así una medida específica de la especie sobre su evolvabilidad histórica, integrada a lo largo de su historia evolutiva.

Acumulación temporal de eventos evolutivos

En una filogenia reconstruida a partir de especies existentes, el número de linajes y, por consiguiente, el número de ramas y nodos disponibles para detectar cambios, aumenta a medida que nos acercamos al presente. Por

tanto, una aparente concentración de eventos en las regiones derivadas de la filogenia (Fig. 1) podría deberse simplemente a una mayor disponibilidad de linajes, y no a una variación temporal en la aparición de dichos eventos (Pagel et al., 2022). Para evaluar esta posibilidad, asignamos cada cambio direccional a nivel de rama (β) al punto medio temporal de su rama y cada cambio en la evolvabilidad a nivel de nodo (ν) a la antigüedad del nodo correspondiente; posteriormente, ordenamos los eventos según su antigüedad y los contabilizamos de forma acumulativa desde la raíz filogenética hasta el presente. Describimos la acumulación temporal de ambos tipos de cambios mediante funciones exponenciales (Fig. 2a,c). A continuación, representamos gráficamente el número acumulado de eventos frente al número de linajes concurrentes, definido este último como la cantidad de linajes que coexistían en la filogenia en el momento de cada evento. Como referencia de una acumulación proporcional a la disponibilidad de linajes, ajustamos una regresión lineal que representaba un número medio constante de eventos por linaje (Pagel et al., 2022). Las posibles desviaciones no lineales respecto a esta referencia se describieron mediante ajustes polinómicos cúbicos. Cuando la función cúbica superaba a la lineal, interpretábamos que la acumulación de eventos era mayor de lo

esperado bajo el supuesto de un número constante de eventos por linaje. Como medida descriptiva, estimamos la antigüedad a la que la curva de acumulación cúbica ajustada superaba por primera vez la expectativa lineal, identificando el momento (Ma) en el que la filogenia albergaba el número correspondiente de linajes.

Especiación dependiente del rasgo

Para comprobar si la evolvabilidad histórica de la complejidad del canto está asociada con la especiación de los passeriformes, ajustamos modelos de especiación y extinción dependientes de estados cuantitativos (QuaSSE; FitzJohn, 2010) utilizando el paquete *diversitree* (FitzJohn, 2012) en R (R Core Team, 2026). QuaSSE asume un proceso de diversificación de nacimiento y muerte en el que las tasas de especiación (λ_e) y extinción (μ_e) pueden variar a medida que un rasgo evoluciona mediante un proceso de difusión (σ^2). Dado que nuestra hipótesis predecía una asociación positiva entre la evolvabilidad histórica de la complejidad del canto y la especiación, ajustamos los siguientes modelos candidatos: (1) un modelo nulo con λ_e constante; (2) un modelo de λ_e lineal; (3) un modelo de λ_e exponencial; (4) un modelo de λ_e sigmoideo; y (5) un modelo de λ_e con forma de joroba.

Para evaluar posibles efectos de tendencia direccional, también ajustamos versiones con deriva (ϕ) de los modelos lineal, exponencial, sigmoideo y con forma de joroba (FitzJohn, 2010). Modelamos la extinción (μ_e) como independiente del rasgo y constante respecto a la variable predictora en todos los modelos, ya que nuestro marco teórico se centraba en la especiación y debido a que las estimaciones de extinción basadas únicamente en filogenias de especies actuales no son fiables (Mitchell et al., 2019). Para tener en cuenta el muestreo taxonómico incompleto, especificamos una fracción de muestreo de $\rho = 4.088/6.469$, donde 4.088 es el número de terminales en la filogenia analizada y 6.469 es el número total de especies de passeriformes actuales reconocidas por Clements et al. (2022). Para reducir la sensibilidad a los óptimos locales, realizamos tres optimizaciones para cada modelo y conservamos la ejecución con la mayor verosimilitud para la comparación de modelos. Comparamos los modelos utilizando el criterio de información de Akaike (AIC), considerándose mejor respaldado aquel modelo con el AIC más bajo y los pesos de Akaike más altos (Tabla 2). Dado que los modelos QuaSSE han sido criticados por presentar tasas elevadas de error de tipo I (Harvey & Rabosky, 2018; Rabosky & Goldberg, 2015), evaluamos la asociación entre la evolvabilidad

histórica y la especiación mediante dos pruebas basadas en simulaciones. En primer lugar, aplicamos el método de *equal-splits* con un enfoque de modelo nulo simulado (Fig. Suplementaria 2) (**ES-sim**; Harvey & Rabosky, 2018). Puesto que ES-sim evalúa asociaciones lineales mediante la correlación de Pearson, seguimos a Lambert et al. (2019) y utilizamos la correlación de rangos de Spearman (ρ), que evalúa asociaciones monótonas. Utilizando el código *essim* en R (Harvey & Rabosky, 2018), calculamos para cada especie un valor inverso de *equal-splits* a partir de la filogenia datada (como indicador indirecto de su tasa de especiación) y medimos su correlación de Spearman con la evolvabilidad histórica transformada logarítmicamente. A continuación, ajustamos un modelo de movimiento browniano a la variable predictora y simulamos sus valores a lo largo de la misma filogenia en 10.000 ocasiones, utilizando el estado ancestral y la varianza evolutiva estimados. Para cada simulación, recalculamos la correlación manteniendo fijos la filogenia y los valores inversos de *equal-splits*. Esto generó una distribución nula con la que comparamos la correlación observada mediante una prueba de Monte Carlo de dos colas.

En segundo lugar, utilizamos un Bootstrap paramétrico para evaluar la mejora en el ajuste de QuaSSE proporcionada por el modelo de especiación

sigmoidea con deriva mejor respaldado (Inostroza-Michael et al., 2018; Fig. Suplementaria 3). Simulamos 250 conjuntos de datos predictores sobre la filogenia datada bajo un modelo de movimiento browniano sin deriva, utilizando el parámetro de difusión del modelo nulo QuaSSE y un estado ancestral de máxima verosimilitud estimado con *fastAnc* (Revell, 2012). Para cada conjunto de datos, ajustamos tanto el modelo nulo como el modelo sigmoideo con deriva y calculamos la diferencia en la log-verosimilitud ($\Delta \log L$). Comparamos el $\Delta \log L$ observado con los valores obtenidos de simulaciones ajustadas con éxito y calculamos $P = (b + 1)/(B + 1)$, donde b es el número de valores simulados iguales o mayores que el valor observado, y B es el número de réplicas exitosas.

RESULTADOS

Evolución de la complejidad de canto

El modelo FABRIC identificó 717 cambios direccionales en la complejidad del canto, lo que corresponde al 8,77 % de las ramas de la filogenia (Tabla 1; Fig. 1). Los aumentos fueron más frecuentes que las disminuciones: 427 eventos presentaron $\beta > 0$ y 290 presentaron $\beta < 0$, lo que equivale al 5,22 % y al 3,55 % de las ramas, respectivamente. Por consiguiente, los aumentos representaron el 59,6 % de todos los cambios direccionales. Detectamos cambios en la evolvabilidad en 809 nodos internos, cifra equivalente al 19,79 % del total. Dichos cambios estuvieron dominados casi en su totalidad por aumentos en la evolvabilidad: 804 eventos presentaron $v > 1$ y solo cinco presentaron $v < 1$, representando el 99,38 % y el 0,62 % de los cambios en la evolvabilidad, respectivamente.

Tabla 1. Cambios direccionales y en la evolvabilidad de la complejidad del canto inferidos mediante el modelo FABRIC. Se presentan el número de eventos (n) y su porcentaje (%) para la filogenia completa y para los subórdenes Tyranni y Passeri. Los cambios direccionales (β) representan aumentos ($\beta > 0$) o disminuciones ($\beta < 0$) en la complejidad del canto, mientras que los cambios en la evolvabilidad (ν) representan aumentos ($\nu > 1$) o reducciones ($\nu < 1$) en la capacidad histórica del rasgo para explorar el espacio fenotípico. Para la filogenia completa, calculamos los porcentajes de cambios direccionales y de evolvabilidad en relación con 8.174 ramas y 4.087 nodos internos, respectivamente. Para cada suborden, calculamos los porcentajes utilizando sus números correspondientes de ramas y nodos internos: Tyranni, 2.225 ramas y 1.112 nodos internos; Passeri, 5.947 ramas y 2.973 nodos internos. Los totales de Tyranni y Passeri no suman los de la filogenia completa debido a que no fue posible asignar ramas o nodos ancestrales a ninguno de los subórdenes y a que la filogenia completa incluye una especie perteneciente a Acanthisitti.

Parámetro	Cambio evolutivo	Filogenia completa n (%)	Tyranni n (%)	Passeri n (%)
β	Incremento en la complejidad del canto ($\beta > 0$)	427 (5.22%)	93 (4.18%)	333 (5.60%)
β	Disminución en la complejidad del canto ($\beta < 0$)	290 (3.55%)	73 (3.28%)	216 (3.63%)
β	Cambios direccionales totales	717 (8.77%)	166 (7.46%)	549 (9.23%)
ν	Incremento de evolvabilidad ($\nu > 1$)	804 (19.67%)	205 (18.44%)	599 (20.15%)
ν	Disminución de evolvabilidad ($\nu < 1$)	5 (0.12%)	0 (0.00%)	5 (0.17%)
ν	Cambios de evolvabilidad totales	809 (19.79%)	205 (18.44%)	604 (20.32%)

Tras normalizar los datos según el número de ramas y nodos de cada suborden, Passeri mostró una mayor incidencia de ambos tipos de cambios. Los cambios direccionales se produjeron en el 9,23 % de sus ramas, frente al 7,46 % en Tyranni, mientras que los cambios en la evolvabilidad se observaron en el 20,32 % y el 18,44 % de los nodos internos, respectivamente. En ambos subórdenes, los cambios direccionales tendieron hacia un aumento de la complejidad del canto: los casos en los que $\beta > 0$ representaron el 60,7 % de los cambios direccionales en Passeri y el 56,0 % en Tyranni. Asimismo, todos los cambios en la evolvabilidad registrados en Tyranni fueron aumentos, mientras que las cinco reducciones detectadas en la filogenia correspondieron a Passeri.

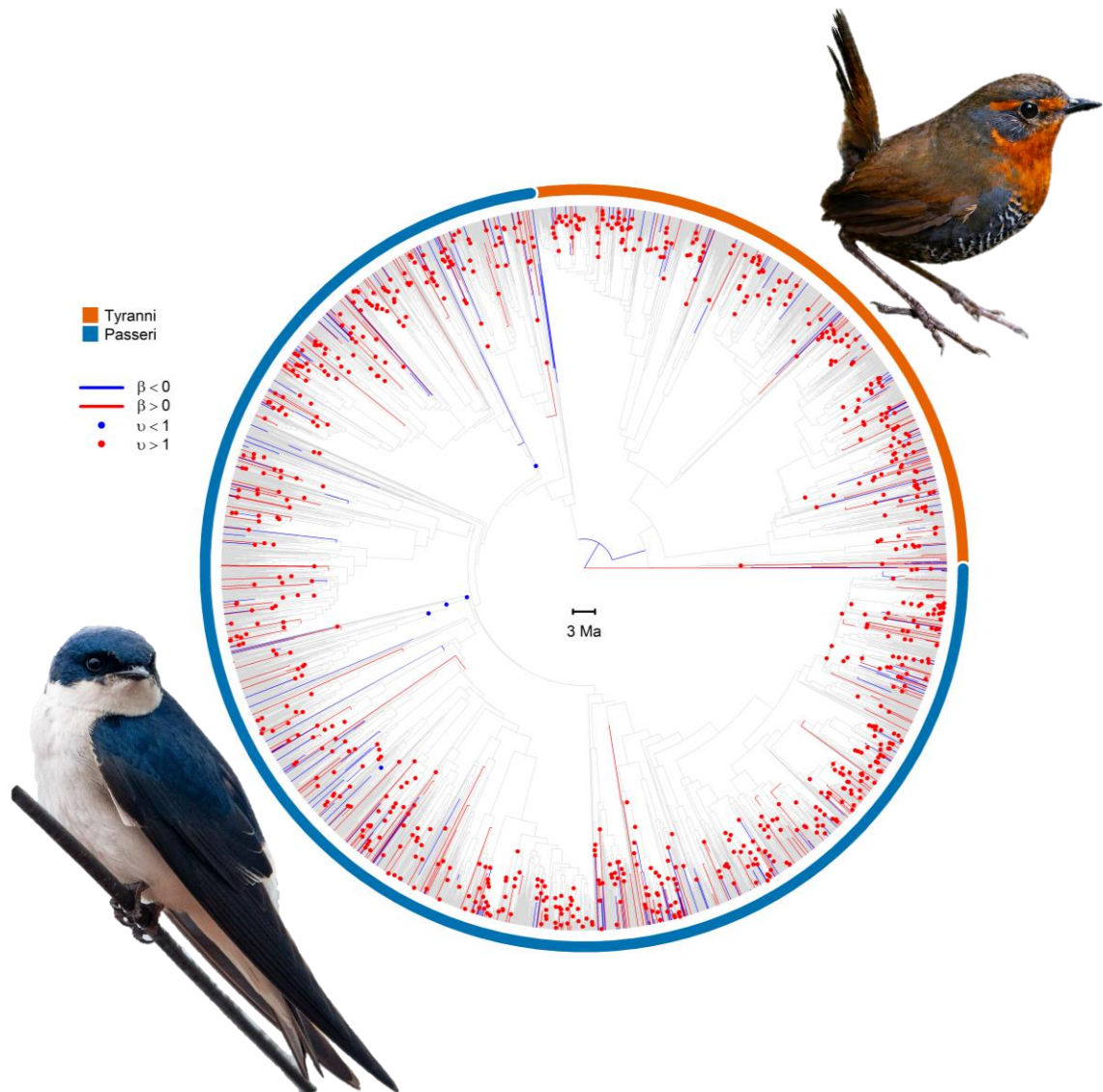


Figura 1. Filogenia de las especies de passeriformes incluidas en este estudio. La figura muestra las ubicaciones de 717 cambios direccionales y 809 cambios en la evolvabilidad. Los subórdenes de passeriformes están representados por Passeri (azul) y Tyranni (naranja). La especie de la izquierda representa a Passeri (*Tachycineta leucopygia*; fotografía de Elizabeth Sandoval: <https://www.inaturalist.org/observations/342956260>) y la especie de la derecha representa a Tyranni (*Scelorchilus rubecula*; fotografía de Jono Dashper: <https://www.inaturalist.org/observations/164786428>).

Acumulación temporal de eventos evolutivos

Las cifras acumuladas brutas de los 717 cambios direccionales y los 809 cambios en la evolvabilidad aumentaron drásticamente hacia el presente (Fig. 1). Ambos patrones de acumulación se describieron mediante funciones exponenciales con $R^2 = 0,998$ (Fig. 2a,c). Sin embargo, al representar el número acumulado de eventos frente al número de linajes concurrentes, ambos tipos de cambios se desviaron de la relación lineal esperada bajo un número medio constante de eventos por linaje. Para los cambios direccionales, el ajuste polinómico cúbico ($R^2 = 0,988$) superó al ajuste lineal ($R^2 = 0,939$; $\Delta R^2 = 0,049$). La acumulación observada se mantuvo por debajo de la expectativa lineal durante la mayor parte del intervalo y la superó a partir de aproximadamente 3.685 linajes concurrentes, aumentando drásticamente en la región más reciente de la filogenia (Fig. 2b). Los cambios en la evolvabilidad mostraron una desviación similar: el ajuste polinómico cúbico alcanzó un $R^2 = 0,999$, frente al $R^2 = 0,980$ del modelo lineal ($\Delta R^2 = 0,019$), y la acumulación observada superó la expectativa lineal con aproximadamente 3.261 linajes concurrentes (Fig. 2d). El ajuste cúbico indicó que la acumulación de cambios direccionales superaba la expectativa basada en una relación lineal

con la disponibilidad de linajes cuando la filogenia contenía aproximadamente 3.695 linajes concurrentes, lo que corresponde a 1,45 Ma antes del presente. En el caso de los cambios en la evolvabilidad, esta desviación respecto a la expectativa lineal se produjo con aproximadamente 3.261 linajes concurrentes, lo que corresponde a 2,44 Ma antes del presente (Fig. 2b,d).

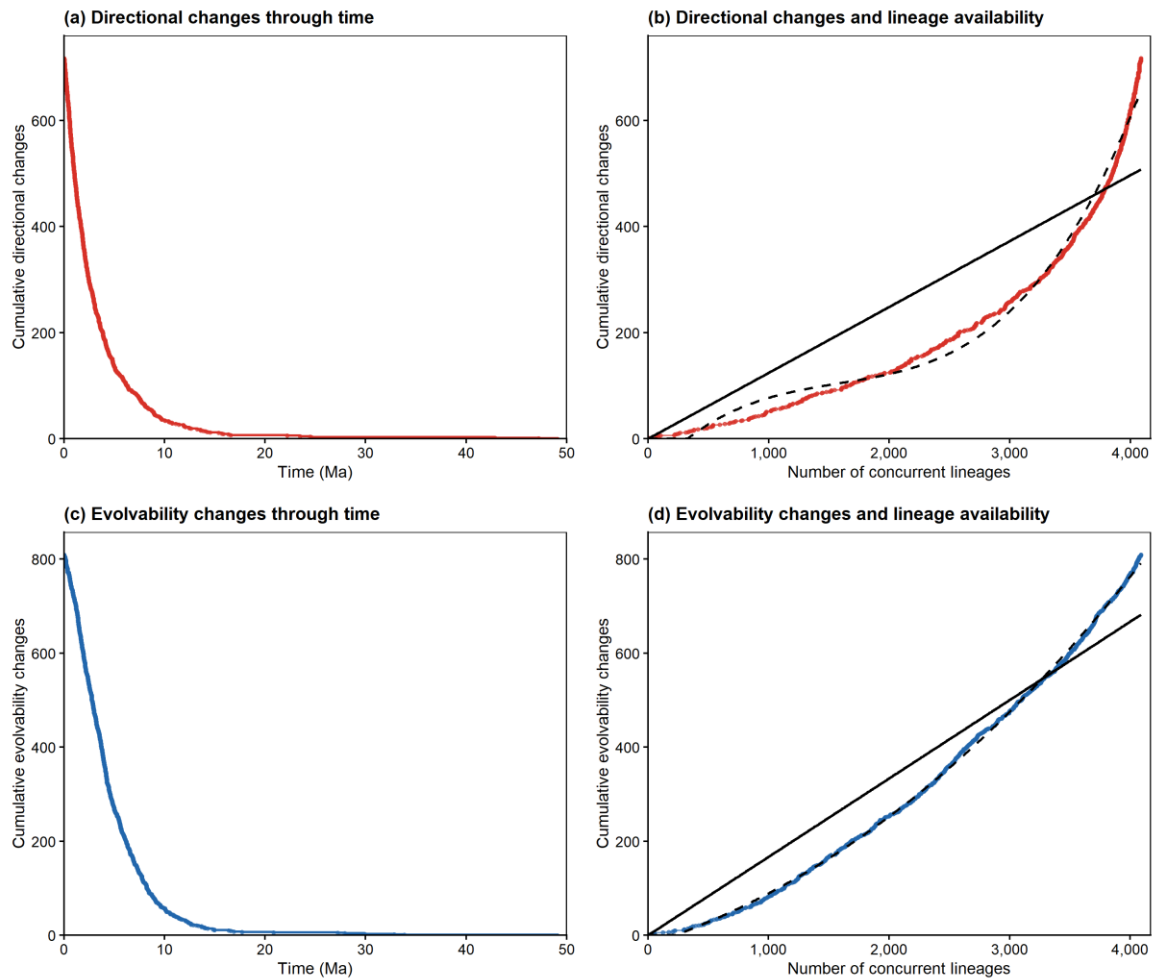


Figura 2. Acumulación temporal de cambios direccionales y de evolvabilidad según el número de linajes. Los puntos y las líneas de colores representan el número acumulado de eventos inferidos por FABRIC desde la raíz de la filogenia hasta el presente. El tiempo se expresa en millones de años (Ma), donde 0 representa el presente. a) Acumulación temporal de cambios direccionales (β). b) Número acumulado de cambios direccionales en función del número de linajes concurrentes. c) Acumulación temporal de cambios en la evolvabilidad (v). d) Número acumulado de cambios en la evolvabilidad en función del número de linajes concurrentes. En b y d, la línea negra continua representa la relación lineal esperada bajo un número medio constante de eventos por linaje, mientras que la línea negra discontinua representa el ajuste polinómico cúbico.

Especiación dependiente del rasgo

El modelo de especiación sigmoideo + ϕ obtuvo el mayor respaldo entre los modelos candidatos, presentando el valor de AIC más bajo (13.241,51) y un peso de Akaike $> 0,999$ (Tabla 2). Superó al modelo con forma de joroba + ϕ (que ocupó el segundo lugar) por una diferencia de AIC (ΔAIC) de 238,23 ($AIC_w = 1,85 \times 10^{-52}$), mientras que el modelo lineal + ϕ se situó en tercer lugar ($\Delta AIC = 279,48$). Los tres modelos mejor clasificados incluían el parámetro ϕ ; por tanto, la incorporación de este parámetro mejoró el ajuste de las formulaciones lineal, sigmoidea y con forma de joroba, aunque no mejoró la formulación exponencial.

Tabla 2. Comparación de los ajustes de los modelos QuaSSE. Los modelos de especiación están ordenados según el AIC, de mayor a menor respaldo. ΔAIC representa la diferencia respecto al modelo con el AIC más bajo, AIC_w corresponde al peso de Akaike y ϕ es el parámetro de deriva.

MODELOS	lnLik	AIC	ΔAIC	AIC_w
Sigmoideo + ϕ	-6,613.75	13,241.51	0	1
Forma de joroba + ϕ	-6,732.87	13,479.75	238.23	1.85×10^{-52}
Lineal + ϕ	-6,755.50	13,521.00	279.48	2.04×10^{-61}
Sigmoideo	-6,758.96	13,529.92	288.40	2.37×10^{-63}
Forma de joroba	-6,764.40	13,540.80	299.28	1.03×10^{-65}
Exponencial	-6,779.24	13,566.48	324.96	2.72×10^{-71}
Lineal	-6,787.75	13,583.50	341.98	5.49×10^{-75}

Exponencial + ϕ	-6,813.18	13,636.36	394.84	1.82×10^{-86}
Nulo	-6,917.59	13,841.19	599.67	6.07×10^{-131}

Según el modelo con mayor respaldo, la tasa de especiación estimada siguió una trayectoria sigmoidea de saturación a lo largo del rango de la evolvabilidad histórica. Esta tasa fue de $0,02 \text{ Ma}^{-1}$ en el límite inferior del predictor, aumentó bruscamente entre valores de aproximadamente 4,07 y 4,33 en la escala logarítmica y tendió hacia un valor máximo de $0,23 \text{ Ma}^{-1}$ (Fig. 3), lo que representa una diferencia de aproximadamente 11,5 veces entre los extremos ajustados de λ_e en los límites inferior y superior de la curva ajustada. Por consiguiente, los resultados de QuaSSE respaldan la existencia de una asociación positiva no lineal (caracterizada por una relación con meseta superior) entre la evolvabilidad histórica de la complejidad del canto y la tasa de especiación de los passeriformes. El análisis ES-sim y el bootstrap paramétrico corroboran esta asociación (Figs. suplementarias 2 y 3).

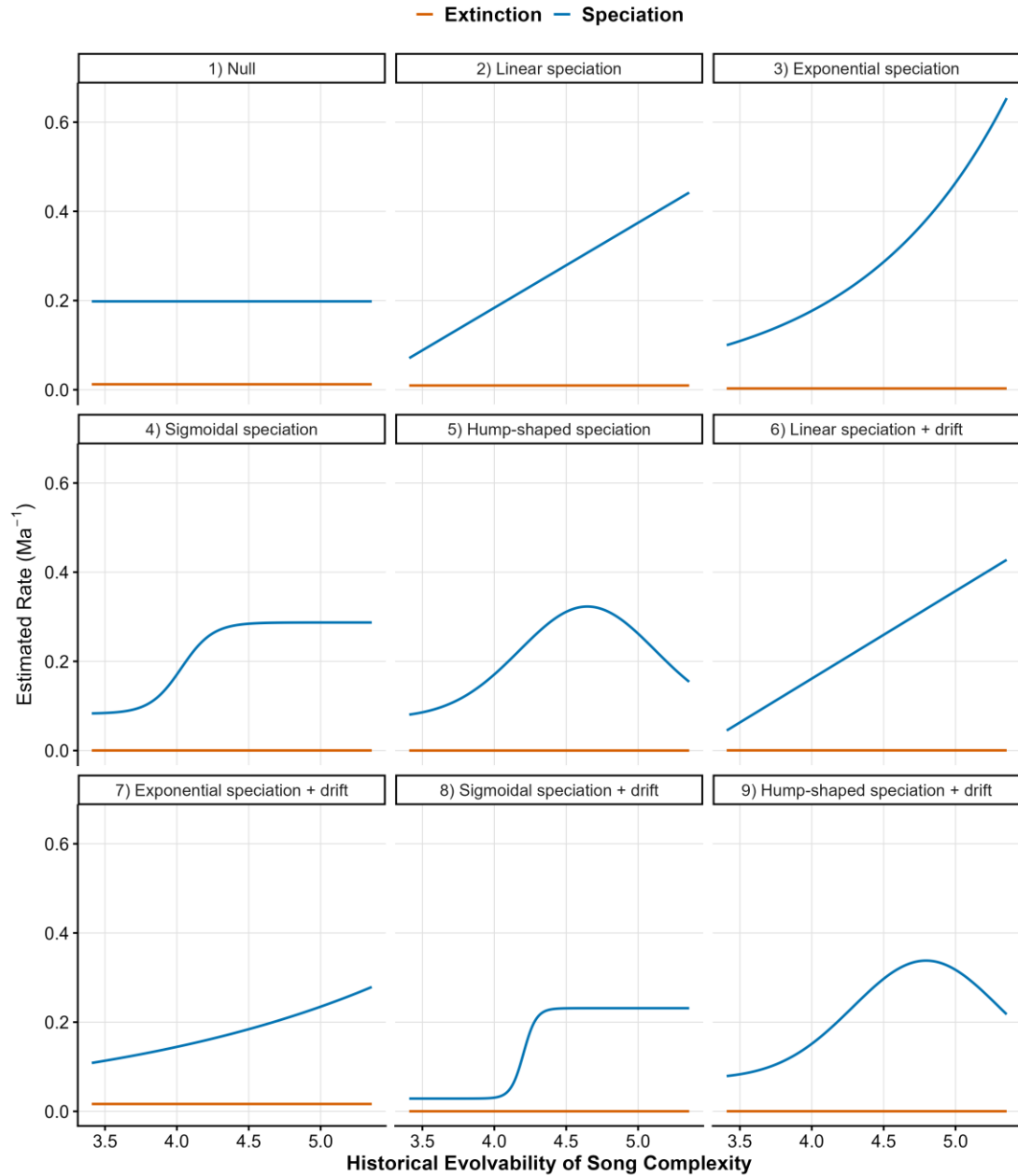


Figura 3. Tasas de especiación y extinción estimadas mediante modelos QuaSSE en función de la evolvabilidad histórica de la complejidad del canto. La variable predictora evolvabilidad histórica se presenta en escala logarítmica natural. Las líneas azules y naranjas representan las tasas estimadas de especiación (λ_e) y extinción (μ_e), respectivamente, expresadas en Ma^{-1} . El número 8) indica el modelo respaldado.

DISCUSIÓN

En 4.088 especies de passeriformes, la irregularidad de la frecuencia dominante, una dimensión de la complejidad del canto definida explícitamente, mostró dinámicas macroevolutivas heterogéneas. Los cambios direccionales tendieron hacia una mayor irregularidad, mientras que los cambios inferidos en la evolvabilidad estuvieron dominados mayoritariamente por incrementos; ambos tipos de cambios fueron proporcionalmente más frecuentes en el suborden Passeri que en Tyranni. Incluso tras ajustar el análisis por el número de linajes hacia el presente, los cambios siguieron mostrando un exceso reciente, no obstante, esta concentración temporal debe considerarse exploratoria y no como evidencia de una transición evolutiva. Cabe destacar que la evolvabilidad histórica acumulada mostró una asociación positiva y no lineal con las tasas de especiación estimadas. El modelo QuaSSE con mayor respaldo estadístico describió una relación sigmoidea: las tasas de especiación permanecieron bajas cuando la evolvabilidad era baja, aumentaron bruscamente en valores intermedios y tendieron a una meseta superior con una evolvabilidad elevada. En conjunto, estos resultados revelan una asociación a gran escala

entre la dinámica evolutiva de una señal de comunicación y la formación desigual de linajes, al tiempo que proporcionan un índice reproducible para análisis comparativos de una dimensión específica de la complejidad del canto de las aves.

El conjunto de datos aquí generado permite realizar amplios análisis comparativos de una propiedad acústica de la complejidad del canto definida de manera reproducible, empleando una definición objetiva y biológicamente relevante: el cambio en la frecuencia dominante entre muestras temporales adyacentes. Al fundamentar el índice C_m en una definición explícita de complejidad serial, especificamos qué aspecto de la estructura del canto captura dicho índice, en lugar de tratar arbitrariamente un descriptor convencional como una medida integral de la complejidad. Esta especificidad es importante porque las distintas dimensiones de la complejidad pueden evolucionar de forma independiente y aportar información sobre diferentes cuestiones biológicas (Rock & Wills, 2025). Bacquelé et al. (2026) desarrollaron un enfoque multidimensional complementario, presentando un marco elegante que caracteriza la arquitectura espectro-temporal de 116.792 secuencias de canto pertenecientes a 3.160 especies de passeriformes. Su enfoque representa a

cada especie mediante un perfil composicional basado en ocho motivos acústicos cuantitativos, donde cada uno de estos representa una probabilidad de ocurrencia en la especie, y ofrece una interpretación cualitativa de la complejidad. Si bien, dicho trabajo identifica las variables que explican las distintas dimensiones del canto, no permite contrastar nuestra hipótesis basada en la complejidad del mismo. En cambio, Cm aísla una dimensión específica de la complejidad del canto que puede compararse directamente entre especies, lo que nos permite determinar su variabilidad a largo plazo e incorporarla a modelos macroevolutivos. Que sepamos, este conjunto de datos constituye la aplicación más amplia a nivel de especie de una medida explícitamente definida de la complejidad espectro-temporal del canto, la cual guarda una relación biológicamente interpretable con el desempeño vocal. No obstante, nuestro conjunto de datos también presenta limitaciones; la inferencia estadística conlleva una compensación entre el tamaño de la muestra y la calidad de los datos (Meng, 2018). Dado que priorizamos una amplia cobertura de especies, el número de grabaciones varió de 1 a 480 según la especie; por consiguiente, los promedios por especie podrían ocultar la variación entre individuos y atenuar los efectos observados. Las directrices de bioacústica comparada subrayan que la

procedencia de las grabaciones, la delimitación de las unidades y la incertidumbre en la medición son aspectos fundamentales para interpretar las comparaciones filogenéticas (Odom et al., 2021). En consecuencia, a pesar de nuestros filtros de calidad, la heterogeneidad en el número y la calidad de las grabaciones de Xeno-canto podría introducir errores de medición (Suárez-Ronay et al., 2026).

En el orden Passeriformes se observaron tanto aumentos como disminuciones en la irregularidad del canto, lo cual es coherente con la acción de múltiples regímenes selectivos y biomecánicos sobre la estructura acústica (Tabla 1). Esta variación bidireccional concuerda con las presiones biológicas y ambientales contrapuestas identificadas por Bacquelé et al. (2026); aunque su caracterización basada en motivos no equivale exactamente a Cm, ambos enfoques describen la variación en la modulación espectro-temporal de los cantos. Dichos autores hallaron que la comunicación a larga distancia, las dimensiones corporales y del pico, y la monogamia se asociaban a un mayor uso de motivos relativamente simples, como silbidos planos y trinos lentos, mientras que la comunicación a corta distancia, una morfología de menor tamaño y la poliginia se asociaban a motivos más rápidos o complejos. Estas asociaciones generales amplían la

evidencia que indica que el tamaño corporal y la morfología del pico moldean las propiedades del canto en Furnariidae y condicionan componentes como la frecuencia y el desempeño de los trinos en Thraupidae (Demery et al., 2021; Derryberry et al., 2018; Bacquelé et al., 2026). Bacquelé et al. demostraron asimismo que los bosques tropicales densos y húmedos favorecen motivos más simples que resisten la degradación durante la transmisión a larga distancia, mientras que los entornos templados favorecen motivos más complejos y ricos en información, a pesar de su mayor susceptibilidad a la degradación; esto podría deberse a que las distancias de comunicación más cortas y una selección sexual más intensa reducen la importancia relativa de las limitaciones impuestas por la transmisión. Es plausible que estos regímenes selectivos contrastantes expliquen los cambios direccionales tanto positivos como negativos observados en nuestro análisis. No obstante, la complejidad del canto tendió a aumentar en términos generales, lo que sugiere que las presiones que favorecen señales espectro-temporalmente complejas pudieron haber prevalecido sobre aquellas que favorecen la simplificación en un mayor número de linajes de passeriformes. Una posible explicación es que la elección de pareja favorece a los individuos con valores elevados de

un rasgo sexual secundario, y que una selección direccional cada vez más intensa promueve la evolución de una expresión del rasgo progresivamente más extrema (Møller & Pomiankowski, 1993; Oh & Shaw, 2013; Bacquelé et al., 2026). Casi todos los cambios detectados en la evolvabilidad fueron aumentos (19,67 % de aumentos frente a 0,12 % de disminuciones en v). Dado que v altera la varianza del proceso en lugar de la media, un linaje puede ampliar su rango de valores accesibles y, posteriormente, desplazarse hacia una mayor o menor complejidad. El aprendizaje vocal puede influir en esta evolvabilidad, ya que la innovación, los errores de copia y los sesgos de aprendizaje generan variantes que pueden transmitirse culturalmente y acumularse con relativa rapidez. En consonancia con esta interpretación, las señales aprendidas presentan tasas generales de evolución vocal más elevadas que las señales innatas, y se han detectado más cambios en la evolvabilidad en Passeri, el suborden caracterizado por el aprendizaje vocal (Mason et al., 2017; Verzijden et al., 2012). La poliginia también se ha asociado a una evolución más rápida de los repertorios de sílabas, mientras que la defensa del territorio puede favorecer señales más diferenciadas o complejas que faciliten el reconocimiento y la competencia entre individuos, lo que potencialmente aumenta la variación

en los componentes del canto (Snyder & Creanza, 2019; Yang et al., 2026). No obstante, se desconocen las causas de la variación en la evolvabilidad de la complejidad del canto y su marcado sesgo hacia el incremento.

La asociación sigmoidea es coherente con un umbral acoplado entre la evolvabilidad histórica del canto y la formación de linajes, pero no identifica los procesos responsables de ninguno de los dos niveles de estabilización (Tabla 2; Fig. 3). En el extremo inferior de la variable predictora, una variación fenotípica heredable limitada puede restringir la divergencia entre poblaciones y, por ende, reducir las oportunidades de diferenciación reproductiva (Bolstad et al., 2014; Holstad et al., 2024). Sin embargo, en el extremo superior de la variable predictora, la estabilización de la tasa de especiación podría reflejar que una gran capacidad de cambio en el canto facilita también la convergencia vocal, debilitando así el aislamiento reproductivo. En el caso de las especies simpátricas del género *Ficedula*, los machos que emitían cantos mixtos convergentes atraían a hembras de otras especies y presentaban una mayor probabilidad de hibridación (Qvarnström et al., 2006). Por tanto, es posible que las dos mesetas surjan de procesos distintos: una divergencia fenotípica limitada cuando la evolvabilidad es baja, y unos efectos decrecientes por

convergencia del canto cuando el rasgo es muy elevado. Los mecanismos subyacentes al punto de inflexión y a ambas asíntotas siguen siendo hipótesis y deben interpretarse como tales.

Según nuestra hipótesis, una mayor evolvabilidad amplía el rango en el que puede divergir la complejidad del canto, lo que potencialmente afecta a la cohesión reproductiva e incrementa las oportunidades de aislamiento reproductivo y especiación (Tabla 2; Fig. 3). Aunque hasta donde sabemos esta asociación específica entre la evolvabilidad histórica del canto y la especiación no se ha examinado previamente, varios estudios han analizado vínculos relacionados entre la evolución del canto y la diversificación. Freeman et al. (2022) no hallaron ninguna asociación entre la tasa evolutiva de discriminación del canto y las tasas recientes de especiación en passeriformes del Nuevo Mundo. No obstante, su análisis se centró en la discriminación del canto territorial, cuya relación con la elección de pareja y la selección sexual podría diferir de la dimensión de complejidad del canto considerada en este estudio (Lachlan et al., 2014; Tobias et al., 2011). Por el contrario, Mason et al. (2017) comunicaron asociaciones positivas entre la tasa de especiación y las tasas evolutivas de diversas medidas relacionadas con la frecuencia en el canto de los passeriformes. Aunque estas

medidas difieren de nuestra medida de complejidad, la evidencia experimental y comparativa sugiere que la selección sexual puede moldear los rasgos del canto relacionados con la frecuencia (Cardoso et al., 2007; Mikula et al., 2021; Nemeth et al., 2012).

Los cambios en la diversificación a nivel de familia en los Passeriformes se concentraron principalmente cerca de la transición Oligoceno-Mioceno, hace aproximadamente 15-25 millones de años (Kuhl et al., 2021; Oliveros et al., 2019); por tanto, el patrón temporal inferido aquí (Fig. 2) no debe interpretarse como el inicio de la radiación principal de los passeriformes. En consonancia con esta distinción, Bacquelé et al. (2026) sugirieron que la capacidad de producir los principales motivos acústicos actuales pudo haber surgido en una etapa temprana de la radiación de los passeriformes. El exceso reciente de cambios que hemos inferido (Fig. 2) podría representar, por consiguiente, modificaciones en la dirección y la varianza evolutiva de un sistema acústico ya establecido, afectando posiblemente a la diversificación en tiempos más recientes; esto se debe a que la diversificación no se limitó a esa fase inicial, sino que se produjeron varias radiaciones específicas de linaje durante el Plioceno tardío y el Pleistoceno, incluyendo: Mieleros hawaianos (Fringillidae), *Atlapetes*, *Zosterops*,

Scytalopus y *Sporophila* (Campana et al., 2026; Cadena et al., 2020; Lerner et al., 2011; Moyle et al., 2009; Sánchez-González et al., 2015; Turbek et al., 2021). En consecuencia, el punto de cruce estimado en torno a los 2,44 millones de años (Fig. 2) debe considerarse únicamente como una hipótesis que sugiere una aceleración reciente. No obstante, la variación ambiental ofrece un mecanismo plausible que futuros estudios podrían poner a prueba. En *Zonotrichia leucophrys*, los cambios en la densidad de la vegetación a lo largo de tan solo 35 años provocaron modificaciones sustanciales en la estructura del canto, ya que la vegetación influye en la atenuación, reverberación y degradación de la señal, favoreciendo así distintas combinaciones de frecuencia, ancho de banda y trino (Derryberry, 2009). Al comparar diferentes especies, las transiciones entre entornos acústicos pueden, de manera análoga, reorientar el espacio fenotípico explorado por el canto (Tobias et al., 2010). A escala global, las selvas tropicales albergaban de manera desproporcionada motivos estructuralmente simples y resistentes a la degradación durante la propagación (silbidos planos y trinos lentos), mientras que en las regiones templadas predominaban motivos más complejos y ricos en información, aunque más susceptibles a la degradación (Bacquelé et al., 2026). Asimismo, las tasas evolutivas de la

duración del canto se duplicaron al aumentar la latitud, y la diversidad de sílabas evolucionó más de veinte veces más rápido en los oscinos de latitudes altas, mientras que los suboscinos no mostraron un gradiente equivalente (Weir & Wheatcroft, 2011). Esta interacción entre la variabilidad ambiental asociada a la latitud y el aprendizaje vocal podría ayudar a explicar por qué Passeri exhibió una mayor evolvabilidad del canto que Tyranni (Tabla 1). Los análisis macroecológicos también indican que la temperatura, la productividad ambiental, la humedad y la estructura de la vegetación influyen en las propiedades espectrales y en la eficiencia de transmisión de los cantos de las aves (Pearse et al., 2018; Bacquelé et al., 2026). En conjunto, estos hallazgos señalan que la variación ambiental puede influir en las propiedades acústicas y en la dinámica evolutiva de los cantos de los passeriformes. No obstante, determinar si estos patrones forman parte de una cadena macroevolutiva, donde el cambio ambiental incrementa la evolvabilidad de la complejidad del canto y, posteriormente, promueve el aislamiento reproductivo y la especiación, sigue siendo una hipótesis causal aún no evaluada. Futuras investigaciones podrían poner a prueba esta hipótesis incorporando las tasas evolutivas de las variables pertinentes para determinar si dichos cambios evolutivos están acoplados.

CONCLUSIÓN

En conjunto, estos análisis identifican un posible vínculo macroevolutivo entre la capacidad histórica de una señal de comunicación para cambiar y la formación desigual de especies. Esta relación sugiere que una baja evolvabilidad podría limitar la divergencia fenotípica, mientras que un aumento excesivo en dicha capacidad podría tener efectos decrecientes o contrapuestos sobre la especiación; por el contrario, los niveles intermedios podrían ampliar el espacio fenotípico accesible para el canto, promoviendo así la diferenciación poblacional y el aislamiento reproductivo. La reciente acumulación excesiva de cambios en la evolvabilidad es compatible con la hipótesis de que la variabilidad ambiental del Cuaternario amplió el potencial evolutivo del canto de los passeriformes, contribuyendo posiblemente a las recientes radiaciones específicas de cada linaje. Junto con nuestros análisis macroevolutivos, este conjunto de datos sienta las bases para evaluar cómo se relacionan las distintas dimensiones de la estructura vocal de las aves con el desempeño de la señal, el aislamiento reproductivo y la diversificación. Estudios futuros deberían identificar los factores que generan variación en la evolvabilidad de la complejidad del

canto de los passeriformes y comprobar los mecanismos que vinculan dicha variación con la diversificación a lo largo del tiempo geológico.

REFERENCIAS

- Gil, D., & Gahr, M. (2002). The honesty of bird song: Multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(3), 133-141. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02410-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02410-2)
- Benedict, L., & Najar, N. A. (2019). Are commonly used metrics of bird song complexity concordant? *The Auk: Ornithological Advances*, 136(1), uky008. <https://doi.org/10.1093/auk/uky008>
- Slabbekoorn, H., & Smith, T. B. (2002). Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 357(1420), 493-503. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.1056>
- Uy, J. A. C., Irwin, D. E., & Webster, M. S. (2018). Behavioral isolation and incipient speciation in birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49(1), 1-24. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062646>
- Mason, N. A., Burns, K. J., Tobias, J. A., Claramunt, S., Seddon, N., & Derryberry, E. P. (2017). Song evolution, speciation, and vocal learning in passerine birds. *Evolution*, 71(3), 786-796. <https://doi.org/10.1111/evo.13159>
- García-Navas, V., & Ortego, J. (2026). Song but not colour divergence constrains hybridization in birds. *Biology Letters*, 22(6), 20260237. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2026.0237>
- Freeman, B. G., Rolland, J., Montgomery, G. A., & Schluter, D. (2022). Faster evolution of a premating reproductive barrier is not associated with faster speciation rates in New World passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289(1966), 20211514. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1514>
- Bacquelé, Q., Barnagaud, J.-Y., Violle, C., Theunissen, F., & Mathevon, N. (2026). The global biogeography of passerine songs. *Science*, 393(6809), 381-386. <https://doi.org/10.1126/science.aee6239>

- Suthers, R. A., Vallet, E., & Kreutzer, M. (2012). Bilateral coordination and the motor basis of female preference for sexual signals in canary song. *Journal of Experimental Biology*, 215(17), 2950-2959. <https://doi.org/10.1242/jeb.071944>
- Vallet, E., Beme, I., & Kreutzer, M. (1998). Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal Behaviour*, 55(2), 291-297. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0631>
- Edwards, S. V., Kingan, S. B., Calkins, J. D., Balakrishnan, C. N., Jennings, W. B., Swanson, W. J., & Sorenson, M. D. (2005). Speciation in birds: Genes, geography, and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(Suppl. 1), 6550-6557. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501846102>
- Irwin, D. E. (2000). SONG VARIATION IN AN AVIAN RING SPECIES. *Evolution*, 54(3), 998-1010. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00099.x>
- Pagel, M., O'Donovan, C., & Meade, A. (2022). General statistical model shows that macroevolutionary patterns and processes are consistent with Darwinian gradualism. *Nature Communications*, 13, 1113. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-28595-z>
- Cooney, C. R., & Thomas, G. H. (2021). Heterogeneous relationships between rates of speciation and body size evolution across vertebrate clades. *Nature Ecology & Evolution*, 5(1), 101-110. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01321-y>
- Price, T. (1998). Sexual selection and natural selection in bird speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 353(1366), 251-260. <https://doi.org/10.1098/rstb.1998.0207>
- Rose, E. M., Prior, N. H., & Ball, G. F. (2022). The singing question: Re-conceptualizing birdsong. *Biological Reviews*, 97(1), 326-342. <https://doi.org/10.1111/brv.12800>

- Barrington, D. (1773). XXXI. Experiments and observations on the singing of birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 63, 249-291.
- Soma, M., & Garamszegi, L. Z. (2011). Rethinking birdsong evolution: Meta-analysis of the relationship between song complexity and reproductive success. *Behavioral Ecology*, 22(2), 363-371. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq219>
- McShea, D. W. (1996). Metazoan complexity and evolution: Is there a trend? *Evolution*, 50(2), 477-492. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1996.tb03861.x>
- McShea, D. W. (1992). A metric for the study of evolutionary trends in the complexity of serial structures. *Biological Journal of the Linnean Society*, 45(1), 39-55. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1992.tb00630.x>
- Elemans, C. P. H., Mead, A. F., Rome, L. C., & Goller, F. (2008). Superfast vocal muscles control song production in songbirds. *PLOS ONE*, 3(7), e2581. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002581>
- Podos, J. (1996). Motor constraints on vocal development in a songbird. *Animal Behaviour*, 51(5), 1061-1070. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0107>
- Podos, J. (1997). A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution*, 51(2), 537-551. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb02441.x>
- xeno-canto. (2025). xeno-canto: Sharing wildlife sounds from around the world. <https://xeno-canto.org/>
- R Core Team. (2026). R: A language and environment for statistical computing [Software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>

- Araya-Salas, M., & Smith-Vidaurre, G. (2025). warbleR: Streamline bioacoustic analysis (Version 1.1.37) [Software]. <https://cran.r-project.org/package=warbleR>
- Claramunt, S., Sheard, C., Brown, J. W., Cortés-Ramírez, G., Cracraft, J., Su, M. M., Weeks, B. C., & Tobias, J. A. (2025). A new time tree of birds reveals the interplay between dispersal, geographic range size, and diversification. *Current Biology*, 35(17), 3883-3895.e4. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2025.07.004>
- AviList Core Team. 2026. AviList: The Global Avian Checklist, v2025b. <https://doi.org/10.2173/avilist.v2025b>
- Kass, R. E., & Raftery, A. E. (1995). Bayes factors. *Journal of the American Statistical Association*, 90(430), 773-795. <https://doi.org/10.1080/01621459.1995.10476572>
- Avaria-Llautureo, J., Venditti, C., Rivadeneira, M. M., Inostroza-Michael, O., Rivera, R. J., Hernández, C. E., & Canales-Aguirre, C. B. (2021). Historical warming consistently decreased size, dispersal and speciation rate of fish. *Nature Climate Change*, 11(9), 787-793. <https://doi.org/10.1038/s41558-021-01123-5>
- Baker, J., Meade, A., Pagel, M., & Venditti, C. (2015). Adaptive evolution toward larger size in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(16), 5093-5098. <https://doi.org/10.1073/pnas.1419823112>
- FitzJohn, R. G. (2010). Quantitative traits and diversification. *Systematic Biology*, 59(6), 619-633. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syq053>
- FitzJohn, R. G. (2012). Diversitree: Comparative phylogenetic analyses of diversification in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(6), 1084-1092. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00234.x>
- Mitchell, J. S., Etienne, R. S., & Rabosky, D. L. (2019). Inferring diversification rate variation from phylogenies with fossils. *Systematic Biology*, 68(1), 1-18. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy035>

- Clements, J. F., Schulenberg, T. S., Iliff, M. J., Fredericks, T. A., Gerbracht, J. A., Lepage, D., Billerman, S. M., Sullivan, B. L., & Wood, C. L. (2022). The eBird/Clements checklist of Birds of the World: v2022. Cornell Lab of Ornithology.
<https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/>
- Harvey, M. G., & Rabosky, D. L. (2018). Continuous traits and speciation rates: Alternatives to state-dependent diversification models. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(4), 984-993. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12949>
- Rabosky, D. L., & Goldberg, E. E. (2015). Model inadequacy and mistaken inferences of trait-dependent speciation. *Systematic Biology*, 64(2), 340-355. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu131>
- Lambert, J. W., Reichard, M., & Pincheira-Donoso, D. (2019). Live fast, diversify non-adaptively: Evolutionary diversification of exceptionally short-lived annual killifishes. *BMC Evolutionary Biology*, 19(1), 10. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1344-0>
- Inostroza-Michael, O., Hernández, C. E., Rodríguez-Serrano, E., Avaria-Llautureo, J., & Rivadeneira, M. M. (2018). Interspecific geographic range size-body size relationship and the diversification dynamics of Neotropical furnariid birds. *Evolution*, 72(5), 1124-1133. <https://doi.org/10.1111/evo.13481>
- Revell, L. J. (2012). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 217-223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>
- Rock, T., & Wills, M. A. (2025). Quantifying the configurational complexity of biological systems in multivariate ‘complexity space’. *Journal of The Royal Society Interface*, 22(222), 20240558. <https://doi.org/10.1098/rsif.2024.0558>
- Meng, X.-L. (2018). Statistical paradises and paradoxes in big data (I): Law of large populations, big data paradox, and the 2016 US presidential election. *The Annals of Applied Statistics*, 12(2), 685-726. <https://doi.org/10.1214/18-AOAS1161SF>

- Odom, K. J., Araya-Salas, M., Morano, J. L., Ligon, R. A., Leighton, G. M., Taff, C. C., Dalziel, A. H., Billings, A. C., Germain, R. R., Pardo, M., de Andrade, L. G., Hedwig, D., Keen, S. C., Shiu, Y., Charif, R. A., Webster, M. S., & Rice, A. N. (2021). Comparative bioacoustics: A roadmap for quantifying and comparing animal sounds across diverse taxa. *Biological Reviews*, 96(4), 1135-1159. <https://doi.org/10.1111/brv.12695>
- Suárez-Ronay, S. H., Biljman, K., Belmaker, J., & Yovel, Y. (2026). Accounting for noise improves the generalization of acoustic indices when estimating biodiversity. *Ecological Indicators*, 190, 115304. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2026.115304>
- Demery, A. J. C., Burns, K. J., & Mason, N. A. (2021). Bill size, bill shape, and body size constrain bird song evolution on a macroevolutionary scale. *Ornithology*, 138(2), ukab011. <https://doi.org/10.1093/ornithology/ukab011>
- Derryberry, E. P., Seddon, N., Derryberry, G. E., Claramunt, S., Seeholzer, G. F., Brumfield, R. T., & Tobias, J. A. (2018). Ecological drivers of song evolution in birds: Disentangling the effects of habitat and morphology. *Ecology and Evolution*, 8(3), 1890-1905. <https://doi.org/10.1002/ece3.3760>
- Møller, A. P., & Pomiankowski, A. (1993). Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32(3), 167-176. <https://doi.org/10.1007/BF00173774>
- Oh, K. P., & Shaw, K. L. (2013). Multivariate sexual selection in a rapidly evolving speciation phenotype. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1761), 20130482. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0482>
- Verzijden, M. N., ten Cate, C., Servedio, M. R., Kozak, G. M., Boughman, J. W., & Svensson, E. I. (2012). The impact of learning on sexual selection and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(9), 511-519. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.05.007>

- Snyder, K. T., & Creanza, N. (2019). Polygyny is linked to accelerated birdsong evolution but not to larger song repertoires. *Nature Communications*, 10, 884. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-08621-3>
- Yang, J., Arvind, C., Barber, R. A., Johnson, O., O'Brien, K., Stanley, R., Bravo, G. A., Buck, E. J., Claramunt, S., Brumfield, R. T., Harvey, M. G., Derryberry, E. P., & Tobias, J. A. (2026). Song complexity in suboscine birds: Evolutionary drivers and ecological constraints. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 293(2071), 20260429. <https://doi.org/10.1098/rspb.2026.0429>
- Bolstad, G. H., Hansen, T. F., Pélabon, C., Falahati-Anbaran, M., Pérez-Barrales, R., & Armbruster, W. S. (2014). Genetic constraints predict evolutionary divergence in *Dalechampia* blossoms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1649), 20130255. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0255>
- Holstad, A., Voje, K. L., Opedal, Ø. H., Bolstad, G. H., Bourg, S., Hansen, T. F., & Pélabon, C. (2024). Evolvability predicts macroevolution under fluctuating selection. *Science*, 384(6696), 688-693. <https://doi.org/10.1126/science.adh8722>
- Qvarnström, A., Haavie, J., Sæther, S. A., Eriksson, D., & Pärt, T. (2006). Song similarity predicts hybridization in flycatchers. *Journal of Evolutionary Biology*, 19(4), 1202-1209. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01140.x>
- Lachlan, R. F., Anderson, R. C., Peters, S., Searcy, W. A., & Nowicki, S. (2014). Typical versions of learned swamp sparrow song types are more effective signals than are less typical versions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1785), 20140252. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0252>
- Tobias, J. A., Gamarra-Toledo, V., García-Olaechea, D., Pulgarín, P. C., & Seddon, N. (2011). Year-round resource defence and the evolution of male and female song in suboscine birds: Social armaments are mutual ornaments. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(10), 2118-2138. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02345.x>

- Cardoso, G. C., Mota, P. G., & Depraz, V. (2007). Female and male serins (*Serinus serinus*) respond differently to derived song traits. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(9), 1425-1436.
<https://doi.org/10.1007/s00265-007-0375-5>
- Mikula, P., Valcu, M., Brumm, H., Bulla, M., Forstmeier, W., Petrusková, T., Kempenaers, B., & Albrecht, T. (2021). A global analysis of song frequency in passerines provides no support for the acoustic adaptation hypothesis but suggests a role for sexual selection. *Ecology Letters*, 24(3), 477-486. <https://doi.org/10.1111/ele.13662>
- Nemeth, E., Kempenaers, B., Matessi, G., & Brumm, H. (2012). Rock sparrow song reflects male age and reproductive success. *PLOS ONE*, 7(8), e43259. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043259>
- Kuhl, H., Frankl-Vilches, C., Bakker, A., Mayr, G., Nikolaus, G., Boerno, S. T., Klages, S., Timmermann, B., & Gahr, M. (2021). An unbiased molecular approach using 3'-UTRs resolves the avian family-level tree of life. *Molecular Biology and Evolution*, 38(1), 108-127.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msaa191>
- Oliveros, C. H., Field, D. J., Ksepka, D. T., Barker, F. K., Aleixo, A., Andersen, M. J., Alström, P., Benz, B. W., Braun, E. L., Braun, M. J., Bravo, G. A., Brumfield, R. T., Chesser, R. T., Claramunt, S., Cracraft, J., Cuervo, A. M., Derryberry, E. P., Glenn, T. C., Harvey, M. G., Hosner, P. A., Joseph, L., Kimball, R. T., Mack, A. L., Miskelly, C. M., Peterson, A. T., Robbins, M. B., Sheldon, F. H., Silveira, L. F., Smith, B. T., White, N. D., Moyle, R. G., & Faircloth, B. C. (2019). Earth history and the passerine superradiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(16), 7916-7925. <https://doi.org/10.1073/pnas.1813206116>
- Campana, M. G., Venkatraman, M. X., Tsuchiya, M. T. N., Kearns, A. M., VanTassel, N. M., Henschen, A. E., Przelomska, N. A. S., McInerney, N. R., Ochirbat, M. E., Lerner, H. R. L., Callicrate, T. E., Hagemann, M., Paxton, E. H., Cassin-Sackett, L., James, H. F., & Fleischer, R. C. (2026). Reticulated adaptive radiation and phylogenomic diversity loss in the Hawaiian honeycreepers. *Proceedings of the National Academy*

of Sciences of the United States of America, 123(32), e2536533123.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2536533123>

Cadena, C. D., Cuervo, A. M., Céspedes, L. N., Bravo, G. A., Krabbe, N., Schulenberg, T. S., Derryberry, G. E., Silveira, L. F., Derryberry, E. P., Brumfield, R. T., & Fjeldså, J. (2020). Systematics, biogeography, and diversification of *Scytalopus tapaculos* (Rhinocryptidae), an enigmatic radiation of Neotropical montane birds. *The Auk: Ornithological Advances*, 137(2), ukz077.
<https://doi.org/10.1093/auk/ukz077>

Lerner, H. R. L., Meyer, M., James, H. F., Hofreiter, M., & Fleischer, R. C. (2011). Multilocus resolution of phylogeny and timescale in the extant adaptive radiation of Hawaiian honeycreepers. *Current Biology*, 21(21), 1838-1844. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.09.039>

Moyle, R. G., Filardi, C. E., Smith, C. E., & Diamond, J. (2009). Explosive Pleistocene diversification and hemispheric expansion of a “great speciator”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(6), 1863-1868.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0809861105>

Sánchez-González, L. A., Navarro-Sigüenza, A. G., Krabbe, N. K., Fjeldså, J., & García-Moreno, J. (2015). Diversification in the Andes: The Atlapetes brush-finches. *Zoologica Scripta*, 44(2), 135-152.
<https://doi.org/10.1111/zsc.12088>

Turbek, S. P., Browne, M., Di Giacomo, A. S., Kopuchian, C., Hochachka, W. M., Estalles, C., Lijtmaer, D. A., Tubaro, P. L., Silveira, L. F., Lovette, I. J., Safran, R. J., Taylor, S. A., & Campagna, L. (2021). Rapid speciation via the evolution of pre-mating isolation in the Iberá Seedeater. *Science*, 371(6536), eabc0256.
<https://doi.org/10.1126/science.abc0256>

Derryberry, E. P. (2009). Ecology shapes birdsong evolution: Variation in morphology and habitat explains variation in white-crowned sparrow song. *The American Naturalist*, 174(1), 24-33.
<https://doi.org/10.1086/599298>

- Tobias, J. A., Aben, J., Brumfield, R. T., Derryberry, E. P., Halfwerk, W., Slabbekoorn, H., & Seddon, N. (2010). Song divergence by sensory drive in Amazonian birds. *Evolution*, 64(10), 2820-2839.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01067.x>
- Weir, J. T., & Wheatcroft, D. (2011). A latitudinal gradient in rates of evolution of avian syllable diversity and song length. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1712), 1713-1720.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2037>
- Pearse, W. D., Morales-Castilla, I., James, L. S., Farrell, M., Boivin, F., & Davies, T. J. (2018). Global macroevolution and macroecology of passerine song. *Evolution*, 72(4), 944-960.
<https://doi.org/10.1111/evo.13450>

ANEXOS

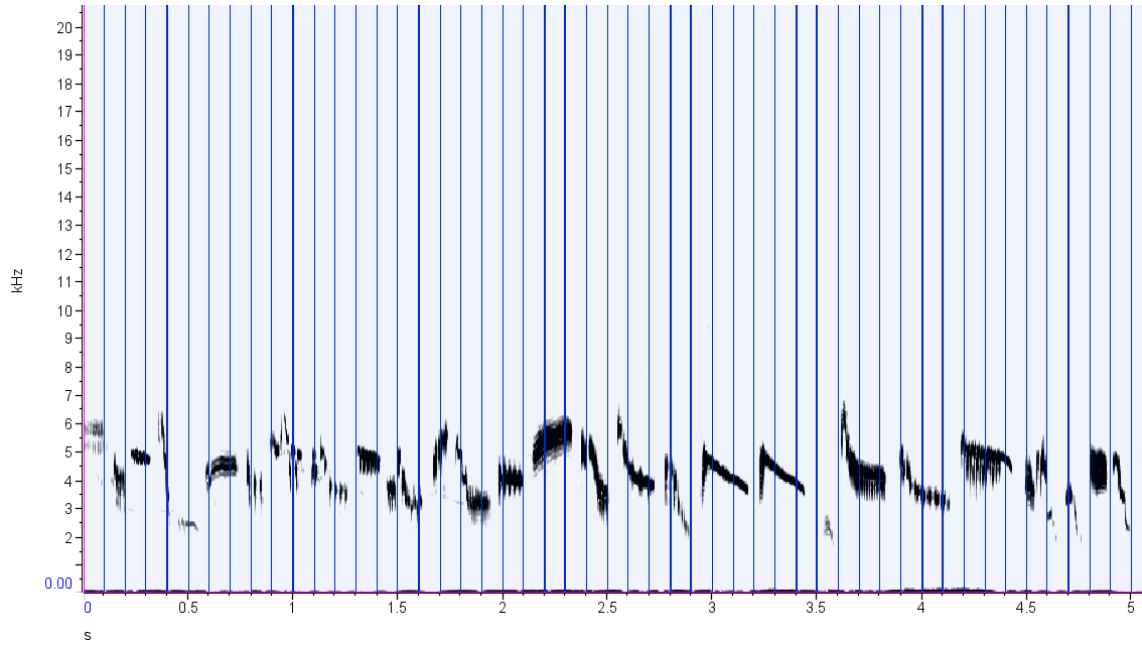


Figura suplementaria 1. Espectrograma del canto de *Alauda arvensis*. El eje horizontal representa el tiempo (s) y el eje vertical, la frecuencia (kHz). Las líneas verticales azules delimitan intervalos consecutivos de 0,1 s utilizados para segmentar la grabación para el análisis acústico. Las zonas oscuras indican el canto del ave.

Tabla suplementaria 1. Comparación de modelos evolutivos. Se calcularon las medias de los logaritmos de la verosimilitud marginal (lnML) a partir de seis ejecuciones independientes del método *stepping-stone* por modelo. Todas las comparaciones proporcionaron un apoyo muy sólido a FABRIC frente a los modelos evolutivos alternativos (BF > 10; Kass y Raftery, 1995). BM, movimiento browniano; OU, Ornstein-Uhlenbeck.

Modelo	media lnML	BF [Fabric vs Alternativo]
FABRIC	4942.879374	0
Lambda	4447.739615	990.279519

OU	4010.864845	1864.029058
Kappa	3996.162426	1893.433896
Delta	3266.962338	3351.834073
BM	3051.634784	3782.489181

El análisis ES-sim reveló una asociación positiva entre la evolvabilidad histórica de la complejidad del canto y la tasa de especiación estimada mediante el método de divisiones iguales inversas (equal-splits; ρ de Spearman = 0,4497). Ninguno de los 10.000 conjuntos de datos de rasgos simulados bajo un modelo de movimiento browniano produjo una correlación tan elevada como el valor observado (Fig. suplementaria 2). En consecuencia, la asociación observada fue más fuerte de lo esperado cuando el predictor evolucionaba independientemente de la diversificación en la filogenia empírica (prueba de Monte Carlo de dos colas: $P = 2 \times 10^{-4}$). En consonancia con este resultado, el bootstrap paramétrico demostró que la mejora en el ajuste del modelo de especiación sigmoideo ϕ (el mejor respaldado) frente al modelo nulo QuaSSE (independiente del rasgo) fue sustancialmente mayor de lo esperado bajo la hipótesis nula (Fig. suplementaria 3). El valor observado de $\Delta \log L$ fue de 303,83, mientras que el máximo entre las 250 réplicas de bootstrap fue de 208,49; por consiguiente, ninguna réplica simulada igualó o superó el estadístico

observado ($P = 0,00398$). Estos resultados aportan pruebas de que la relación sigmoidea ϕ inferida entre la evolvabilidad histórica de la complejidad del canto y la tasa de especiación difícilmente constituye un artefacto estadístico del método.

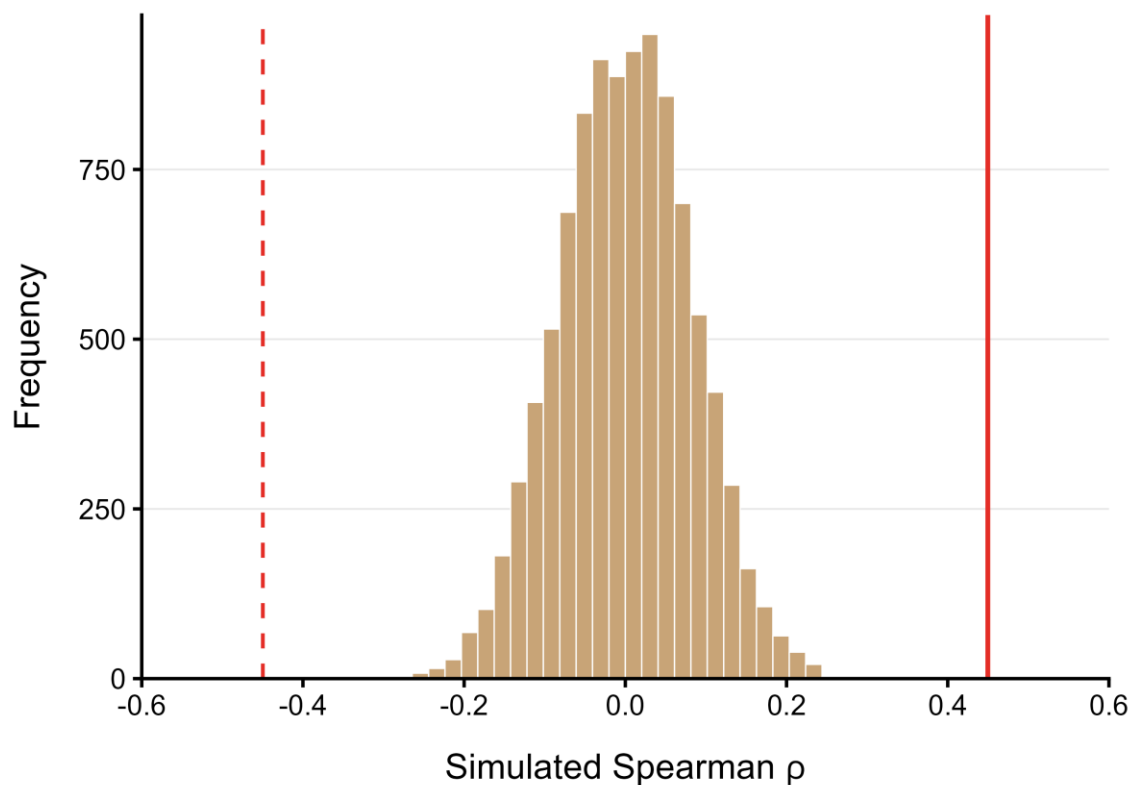


Figura suplementaria 2. Distribución nula browniana de la correlación de rangos de Spearman. Las barras marrones muestran la distribución de la ρ de Spearman obtenida a partir de 10.000 simulaciones de movimiento browniano (BM) de la evolvabilidad histórica (transformada logarítmicamente) sobre la filogenia empírica. La línea roja continua indica la correlación observada ($\rho = 0,4497$), y la línea roja discontinua marca -0,4497 como la referencia negativa correspondiente.

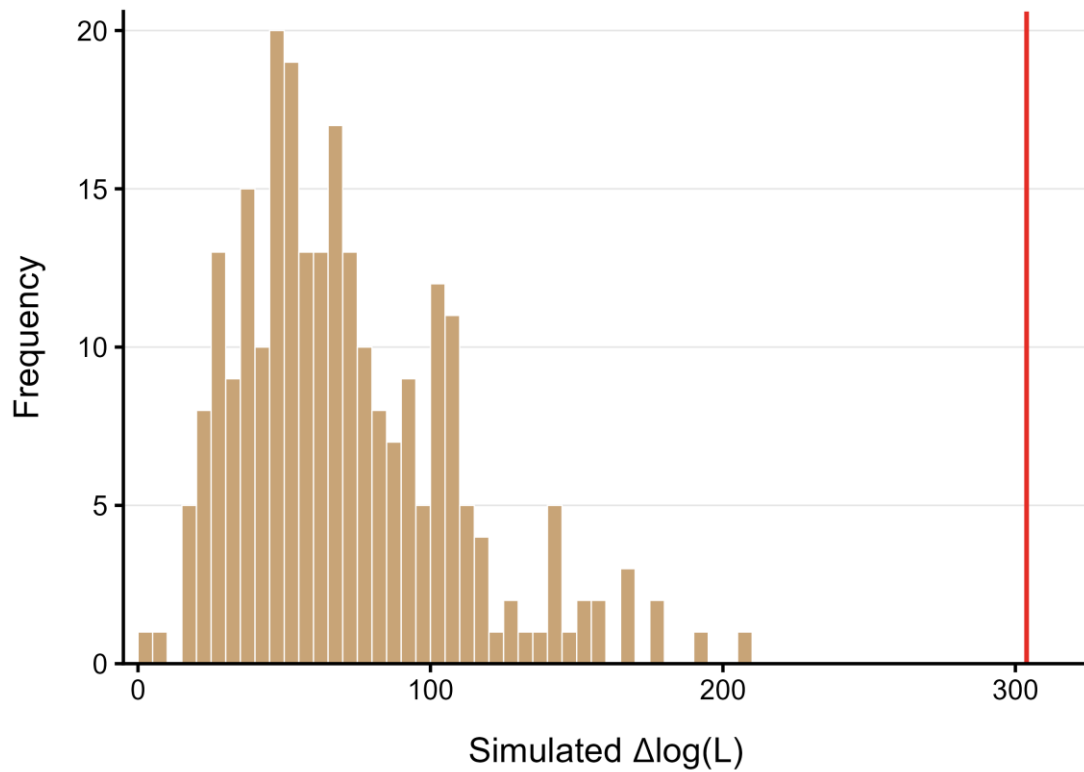


Figura suplementaria 3. Evaluación mediante bootstrap paramétrico de la comparación de modelos QuaSSE. Las barras marrones muestran la distribución de frecuencias de los valores de $\Delta\log L$ obtenidos a partir de 250 conjuntos de datos válidos, simulados bajo un modelo de movimiento browniano en el que el rasgo evolucionó independientemente de la diversificación. La línea vertical roja indica el valor de $\Delta\log L$ observado (303,83) para la evolvabilidad histórica de la complejidad del canto.