

UCH-FC  
MA6-B  
M 326  
C. 1



**Efecto del ruido antropogénico en las respuestas  
vocales del anuro *Pleurodema thaul***

**Tesis**

**Entregada A La  
Universidad De Chile  
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos  
Para Optar Al Grado De**

**Magíster en Ciencias Biológicas**

**Facultad De Ciencias**

**Por**

**Reinaldo Marfull Castro**

**Julio 2013**

**Director de Tesis Dr: Mario Penna Varela**

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE  
INFORME DE APROBACION  
TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato

Reinaldo Marfull Castro

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 19 de julio de 2013.

Director de Tesis:

Dr. Mario Penna.....

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Marco Méndez.....

Dr. Rigoberto Solís.....



Handwritten signatures in black and blue ink over the signature lines.

## AGRADECIMIENTOS



Es imposible concebir la realización de cada decisión que he tomado, sin el apoyo incondicional y confidente de mi familia, especialmente de mi madre. En particular, agradezco la llegada de mis hermanos, quienes han mantenido activo en mis experiencias y en el quehacer cotidiano, el interés pueril por conocer el mundo, donde la curiosidad genuina y desinteresada junto a la contemplación por la belleza de lo natural, se mezclan, emergiendo la motivación y la voluntad. Cualidades fundamentales para quienes buscan conocer.

Quiero agradecer a Camila, por su permanente compañía durante el extenuante camino recorrido, por las satisfacciones encontradas en el soporte afectivo de su presencia y por las enriquecedoras y apasionantes discusiones. Extiendo mi gratitud a la familia Martínez Rebolledo, quienes abrieron sus puertas a la ciencia...literalmente, permitiéndome entrar luego de extensas noches de trabajo, junto a cada sapito capturado.

En el laboratorio de Neuroetología no sólo viví experiencias enriquecedoras y aprendí valiosas lecciones en el dominio científico, también conviví con el cuestionamiento político y social, con el humor elaborado e intelectual como también con el simple y carente de rodeos, en fin, con el melódico conjunto de actos, hechos y personajes, donde la ciencia es un componente más. En este sentido, dirijo elocuentes agradecimientos al profesor Mario Penna, quien fue fundamental en el desarrollo de este trabajo por sus invaluable cuestionamientos y consejos, aunque más aun, porque

fue una buena persona. Nelson y Maricel, gracias por las conversaciones sobre todo lo posible, y por el entusiasmo inagotable mostrado a favor de aquella "segunda familia" en el laboratorio.

Expreso toda mi gratitud a la Universidad de Chile, a los profesores que me dieron la oportunidad de probar y experimentar. Incluyo en esta cita, a los profesores integrantes de la comisión por la mejor disposición durante este proceso.

Para finalizar, agradezco el apoyo económico de la Fundación Guillermo Puelma, fundamental para llevar a cabo esta investigación.





## INDICE DE MATERIAS

|                                  | Pág.      |
|----------------------------------|-----------|
| Lista de Tablas.....             | vii       |
| Lista de Figuras.....            | viii      |
| Lista de Abreviaturas.....       | x         |
| Resumen.....                     | xi        |
| Abstract.....                    | xii       |
| <br>                             |           |
| <b>Introducción.....</b>         | <b>1</b>  |
| <br>                             |           |
| <b>Materiales y métodos.....</b> | <b>17</b> |
| <br>                             |           |
| <b>Resultados.....</b>           | <b>31</b> |
| <br>                             |           |
| <b>Discusión.....</b>            | <b>37</b> |
| <br>                             |           |
| <b>Conclusión.....</b>           | <b>46</b> |
| <br>                             |           |
| <b>Bibliografía.....</b>         | <b>48</b> |

## LISTA DE TABLAS

- Tabla 1. Comparación de las características corporales de los individuos, condiciones ambientales y variables acústicas del canto durante la actividad basal en los sitios con bajos (Hospital) y altos (Águila Sur) niveles de ruido antropogénico de fondo (promedios  $\pm$  desviación estándar).....29
- Tabla 2. Resultados del ANOVA de medidas repetidas aplicado a cada variable del llamado de advertencia de *P. thaul*, en respuesta a ruidos sintéticos presentados en localidades con alto (Águila sur, N=15) y bajo (Hospital, N = 15) nivel de ruido ambiental antropogénico. Nivel de significancia ( $P < 0.05$ ).....30
- Tabla 3. Contrastes de variables del canto entre los silencios previos y las exposiciones a distintos ruidos. S: silencio; Ruidos sintéticos: RT74: tren a 74 dB SPL; RA74: autopista a 74 dB SPL; RA86: autopista a 86 dB SPL; RC70: coro a 70 dB SPL; RCT75: coro y tren a 75 dB; RCA75: coro y autopista a 75 dB; RCA87: coro y autopista a 87 dB; RC: conjunto de ruidos conteniendo coro. Nivel de significancia estadística ( $P < 0.05$ ). Los valores no significativos fueron omitidos.....33
- Tabla 4. Contrastes de variables del canto durante las exposiciones a diferentes tipos de ruido. Abreviaturas, tal como en Tabla 3. Nivel de significancia estadística ( $P < 0.05$ ). Los valores no significativos fueron omitidos.....33

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. A: Oscilograma del llamado de advertencia de *P. thaul* de la zona central de Chile, localidad de Hospital (33°52'11.93"S, 70°44'47.42"O). B: Ampliación mostrando la estructura temporal pulsada de un segmento de la vocalización, detallando la amplitud modulada intrapulso. C: Espectro de potencia de un pulso, mostrando la estructura armónica del canto, con la frecuencia dominante cerca de los 2 kHz.....18
- Figura 2. Espectros de potencia de los sitios de estudio expuestos a alto (A) y bajo (B) nivel de ruido de fondo. FFT: 8192, Ventana: Hamming.....20
- Figura 3. Transectos de 500 (A) y 600 (B) metros donde se realizaron los registros de los ruidos de tren (N = 10) y autopista (N = 10), respectivamente, en la localidad permanentemente expuesta a ruido antropogénico (Águila Sur). El círculo rojo indica la posición GPS del sitio de estudio en esta localidad 33°54'25.99"S, 70°43'55.20"O.....21
- Figura 4. Espectros de potencia y oscilogramas de los ruidos antropogénicos de Autopista (A) y Tren(B) registrados en Águila Sur y el ruido de Coro (C), registrado en ambas localidades. Este último se muestra luego de aplicar un filtro entre 20 Hz. y 1000 Hz. Tamaño FFT = 8192; ventana Hamming.....25
- Figura 5. Espectro de potencia de los ruidos sintetizados basados en los registros de campo de los sonidos de carretera, tren y coro (Tamaño FFT: 1024; ventana: Hamming). Ruido tren (Picos de frecuencia centrados: 1600 Hz, Q=8; 1990 Hz., Q=9; 2300 Hz., Q=15; 2900 Hz.,

Q=10; 3550 Hz., Q=12; 4100 Hz., Q=12).....26

Figura 6. Promedio  $\pm$  error estándar de la tasa de pulsos, esfuerzo de canto y duración de pulsos en respuesta a siete exposiciones a ruidos sintéticos de 120 s separados por silencios de igual duración, presentados a dos poblaciones de *P. thaul*. Diamantes negros: exposición crónica a altos niveles de ruido antropogénico (Águila Sur, N=15); Cuadrados blancos: exposición a bajos niveles de ruido antropogénico (Hospital, N=15). Abreviaciones: S: silencio; RT74: ruido de tren a 74 dB SPL; RA74: ruido de autopista a 74 dB SPL; RA86: ruido de autopista a 86 dB SPL; RC70: ruido de coro a 70 dB SPL; RCT75: ruido de coro y tren a 75 dB; RCA75: ruido de coro y autopista a 75 dB; RCA87: ruido de coro y autopista a 87 dB.....32



## LISTA DE ABREVIATURAS

- RVE : Respuesta vocal evocada
- RT74 : Ruido de tren a 74 dB SPL
- RA74 : Ruido de autopista a 74 dB SPL
- RA86 : Ruido de autopista a 86 dB SPL
- RC70 : Ruido de coro a 70 dB SPL
- RCT75 : Ruido compuesto por RC70 y RT74
- RCA75 : Ruido compuesto por RC70 y RA74
- RCA87 : Ruido compuesto por RC70 y RA86





## RESUMEN

El ruido antropogénico ha constituido una nueva fuente de interferencia, para los animales que dependen de la comunicación acústica. Pocos casos han sido reportados en anuros y no es bien entendido cómo enfrentan esta perturbación o cuál es el rol del coro. En este estudio de campo, machos de la especie *Pleurodema thaul* habitando sitios reproductivos en localidades con bajos y altos niveles de ruido de tráfico, fueron expuestos a siete ruidos sintéticos: tren, autopista a baja y alta intensidad, coro y tres estímulos compuestos por cada ruido antropogénico aislado junto con el ruido de coro. Machos de ambas localidades no mostraron diferencias significativas en la conducta vocal, sin embargo, todos los machos frente a estímulos conteniendo ruido de coro incrementaron la actividad vocal. Sólo los sujetos de sitios con bajos niveles de ruido ambiental modificaron la tasa de pulsos frente a los ruidos de tren y autopista de alta intensidad, los que acompañados de ruido de coro disminuyeron las variables temporales del canto respecto al coro aislado. Se concluye que la exposición crónica a altos niveles de ruido de baja frecuencia no influye en cambios conductuales de largo plazo en los machos de *P. thaul*, dada la selectividad por las señales coespecíficas. Las diferencias poblacionales, son mediadas por ajustes vocales de corto plazo dependientes del enmascaramiento de los sonidos coespecíficos por los ruidos antropogénicos sintéticos.



## ABSTRACT

Anthropogenic noise has become a new source of interference for animals that rely on acoustic communication. Few cases have been reported in anurans and is not well understood how they face this disturbance or what the role of the chorus is. In this field study, males of *Pleurodema thaul* inhabiting breeding sites in areas with low and high levels of traffic noise were exposed to seven synthetic noises: train, low and high highway, chorus, and three mixed stimuli composed of each anthropogenic noise with chorus noise. Males of both sites showed no significant differences in vocal behavior, however, all males simultaneously exposed to anthropogenic noise and chorus noise increased vocal activity. Only low-noise site subjects modified pulse rate in presence of train and high highway noises. Some individuals decreased the temporal variables in presence of train-chorus and high highway-chorus noises compared to isolated chorus noise condition. It is concluded that chronic exposure to high levels of low frequency noise does not influence long-term behavioral changes on males of *P. thaul*, given the conspecifics signals selectivity. Population differences are mediated by short-term vocal adjustments related to masking of conspecific sounds by synthetic anthropogenic noises.

## INTRODUCCIÓN

### **Comunicación acústica y ruido ambiental**

Las señales acústicas de animales terrestres al propagarse, usualmente están sujetas a alteraciones, que comprenden atenuación, degradación de la composición espectral y temporal e interferencia por ruido (Bradbury & Vehrencamp, 2011). En el contexto de la comunicación acústica, el ruido consiste en sonidos ambientales que compiten con la información transmitida entre emisor y receptor (Hartmann, 2007). La interferencia producida es mayor si existe superposición entre las frecuencias contenidas en el ruido y las de la señal acústica de un animal. Este grado de enmascaramiento depende también de la amplitud, frecuencia, distribución espacial y el patrón temporal del ruido respecto de la señal (Bradbury & Vehrencamp, 2011). El ruido asociado a la estructura y a las fuentes abióticas y bióticas del hábitat, limita la detección o discriminación eficiente de la estructura espectral y temporal original de una señal, afectando el espacio activo de las señales (Wiley & Richards, 1978; Brumm & Slabbekoorn, 2005), restringiendo la máxima área de transmisión de una señal al disminuir la amplitud relativa entre la señal y el ruido (Marten & Marler, 1977).

Los hábitats terrestres presentan distintos tipos y niveles de ruidos abióticos y bióticos, que afectan especialmente a grupos que dependen de la

comunicación acústica: mamíferos (Waser & Waser, 1977), aves (Douglas & Conner, 1999), anfibios (Erdtman & Lima, 2013), e insectos (Ronacher y col., 2000). Las señales acústicas de diversos animales se destacan de ruidos abióticos como el viento, flujos de agua (oleaje, cascadas, arroyos) o lluvia, (Dubois & Marten, 1984; Lengagne y col., 1999; Lengagne & Slater, 2002), siendo las señales acústicas que difieren de estos sonidos de fondo más audibles para el receptor. Adicionalmente, las fuentes naturales abióticas de ruido cobran particular importancia en regiones con moderada diversidad biológica, como en ambientes templados de latitudes subtropicales (e.g. Penna y col., 2005; Penna & Hamilton-West, 2007). Por otro lado, el ruido biótico constituye una de las fuentes de interferencia acústica más importantes en comunidades tropicales (e.g. Amézquita y col., 2005; Luther & Wiley, 2009). Las emisiones de coespecíficos constituyen una fuente importante de enmascaramiento en los sistemas de comunicación sonora, debido a la gran superposición espectral y temporal con las señales (Wells, 1977; Aubin & Jouventine, 1998; Bradbury & Vehrencamp, 2011). En hábitats terrestres las emisiones de insectos, los coros de aves y las agregaciones de anuros aportan los casos más estudiados (revisado en Bee & Micheyl, 2008). Las distintas fuentes de ruido de fondo influyen en el intercambio de información relacionado con la elección de pareja reproductiva (Richardson & Lengagne, 2010), las respuestas territoriales (Narins 1982), la coordinación entre padres y progenie (Jouventin & Aubin, 2002; Leonard & Horn, 2005) y las conductas anti-depredadoras (Chan y col., 2010).



Determinar cómo los animales confrontan los problemas relacionados con el ruido es importante para entender los mecanismos, función y evolución de los sistemas de comunicación. Existe una gran variedad de soluciones por parte de los animales en la emisión y la recepción de las señales acústicas en medio de ambientes naturales y urbanos ruidosos. En revisiones recientes se han sistematizado estas conductas considerando su curso temporal, en ajustes de largo y corto plazo de emisores y receptores para detectar, reconocer y discriminar las señales en contextos ruidosos (Brumm & Slabbekoorn, 2005; Brumm & Naguib, 2009). Respecto a las modificaciones conductuales de largo plazo, diversos estudios han mostrado que en ambientes dominados por torrentes, distintos animales producen señales con frecuencias altas, las que en algunos casos pueden llegar al rango ultrasónico (Dubois & Marten, 1984; Narins y col., 2004). Similares conductas se han reportado en ballenas (*Delphinapterus leucas*), cuyas señales de ecolocación contienen frecuencias más altas en ambientes marinos con mayores niveles de ruido biótico (Au y col., 1985). En hábitats urbanos, el pinzón doméstico (*Cardopapus mexicanus*) eleva la frecuencia mínima de los cantos en presencia de ruido urbano de baja frecuencia (Fernández-Juricic y col., 2005). También se ha observado el uso de canales sensoriales alternativos, por ejemplo se ha reportado comunicación multimodal en anuros bajo condiciones de alto ruido de fondo. Los machos usan señales visuales conspicuas, tal como el movimiento de patas, la apertura de la boca y movimientos corporales oscilantes (Amézquita & Hödl, 2004; Grafe y col., 2012).

Los ajustes de conductas vocales de corto plazo también han sido estudiados ampliamente. Estos podrían ser logrados por medio de cambios transitorios de la amplitud, frecuencia, rasgos temporales y ritmo del canto, y en casos de extensos repertorios, a través del uso selectivo de cantos con estructura diferente del ruido de fondo (Brumm & Slabbekoorn, 2005; Patricelli & Bickley, 2006)

El nivel de ruido de fondo es importante en la emisión y recepción de señales. Incrementar la amplitud del canto aumenta la relación señal-ruido, haciendo los cantos audibles en ambientes ruidosos (Cynx y col., 1998; Brumm y col., 2004). Otra posible respuesta de este tipo es incrementar la redundancia del mensaje, de modo de aumentar la probabilidad de recepción. Brumm & Slater (2006) reportaron en pinzones que habitaban cerca de cascadas y torrentes de agua, la capacidad de ajustar la redundancia de la señal aumentando la repetición del mismo tipo de canto en cada tren de producción vocal. Similar conducta se ha hallado en la codorniz japonesa *Coturnix coturnix japonica* (Potash, 1972). También, el incremento de la duración de las señales puede mejorar la recepción. El mono Tití común (*Callithrix jacchus*) incrementa la duración de cada sílaba de su canto en exposición a ruido de banda ancha (Brumm, 2004). En otro caso, las ballenas asesinas (*Orcinus orca*) incrementan la duración de sus vocalizaciones en presencia de ruido de botes (Foote y col., 2004). Otro comportamiento de ajuste a corto plazo es la adecuación de la temporalidad de los cantos, evitando la superposición de sus señales acústicas con cantos heterospecíficos en periodos de tiempo cortos (Brumm, 2006).

Los animales también pueden mejorar la comunicación, emitiendo sus señales cuando las condiciones para la transmisión son favorables. En interacciones acústicas interespecíficas del género *Neoconocephalus* (Orthoptera), *N. spiza* evita la inhibición de su conducta vocal por los cantos heterospecíficos, cambiando la periodicidad de la actividad a emisión diurna, en lugares donde se encuentran especies congéneres con actividad nocturna (Greenfield, 1988). Similar conducta fue encontrada en los machos del búho *Strix aluco*, los que disminuían abruptamente la producción vocal en noches con lluvias intensas (Lengagne & Slater, 2002).

### **Respuestas de anuros a interferencia acústica en ambientes naturales**

En este grupo de vertebrados, la evidencia sobre cambios evolutivos de largo plazo relacionados con interferencia es fragmentaria (Erdtmann & Lima, 2013). Narins y col. (2004) estudiaron una rana que habita a lo largo de ríos torrentosos en China (*Odorrana tormota*), cuyos cantos contienen componentes ultrasónicos. Estudios conductuales y neurofisiológicos han mostrado que las hembras de estos anuros también responden a señales con este tipo de frecuencias y su sistema auditivo posee neuronas sensibles a ultrasonido (Feng y col., 2006).

Los anuros exhiben distintos tipos de conductas vocales de corto plazo en presencia de interferencia por ruido. Se sabe que los machos ajustan activamente la temporalidad de producción de sus cantos a intervalos silentes, evitando la interferencia por vocalizaciones coespecíficas o heterospecíficas



(Páez y col., 1993; Grafe, 1996). Schwartz (1993) mostró que los machos de una rana tropical, *Hyla microcephala*, reducen activamente la interferencia acústica, de modo que el nivel de solapamiento vocal entre pares de machos coespecíficos en coros de hasta seis individuos es bajo. Esto permite mantener la estructura temporal de sus cantos intacta, rasgo vocal que en esta especie es importante para la atracción de las hembras. Similarmente, se evaluó la conducta de *Eleutherodactylus coqui* y *Eleutherodactylus portoricensis*, dos especies que vocalizan en simpatria, cuya conducta vocal es similar. Los machos de ambas especies, vocalizan durante cortas ventanas silentes entre estímulos que emulaban el sonido de fondo provocado por la intensa actividad vocal del coro (Zelick & Narins, 1983a; Zelick & Narins, 1983b). Estos autores plantean que la habilidad de las ranas para evitar la interferencia acústica coespecífica o heterospecífica, podría ser una respuesta evolutiva frente a la desventaja de permanecer en completa inactividad vocal en periodos de intensa actividad del coro, y podría representar una mejora en la eficiencia de comunicación en un ambiente acústico complejo e intenso. A diferencia de aves y mamíferos, estudios en este grupo no han aportado claras evidencias de incrementos en la amplitud de las vocalizaciones en presencia de ruido (López y col., 1988; Love & Bee, 2010).

Otra posibilidad de responder frente a alteraciones ambientales es modificar la frecuencia de las vocalizaciones. En anuros, se ha mostrado que machos de *Metaphrynella sundana*, una rana de Borneo que habita agujeros dentro de troncos de árboles, sintoniza la frecuencia dominante de sus

vocalizaciones a la frecuencia resonante de la cavidad del tronco, la cual depende de la cantidad de agua que contiene (Lardner & bin Lakim, 2002). En interacciones territoriales, también se encontró que los machos de *Rana clamitans* ajustan la frecuencia dominante de sus cantos. En general, los machos tendían a disminuir la frecuencia frente a estímulos sintéticos, emulando machos de mayor tamaño (Bee y col., 2000). En contraste con los estudios que muestran la capacidad de anuros para alterar la frecuencia de sus vocalizaciones en el corto plazo, existe evidencia de este tipo de modificaciones frente a enmascaramiento por ruido de fondo en ambientes naturales (Feng y col., 2006).

El sonido generado por las agrupaciones reproductivas de coespecíficos es una de las fuentes de ruido de fondo en ambientes naturales más conspicuas en anuros. Experimentos de fonotaxis han revelado que el sonido de fondo de un coro natural perjudica la detección de los cantos y afecta la habilidad de las hembras para discriminar entre cantos de machos coespecíficos en la especie *Hyla ebraccata* (Wollerman, 1999; Wollerman & Wiley, 2001). Adicionalmente, los machos de *H. ebraccata* redujeron la tasa de canto y la proporción de cantos agresivos frente a la señal de coro heterospecífico de *Hyla microcephala*, la cual mostraba un solapamiento espectral importante con su canto (Schwartz & Wells, 1983). Sin embargo, se ha mostrado que el ruido a niveles moderados, puede estimular las respuestas de hembras y machos de anuros (Ehret & Gerhardt, 1980, Narins, 1982). Por ejemplo, los machos de *Hyla microcephala* incrementaron la duración y la tasa

del canto frente a ruido de coros coespecíficos (Schwartz, 1991).

En anuros chilenos, la interferencia acústica por ruidos que se superponen con el espectro de las señales naturales, produce respuestas conductuales contrastantes en distintas especies. Estudios en *Batrachyla antartandica* y *Eupsophus calcaratus*, especies del bosque templado del sur, han mostrado que los machos incrementan la actividad vocal en presencia de ruidos abióticos naturales y sintéticos que tienen un alto solapamiento espectral con los cantos coespecíficos (e.g. Penna y col., 2005; Penna & Meier, 2011). En particular, los ruidos naturales de lluvia y arrollo tienen un efecto excitador sobre la conducta vocal de *E. calcaratus*, al igual que el ruido sintético que imita la actividad vocal del coro coespecífico. En ambas situaciones, los machos aumentan la tasa de canto a niveles moderados de diversos ruidos (Penna y col., 2005). Sin embargo, una especie congénere, *E. emiliopugini*, no mostró cambios significativos en las respuestas vocales frente a los distintos tipos de ruido (Penna & Hamilton-West, 2007).

### **Interferencia acústica por ruido antropogénico**

La contaminación acústica antropogénica impide la transmisión de señales y enmascara los sonidos naturales (Rabin y col., 2003). Los sonidos antropogénicos son producidos en ambientes modificados por los seres humanos (i.e. áreas residenciales, centros comerciales, centros urbanos). Específicamente, los diversos sistemas de transporte (i.e. automóviles, trenes, barcos, aviones) han demostrado ser las principales fuentes de alteración



acústica generadas por el hombre y tienen características de amplitud, espectral, temporal y espacial diferentes (Warren y col., 2006; Hartmann, 2007). En general, el ruido antropogénico es típicamente de alta intensidad y baja frecuencia, lo que favorece su propagación (Blickley & Patricelli, 2010). Este sonido puede enmascarar vocalizaciones, especialmente aquellas de baja frecuencia, reduciendo el espacio activo de comunicación de diversos animales (Brumm & Slabbekoorn, 2005).

El ruido ambiental es considerado una característica ubicua del ambiente acústico, y diversos estudios muestran adaptaciones conductuales frente al impacto de las fuentes naturales de ruido, sin embargo, la reciente y abrupta introducción a gran escala del ruido antropogénico en ambientes naturales, podría limitar la capacidad de responder a estas intrusiones en animales que dependen de la comunicación acústica (Patricelli y Blickley, 2006; Barber y col., 2010).

Se sabe que el ruido generado por humanos afecta a los animales en un amplio rango. En mamíferos marinos, el tráfico de barcos causa reducción del área de detección de las señales acústicas submarinas y podría estar asociado a un estado de estrés fisiológico relacionado con niveles basales de glucocorticoides. Además, se ha encontrado que este tipo de sonido provoca cambios temporales de los umbrales auditivos, afectando la habilidad para detectar señales (Hatch y col., 2012; Rolland, 2012; Kastak & Schusterman, 1996). En animales de ambientes terrestres se ha encontrado que el ruido antropogénico provoca alteraciones de la conducta anti-depredadora de

vigilancia en contextos de alarma y un efecto negativo sobre las conductas de forrajeo (Rabin y col., 2006; Schaub y col., 2008). Las actividades de anidamiento de aves también se han visto afectadas por la exposición directa a perturbaciones acústicas. La presencia de ruido antropogénico se ha asociado además, a alteraciones en la riqueza de especies y en las interacciones de depredación (Delaney y col., 1999; Francis y col., 2009).

Las fuentes más conspicuas de ruido antropogénico en ambientes terrestres son los ruidos de tráfico y el urbano, este último mayoritariamente generado por automóviles. Debido a que las carreteras están ampliamente distribuidas y los núcleos de población son centros crecientes de actividades humanas con altos niveles de sonido, es necesario entender en qué magnitud esta alteración influye sobre la comunicación acústica en animales terrestres (Warren y col., 2006; Barber & col., 2009).

Estudios en aves han aportado considerable evidencia al respecto. Brumm (2004) condujo un estudio de campo con ruiseñores (*Luscinia megarhynchos*) expuestos a ruido de tráfico. Los animales incrementaron la amplitud de sus vocalizaciones frente a altos niveles de este sonido ambiental. Muchas especies vocalizan a frecuencias más altas en exposición a fuentes de ruido antropogénico de baja frecuencia, lo cual reduciría la susceptibilidad de enmascaramiento de las señales. Diversos estudios han mostrado esta evidencia por medio de correlaciones positivas entre el incremento de la frecuencia del canto y el aumento del nivel de ruido (Slabbekoorn & Peet, 2003; Fernández-Juricic y col., 2005; Parris & Schneider, 2009), y por comparaciones

entre aves que habitan áreas urbanas y rurales (Slabbekoorn & den Boer-Visser, 2006; Nemeth & Brumm, 2009; Mockford & Marshall, 2009). También se han documentado modificaciones temporales de la actividad vocal en ambientes urbanos, donde se registró la producción vocal dentro de intervalos menos severos de interferencia (Fuller y col., 2007).

Habib y col. (2007) realizaron un estudio sobre los efectos del ruido industrial en el ave *Seiurus aurocapilla*, en el cual se controlaron factores adicionales al ruido. En esta investigación se mostró la influencia de la alteración acústica en el éxito de apareamiento y la estructura de edad, sin embargo, la evidencia sobre los efectos de las perturbaciones antropogénicas acústicas en la conducta vocal de aves, aún carece de claridad. Resultados contradictorios se han discutido en explicaciones alternativas al efecto directo del ruido sobre las poblaciones de estos vertebrados (Fernández-Juricic y col., 2005; Slabbekoorn & den Boer-Visser, 2006; Nemeth & Brumm, 2009). Por ejemplo, se encontró que las modificaciones vocales de aves urbanas están relacionadas con la densidad poblacional, lo que alteraría el estado motivacional mediante el incremento de las interacciones entre machos (Ripmeester y col., 2010; Hamao y col., 2011). Además, Summers y col. (2011) mostraron que la baja abundancia y diversidad de aves en territorios cercanos a una autopista, podría estar principalmente atribuida a la mortalidad por colisión y no al ruido de tráfico.

La interferencia acústica por ruido antropogénico ha sido relativamente poco estudiada en anuros (Laiolo, 2010). En estudios no experimentales en que



se ha relacionado el ruido de fondo con las características de las vocalizaciones de animales que habitan en localidades con distintos niveles de ruido, se han encontrado diferencias en la frecuencia dominante entre poblaciones, sin embargo, debido a diferencias en el tamaño corporal entre las poblaciones analizadas, no resulta claramente concluyente que las diferencias en frecuencia dominante dependan de la exposición a ruido (Parris y col., 2009; Hoskim & Goosem, 2010).

En estudios donde se ha expuesto a sujetos o poblaciones a ruido antropogénico generado experimentalmente, se han reportado respuestas temporales opuestas. *Litoria reholcola* y *Dendropsophus triangulum* incrementaron significativamente la tasa de canto (Kaiser & Hammers, 2009; Hoskim & Goosem, 2010), mientras que *Hyla arborea* mostró una reducción de la actividad vocal frente a este ruido (Lengagne, 2008). En estudios que consideraron grupos de especies, también se mostró que la exposición prolongada a ruido de tráfico afecta de manera diferente la actividad vocal en distintas especies de anuros tropicales, produciendo incrementos o disminuciones en la actividad vocal (Kaiser y col., 2011). Adicionalmente, Sun & Narins (2005) evaluaron las respuestas vocales de machos de *Rana taipehensis* y otras especies de anuros asiáticos al ruido producido por el paso de un avión, encontrando que los machos de *R. taipehensis* incrementaban la tasa de canto mientras las otras especies de la agregación disminuían esta característica vocal, en presencia de la misma interferencia. Sin embargo, es posible que el incremento vocal de *R. taipehensis* sea en respuesta a la

disminución de la actividad vocal de las otras especies y no al incremento del ruido antropogénico. Lengagne (2008), además de reportar la disminución de la tasa de canto en presencia de ruido de tráfico, estudió la influencia del ambiente social en la respuesta a ruido. Este autor encontró que los individuos expuestos a ruido de coro tendían a mantener su actividad vocal en presencia de ruido antropogénico.

En anuros, se han llevado a cabo estudios de correlación entre los niveles ambientales de ruido antropogénico y la actividad vocal, como también, estudios experimentales de exposición a ruido. En sólo un trabajo se ha expuesto a animales que viven en sitios con distinto nivel de ruido antropogénico, a reproducción experimental de sonidos (Cunnington & Fahrig, 2010). En este estudio, cuatro especies que habitaban sitios con alto y bajo nivel de ruido de tráfico fueron evaluadas, exponiendo a los sujetos que habitaban ambientes con bajo nivel de sonido a un ruido de autopista previamente grabado, equivalente al encontrado en sitios con alto nivel de ruido ambiental. Los individuos de tres especies (*Rana clamitans*, *R. pipiens* e *Hyla versicolor*) disminuyeron su actividad vocal a tasas similares a la encontrada en la actividad basal de machos habitando sitios con alto nivel de ruido. La cuarta especie, *Bufo americanus*, no mostró diferencias en ninguna de estas condiciones. Los autores concluyen que los anuros estudiados poseen una plasticidad en la conducta vocal que les permite mantener la comunicación acústica en presencia de ruido.

Los estudios citados en su conjunto muestran que los ruidos

antropogénicos tienen efectos variados en la comunicación acústica de anuros. En particular, Cunnington & Farhig (2010) evaluaron la conducta vocal de anuros en sitios con distinta exposición permanente a ruido antropogénico reproduciendo experimentalmente ruido de tráfico ante individuos que habitaban en sitios libres de ruido, encontrando que la actividad vocal de estos se hacía similar a la de individuos siempre expuestos a esta perturbación acústica. En el presente estudio se realizaron exposiciones experimentales en dos poblaciones del anuro *Pleurodema thaul*: una permanentemente expuesta a altos niveles de ruido antropogénico de tráfico y otra no expuesta a esta interferencia. Además, considerando que en los ambientes templados naturales la mayor fuente de ruido proviene de los coros de la propia especie, resulta oportuno evaluar de qué manera la exposición a este tipo de ruido - que representa el contexto social en que los animales se encuentran - afecta la comunicación por sonido en anuros. En particular, dos preguntas son planteadas: ¿De qué modo las conductas vocales de machos expuestos y no expuestos a ruido antropogénico crónico, son alteradas en presencia de ruidos experimentales sintéticos de tren y tráfico? y ¿De qué manera las respuestas vocales se modifican por el coro coespecífico, en sujetos que viven en ambientes con altos y bajos niveles de ruido antropogénico?

En este estudio se compararon las vocalizaciones de *Pleurodema thaul* en sitios con alta y baja exposición a ruidos antropogénicos. También, sujetos de ambos ambientes fueron expuestos a ruidos sintéticos representativos de autopista, tren y coro coespecífico, para evaluar el efecto de la exposición crónica a ruido



en las respuestas vocales y la influencia del contexto social en las respuestas a ruidos antropogénicos.

## **Hipótesis**

La actividad vocal de los machos de *P. thaul* depende de la exposición crónica al ruido. Los sujetos que habitan en ambientes acústicos perturbados por ruido antropogénico mostrarán menores cambios en la conducta vocal frente a exposiciones experimentales a ruido antropogénico, respecto de los individuos que habitan sitios no expuestos a esta interferencia. Estos cambios serán dependientes del contexto social de los individuos, reproducido por exposiciones a ruido de coro coespecífico.

## **Objetivos**

### **Objetivo general**

Caracterizar la actividad vocal de machos de *P. thaul* en sitios con altos y bajos niveles ambientales de ruido antropogénico al ser expuestos a ruidos antropogénicos y de coro coespecífico sintetizados, para determinar si las respuestas dependen de las diferencias acústicas de los ambientes acústicos en que habitan.

### **Objetivos específicos**

1. Caracterizar la estructura espectral y el nivel de sonido de los ambientes

acústicos en lugares de reproducción de *P. thaul* con altos y bajos niveles de ruido antropogénico. Estas mediciones permitirán establecer las características de los ruidos sintéticos que serán utilizados en la estimulación experimental.

2. Medir la actividad vocal basal de los machos de *P. thaul* que habitan en sitios con alto y bajo nivel de ruido antropogénico para determinar si existen diferencias entre ambas condiciones.
3. Comparar la actividad vocal de los machos de *P. thaul* que habitan en sitios con alto y bajo nivel de ruido antropogénico durante exposiciones a ruidos sintetizados de autopista y tren.
4. Comparar la actividad vocal de machos de *P. thaul* que habitan en sitios con alto y bajo nivel de ruido antropogénico durante exposiciones a ruido sintetizado de coro coespecífico presentado solo y simultáneamente con ruido antropogénico, para determinar interacciones entre ambos tipos de estimulación.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sujetos y sitios de estudio

En este estudio se registraron las RVE de *Pleurodema thaul* en dos poblaciones distantes 10 Kms., las que se ubicaron en las localidades de Hospital (33°52'11.93"S, 70°44'47.42"O) y Águila Sur (33°54'25.99"S, 70°43'55.20"O), en la zona central de Chile. Los experimentos se realizaron desde septiembre a diciembre de 2011, entre las 2100 y las 0100 horas. Esta especie de anuro se extiende latitudinalmente desde Carrera Pinto en la Región de Atacama (27°06'40.2", 69°53'44.3") hasta la región de Aysén (34° aproximadamente), encontrándose ampliamente distribuida en la zona central (Correa y col. 2010; Lobos y col. 2010). Las vocalizaciones de *P. thaul* son compuestas por una serie de pulsos de amplitud modulada, los cuales son producidos en trenes de duración variable. El llamado de la especie es de naturaleza espectral armónica, concentrando mayoritariamente la energía cerca de los 2 kHz, es decir, la frecuencia dominante del canto (Penna & Solis 1998, Fig.1).

En Hospital (sitio control), las agrupaciones reproductivas de *P. thaul* se encontraban en claros de vegetación a orillas del río Angostura, separadas entre sí por parches de bosque y arbustos. El ambiente acústico era dominado por el ruido de coros coespecíficos. Este sitio se encontraba a 2 Kms. de la ruta



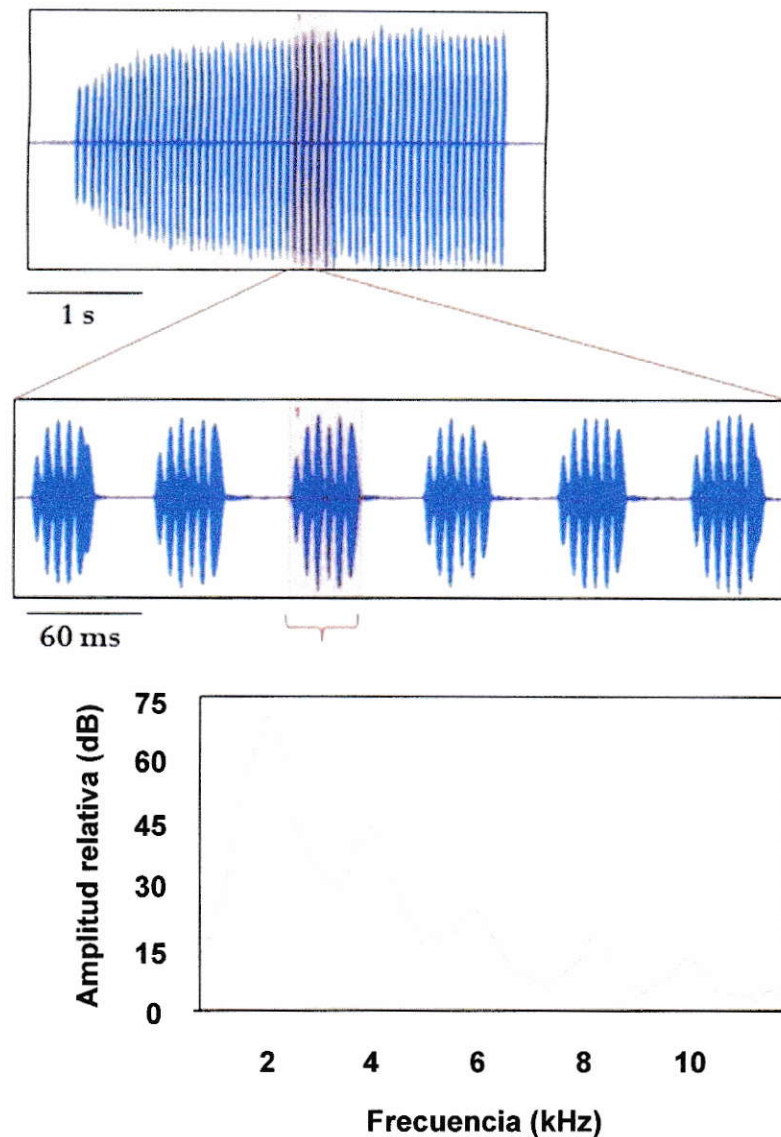


Figura 1. A: Oscilograma del llamado de advertencia de *P. thaul* de la zona central de Chile, localidad de Hospital ( $33^{\circ}52'11.93''\text{S}$ ,  $70^{\circ}44'47.42''\text{O}$ ). B: Ampliación mostrando la estructura temporal pulsada de un segmento de la vocalización, detallando la amplitud modulada intrapulso. C: Espectro de potencia de un pulso, mostrando la estructura armónica del canto, con la frecuencia dominante cerca de los 2 kHz.

5 sur. La población de Águila Sur (sitio experimental) se distribuyó formando coros asociados a pozas en el borde del río Angostura. En este sitio el río se

encuentra entre la Ruta 5 sur, la carretera de tránsito nacional, y la línea férrea nacional. Las pozas donde se encontraba *P. thaul* se encontraban a 20 m. aproximadamente de la autopista y a 170 m. de la línea férrea. Los individuos se encontraban constantemente expuestos a ruido de tráfico de vehículos y cada 30 min. aproximadamente, se agregaba el ruido de un tren. En cada locación registramos el ambiente acústico para obtener las características espectrales y los niveles de sonido de los ruidos presentes. El espectro en Águila Sur era dominado por bajas frecuencias, debido al ruido de tráfico proveniente de la autopista y el ruido de paso del tren, mientras que en Hospital el ruido de coro coespecífico jugaba el rol más importante. En ambos sitios las estridulaciones de grillos estuvieron presentes. Estas poblaciones fueron elegidas debido a su accesibilidad y por la posibilidad de exponer individuos aislados a sonidos sintéticos (Fig. 2).

### **Registros de ruidos**

Para obtener los perfiles espectrales de los ruidos del tráfico de la autopista (RA), tren (RT) y de coro (RC), se utilizó un micrófono Sony C-74 y el micrófono de un sonómetro (Brüel & Kjaer 2230) conectados al canal izquierdo y derecho, respectivamente, de una grabadora digital (Tascam DR100), utilizando una tasa de muestreo de 44.1 KHz. RA fue grabado en un transecto de 600 m. de longitud, que se extendía paralelo a la carretera, en el que se hicieron registros con los micrófonos ubicados a nivel del suelo a distancias de 20-40 m. del

borde de la autopista. En cada punto de registro se grabó durante 5 minutos. Este posicionamiento permitía registrar el continuo paso de vehículos próximos y distantes por la autopista.

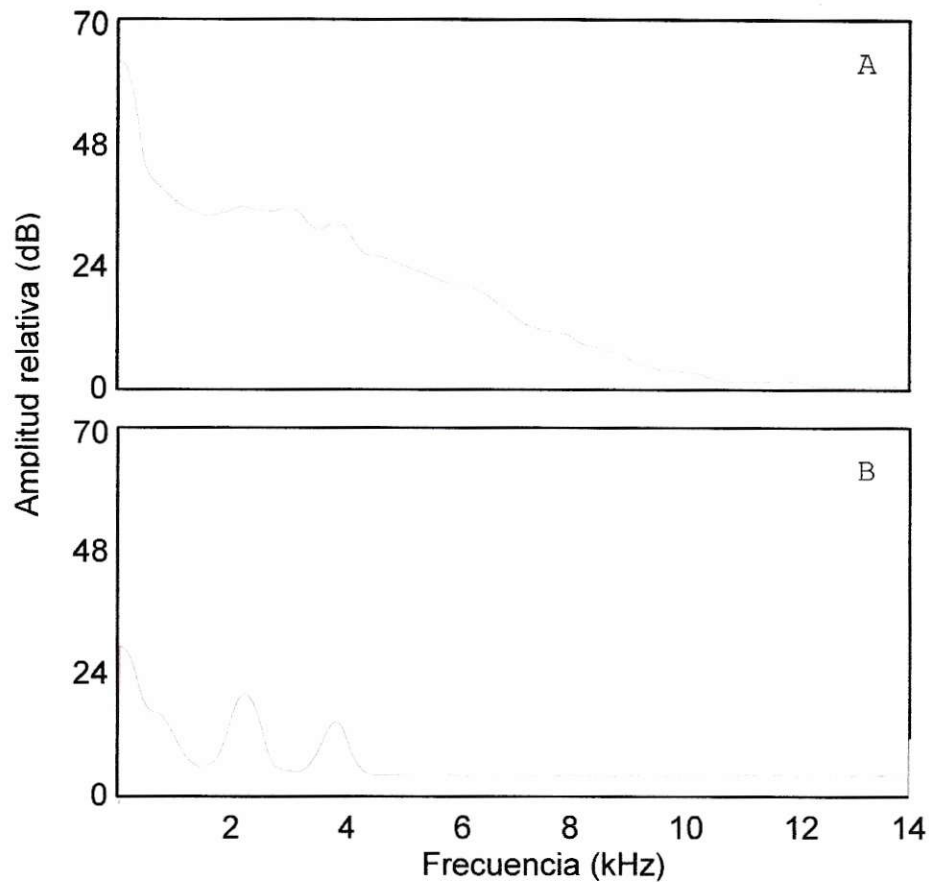


Figura 2. Espectros de potencia de los sitios de estudio expuestos a alto (A) y bajo (B) nivel de ruido de fondo. FFT: 8192, Ventana: Hamming.

El RT fue grabado de manera similar a RA, en un transecto de 500 m. de longitud aproximada. En este caso, los micrófonos se ubicaron a 10 m. de la línea férrea en lugares en que la topografía del terreno favoreciera el aislamiento del ruido de la autopista que corría paralela a la línea férrea, a una



distancia de 1 Km. aproximadamente. En ambos casos se registró a lo largo del transecto en 10 posiciones distantes al menos 50 metros, para obtener muestras representativas de la variación de las características espectrales y temporales de estos sonidos (Fig. 3). El RC se grabó con la misma instrumentación, entre las 2100 y las 0000 hrs., durante actividad vocal intensa de coros de *P. thaul*. Estos últimos registros se obtuvieron en la población de Hospital, debido a la presencia constante de ruido antropogénico en los sitios experimentales de Águila Sur, se realizaron seis registros de 5 minutos, con el

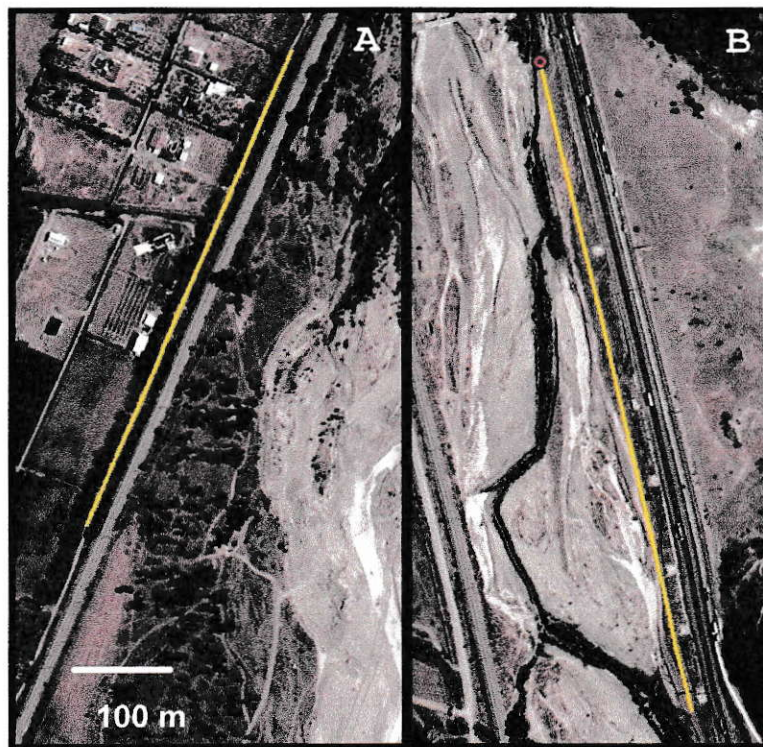


Figura 3. Transectos de 500 (A) y 600 (B) metros donde se realizaron los registros de los ruidos de tren (N = 10) y autopista (N = 10), respectivamente, en la localidad permanentemente expuesta a ruido antropogénico (Águila Sur). El círculo rojo indica la posición GPS del sitio de estudio en esta localidad 33°54'25.99"S, 70°43'55.20"O.



micrófono ubicado a 5 m. de los animales más próximos, con el fin de obtener registros de coros en que no predominaran cantos de animales individuales.

Para determinar los niveles de presión de sonido que se utilizarían en las presentaciones experimentales, medimos las intensidades de RA y RC en los sitios de canto de *P. thaul* en la localidad de Águila Sur. Realizamos mediciones del nivel de sonido equivalente continuo ( $L_{eq}$ ), mínimo ( $L_{min}$ ) y máximo ( $L_{max}$ ) durante 1 minuto, utilizando un sonómetro Brüel y Kjaer 2250. Las mediciones de sonido equivalente continuo corresponden al nivel de sonido promedio en un intervalo de tiempo definido. Esta medición posee la energía acústica equivalente a la fluctuación real del sonido en el mismo periodo de tiempo, y se define como:  $L_{eqT} = 10 \log_{10} (1/T) \int_0^T (P(t)/P_0)^2 dt$  (Hassal & Zaveri 1988). Las mediciones de intensidad de sonido de RA fueron hechas entre las 1700 y las 1900 horas en el borde del río Angostura, a nivel del suelo, en sitios donde cantaban por la noche machos de *P. thaul*, a distancias entre 25 y 30 m. de la carretera. Estas mediciones se hicieron en horas previas al inicio de la actividad vocal de *P. thaul* con el objeto de evitar la interferencia generada por los coros de esta especie. Mediciones de RA realizadas durante el periodo de registro experimental dieron valores similares a los obtenidos en horas diurnas. El  $L_{eq}$  promedio  $\pm$  SD de RA fue  $73.3 \pm 1.8$  dB-RMS (Escala lineal, N=10), el  $L_{min}$ :  $58,9 \pm 1,2$  dB-RMS; y el  $L_{max}$ :  $87,7 \pm 3,2$  dB-RMS. En Hospital el ruido ambiental medido en la noche durante intervalos de 1 minuto en ausencia de actividad vocal de *P. thaul* fue  $47.3 \pm 1.9$  dB-RMS (promedio  $\pm$  SD) (Escala lineal, N=5).

El nivel de sonido de RC fue medido en ambos sitios experimentales entre las 2000 y las 2300 horas utilizando el análisis espectral del sonómetro Brüel y Kjaer 2250 a una resolución de 1/3 de octava. En particular, las amplitudes de interés fueron medidas en la banda centrada a 2 KHz. (frecuencias límites 1697 Hz. y 2303 Hz.), debido a que corresponde al rango de frecuencia dominante del canto de *P. thaul* (Penna & Solis, 1998). Estas mediciones se realizaron con el micrófono del sonómetro ubicado a 1.5 metros sobre el nivel del agua y al centro de las agrupaciones reproductivas entre las 2100 y las 2300 horas. Los animales más próximos distaban en aproximadamente 1.5 metros desde el punto de medición, lo que prevenía el predominio de cantos individuales en los registros. Las amplitudes  $L_{eq}$  promedio  $\pm$  SD fueron  $66.3 \pm 3.1$  dB SPL (promedio  $\pm$  SD,  $L_{max} = 74,4 \pm 2,7$  dB-RMS, N = 6) en Hospital y  $66.8 \pm 4.2$  dB SPL (promedio  $\pm$  SD,  $L_{max} = 75,5 \pm 3,4$  dB-RMS N = 6) en Águila Sur. En esta última localidad, la medición del nivel de sonido con el filtro de frecuencias del sonómetro permitió evaluar esta variable fuera del rango de frecuencias más representado de RA (Figura 2) y, además, se realizó en periodos cuando el paso de vehículos disminuía notoriamente (0230 – 0330 hrs.).

### **Análisis de sonido y preparación de estímulos**

Los registros de los ruidos fueron transferidos a un computador (iMac) y analizados espectralmente utilizando el programa Adobe Audition v.3.0 (Adobe systems incorporated 1995-2007). Las grabaciones de RA (N=10), RT (N=10)

y RC (N=6) fueron estandarizadas en amplitud, utilizando la función "normalización" en Audition y, luego, se editaron en secuencia evitando discontinuidades en las uniones de los segmentos agregados. Al término de este procesamiento, se obtuvieron tres archivos conteniendo la totalidad de los registros de RA (50 min.), RC (30 min.) y RT (40 s.). Para los registros de RT originales que tenían una duración de seis segundos aproximadamente, el inicio y fin de cada segmento fueron definidos visualmente en los oscilogramas y se consideraron intervalos de tiempo en los que la amplitud del ruido (en valores RMS) era dos veces mayor que el ruido ambiental previo al paso del tren.

Desde cada uno de los tres archivos previamente editados conteniendo todas las grabaciones de cada tipo de ruido, se obtuvieron los perfiles espectrales representativos, mediante el análisis de frecuencias del programa Adobe Audition, el cual genera, por defecto, un espectro de poder promedio de la selección temporal indicada. Los dos ruidos antropogénicos tenían espectros con predominio de frecuencias bajas pero mostraron diferencias en la disminución de la energía hacia frecuencias altas. El RA mostró el máximo espectral en 28.5 Hz, descendiendo 72.0 dB de amplitud hasta los 12000 Hz a una tasa de  $5.1 \pm 5.4$  dB (promedio  $\pm$  DE) cada KHz. Sobre este límite, la amplitud del espectro se mantuvo constante hasta los 20 KHz. El espectro de RT tuvo una frecuencia máxima en 25.5 Hz y mostró un descenso paulatino de 56.0 dB hasta los 12 KHz., a una tasa de  $3.3 \pm 2.2$  dB (promedio  $\pm$  DE) por KHz. Entre 12 y 20 KHz. hubo una diferencia de 18.7 dB (Fig. 4).



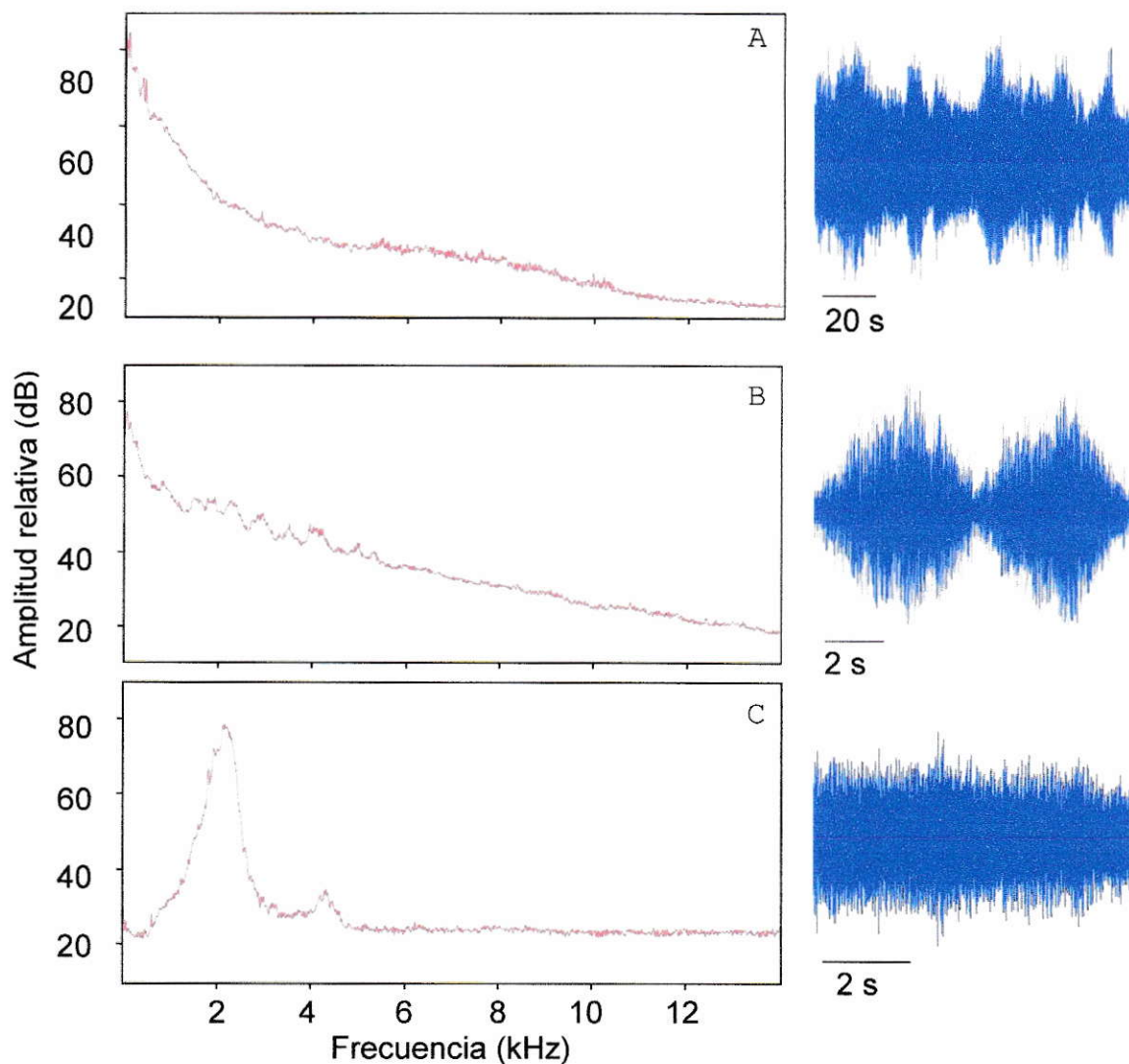


Figura 4. Espectros de potencia y oscilogramas de los ruidos antropogénicos de Autopista (A) y Tren(B) registrados en Águila Sur y el ruido de Coro (C), registrado en ambas localidades. Este último se muestra luego de aplicar un filtro entre 20 Hz. y 1000 Hz. Tamaño FFT = 8192; ventana Hamming.

Adicionalmente, el perfil espectral de RT contenía un incremento en la distribución de energía entre los 1500 Hz. y 5500 Hz. aproximadamente, comparado con RA (Fig. 4). EL RC tuvo un espectro con una frecuencia



dominante de 2171,8 Hz. y una segunda armónica en 4312.0 Hz. con una amplitud 38.43 dB bajo la frecuencia dominante (Fig. 4).

Los ruidos sintéticos fueron generados con el programa Adobe Audition v.3.0, filtrando digitalmente un ruido blanco con la envolvente espectral promedio de RA, RT y RC. La distribución de la energía espectral fue ajustada inicialmente utilizando el ecualizador gráfico del menú “Filtro y Ecuación (EC)” de Adobe Audition, para luego realizar ajustes con mayor especificidad y precisión con el ecualizador paramétrico. Esta herramienta permitió moldear los picos de energía espectral propios del ruido de tren, para lo cual se definieron distintos valores de Q (frecuencia central u objetivo/ancho de banda) asociados

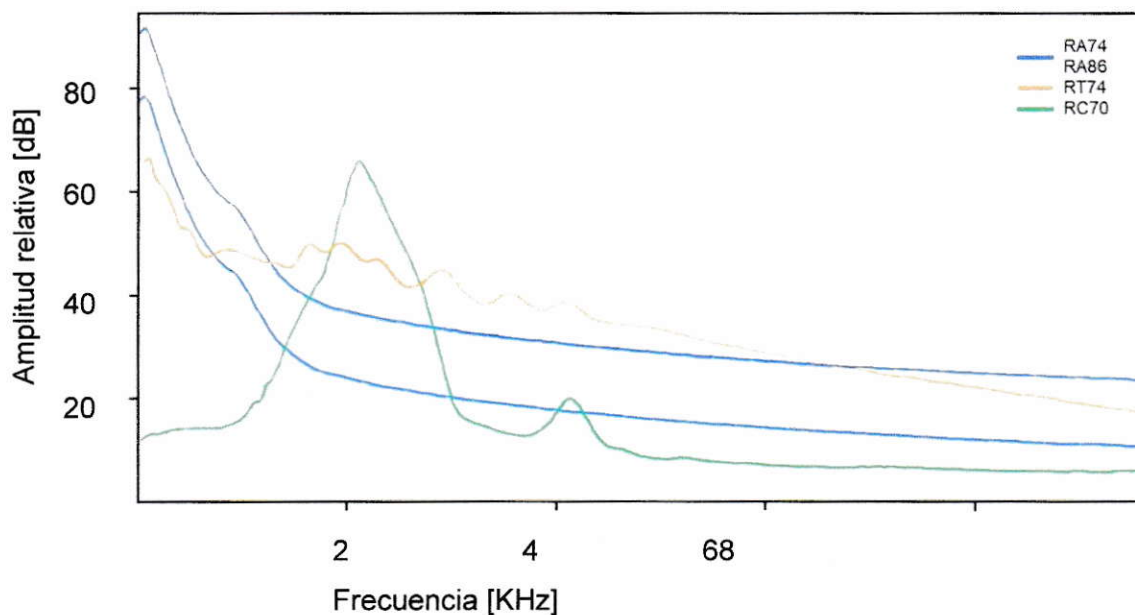


Figura 5. Espectro de potencia de los ruidos sintetizados basados en los registros de campo de los sonidos de carretera, tren y coro (Tamaño FFT: 1024; ventana: Hamming). Ruido tren (Picos de frecuencia centrados: 1600 Hz, Q=8; 1990 Hz., Q=9; 2300 Hz., Q=15; 2900 Hz., Q=10; 3550 Hz., Q=12; 4100 Hz., Q=12).

a los picos de frecuencia. De esta manera, se sintetizaron ruidos de RA, RT y RC de 120 s. de duración (Fig. 5).

Los ruidos sintéticos fueron reproducidos a distintos niveles de presión de sonido medidos en la posición de los sujetos, considerando las intensidades registradas en cada sitio de estudio (ver sección anterior). El ruido de autopista sintético fue reproducido al nivel promedio y cercano al nivel máximo medido en los sitios de canto de *P. thaul*, es decir, 74 dB SPL-RMS (RA74) y 86 dB SPL-RMS (RA86). RT fue reproducido a 74 dB SPL-RMS (RT74), considerando que los coros de *P. thaul* están expuestos a este nivel de presión de sonido en sectores donde el río Angostura es cercano a la línea férrea entre 15 m. y 25 m. aproximadamente en A. Sur. El RC fue reproducido a 70 dB SPL-RMS (RC70), considerando la intensidad promedio a la cual se ven expuestos los machos de esta especie en las agregaciones reproductivas (Penna & Solís, 1998).

Adicionalmente, se generaron tres ruidos sintéticos mezclando RC70 con cada uno de los ruidos antropogénicos independientemente (RT74, RA74 y RA86). Las amplitudes relativas entre los estímulos originales se mantuvieron intactas una vez mezclados. Los sonidos compuestos por coro y tren (RCT) y coro y autopista de baja intensidad (RCA) fueron transmitidos a 75 dB SPL-RMS, mientras que el ruido de coro y autopista de alta intensidad se transmitió a 87 dB SPL-RMS, correspondiendo a las amplitudes resultantes de la mezcla de los distintos tipos de sonido. Entonces, las series de estimulación contenían cuatro ruidos puros (RT74, RA74, RA86 y RC70), dos ruidos compuestos por

RA y RC (RCA75 y RCA87) y un ruido producido por la mezcla entre RT y RC (RCT74). Todos estos ruidos tenían una duración de 120 s.

### **Instrumentación y procedimiento experimental.**

Expusimos 15 sujetos experimentales en cada población a la serie de ruidos entre las 2100 y las 0100 horas. Estudios previos han mostrado que este tamaño de muestra permite caracterizar los patrones de respuesta a interferencias de ruido (Penna y col., 2005; Penna & Hamilton-West, 2007). Los ruidos sintéticos antropogénicos y coespecífico fueron reproducidos con un iPod nano (Apple Computer Inc.) conectado a un amplificador (Nakamichi PA-202). Durante los experimentos, los ruidos fueron reproducidos a las presiones de sonido previamente establecidas con un parlante (Polk audio MM10a) ubicado a 1 m. frente al sujeto experimental. Las respuestas vocales evocadas se registraron con un micrófono direccional (Sony C-74) posicionado entre el sujeto experimental y el parlante, conectado al canal izquierdo de una grabadora digital (Tascam DR-100). Durante los experimentos, los ruidos presentados fueron grabados en el canal derecho de la grabadora desde el reproductor Ipod a través de un cable de conexión, con el fin de obtener la relación temporal entre los estímulos y las respuestas vocales evocadas. Las sesiones experimentales se iniciaban y finalizaban registrando la actividad vocal basal del sujeto por 2 minutos seguidos por la presentación de los ruidos de 120 s. de duración separados por 120 s. de silencio entre ruidos sucesivos. Los dos intervalos de registro de la actividad basal más las 7 presentaciones de ruidos y



los 7 silencios entre éstos, determinaron una duración total de cada sesión experimental de 32 minutos. EL orden de presentación de los ruidos seguía secuencias aleatorias diferentes para cada individuo experimental. Durante los experimentos se suprimió la actividad vocal de los vecinos, agitando suavemente la vegetación cercana a ellos. Al término de cada sesión, la temperatura del sustrato y del aire fueron medidas con un termómetro (Digi-sense 8528-20) y la humedad relativa con un higrómetro (Extech RH390). Los sujetos experimentales fueron capturados para medir su longitud y masa corporal. Una vez terminado el estudio, los individuos fueron devueltos a los sitios desde donde fueron capturados.

#### **Análisis de respuestas vocales evocadas**

Los registros de las RVE fueron transferidos digitalmente a un computador (iMac), donde fueron analizados en el programa Raven Pro v.1.3 (Laboratorio de Ornitología de Cornell, Ithaca, Nueva York, E.E.U.U.). El pulso fue definido como la unidad básica de análisis y fueron seleccionados utilizando el detector espectral automatizado del programa Raven, con lo cual se extrajeron las diversas medidas temporales y la frecuencia dominante. Cuatro variables acústicas fueron consideradas para el análisis: tasa de pulsos (pulsos/min), duración de pulsos (ms.), latencia desde inicio de estímulo a inicio de respuesta (s.) y frecuencia dominante (Hz.). El efecto de la exposición a ruidos sintéticos (RT74, RA74, RA86, RC70, RCT75, RCA75 y RCA87) fue puesto a prueba mediante el uso de un ANOVA de medidas repetidas de una



vía, aplicado a la población expuesta a alto (Águila Sur) y bajo nivel de ruido (Hospital). Se utilizaron contrastes para investigar efectos específicos durante el protocolo experimental en aquellas variables que probaron ser significativas, evaluando las diferencias entre las respuestas a los ruidos sintéticos y los silencios que precedían a cada una de estas exposiciones y las diferencias entre las variables analizadas a los distintos estímulos. Los tratamientos fueron ordenados independientemente de la presentación temporal en las sesiones experimentales. Con el objeto de evaluar el supuesto de esfericidad en las pruebas de medidas repetidas, se realizó una prueba de Mauchley. La varianza a través de los tratamientos fue evaluada con la prueba de Levene y la normalidad mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Las variables dependientes que no cumplieron el supuesto de normalidad, fueron transformadas ( $X^{0.5}$ : tasa de pulso, esfuerzo de canto, latencia;  $X^2$ : frecuencia dominante).

Para evaluar la dependencia de la actividad vocal de los factores ambientales (temperatura del agua, temperatura del aire, humedad) y un eventual efecto de la localidad, se realizó un análisis de covarianza entre estos determinantes y las variables acústicas medidas durante la actividad basal. Las características físicas de los sujetos y los factores ambientales medidos en cada sitio de estudio fueron comparados con pruebas de t para muestras independientes. Todos los análisis estadísticos fueron llevados a cabo con el programa STATISTICA 7.0 (StatSoft, Inc. 1984-2004; StatSoft, Inc., Tulsa, Oklahoma, USA).

## RESULTADOS

### Condiciones ambientales, sujetos y actividad vocal basal

El análisis de las condiciones ambientales medidas en Hospital y Águila Sur mostró que la temperatura del agua y la humedad ambiental fueron mayores en Hospital, mientras que la temperatura del aire no mostró diferencias significativas y las características físicas de los sujetos de Hospital y Águila Sur fueron similares (Tabla 1).

Tabla 1. Comparación de las características corporales de los individuos, condiciones ambientales y variables acústicas del canto durante la actividad basal en los sitios con bajos (Hospital) y altos (Águila Sur) niveles de ruido antropogénico de fondo (promedios  $\pm$  desviación estándar).

| VARIABLES             | Hospital        | Águila Sur      | Prueba de t       | P     |
|-----------------------|-----------------|-----------------|-------------------|-------|
| Talla [mm]            | 28,7 $\pm$ 2,02 | 30,4 $\pm$ 1,6  | $t_{28} = - 1.69$ | 0.103 |
| Masa [g]              | 2,43 $\pm$ 0,62 | 2,7 $\pm$ 0,5   | $t_{28} = - 0.80$ | 0.428 |
| Temperatura aire [°C] | 14.7 $\pm$ 2.5  | 13.8 $\pm$ 2.2  | $t_{28} = - 1.17$ | 0.253 |
| Temperatura agua [°C] | 20.0 $\pm$ 1.6  | 18.8 $\pm$ 1.0  | $t_{28} = 2.41$   | 0.023 |
| Humedad relativa [%]  | 86,3 $\pm$ 13,8 | 73,5 $\pm$ 11,1 | $t_{28} = 2.76$   | 0.010 |

La actividad vocal basal no dependió de las covariables ambientales y tampoco hubo efecto de la localidad sobre las variables del canto medidas en esta condición (ANCOVA: Temperatura aire:  $F=0.250$ ;  $p = 0.93$ ; Temperatura agua:  $F=0.982$ ;  $p = 0.46$ ; Humedad relativa:  $F=0.559$ ;  $p=0.73$ ; Localidad:  $F=1.67$ ;  $p=0.20$ ).

### Respuestas vocales evocadas en exposición a ruidos sintéticos.

Todos los individuos emitieron vocalizaciones durante los dos minutos previos a la exposición al primer estímulo y en general, cantaron irregularmente en el transcurso de los experimentos, respondiendo persistentemente sólo a las presentaciones de ruido que contenían RC. El ANOVA de medidas repetidas mostró que la exposición a ruido afectó la tasa de pulsos, la duración de pulsos y el esfuerzo de canto, por el contrario, las variables latencia y frecuencia dominante no fueron significativamente afectadas por este factor (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados del ANOVA de medidas repetidas aplicado a cada variable del llamado de advertencia de *P. thaul*, en respuesta a ruidos sintéticos presentados en localidades con alto (Águila sur, N=15) y bajo (Hospital, N=15) nivel de ruido ambiental antropogénico. Nivel de significancia ( $P < 0.05$ ).

| Variable             | gl      | Hospital |            | Aguila Sur |           |
|----------------------|---------|----------|------------|------------|-----------|
|                      |         | F        | P          | F          | P         |
| Tasa de pulsos       | 13, 182 | 17.22    | <0.0001*   | 12.51      | <0.0001*  |
| Duración de pulsos   | 13, 182 | 8.781    | <0.0001*** | 4.973      | <0.0001** |
| Latencia             | 13, 182 | 0.399    | 0.9449     | 1.382      | 0.2329    |
| Frecuencia dominante | 13, 182 | 0.590    | 0.8402     | 1.685      | 0.1250    |

Significancia de la prueba de esfericidad de Mauchley \* $p < 0.01$ ; \*\*  $p < 0.001$

Con el objeto de evaluar las respuestas vocales de los machos de cada localidad a la exposición a ruido, se realizaron comparaciones planeadas entre los silencios previos a cada exposición a ruido y entre los diferentes ruidos. En Águila Sur, la tasa de pulsos no varió respecto de los silencios previos en las exposiciones a RT74, RA74 y RA86 sin embargo, durante RC70, RCT75, RCA75 y RCA87 esta variable incrementó significativamente (Tabla 3, Fig. 6).



La duración de los pulsos no varió significativamente en exposición a RT74, RA74 como tampoco a RA86 A75, y se incrementó en presencia de RC70, RCT74, RCA74 y RCA86 respecto de los silencios previos. En Hospital, los sujetos respondieron aumentando significativamente la tasa de pulsos en exposición a RT74, RC70, RCT75, RCA75, RCA87 y disminuyó frente a RA86 en comparación con los silencios previos. La duración de los pulsos no varió significativamente en exposición a RT74, RA74 ni a RA86 y aumentó frente a los ruidos compuestos RC70, RCT75, RCA75 y RCA87 respecto de los silencios previos (Tabla 3, Fig. 6).

De las 21 comparaciones múltiples posibles entre las respuestas a los distintos ruidos se realizaron aquellas que contrastaban cada uno de los tres ruidos antropogénicos puros entre sí (3 comparaciones), cada uno de los tres ruidos antropogénicos mezclados con ruido de coro entre sí (3 comparaciones), el ruido de coro aislado con cada uno de los tres ruidos antropogénicos mezclados con coro (3 comparaciones) y cada uno de los tres ruidos antropogénicos puros con los cuatro ruidos que contenían coro agrupados (3 comparaciones). Los machos de la localidad de Águila Sur respondieron con similar tasa de pulsos y duración de pulsos al ser expuestos a los distintos ruidos antropogénicos puros (RT74, RA74 y RA86). Estas variables del canto tampoco mostraron diferencias entre los ruidos antropogénicos mezclados con coro coespecífico (RCT75, RCA75 y RCA87), con la excepción de la duración de pulsos entre RCT75 y RCA87, ya que esta variable tuvo valores mayores en el primero de estos ruidos (Tabla 4, Fig. 6).



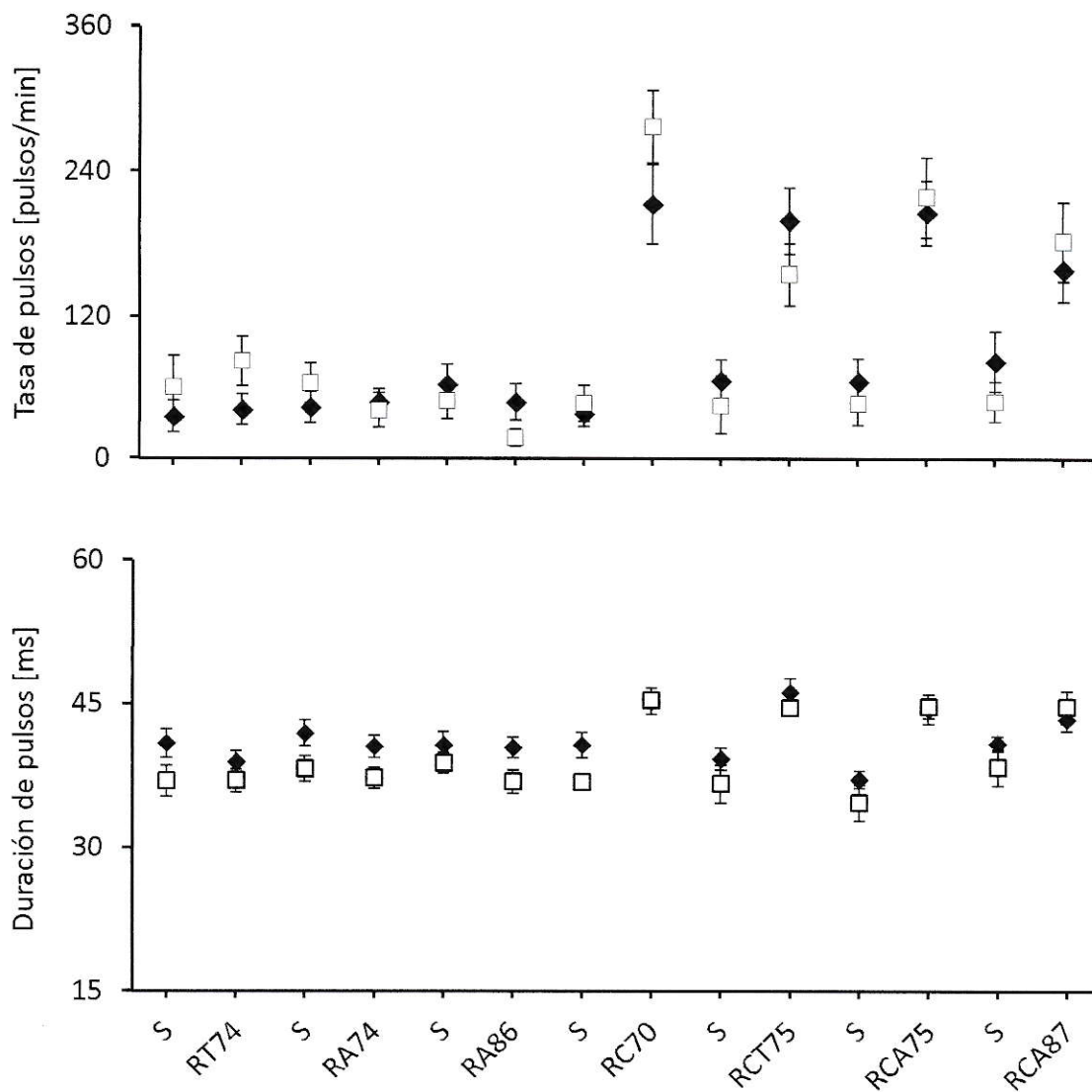


Figura 6. Promedio  $\pm$  error estándar de la tasa de pulsos, esfuerzo de canto y duración de pulsos en respuesta a siete exposiciones a ruidos sintéticos de 120 s separados por silencios de igual duración, presentados a dos poblaciones de *P. thaul*. Diamantes negros: exposición crónica a altos niveles de ruido antropogénico (Águila Sur, N=15); Cuadrados blancos: exposición a bajos niveles de ruido antropogénico (Hospital, N=15). Abreviaciones: S: silencio; RT74: ruido de tren a 74 dB SPL; RA74: ruido de autopista a 74 dB SPL; RA86: ruido de autopista a 86 dB SPL; RC70: ruido de coro a 70 dB SPL; RCT75: ruido de coro y tren a 75 dB; RCA75: ruido de coro y autopista a 75 dB; RCA87: ruido de coro y autopista a 87 dB.

Tabla 3. Contrastes de variables del canto entre los silencios previos y las exposiciones a distintos ruidos. S: silencio; Ruidos sintéticos: RT74: tren a 74 dB SPL; RA74: autopista a 74 dB SPL; RA86: autopista a 86 dB SPL; RC70: coro a 70 dB SPL; RCT75: coro y tren a 75 dB; RCA75: coro y autopista a 75 dB; RCA87: coro y autopista a 87 dB; RC: conjunto de ruidos conteniendo coro. Nivel de significancia estadística ( $P < 0.05$ ). Los valores no significativos fueron omitidos.

| Variable           | S/RT74 | S/RA74 | S/RA86 | S/RC70  | S/RCT75 | S/RCA75 | S/RCA87 |
|--------------------|--------|--------|--------|---------|---------|---------|---------|
| <i>AGUILA SUR</i>  |        |        |        |         |         |         |         |
| Tasa de pulsos     |        |        |        | <0,0001 | <0,0001 | 0,0001  | 0,0014  |
| Duración de pulsos |        |        |        | 0,0241  | 0,0017  | 0,0005  | 0,0184  |
| <i>HOSPITAL</i>    |        |        |        |         |         |         |         |
| Tasa de pulsos     | 0,0100 |        | 0,0202 | <0,0001 | 0,0028  | 0,0001  | 0,0002  |
| Duración de pulsos |        |        |        | 0,0008  | 0,0006  | 0,0010  | 0,0026  |

Estímulos en negrita produjeron la mayor magnitud de la variable medida.

Tabla 4. Contrastes de variables del canto durante las exposiciones a diferentes tipos de ruido. Abreviaturas, tal como en Tabla 3. Nivel de significancia estadística ( $P < 0.05$ ). Los valores no significativos fueron omitidos.

| Variable          | RT74/<br>RA74 | <b>RT74/</b><br><b>RA86</b> | RA74/<br>RA86 | RCT75/<br>RCA75 | <b>RCT75/</b><br><b>RCA87</b> | RCA75/<br>RCA87 | <b>RC70/</b><br><b>RCT75</b> | RC70/<br>RCA75 | <b>RC70/</b><br><b>RCA87</b> | RT74/<br><b>RC</b> | RA74/<br><b>RC</b> | RA86/<br><b>RC</b> |
|-------------------|---------------|-----------------------------|---------------|-----------------|-------------------------------|-----------------|------------------------------|----------------|------------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| <i>ÁGUILA SUR</i> |               |                             |               |                 |                               |                 |                              |                |                              |                    |                    |                    |
| Tasa de Pulsos    |               |                             |               |                 |                               |                 |                              |                |                              | <0.0001            | <0.0001            | <0.0001            |
| Duración de pulso |               |                             |               | 0,0126          |                               |                 |                              |                |                              | 0,0007             | 0,0064             | 0,0056             |
| <i>HOSPITAL</i>   |               |                             |               |                 |                               |                 |                              |                |                              |                    |                    |                    |
| Tasa de Pulsos    |               | 0,0001                      |               |                 |                               | 0.0046          |                              | 0.0093         |                              | <0,0001            | <0.0001            | <0.0001            |
| Duración de pulso |               |                             |               |                 |                               |                 |                              |                |                              | <0.0001            | 0,0007             | 0,0056             |

Estímulos en negrita produjeron la mayor magnitud de la variable medida.

Las comparaciones del ruido de coro aislado (RC70) con los tres ruidos antropogénicos mezclados con coro (RCT75, RCA75 y RCA87), no mostraron diferencias en ninguna de las dos variables. Por último, se compararon las respuestas a cada uno de los tres ruidos antropogénicos puros (RT74, RA74 y RA86) con los cuatro ruidos que contenían ruido de coro en conjunto (RC70, RCT75, RCA75 y RCA87), obteniendo mayores valores de ambas variables del canto para estos últimos ruidos (Tabla 4, Fig. 6). Las mismas comparaciones planeadas realizadas para la población de Hospital mostraron que la tasa de pulsos era significativamente mayor cuando los machos fueron expuestos a RT74 respecto de RA86. La comparación entre los ruidos antropogénicos mezclados con coro coespecífico (RCT75, RCA75 y RCA87) no mostró diferencias para ninguna de las dos variables. Las comparaciones entre el ruido de coro aislado (RC70) y cada uno de los tres ruidos antropogénicos mezclados con coro (RCT75, RCA75 y RCA87) dieron como resultado valores mayores de tasa de pulsos y esfuerzo de canto para RC70 en comparación con RCT75 y RCA87. Finalmente, las tres variables del canto mostraron mayores valores como respuesta a los cuatro ruidos que contenían ruido de coro en conjunto (RC70, RCT75, RCA75 y RCA87), respecto de cada uno de los tres ruidos antropogénicos puros (RT74, RA74 y RA86) (Tabla 4, Fig. 6).

## DISCUSIÓN

### **Influencia de la exposición crónica a ruido antropogénico**

Los resultados muestran que en ausencia de estimulación experimental, la actividad vocal de los machos de *P. thaul* de ambas poblaciones es similar, sugiriendo que la exposición crónica a altos niveles de ruido de baja frecuencia (i.e. 74 dB RMS SPL) no afecta la conducta vocal de esta especie. Esto ocurre a pesar de que en este estudio la estructura e intensidad del ambiente acústico, la temperatura del agua y la humedad relativa fueron comparativamente distintas entre los sitios de estudio (Tabla 1). Contrario a los resultados aquí encontrados, se ha observado que aves habitando sitios con y sin alteración acústica antropogénica difieren en la conducta vocal, produciendo cantos con frecuencias mínimas mayores en ambientes urbanos con niveles elevados de ruido de baja frecuencia. El enmascaramiento producido por el ruido de tráfico fue propuesto como una causa del ajuste vocal (Slabbekoorn & den Boer-Visser 2006; Nemeth & Brumm 2009). Se ha reportado también que distintas especies de anuros (*Rana clamitans* y *R. pipiens*) provenientes de ambientes acústicos con distintos niveles de ruido antropogénico y que producen señales acústicas dentro del rango de frecuencias del ruido de tráfico de fondo, modificaron una serie de características vocales (Cunnington & Fahrig 2010). En contraste con estos cambios observados, en ese mismo estudio, los cantos de los machos de



*Bufo americanus*, cuyas vocalizaciones no se superponen con el espectro del ruido antropogénico, no mostraron cambios en ninguna de las variables medidas (Cunnington & Fahrig 2010). De este modo, la separación espectral que muestra el canto de *P. thaul* (aproximadamente 2 kHz) del ruido de fondo de baja frecuencia, podría explicar la similitud de las variables del canto entre individuos de ambas poblaciones.

Otras investigaciones han mostrado que la sola presencia de ruido de tráfico produce incrementos de la actividad vocal en anuros (*Batrachyla taeniata* y *Dendropsophus triangulum*), aun cuando la frecuencia dominante de sus vocalizaciones se encuentra por sobre el rango de bajas frecuencias, característico de este tipo de ruido (Kaiser & Hammers, 2009; Penna & Zúñiga, en revisión). Un mecanismo de inhibición de frecuencias bajas podría estar operando en *P. thaul*, lo cual potenciaría la selectividad auditiva en un rango de sonidos biológicamente relevantes. Capranica (1978), reportó que fibras del nervio auditivo mayormente sensibles a frecuencias entre 200 y 300 Hz son inhibidas al ser expuestas a tonos de frecuencias medias (600 – 800 Hz). De modo que el sistema nervioso periférico podría constituir un filtro de detección de frecuencias.

Por otra parte, la invariabilidad en las características vocales basales de las dos poblaciones de *P. thaul* consideradas en este estudio contrasta también con un estudio en que se expuso en forma crónica a machos de la rana *Physalaemus pustulosus* desde etapas de desarrollo larval a distintos ambientes acústicos (Dawson & Ryan 2009). Los animales criados sin

estimulación acústica de ningún tipo, mostraron características distintas a los machos criados en presencia de cantos de la propia especie o de una especie relacionada. En este sentido, la presencia constante del ruido de autopista en los niveles de intensidad registrados, no sería un factor de diferenciación en la conducta vocal de esta especie. Más investigación es necesaria para clarificar el rol preciso del ruido antropogénico en el desarrollo de la conducta vocal.

### **Efecto de la exposición experimental a ruido sobre la actividad vocal**

La exposición experimental a ruidos sintéticos afectó significativamente la tasa de pulsos y la duración de pulsos de todos los individuos del estudio, sin embargo, este factor no tuvo efecto sobre la latencia ni tampoco sobre la frecuencia dominante del canto (Tabla 2, Fig. 3). La similitud de estas variables del canto durante la serie de estimulaciones, podría estar relacionada con limitaciones energéticas derivadas del incremento simultáneo de las variables temporales del canto durante la estimulación (ver siguiente sección).

En estudios previos, se ha propuesto que anuros de ambientes perturbados responderían más activamente al ruido antropogénico que aquellos en hábitats libres de esta alteración acústica. Los resultados hallados por Kaiser y col. (2011) sugieren esta tendencia, aunque sin alcanzar niveles de significación estadística. Machos de las especies crónicamente expuestas a ruido de tráfico aumentaron la tasa de canto frente a este ruido transmitido experimentalmente, en contraste con la falta de respuesta conductual a idéntico estímulo en

especies habitando sitios prístinos. Los resultados del presente estudio contrastan con esta tendencia, ya que sólo los individuos del sitio con bajos niveles de alteración acústica modificaron inmediatamente la actividad vocal frente a los ruidos antropogénicos sintéticos aislados, en relación a los intervalos de silencio previos (Tabla 3, Fig. 3).

La menor respuesta de la población expuesta crónicamente a ruido antropogénico, podría deberse a habituación de los animales a este ruido de baja frecuencia o a enmascaramiento que produce el ruido de la carretera en esta localidad. Esta segunda posibilidad es apoyada por la similitud de las respuestas de los sujetos de ambas poblaciones a los ruidos que contenían coro (Tabla 3). También son concordantes con esta posibilidad, estudios en anuros que han mostrado una considerable plasticidad vocal basada en la experiencia, en respuesta a las vocalizaciones coespecíficas durante interacciones sociales (Brenowitz & Rose 1994; Bee 2003; Humfeld y cols. 2009). Particularmente en *Hyla regilla* y *Pseudacris crucifer* se reportó que los umbrales sensoriales conductuales se modifican en función de la amplitud de los llamados de los vecinos, de modo que repetidas exposiciones a una señal sobre el umbral de amplitud requerido para producir una respuesta agresiva, conducía a incrementos significativos de estos umbrales (Rose & Brenowitz 1991; Rose & Brenowitz 1997; Marshall y cols. 2003).

Ajustes sensoriales debido a modificaciones circunstanciales del nivel de ruido ambiental también se han reportado en aves, un grupo ampliamente estudiado. Por ejemplo, el ruido de lluvia afecta la comunicación acústica del



búho *Strix aluco* elevando los umbrales sensoriales de discriminación de cantos coespecíficos, en comparación con la medición de las mismas características en ausencia de lluvia (Lengagne & Slater 2002). Más aún, Pohl y cols. (2012) evaluaron conductualmente, las habilidades de detección y discriminación de cantos coespecíficos en *Parus major*, bajo condiciones acústicas urbanas y propias de un ambiente natural boscoso. Estos autores mostraron que los animales tenían umbrales de detección de señales más altos y su discriminación era menos eficiente en presencia de ruido de baja frecuencia.

Aunque no fue objetivo del presente estudio evaluar los efectos que este tipo de interferencia acústica pudiese tener en la reproducción, aparentemente, el ruido antropogénico no tiene consecuencias en la reproducción de esta especie, ya que ambas poblaciones en estudio responden de manera similar a estímulos que contienen ruido de coro (Herrera-Montes & Aide 2011).

Diversos estudios han informado sobre la influencia de condiciones ambientales abióticas en la producción vocal de anuros. Las mediciones de la temperatura del agua y la humedad relativa fueron significativamente mayores en la localidad de Hospital por  $1.2 \pm 1.9$  °C y  $12.8 \pm 11.1$  % (Tabla 1), sin embargo, ninguna de estas variables ambientales afectó las variables del canto medidas en condición basal (ver resultados). Probablemente, la diferencia de temperatura del agua entre los sitios de estudio no fue suficiente para influir en la conducta vocal de los sujetos experimentales. Por último, la humedad relativa disminuye el grado de atenuación del sonido (Wiley & Richards 1978), sin embargo, en este estudio se controló el nivel de presión de sonido que recibió



cada sujeto experimental.

### **Efecto de la composición espectral del ruido en la actividad vocal**

En general, todos los sujetos experimentales incrementaron las variables analizadas en presencia del ruido de coro coespecífico, en comparación con los niveles de respuesta dentro de la serie experimental. Esta señal estimula la producción del canto en anuros, y también afecta la conducta de machos silentes (Brooke y cols. 2000). Se ha visto que señales sintéticas emulando este sonido o la reproducción de grabaciones de coros coespecíficos en medio de ruido de tráfico, causa el incremento de la actividad vocal (Lengagne 2008; Kaiser & Hammers 2009 ). El efecto de este sonido en la actividad vocal está relacionado con la sensibilidad auditiva de *P. thaul*. El rango de frecuencias de mayor sensibilidad auditiva en esta especie abarca desde los 1.7 KHz a los 2.6 KHz, con umbrales auditivos entre 39 dB SPL y 47 dB SPL a 2.1 KHz (Penna y cols. 2008). Esta frecuencia fue aproximadamente el centro de la banda espectral que componía, principalmente, el ruido de coro sintético utilizado en el presente estudio. Más aún, el umbral relativamente bajo para el llamado de advertencia evocado en la especie de estudio (43 dB SPL) y las similitudes espectrales entre la señal coespecífica y el coro sintético reproducido a 70 dB SPL, confirman la susceptibilidad para responder a este ruido sintético.

El efecto conductual de ruidos que abarcan el rango espectral de las vocalizaciones coespecíficas se ha explorado en distintas especies de vertebrados (e. g. Sinnot y cols. 1975; Brumm & Todt 2002; Penna et al 2005),

obteniendo conductas vocales contrastantes en exposición a ruido generado por la actividad de coespecíficos. Algunos animales responden aumentando su actividad vocal en presencia de ruido. En contextos sociales, se ha evidenciado el mantenimiento del esfuerzo del canto (i.e. aumento de la duración y disminución de la tasa del canto) como un posible mecanismo que responde a limitaciones energéticas (Schwartz 2002; Love & Bee 2010), sin embargo, también se han encontrado especies que incrementan simultáneamente ambas variables temporales del canto bajo la misma condición (Schwartz 1991; Penna y cols. 2005). En *Hyla versicolor* se ha reportado el mayor gasto energético de anuros (1.7 – 1.8 ml O<sub>2</sub> / g h). Esta especie vocaliza intensamente (promedio: 109 dB SPL peak) y tiende a mantener constante el esfuerzo del canto en la condición de coro (Wells & Taigen 1986). Especulativamente, los machos de *P. thaul* podrían conservar su energía ajustando el esfuerzo de canto al nivel de actividad del coro, aunque si la conducta vocal afectara negativamente su desempeño reproductivo por altos niveles de gasto energético, este efecto podría ser compensado por la preferencia que poseen hembras a mayores tasas de producción de señales y vocalizaciones de mayor duración (Schwartz 1986; Gerhardt & Huber 2002). Investigación sobre la fisiología respiratoria y muscular de la especie en estudio, podría dar luces sobre la conducta vocal mostrada en contextos sociales.

Los estímulos compuestos por los ruidos sintéticos antropogénicos y de coro, también produjeron fuertes incrementos en la actividad vocal de todos los individuos (Fig 3), sin embargo, los aumentos en respuesta a RCT75 y RCA87

fueron significativamente menores para la tasa de pulsos en comparación con el ruido de coro reproducido aisladamente (Tabla 4, Fig. 3). Esta diferencia podría deberse a que el sonido del coro resulta enmascarado por los ruidos antropogénicos, dificultando su detección y la consecuente respuesta vocal de los sujetos (Pohl y cols. 2009). Además, el ruido de coro está 15 dB y 29 dB por sobre los ruidos de tren y autopista de alta intensidad, respectivamente en la frecuencia de 2.1 KHz (Fig. 2). Similarmente a los resultados aquí hallados machos de *Hyla arborea*, cuyos cantos poseen una frecuencia dominante cercana a *P. thaul* (2.4 KHz), también disminuyeron la tasa de producción vocal en presencia de ruido de tráfico y coro (Lengagne 2008).

Los ruidos antropogénicos transmitidos aisladamente causaron efectos contrarios en la conducta vocal de los machos. Por sí solo, el ruido de autopista de alta intensidad mostró un efecto depresor en la tasa de pulsos de *P. thaul*. Por el contrario, el ruido de tren provocó un incremento en la actividad vocal de los individuos. Si bien en su composición espectral predominaban las frecuencias bajas, tenía componentes entre los 1500 Hz y 2500 Hz que podrían dar cuenta de la mayor actividad vocal evocada. Estas diferencias espectrales explicarían las diferencias en los efectos de ambos ruidos en las respuestas vocales

Estudios previos en anuros y aves muestran también que los ruidos de frecuencias bajas producen un efecto de disminución de la actividad vocal (Sun & Narins 2005; Gross y cols. 2010). Cunnington & Fahrig (2010) reportaron una disminución de la tasa de canto en anuros en respuesta a ruido de tráfico. Ellos

propusieron que los ajustes vocales estarían parcialmente condicionados por el efecto de enmascaramiento del ruido de fondo. Diversos trabajos han mostrado que los ruidos con espectros que coinciden en mayor o menor medida con el rango de frecuencias de las vocalizaciones, tienen un efecto excitatorio o inhibitorio sobre la conducta vocal (e.g. Penna & Hamilton-West 2007; Kaiser & Hammers 2009; Both & Grant 2012).



## CONCLUSIÓN

La exposición crónica a altos niveles de perturbación acústica antropogénica no causa cambios permanentes en la conducta vocal en los machos de *P. thaul*, los cuales mantienen inalteradas características temporales y la frecuencia dominante del llamado de advertencia. Animales no expuestos a esta condición ambiental, tampoco varían la actividad vocal bajo estimulación sintética emulando el ruido de fondo de baja frecuencia, sin embargo, el incremento de la intensidad o la incorporaciones de componentes de frecuencia entre 1.5 kHz y 2.5 kHz, resulta en espectros que coinciden en mayor o menor medida con el rango de frecuencias de las vocalizaciones de la especie, produciendo un efecto inhibitorio o excitatorio sobre la conducta vocal de anuros. La composición espectral y la amplitud relativa son factores fundamentales para determinar la influencia de contextos ruidosos en la comunicación acústica.

Independientemente de la localidad, se produjeron fuertes respuestas vocales al ruido de coro, el cual tiene similitud espectral con la señal coespecífica. La correspondencia entre la sensibilidad auditiva de *P. thaul* y la frecuencia dominante de su vocalización, favorece la detección de la señal coespecífica dada la separación espectral que existe con el ruido de fondo de baja frecuencia. Así, la presencia constante de ruido de autopista a altos niveles

de intensidad, no sería un factor de diferenciación en la conducta vocal de esta especie.

Los resultados obtenidos dan soporte a la hipótesis planteada en este trabajo. Las observaciones de los rasgos vocales frente a condiciones experimentales de estimulación sintética en terreno, indican menor susceptibilidad por parte de los individuos permanentemente expuestos a ruido antropogénico. El sonido de la carretera en esta localidad puede enmascarar sonidos de baja frecuencia usados como estímulos y, sugerentemente, afectar la habilidad sensorial para detectar sonidos con estas características espectrales.

El estudio realizado extiende el cuerpo de evidencia sobre los efectos de la intervención acústica antropogénica en los sistemas naturales y, particularmente, en la comunicación de anuros. Aquí, se pone de manifiesto la importancia de realizar estudios experimentales en terreno, para dilucidar los mecanismos subyacentes al comportamiento vocal en medio de interferencia acústica antropogénica. En este sentido, la plasticidad vocal basada en la experiencia, las características sensoriales específicas y el eventual enmascaramiento de las señales acústicas, parecen ser aspectos ineludibles en futuros estudios.

Por último, considerando que las fuentes de ruido antropogénico se encuentran ampliamente distribuidas espacialmente, los resultados provistos por este trabajo podrían tener valor aplicado.

## BIBLIOGRAFÍA

- Amézquita, A., Castellanos, L. & Hödl, W. 2005. Auditory matching of male *Epipedobates femoralis* (Anura: Dendrobatidae) under field conditions. *Animal Behaviour*. 70: 1377-1386.
- Amézquita, A. & Hödl, W. 2004. How, when, and where to perform visual displays? The case of the Amazonian frog *Hyla parviceps*. *Herpetologica*. 60: 20-29.
- Au, W.W.L., Carder, D.A., Penner, R.H. & Scronce, B.L. 1985. Demonstration of adaptation in beluga whale echolocation signals. *Journal of the Acoustical Society of America*. 77: 726-730.
- Aubin, T. & Jouventin, P. 1998. Cocktail party effect in king penguin colonies. *Proceedings of the royal society B*. 265: 1665-1673.
- Barber, J., Crooks, K. & Fristrup, K. 2009. The cost of chronic noise exposure for terrestrial organism. *Trends in Ecology and Evolution*. 3: 180-189.
- Bee, M., & Micheyl, C. 2008. The "cocktail-party problem": What is it? How can it be solved? And Why should animal behaviorists study it? *Journal of comparative physiology*. 122: 235-251.
- Bee, M. Perril, S. & Owen, P. 2000. Male green frogs lower the pitch of acoustic signals in defense of territories: a possible dishonest signal of size? *Behavioral ecology*. 11: 169-177.
- Blickley, J. & Patricelli, G. 2010. Impacts of anthropogenic noise on wildlife: research priorities for the development of standards and mitigation. *Journal of international Wildlife Law & Policy*. 13: 274-292.

- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L. 2011. Sound signal propagation and reception. In *Principles of animal communication*. pp 65-83. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Brenowitz, E. & Rose, G 1994. Behavioral plasticity mediates aggression in choruses of the Pacific treefrog. *Animal Behaviour*. 47: 633-641.
- Brooke, P., Alford, R. & Schwarzkopf, L. 2000. Environmental and social factors influence chorusing behavior in a tropical frog: examining various temporal and spatial scales. *Behavioral, ecology and sociobiology*. 49: 79-87.
- Brumm, H. 2004. The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of animal ecology*. 73: 434-440.
- Brumm, H. 2006. Signalling through acoustic windows: nightingales avoid interspecific competition by short-term adjustment of song timing. *Journal of Comparative Physiology A*. 192: 1279-1285
- Brumm, H. & Naguib, M. 2009. Environmental acoustics and the evolution of bird song. *Advances in the study of behavior*. 40: 1-33
- Brumm, H. & Slabbekoorn, H., 2005. Acoustic communication in noise. *Advances in the study of behavior*. 35. 151-209.
- Brumm, H. & Slater, P.J.B. 2006. Ambient noise, motor fatigue and serial redundancy in chaffinch song. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60: 475-481.
- Brumm, H. & Todt, D. 2002. Noise-dependent song amplitude regulation in a territorial songbird. *Animal Behaviour*. 63: 891-897.
- Brumm, H., Voss, K., Köllmer, I & Todt, D. 2004. Acoustic communication in noise: regulation of call characteristics in a New World monkey. *Journal of experimental biology*. 207: 443-448.
- Chan, A., Giraldo-Pérez, P., Smith, S. & Blumstein, D. 2010. Anthropogenic noise affects risk assessment and attention: the distracted prey hypothesis.



- Proceedings of the Royal Society B. 6: 458-461.
- Cunnington, G.M. & Fahrig, L. 2010. Plasticity in the vocalizations of anurans in response to traffic noise. *Acta Oecologica*. 36: 463-470.
- Cynx, J., Lewis, B., Tavel, B. & Tse, H. 1998. Amplitud regulation of vocalizations in noisy by a songbird, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*. 56: 107-113.
- Dawson, B. & Ryan, M.J. 2009. Early experience leads to changes in the advertisement calls of male *Physalaemus pustulosus*. *Copeia*. 2: 221-226.
- Delaney, D., Grubb, T., Beier, P., Pater, L., & Reiser, M. H. (1999). Effects of helicopter noise on Mexican spotted owls. *Journal of Wildlife Management*. 63: 60-76.
- Douglas, H.D. & Conner, W.E. 1999. Is there a sound reception window in coastal environments? Evidence from shorebird communication systems. *Naturwissenschaften*. 86: 228-230.
- Dubois, A. & Martens, J. 1984. A case of possible vocal convergence between frogs and a bird in Himalaya torrents. *Journal für Ornithologie*. 125: 455-463.
- Erdtmann, L.K. & Lima, A.P. 2013. Environmental effects on anuran call design: what we know and what we need to know. *Ethology, Ecology and Evolution*. 25: 1-11.
- Ehret, G. & Gerhardt, H. 1980. Auditory masking and effects of noise on responses of the green treefrog (*Hyla cinerea*) to synthetic mating calls. *Journal of Comparative Physiology*. 141: 13-18.
- Feng, A.S., Narins, P.M., Xu, C-H., Lin, W-Y., Yu, Z-L., Qiu, Q., Xu, Z-M. & Shen, J-X. 2006. Ultrasonic communication in frogs. *Nature*. 440: 333-336.
- Fernández-Juricic, E., Poston, R., de Collibus, K., Morgan, T., Bastain, B., Martin, C, Jones, K., & Treminio, R. 2005. Microhabitat selection and singing behavior patterns of male house finches (*Cardopapus mexicanus*) in urban parks in a heavily urbanized landscape in the western U.S. *Urban habitats*.

3: 49-69.

- Francis, C., Ortega, C. & Cruz, A. 2009. Noise pollution changes avian communities and species interactions. *Current Biology*. 19: 1415-1419.
- Foote, A., Osborne, R. & Hoelzel, A. 2004. Whale-call response to masking boat noise. *Nature*. 428: 910.
- Fuller, R., Warren, P. & Gaston, K. 2007. Daytime noise predicts nocturne singing in urban robins. *Animal Behaviour*. 36: 1247-1249.
- Gerhardt, H.C. & Klump, G.M. 1988. Masking of acoustic signals by the chorus background noise in the green tree frog: a limitation on mate choice. *Animal behavior*. 36: 1247-1249.
- Grafe, T.U., 1996. The function of call alternation in the African reed frog (*Hyperolius marmoratus*): precise call timing prevents auditory masking. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 38: 149-158.
- Grafe, T.U., Preininger, D., Sztatecsny, M., Kasah, R., Dehling, J.M., Proksch, S. & Hödl, W. 2012. Multimodal communication in a noisy environment: A case study of the Bornean Rock frog *Staurois parvus*. *PLoS ONE* 7(5): e37965. doi:10.1371/journal.pone.0037965.
- Greenfield, M. 1988. Interspecific acoustic interactions among katydids *Neoconocephalus*: inhibition-induced in diel periodicity. *Animal Behaviour*. 36: 684-695.
- Gross, K., Pasinelli, G. & Kunc, H. P. 2010. Behavioral plasticity allows short-term adjustment to a novel environment. *The American Naturalist*. 176: 456-464.
- Habib, L., Bayne, E.M. & Boutin, S. 2007. Chronic industrial noise affects pairing success and age structure of ovenbirds *Seiurus aurocapilla*. *Journal of Applied Ecology*. 44: 176-184.
- Hamao, S., Watanabe, M. & Mori, Y. 2011. Urban noise and male density affect songs in the great tits *Parus major*. *Ethology, Ecology and Evolution*. 23:

111-119.

- Hartmann, W.M. 2007. Acoustic signal processing. En Rossing, T.D. (Ed.), Handbook of Acoustic. pp 518-520; 964-967. Springer Science, New York.
- Hassal, J.R. & Zaveri, K. 1988. Psycho-Acoustic and noise criteria. En Acoustic Noise Measurements. Pp 41-56.
- Hatch, L.T., Clark, C.W., van Parijs, S.M., Frankel, A.S. & Ponirakis, D.W. 2012. Quantifying loss of acoustic communication space for right whales in and around a U.S. National Marine Sanctuary. Conservation Biology. doi: 10.1111/j.1523-1739.2012.01908.x.
- Herrera-Montes, M & Aide, T. 2011. Impacts of traffic noise on anuran and bird communities. Urban Ecosystem. Doi 10.1007/s11252-011-0158-7.
- Hoskin, C. & Goosem, M. 2010. Road impacts on abundance, call traits, and body size of rainforest frogs in Northeast Australia. Ecology and Society. 15:15.
- Jouventin, P., Aubin, T. 2002. Acoustic systems are adapted to breeding ecologies: individual recognition in nesting penguins. *Animal Behaviour*. 64: 747-757.
- Jouventin, P., Aubin, T. & Lengagne, T., 1999. Finding a parent in a king penguin colony: the acoustic system of individual recognition. *Animal Behaviour*. 57: 1175-1183.
- Kaiser, K., & Hammers, J. 2009. The effect of anthropogenic noise on male advertisement call rate in the neotropical treefrog, *Dendropsophus triangulum*. *Behaviour*. 146: 1053-1069.
- Kaiser, K., Scofield, D., Alloush, M., Jones, R., Marczak, S., Martineau, K., Oliva, M. & Narins, P. 2010. When sounds collide: the effect of anthropogenic noise on breeding assemblage of frogs in Bezile, Central America. *Behaviour*. 148: 215-232.
- Kastak, D. & Schusterman, R.J. 1996. Temporary threshold shift in a harbor seal (*Phoca vitulina*). *Journal of the Acoustical Society of America*. 100: 1905-



1908.

- Lardner, B. & bin Lakim, M. 2002. Three-hole frogs exploit resonance effects. *Nature*. 420: 475.
- Laiolo, P. 2010. The emerging significance of bioacoustics in animal species conservation. *Biological Conservation*. 143: 1635-1645.
- Lengagne, T., Aubin, T., Lauga, J. & Jouventin, P. 1999. How do king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) apply the mathematical theory of information to communicate in windy conditions? *Proceedings of the Royal Society B*. 266: 1623-16628.
- Lengagne, T. & Slater, P.J. 2002. The effects of rain on acoustic communication: tawny owls have good reasons for calling less in wet weather. *Proceedings of the Royal Society B*. 269: 2121-2125.
- Lengagne, T. 2008. Traffic noise affects communication behaviour in a breeding anuran, *Hyla arborea*, *Biological Conservation*. 141: 2023-2031.
- Leonard, M.L. & Horn, A.G. 2005. Ambient noise and the design of begins signals. *Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences*. 272: 651-656.
- López, P., Narins, P., Lewis, E. & Moore, S. 1988. Acoustically induced call modification in the white-lipped frog, *Leptodactylus albilabris*. *Animal Behaviour*. 36: 1295-1308.
- Love, E.K. & Bee, M. 2010. An experimental test of noise-dependent voice amplitude regulation in Cope's grey treefrog, *Hyla chrysoscelis*. *Animal Behaviour*. 80: 509-515.
- Luther, D.A. & Derryberry, E.P. 2012. Birdsongs keep pace with city life: changes in song over time in an urban songbird affects communication. *Animal Behaviour*. 83: 1059-106.
- Marshall, V., Humfeld, S. & Bee, M. 2003. Plasticity of aggressive signaling and its evolution in male spring peepers, *Pseudacris crucifer*. *Animal Behaviour*. 65:



1223-1234.

- Marten, K. & Marler, P. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization. I. Temperate habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2: 271-290.
- Mockford, E. & Marshall, R. 2009. Effects on urban noise on song and response behavior in great tits. *Proceedings of the Royal Society B*. 276: 2979-2985.
- Narins, P. 1982. Effects of masking noise on evoked calling in the Puerto Rican Coqui (Anura: Leptodactylidae). *Journal of Comparative Physiology A*. 147: 439-446.
- Narins, P.M., Feng, A.S., Lin, W.Y., Schnitzler, H.U., Denzinger, A., Suthers, R.A. & Xu C. 2004. Old World frog and bird vocalizations contain prominent ultrasonic harmonics. *Journal of the Acoustical Society of America*. 115: 910-913.
- Nemeth, E. & Brumm, H. 2009. Blackbirds sing higher-pitched songs in cities: adaptation to habitat acoustic or side-effect of urbanization?. *Animal Behaviour*. 78: 637-641.
- Paez, V. P., Bock, B. C. & Rand, A. S. 1993. Inhibition of evoked calling of *Dendrobates pumilio* due to acoustic interference from cicada calling. *Biotropica*. 25: 242-245.
- Parris, K. & Schneider, A. Impacts of traffic noise and traffic volume on birds of roadside habitats. *Ecology and Society*. 14: 29.
- Parris, K., Velik-Lord, M. & North, J. 2009. Frogs call at higher pitch in traffic noise. *Ecology and Society*. 14: 25.
- Patricelli, G. & Blickley, L. 2006. Avian communication in urban noise: causes and consequences of vocal adjustment. 123: 639.649.
- Penna, M., Pottstock, H. & Velásquez, N. 2005. Effect of natural and synthetic noise on evoked vocal responses in a frog of the temperate austral forest. *Animal*

- Behaviour: 70, 639-651.
- Penna, M. & Hamilton-West, C. 2007. Susceptibility of evoked vocal responses to noise exposure in a frog of the temperate austral forest. *Animal Behaviour*. 74: 45-56.
- Penna, M. & Meyer, A. 2011. Vocal strategies in confronting interfering sounds by a frog from the southern temperate forest, *Batrachyla antartandica*. *Ethology*. 117: 1147-1157.
- Penna, M. & Solis, R. 1998. Frog call intensity and sound propagation in the South American temperate forest region. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 42: 371-381.
- Pohl, N., Slabbekoorn, H., Klump, G., & Langemann, U. 2009. Effects of signal features and environmental noise on signal detection in the great tit, *Parus major*. *Animal Behaviour*. 78: 1293-1300.
- Pohl, N., Leadbeater, E., Slabbekoorn, H., Klump, G., & Langemann, U. 2012. Great tits in urban noise benefit from high frequencies in songs detection and discrimination. *Animal Behaviour*. 83: 711-721.
- Potash, L. 1972. Noise-induced changes in calls of the Japanese quail. *Psychonomic Science*. 26: 252-254.
- Rabin, L., & Green, C., 2002, Changes to acoustic communication system in human-altered environments. *Journal of Comparative Psychology*. 2: 137-141.
- Rabin, L., McCowan, B., Hooper, S. & Owings, D. 2003. Anthropogenic noise and its effect of animal communication: An interface between comparative psychology and conservation biology. *Journal of comparative psychology*. 16: 172-192.
- Rabin, L. Coss, R. & Owings, D. 2006. The effects of wind turbines on antipredator behavior in California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Biological*

- Conservation. 131: 410-420.
- Richardson, C. & Lengagne, T. 2002. Multiple signals and male spacing affect female preference at cocktail parties in treefrog. *Proceedings of the Royal Society B*. 277: 1247-1252.
- Ripmeester, E., Kok, J., van Rijssel, J. & Slabbekooorn, H. 2010. Habitat-related birdsong divergence: a multi-level study of the influence of the territory density and ambient noise in European blackbirds. *Behavioral ecology and Sociobiology*. 64: 409-418.
- Rolland, R.M., Parks, S.E., Hunt, K.E., Castellote, M., Corkeron, P.J., Nowacek, D.P., Wasser, S.K. & Kraus, S.D. 2012. Evidence that ship noise increase stress in right whales. *Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences*. doi:10.1098/rspb.2011.2429.
- Ronacher, B., Krahe, R. & Hennig, R.M. 2000. Effects of signal duration on the recognition of masked communication signals by the grasshopper *Chorthippus biguttulus*. *Journal of Comparative Physiology A*. 186: 1065-1072.
- Rose, G. & Brenowitz, E. 1991. Aggressive thresholds of male pacific treefrogs for advertisement calls vary with amplitude og neighbors' calls. *Ethology*. 89:244-252.
- Rose, G. & Brenowitz, E. 1997. Plasticity of aggressive thresholds in *Hyla arborea*: discrete accommodation to encounter calls. *Animal Behaviour*. 53: 353-361.
- Schaub, A., Ostwald, J. & Siemers, B.M. 2008. Foraging bats avoid noise. *Journal of Experimental Biology*. 211: 3174-3180.
- Schwartz, J.J. 1986. Male calling behavior and female choice in the neotropical treefrog *Hyla microcephala*. *Ethology*. 73:116-127.
- Schwartz, J.J. 1991. Why stop calling? A study of unison bout singing in a Neotropical treefrog. *Animal Behaviour*. 42: 565-577.

- Schwartz, J.J. 1993. Male calling behavior, female discrimination and acoustic interference in the Neotropical treefrog *Hyla microcephala* under realistic acoustic conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 32: 401-414.
- Schwartz, J.J., Buchanan, B.W. & Gerhardt, H.C. 2002. Acoustic interactions among male gray treefrogs, *Hyla versicolor*, in a chorus setting. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 53: 9-19.
- Schwartz, J.J. & Wells, K.D. 1983. An experimental study of acoustic interference between two species of Neotropical treefrogs. *Animal Behaviour*. 31: 181-190.
- Slabbekoom, H. & den Boer Visser. 2006. Cities change the song of birds. *Current biology*. 16: 2326-2331.
- Slabbekoom, H. & Peet., M. 2003. Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*. 424: 267.
- Summers, P.D., Cunnington, G.M. & Fahrig, L. 2011. Are the negative effects of roads on breeding birds caused by traffic noise?. *Journal of Applied Ecology*. 48: 1527-1534.
- Sun, J.W.C. & Narins, P.M. 2005. Anthropogenic sounds differentially affect amphibian call rate. *Biological Conservation*. 121: 419-427.
- Warren, P.S., Katti, M., Ermann, M. & Brazel, A. 2006. Urban bioacoustics: it's not just noise. *Animal Behaviour*. 71: 491-502.
- Waser, P.M. & Waser, M.S. 1977. Experimental studies of primate vocalization: Specializations for long-distance propagation. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 43: 239-263.
- Wells, K.D. 1977. The social behavior of anuran amphibians. *Animal Behaviour*. 25: 666-693.
- Wells & Taigen. 1986. The effect of social interactions on calling energetics in the gray treefrog (*Hyla versicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 19: 9-



18.

- Wiley, R.H. & Richards, D.G. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 3: 69–94
- Wollerman, L. 1999. Acoustic interference limits call detection in a Neotropical frog *Hyla ebraccata*. *Animal Behaviour*. 57: 529–536.
- Wollerman, L. & Wiley, H. 2002. Background noise from a natural chorus alters female discrimination of male calls in a neotropical frog. *Animal Behaviour*. 63: 15–22.
- Zelick, R.D. & Narins, P.M. 1983a. Intensity discrimination and the precision of call timing in two species of neotropical treefrogs. *Journal of Comparative Physiology*. 153: 403-412.
- Zelick, R.D. & Narins, P.M. 1983b. Characterization of the advertisement call oscillator in the frog *Eleutherodactylus coqui*. *Journal of Comparative Physiology*. 156: 223-229.