



**UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS**

**EFFECTOS DEL RUIDO EN LA CONDUCTA VOCAL DE
MACHOS DE *Eupsophus emiliopugini* (AMPHIBIA,
LEPTODACTYLIDAE)**

Christopher Hamilton-West Miranda

**Memoria para optar al
Título Profesional de
Médico Veterinario**

**Profesor Guía:
Dr. Mario Penna**

**Financiamiento:
Proyecto FONDECYT
1010569**

**SANTIAGO-CHILE
2005**

ÍNDICE

ÍNDICE	1
RESUMEN	3
ABSTRACT.....	4
INTRODUCCIÓN	5
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	8
HIPÓTESIS	15
OBJETIVO GENERAL.....	15
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	15
MATERIALES Y MÉTODOS	16
LUGAR DEL ESTUDIO.....	16
ELABORACIÓN DE LOS ESTÍMULOS.	16
PREPARACIÓN DE LOS ESTÍMULOS.	19
INSTRUMENTALIZACIÓN.....	21
ANÁLISIS DE LAS RESPUESTAS VOCALES EVOCADAS.	23
RESULTADOS	27
CONDICIONES AMBIENTALES.....	27
ACTIVIDAD VOCAL BASAL.	27
RESPUESTAS VOCALES EVOCADAS DURANTE LA EXPOSICIÓN A RUIDOS DE DISTINTA ESTRUCTURA.....	28
RESPUESTAS VOCALES EVOCADAS DURANTE LA EXPOSICIÓN A RUIDOS PASA-BANDA PRESENTADOS A DISTINTAS INTENSIDADES... ..	31
DISCUSIÓN	35
BIBLIOGRAFÍA	42
ANEXOS	47
TABLA 1	47
TABLA 2	47
TABLA 3	48
TABLA 4.....	48
TABLA 5	49
FIGURA 1.....	50
FIGURA 2.....	50

FIGURA 3.....	51
FIGURA 4.....	52
FIGURA 5.....	53
FIGURA 6.....	54

RESUMEN

Los animales que se comunican a través de señales acústicas han desarrollado diversas estrategias para confrontar las interferencias provocadas por el ruido. Sin embargo, los mecanismos usados por los animales en estas circunstancias en sus ambientes naturales, han sido poco estudiados. En este trabajo, 15 machos de *Eupsophus emiliopugini* fueron expuestos a ruidos naturales de viento, lluvia, arroyo y mar y a un ruido pasa-banda que contenía las frecuencias comprendidas en el rango del espectro del canto de machos de esta especie. Se observó que los sujetos no experimentaron cambios notorios en su actividad vocal en presencia de estos ruidos y solo respondieron activamente si el ruido se acompañaba de cantos sintéticos. Además, la frecuencia de cantos evocados disminuye y su intensidad aumenta con la intensidad del ruido pasa-banda. Esta modalidad de respuesta contrasta con resultados previos que han mostrado un importante aumento de la actividad vocal inducida por estos mismos ruidos en *E. calcaratus*, una especie relacionada y revelan que los animales emplean distintas estrategias al comunicarse en medio de los ruidos del bosque templado austral.

ABSTRACT

Animals that communicate through acoustic signals have developed different strategies to confront noise interference. However the mechanisms used by animals in these circumstances in their natural environments have received little attention. Fifteen males of *Eupsophus emiliopugini* were exposed to natural noises of wind, rain, creek and sea surf, and a band-pass noise encompassing the spectrum of the conspecific advertisement call. The subjects did not experience changes in their evoked vocal activity in the presence of noise and only responded actively if the noise was accompanied with synthetic calls. The call rate decreases and the call amplitude increases with band-pass noise intensity. This modality of response contrasts with results from a previous study showing an important increase in vocal activity induced by the same noises in *E. calcaratus*, a related species, and reveals that animals employ different strategies to communicate amidst noise in the temperate austral forest.

INTRODUCCIÓN

La comunicación es un área importante en el estudio del comportamiento animal. Diversos animales emplean canales de transmisión de información basados en distintos sistemas sensoriales: táctil, químico, visual, eléctrico y acústico (Bradbury y Vehrencamp, 1998). Los anfibios anuros hacen un extenso uso de la comunicación por sonido y presentan para su estudio ventajas considerables con respecto a otros vertebrados, ya que en general, poseen un repertorio vocal reducido que evoca respuestas estereotipadas en otros individuos. Las vocalizaciones que emiten con mayor frecuencia son los cantos de advertencia, que son producidos por los machos en la época reproductiva en agrupaciones que constituyen coros. Estas señales atraen a las hembras y evocan respuestas vocales de otros machos (Rand, 1988, Wells, 1988).

Los animales que se comunican mediante señales sonoras, deben hacerlo en ambientes que en general presentan niveles de ruido que interfieren con la recepción de las señales. Estos ruidos pueden ser producidos tanto por otros animales (ruidos de origen biótico) u originarse en el ambiente físico (ruidos de origen abiótico). En latitudes tropicales el componente de ruido biótico es muy importante, debido al gran número de especies que cohabita en esas zonas y presentan actividad vocal en la misma época. En cambio, en las zonas subtropicales predominan los ruidos de carácter abiótico (Narins y Zelick, 1988).

Diversas especies animales han desarrollado distintas estrategias para contrarrestar las dificultades que impone la presencia de ruido biótico o abiótico. Así, varios vertebrados en presencia de ruido de amplio espectro aumentan la amplitud, duración o frecuencia de emisión de señales (e.g.: López *et al.*, 1988, Brumm y Todt, 2002, Brumm *et al.*, 2004).

En anfibios anuros se ha estudiado el efecto de ruidos sintetizados artificialmente o de ruidos de origen biótico (por ejemplo, grabaciones de coros de algunas especies) en la conducta de machos y hembras. Así, por ejemplo, la capacidad de detección y discriminación de señales por parte de las hembras resulta alterada en presencia de niveles de ruido altos y moderados (Wollerman y Wiley, 2002). Sin embargo, niveles bajos de ruido facilitan la discriminación entre cantos sintetizados de distinta frecuencia (Schwartz y Gerhardt, 1998). Las respuestas vocales de los machos también son afectadas en presencia de ruido. La actividad vocal de machos de la rana centroamericana *Hyla ebraccata* se inhibe en presencia de coros de otra especie (Schwartz y Wells, 1983) y de ruido de amplio espectro de alta intensidad. A intensidades moderadas, sin embargo, este tipo de ruido produce un incremento en las respuestas vocales de la rana caribeña *Eleutherodactylus coqui* (Narins, 1982).

Penna *et al.* (2005a) encontraron que diversos ruidos estimulaban la actividad vocal en machos de *Eupsophus calcaratus*, especie de anuro del sur de Chile. Los machos de esta especie cantan vigorosamente durante exposiciones a ruidos abióticos naturales de lluvia, y arroyo, y un ruido pasa banda que contiene las frecuencias del canto de esta especie.

Eupsophus emiliopugini es un anuro de la subfamilia Telmatobiinae, familia Leptodactylidae, que se distribuye en Chile desde el noreste de Osorno, hasta Aisén, (Formas, 1989). Durante su periodo reproductivo, entre los meses de Octubre y Diciembre, los machos cantan desde el interior de cuevas, en agregaciones corales y las hembras acuden atraídas por estos sonidos. En forma análoga, los machos responden vocalizando al ser estimulados con cantos naturales reproducidos por un parlante (Penna *et al.*, 2005b). Durante su época de reproducción, esta especie sobrepone su actividad con un número reducido de otros anuros, no existiendo en su ambiente niveles altos de

ruidos de origen biótico. Sin embargo, esta especie está expuesta a una variedad de ruidos naturales de origen abiótico, principalmente originados por la lluvia, el viento, torrentes de agua y el oleaje del mar. El efecto de éstos y otros ruidos abióticos de origen natural en la comunicación sonora han sido muy poco estudiados.

El objetivo de esta memoria de título es estudiar efectos de ruidos abióticos naturales y de un ruido sintético que imita al producido por el coro de la propia especie, en las respuestas vocales evocadas de machos de *E. emiliopugini*, con el fin de establecer su susceptibilidad a este tipo de interferencias y compararlas con los efectos de estos ruidos en la actividad vocal de *E. calcaratus*, recientemente estudiados por Penna *et al.* (2005a). Este estudio contribuirá a establecer si el aumento de la actividad vocal en presencia de ruido constituye una estrategia generalizada en los anuros que habitan en los bosques templados del sur de Chile, o si existen formas alternativas de confrontar estas interferencias.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

Aspectos generales de la comunicación sonora.

Se considera que existe comunicación cuando la apariencia o acciones de un individuo influyen la conducta de otro, sin que medie la aplicación directa de fuerza (Bradbury y Vehrencamp, 1998). En un sistema de comunicación simple, un emisor produce una señal que se propaga a través de un canal hacia un receptor. La información transmitida permite reducir la incertidumbre acerca de la identidad del emisor o de la conducta posterior a la producción de la señal. Por ejemplo la producción de un tipo particular de señal, puede indicar que el animal probablemente atacará a un rival cercano (Gerhardt y Huber, 2002). Diversas especies animales se comunican a través de distintos canales sensoriales, utilizando señales táctiles, químicas, eléctricas visuales y sonoras.

Las señales acústicas presentan diversas ventajas en relación a otras modalidades de comunicación: los sonidos se transmiten a largas distancias, en ausencia de luz y en ambientes estructuralmente complejos. Además, estas ondas se propagan en distintas direcciones, siendo moderadamente fáciles de localizar y pueden ser interrumpidas instantáneamente en caso de peligro para el emisor, por ejemplo, ante la presencia de algún predador. Sin embargo, las propiedades de las señales acústicas pueden constituir desventajas en ciertas circunstancias: no son susceptibles de ser dirigidas exclusivamente a un receptor, pudiendo ser interceptadas por predadores o rivales. Por otra parte, como los sonidos no persisten en el tiempo, estas señales requieren ser producidas en forma repetitiva, lo que conlleva un importante costo energético total al ser emitidas durante períodos prolongados (Gerhardt y Huber, 2002).

Los animales que se comunican mediante sonido pueden aumentar la efectividad de la propagación y direccionalidad de los sonidos producidos, eligiendo sitios que favorezcan estos procesos. Insectos, aves y anuros se ubican en lugares que amplifican los sonidos emitidos, favoreciendo su propagación (Prozesky-Schulze *et al.*, 1975, Wells y Schwartz, 1982, Penna y Solís, 1999). Una estrategia diferente es utilizada por ranas del sur de Chile, incluida la especie que se estudiará en esta memoria, *Eupsophus emiliopugini*. Estos animales vocalizan desde cuevas en que los cantos de individuos vecinos coespecíficos resultan amplificados, lo que mejoraría la recepción de estas señales (Penna y Solís, 1998, 1999).

Importancia del ruido en la comunicación sonora.

La comunicación por sonido tiene lugar en ambientes naturales en que existe ruido de diversos orígenes. El ruido puede ser de origen biótico, en el caso de ser producido por animales o abiótico, como los ruidos producidos por el viento, la lluvia y el agua corriente o el oleaje. El ruido en los sistemas de comunicación acústica puede ser descrito como cualquier energía acústica en el ambiente, que es al mismo tiempo detectable e indeseable para la transmisión de información. Sin embargo, a veces es difícil determinar si un sonido determinado es ruido o constituye una señal de significado biológico (Narins y Zelick, 1988, Brumm *et al.*, 2004).

Existen ambientes donde los niveles de ruido de origen biótico son extremadamente altos, como las selvas tropicales, en donde un gran número de especies de vertebrados e invertebrados vocalizan activamente durante el día y la noche, produciendo ruidos de diversa composición espectral. En los ambientes templados, los ruidos de origen animal son menos variados, y predominan las fuentes de ruido de

carácter abiótico, que en general están restringidas a frecuencias bajas, inferiores a 1 kHz (Narins y Zelick, 1988, Penna *et al.*, 2005a).

Los animales que se comunican a través de señales acústicas deben confrontar la dificultad de entregar información en ambientes que presentan diferentes cualidades y niveles de ruidos. Estos animales han desarrollado diversas estrategias para compensar las interferencias de los ruidos que dificultan la transmisión de las señales acústicas hasta los receptores potenciales (Narins, 1982, Brumm y Todt, 2002). Algunos anfibios y aves que habitan en ambientes que presentan altos niveles de ruidos de cursos de agua, producen vocalizaciones de frecuencias altas, que quedan fuera del espectro del ruido de los arroyos en que habitan (Dubois y Martens, 1984, Feng *et al.*, 2000 Penna *et al.*, 2005a). En cambio, algunas aves aumentan la tasa y/o duración de sus emisiones, al comunicarse en ambientes con altos niveles de ruido de viento (Potash, 1972, Lengagne *et al.* 1999). Por otra parte, los sujetos emisores también pueden aumentar la amplitud de sus señales en respuesta al aumento del nivel de ruido ambiente. Esta estrategia se ha observado en diferentes vertebrados: anfibios, aves, felinos, primates no humanos y en el hombre. (e.g. Slabbekoorn y Peet, 2003, Pytte *et al.*, 2003, Brumm *et al.*, 2004). La mayoría de estos estudios, no obstante, ha sido realizado en condiciones de laboratorio o empleando ruidos sintetizados. Una excepción la constituye el estudio de Pytte *et al.* (2003), que ha demostrado un incremento de la amplitud de vocalizaciones de picaflores de Norteamérica, en presencia de grabaciones de ruidos de arroyos de la región de la cual esta especie es nativa.

Los efectos de ruidos abióticos naturales en la comunicación acústica en ambientes terrestres ha recibido una reducida atención. La estructura de estos ruidos no ha sido analizada en profundidad por los estudiosos de la comunicación animal mediada

por sonidos, en la literatura existen pocas descripciones cuantitativas de estos sonidos (Klump, 1996).

Por otra parte, algunos estudios han examinado los efectos de ruidos antropogénicos (ruido urbano, de vehículos motorizados y aviones) sobre diferentes aves que se comunican mediante señales acústicas (Slabbbekoorn y Peet, 2003). En esas condiciones algunas especies responden modificando el timbre de sus vocalizaciones en áreas de alto nivel de ruido, en tanto que otras parecen habituarse rápidamente a la exposición a ruido ambiental. Un estudio en anuros de Tailandia ha reportado que algunas especies reducen y otras aumentan su actividad vocal en presencia de ruidos antropogénicos (Sun y Narins, 2005).

Influencias del ruido en la comunicación sonora en anfibios.

Los anfibios anuros utilizan ampliamente la comunicación por sonido, siendo éste el principal mecanismo de interacción social en estos animales (Wells, 1988 Gerhardt y Huber, 2002). Los machos cantan en agregaciones corales de una o varias especies, en las que los machos interactúan con sus vecinos mas próximos (Narins y Zelick, 1988; Brush y Narins 1989,).

Los anuros presentan importantes ventajas para el estudio de la comunicación acústica, ya que la mayoría de las especies tiene un repertorio vocal reducido, que inducen conductas simples en los receptores, la mayoría de las cuales están relacionadas con la conducta reproductiva. La señal que con más persistencia producen es el canto de advertencia, que atrae a las hembras en el área de reproducción y también evoca respuestas vocales en otros machos, permitiendo regular interacciones territoriales entre rivales (Rand, 1988, Wells, 1988, Gerhardt y Huber 2002). Además de los cantos de

advertencia, los anuros machos producen otros tipos de señales acústicas; los cantos agresivos, de cortejo, de liberación y de peligro (Rand, 1988).

Durante las interacciones vocales que establecen con sus vecinos, los machos están expuestos al ruido biótico que originan otros individuos que cantan en el coro (Narins y Zelick 1988). En ambientes tropicales, estos coros se componen de un gran número de especies, que pueden llegar hasta 15 taxa, (e. g.: Duellman y Pyles, 1983; Drewry y Rand, 1983). En cambio, en los ambientes templados, como el sur de Chile, se encuentran sólo pocas especies cantando juntas y más frecuentemente las agregaciones reproductivas están constituidas por una sola especie (Penna y Veloso, 1990).

Las interferencias producidas por el ruido ambiente afectan tanto a las respuestas fonotácticas de las hembras como a la conducta vocal de los machos. Estos machos han desarrollado diferentes estrategias para competir con sus oponentes, ya que durante las interacciones vocales, los vecinos pueden modificar tanto la tasa como la amplitud y la frecuencia dominante de sus cantos (López *et al.*, 1988, Wells, 1988). Además, los machos separan temporalmente sus cantos de manera que sus vocalizaciones no se sobrepongan con las de sus vecinos (Narins y Zelick, 1988).

Las respuestas conductuales de los anfibios anuros son afectadas de distinta manera por ruidos continuos. La capacidad de detección y discriminación de sonidos de las hembras de la rana centroamericana *Hyla ebracata* disminuye en presencia de niveles de ruido altos y moderados de coros de la propia especie (Wollerman y Wiley, 2002). Sin embargo, niveles bajos de ruido facilitan la discriminación entre cantos sintetizados de distintas frecuencias dominantes en hembras de la rana norteamericana *Pseudacris crucifer* (Schwartz y Gerhardt, 1998).

Las respuestas vocales de los machos también son afectadas en presencia de ruido. La actividad vocal de machos de *H. ebracata* se inhibe en presencia de ruido de coros de una especie simpátrica presentados a intensidades superiores a 90 dB SPL (Schwartz y Wells, 1983). Narins (1982) encontró que los machos de la rana del Caribe *Eleutherodactylus coqui* también inhiben su respuesta a ruido de amplio espectro de alta intensidad, pero a intensidades moderadas el ruido producía un incremento en las respuestas vocales.

En los últimos 20 años ha habido un creciente interés en el estudio de los factores que influyen en la declinación mundial de poblaciones de anfibios (Barinaga, 1990, Blaustein y Olsen, 1991, Marsh y Trenham, 2001). El ruido generado por la actividad humana es un factor que potencialmente puede afectar a estos vertebrados, ya que la reproducción de la mayoría de especies de anfibios anuros dependen de la comunicación acústica. Sun y Narins (2005) estudiaron los efectos de ruidos producidos por motores de avión y motocicleta en cuatro especies de anuros de Tailandia, encontrando que *Microhyla butleri*, *Rana nigrovittata* y *Kaloula pulcra* disminuyen su actividad vocal en presencia de estos ruidos, en tanto que *Rana taipehensis* produce más cantos en estas circunstancias.

Los ruidos abióticos naturales no sólo producen efectos en la conducta vocal. Grafe *et al.* (2002), encontraron que *Hyperolius nitidulus*, rana que habita en la sabana africana en una zona propensa a incendios forestales, responde al ruido del fuego alejándose de un parlante que reproducía este sonido.

Los ruidos abióticos naturales pueden afectar la conducta vocal de los anuros en distintas formas. Como se mencionó anteriormente, anuros que habitan en ambientes donde existen cursos de agua emiten cantos de frecuencia particularmente alta (Dubois y Martens, 1984, Feng *et al.*, 2000, Höld y Amézquita, 2001). Además, especies con

hábitos riparianos pueden presentar notables modulaciones de frecuencia (Penna *et al.*, 1983, Penna y Veloso, 1990, Feng *et al.*, 2000). En contraste con estos anuros, algunas especies que habitan en zonas de arroyos correntosos no emiten cantos de advertencia, lo cual constituiría una adaptación extrema a ambientes ruidosos. (Penna y Veloso, 1990, Höld y Amézquita, 2001). De acuerdo a esta evidencia, este tipo de ruido podría ser considerado como supresor de la actividad vocal. En contraste con éste potencial efecto inhibitorio sobre la actividad vocal, el ruido producido por la lluvia ha sido asociado con la estimulación de la actividad vocal en distintas especies de anuros (Bogert, 1960).

En el único estudio experimental que se ha realizado acerca del efecto de ruidos abióticos naturales sobre conducta vocal de anuros, Penna *et al.* (2005a) encontraron que los machos de *Eupsophus calcaratus*, una especie del bosque templado del sur de Chile, incrementan de manera importante su actividad vocal en presencia de ruido de lluvia y arroyo, en tanto que, los ruidos de viento y mar tenían un efecto discreto. En este estudio también se encontró que un ruido sintético pasa-banda, que contenía las frecuencias del canto de la especie producía una importante estimulación de la actividad vocal de este anuro.

En el estudio propuesto se explorará el efecto de estos mismos ruidos en *E. emiliopugini*, una especie relacionada con *E. calcaratus* y que habita en la misma región con el fin de determinar su susceptibilidad y respuesta frente estas interferencias.

HIPÓTESIS

Los machos de *E. emiliopugini* alteran sus respuestas vocales evocadas en presencia de ruidos naturales de origen abiótico y de un ruido sintetizado que imita al producido por el coro de la propia especie (ruido pasa-banda). Se propone que el ruido tiene efectos excitatorios o inhibitorios en las respuestas vocales evocadas, dependiendo de la composición espectral y de las intensidades de estas interferencias.

OBJETIVO GENERAL

Estudiar los efectos de ruidos abióticos naturales y del ruido sintetizado con un contenido de frecuencias similar al coro de la propia especie en la conducta vocal de machos de *E. emiliopugini*.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Estudiar los efectos de distintos tipos de ruidos abióticos naturales (viento, lluvia, arroyo y mar) y de un ruido sintético que comprende las frecuencias del canto de *E. emiliopugini* en las respuestas vocales evocadas de machos de esta especie, en los siguientes variables; frecuencia de cantos por minuto, duración y amplitud de éstos.
- Estudiar los efectos de la intensidad del ruido pasa-banda en las respuestas vocales evocadas de *E. emiliopugini*.

MATERIALES Y MÉTODOS

LUGAR DEL ESTUDIO.

Los experimentos fueron realizados en el período comprendido entre Noviembre y Diciembre del 2003, en la localidad de La Picada (Lat. 41°06'S, Long. 72°30'O, 820 msnm), al interior del Parque Nacional Vicente Pérez Rosales, en la X Región. En el sitio de trabajo se han desarrollado anteriormente estudios con ésta y otras especies de anuros. El área en que se encuentra *E. emiliopugini* es una zona pantanosa de suelo volcánico, donde los machos cantan desde cuevas ubicadas cerca de los bordes de pequeños arroyos, entre vegetación predominantemente baja, compuesta por abundantes musgos (*Rhacomytrium*), hierbas (*Scyrpus* y *Myrteola*) y helechos (*Blechnum*).

ELABORACIÓN DE LOS ESTÍMULOS.

Se sintetizó un estímulo imitando el canto natural de advertencia de *E. emiliopugini*. Se eligió esta modalidad en lugar de utilizar un canto natural, con el fin de evitar que las respuestas evocadas obtenidas pudieran estar influenciadas por características particulares del sonido de un determinado canto natural.

El canto sintetizado fue modelado de acuerdo a valores promedio de las características del canto advertencia natural de esta especie. Estos valores fueron medidos en registros de 16 individuos grabados en años anteriores en esta misma localidad. Para cada individuo se analizaron 15 cantos y se obtuvieron promedios para cada sujeto. En la Figura 1 se muestra la estructura de un canto natural de *E. emiliopugini* y la del canto sintetizado que se utilizó como estímulo.

Los cantos fueron grabados en el sitio de estudio en años previos a la realización de los experimentos, con un micrófono direccional (AKG CK8 o AKG CK9) y una grabadora (Sony TC-D5M) a una distancia de 0.2-0.5 m de los individuos. Los registros fueron adquiridos con un computador Macintosh (G4 Power PC), con el programa Peak 2.52 y analizados con el programa Signalyze 3.12. Las características analizadas en los cantos de advertencia fueron la duración, número y frecuencia de pulsos y la frecuencia dominante. El estímulo sintético fue diseñado con el programa Soundmaker 1.0.4, con valores cercanos al promedio de cada uno de estos parámetros. Cada canto estaba compuesto por pulsos de 6 ms de duración, formados por una senoidal de 1100 Hz., con pendientes de ascenso y descenso de 1 y 5 ms, respectivamente. La duración total del canto era de 250 ms y contenía 48 pulsos. El período entre pulsos aumentaba progresivamente desde el comienzo al final de la señal, desde 3 a 8 ms. Para los períodos iniciales (entre 3 y 6 ms) fue necesario reducir la duración del tiempo de descenso de los pulsos, cuidando de no producir discontinuidades en la senoidal. Para períodos posteriores (entre 6 y 8 ms) se agregaron intervalos de silencio entre pulsos. La envolvente de amplitud del canto tenía pendientes de ascenso y descenso de 50 y 100 ms, respectivamente, dejando un intervalo de amplitud constante de 100 ms al centro de la señal. Se generó una secuencia de 20 repeticiones de este canto sintético, con intervalos de 1.5 segundos entre el inicio de cada repetición, que tenía una duración total de 30 segundos. Se eligió esta periodicidad debido a que los machos de esta especie siguen este ritmo de estimulación por periodos prolongados (Penna *et al.* 2005b).

Los ruidos naturales de viento, arroyo y lluvia que se utilizaron fueron grabados en la misma localidad de estudio. El ruido de viento fue grabado con el micrófono ubicado a nivel del suelo y rodeado por arbustos para evitar el impacto directo del viento. El ruido de la lluvia fue grabado con el micrófono a nivel del suelo, protegido

del impacto directo de las gotas por una espuma de 2 m², posicionada a 0.5 m sobre el suelo. El ruido de arroyo fue grabado desde arroyos de distintos caudales con la punta del micrófono a una distancia de 0.5 m del borde del agua. El ruido de mar fue grabado en la localidad de Cucao (Lat. 43°40' S, Long. 74°00' O) en el Parque Nacional Chiloé, con el micrófono ubicado a 1 m de la superficie del agua. Se obtuvieron varias grabaciones de estos ruidos (n = 13, 6, 13 y 4 para viento, lluvia, arroyo y mar, respectivamente. Las intensidades para estos ruidos naturales grabados fueron de 50-70, 48-72, 61-76 y 74-78 dB RMS SPL, respectivamente). Todos los ruidos fueron grabados con el micrófono de un sonómetro Bruel and Kjaer 2230 cubierto con una esponja antiviento (UA 0237) y conectado con un cable de extensión (UA 0028). La salida del sonómetro se conectó a una grabadora digital (Sony TC D10 PROII). Además de los ruidos naturales, se generó un ruido pasa-banda compuesto por frecuencias comprendidas en el rango del espectro del canto de *E. emiliopugini*, entre los 400 y 2400 Hz.

Las grabaciones de los ruidos fueron adquiridas con un computador Macintosh (G4 Power PC), con el programa Peak 2.52, a una frecuencia de muestreo de 44.1 Khz., usando un filtro FT6-2, Tucker-Davis Technologies y una interfaz análogo-digital Motu 828.

Para obtener ruidos prolongados, en el computador se seleccionaron segmentos de 10 segundos de cada uno de los ruidos grabados en condiciones naturales y se adicionaron hasta obtener ruidos de una duración de 150 segundos. Se tuvo especial cuidado para evitar discontinuidades en el punto de la unión de los segmentos adicionados. Se prefirió este procedimiento en lugar de usar las grabaciones continuas de los ruidos naturales que completaran los 150 segundos de duración, para evitar las interferencias de ruidos extraños y/o grandes fluctuaciones en la amplitud en el ruido

durante las grabaciones prolongadas. El ruido pasa-banda fue sintetizado a partir de ruido blanco producido por un generador de ondas (WG1, Tucker-Davis Technologies) que se filtró para obtener frecuencias entre 400 y 2400 Hz con un filtro programable (PF1, Tucker-Davis Technologies).

En la Figura 2 se presentan los oscilogramas y espectros de potencia promediados sobre 10 segundos de estos ruidos. Se observa que los ruidos de mar y viento están compuestos principalmente de frecuencias bajas, inferiores a 500 Hz, en tanto que el ruido de arroyo está compuesto por frecuencias entre 200 y 2000 Hz, aproximadamente. El ruido de lluvia posee frecuencias bajas y una segunda zona enfatizada alrededor de los 1000 Hz. Además se caracteriza por rápidas modulaciones de amplitud.

PREPARACIÓN DE LOS ESTÍMULOS.

Las secuencias de cantos artificiales y de los ruidos fueron grabadas en distintos canales de un disco compacto (CD) de audio, con el fin de permitir el control de la amplitud de ambos sonidos de manera independiente. Los diferentes ruidos fueron grabados en pistas sucesivas. Para estimular a un individuo, primero se presentó una serie de 20 cantos, grabados en el canal izquierdo del CD repetidos con un período de 1,5 segundos (duración total 30 segundos), seguidos de 30 segundos de silencio, Durante estos 60 segundos había silencio en el canal derecho. Luego se presentaron los ruidos de distinta estructura en el siguiente orden: viento, lluvia, arroyo, mar y pasa-banda. Cada una de estas presentaciones consistía en 150 segundos de ruido seguidos de 120 segundos de silencio, totalizando 270 segundos. En todas estas presentaciones se dio durante los 60 segundos iniciales el ruido solo (grabado en el canal derecho),

durante los 30 segundos que seguían se presentó el ruido simultáneamente con una serie de 20 cantos (grabados en el canal izquierdo), y a continuación 60 segundos de ruido solo, para finalizar con 120 segundos de silencio (Figura 3a). Al terminar la estimulación con los 5 tipos de ruidos distintos de esta serie experimental, se estimuló a los individuos nuevamente con una secuencia de 20 cantos, igual a la dada inicialmente para controlar posibles cambios de la actividad vocal del sujeto durante el experimento.

Luego de finalizada la serie de ruidos de distinta naturaleza, se presentó una serie de ruido pasa-banda a distintas intensidades. Para estas exposiciones se utilizó el mismo diseño que para la serie de ruidos de distinta estructura: 150 segundos de presentación de ruido (grabados en el canal derecho), con los 30 segundos centrales acompañados de una serie de 20 cantos (grabados en el canal izquierdo). Sin embargo, el intervalo de silencio entre las presentaciones de ruido fue de 60 en lugar de 120 segundos, con el objeto de no prolongar excesivamente la duración del experimento (Figura 3b). El ruido pasa-banda fue presentado a siete intensidades distintas (medidas en la posición del individuo), en orden creciente: 49, 55, 61, 67, 73, 79 y 85 dB SPL RMS. Al finalizar esta serie se repitió la secuencia de 20 cantos en ausencia de ruido, igual a las presentadas al comienzo y fin de la serie de ruidos de distinta naturaleza, para controlar posibles cambios de la actividad vocal del sujeto durante el experimento.

La duración total de la serie de ruidos de diferente naturaleza, medida desde el inicio de la serie de 20 cantos sintetizados, presentados en ausencia de ruido experimental, hasta el fin de la presentación de este mismo estímulo después de la presentación de los 5 ruidos de distinta estructura fue de 24 minutos y 30 segundos. La duración total de la serie de ruido pasa-banda a diferentes intensidades, medida desde el inicio del ruido de intensidad de 49 dB RMS SPL, hasta el fin de la presentación de la

serie de 20 cantos sintéticos emitidos en ausencia de ruido experimental, fue de 25 minutos y 30 segundos.

INSTRUMENTALIZACIÓN.

La instrumentación empleada para la reproducción de los ruidos y los cantos sintéticos fue la siguiente: el CD que contenía los sonidos fue leído con un reproductor de CD portátil (Sony Walkman D-E 356 CK), el cual se conectaba a un adaptador de impedancia de 2 canales y 2 atenuadores (Hewlett-Packard 355 C y D) para los cantos artificiales (canal izquierdo) y Hewlett-Packard 350 D para los ruidos (canal derecho). Los cantos artificiales y los ruidos se mezclaron con un sumador electrónico conectado a un amplificador (Alpine 3540) y a un parlante de dos vías (Dynaudio BM-6, con respuesta de frecuencia de 38-20000 Hz). El parlante fue ubicado a una distancia que varió entre 100 y 160 cm frente de la entrada de la cueva del sujeto experimental.

Las respuestas vocales evocadas fueron registradas con un micrófono direccional (Sennheiser ME 66), la punta del cual se ubicó a 0.2-0.5 m de la entrada de la cueva ocupada por el sujeto experimental. Estas respuestas fueron grabadas en el canal izquierdo de una grabadora análoga (Sony TC-D5M). Los cantos artificiales dados como estímulo se grabaron en el canal derecho de la misma grabadora, mediante un cable de conexión desde el reproductor de CD portátil (Figura 4).

Los experimentos fueron realizados durante la noche, entre las 21:00 y las 05:00 h. Las temperaturas del aire y del sustrato se midieron con un teletermómetro (Digi-Sense 8528-20) al terminar los experimentos. La actividad basal de los sujetos fue grabada por al menos 2 minutos antes de iniciar los experimentos. A continuación de

este registro inicial se reprodujeron los estímulos grabados en el CD y se registraron las respuestas vocales evocadas del individuo experimental. Durante la estimulación se tuvo especial cuidado en suprimir la actividad vocal de individuos vecinos al sujeto experimental, golpeando suavemente el substrato circundante, para así poder registrar la actividad vocal del animal con la menor interferencia posible. Al finalizar los experimentos se grabó la actividad basal del sujeto durante al menos un minuto.

Los cantos sintéticos y los diferentes ruidos fueron presentados a intensidades de 70 y 67 dB RMS SPL, respectivamente, medidas en la posición del sujeto. La intensidad de presentación para los cantos artificiales se estableció considerando los valores típicos de intensidades de los cantos de vecinos más cercanos (medida en la entrada de la cueva del sujeto experimental) a los cuales están expuestos los machos de esta especie en las agregaciones corales (Penna y Solís, 1998). La intensidad de los ruidos fue determinada considerando que los niveles de ruido abiótico en el sitio de estudio en noches tranquilas, es habitualmente inferior a 50 dB RMS SPL (Pena *et al.* 2005b). De esta manera, usando 67 dB RMS SPL se aseguró que el ruido usado en los experimentos estaba por sobre del ruido ambiente. Los 3 dB de diferencia que existen entre los cantos artificiales y los ruidos reproducidos son apropiados para evocar respuestas vocales en machos de una especie relacionada (Penna *et al.* 2005a).

Antes de comenzar los experimentos, las presiones de sonido de los cantos sintéticos y de los ruidos fueron medidos ubicando el micrófono del sonómetro tan cerca de la entrada de la cueva como fue posible y orientándolo hacia el parlante, cuidando de no perturbar al individuo. Los niveles de 70 dB para los cantos artificiales y de 67 dB para los distintos ruidos fueron mantenidos constantes para todos los sujetos experimentales, ajustando los valores de los atenuadores para cada canal de manera

independiente. El nivel de ruido ambiente y el de los cantos de los vecinos más próximos fueron medidos desde la posición del sujeto al finalizar la sesión experimental.

ANÁLISIS DE LAS RESPUESTAS VOCALES EVOCADAS.

Los registros de las vocalizaciones emitidas por los individuos y de los estímulos fueron digitalizados con un computador Macintosh (G4 Power PC) con el programa Peak 2.52 a una frecuencia de muestreo de 44.1 kHz, usando un filtro anti aliasing (FT6-2, Tucker-Davis Technologies) y una interfaz análogo-digital (Motu 828).

Las variables medidas de la respuesta vocal evocada de los individuos fueron: frecuencia de cantos por minuto, duración y amplitud de los cantos. Las dos primeras variables fueron medidas con el programa Signalyze 3.12 y la amplitud fue medida con el programa Canary 1.2.4. Debido a que las respuestas vocales evocadas grabadas durante la presentación de los ruidos se sobreponían con los mismos, fue necesario aplicar una corrección a los valores medidos para la amplitud con el objeto de comparar las amplitudes de los cantos producidas durante la presentación de ruidos de distintos niveles de intensidad. Las amplitudes de los cantos evocados fueron corregidas de la siguiente manera: en una cámara semi-anecoica en el laboratorio, se montaron, siguiendo la misma disposición que se usó en terreno, los instrumentos utilizados para estimular a los sujetos y registrar sus respuestas vocales. El micrófono direccional (Sennheiser ME 66) fue posicionado apuntando hacia un parlante (JBL T50, de 10 cm de diámetro) desde el cual se emitió el canto natural de un macho de *E. emiliopugini* repetitivamente con un período de 1.5 cantos/s. El parlante usado para reproducir los ruidos y cantos artificiales en terreno (Dynaudio BM6), se ubicó a 1.2 m del parlante JBL y detrás del micrófono direccional, quedando de esta manera ambos parlantes

enfrentados. La distancia entre la punta del micrófono direccional y el parlante que reproducía los cantos naturales fue de 20 cm y el nivel del canto natural en esa posición, medido con el sonómetro (Brüel and Kjaer 2230) fue de 83 dB RMS SPL. El ruido pasa-banda usado en terreno fue emitido por el parlante Dynaudio BM6 usando 7 atenuaciones distintas con incrementos de 6 dB. Esta disposición instrumental permitía entonces reproducir la situación experimental, grabando un canto de amplitud constante en presencia de distintos niveles de ruido usados en terreno. La intensidad del ruido en la punta del micrófono direccional con el nivel de atenuación más bajo fue de 90.6 dB RMS SPL, decreciendo correspondientemente al aumentarse en 6 dB las atenuaciones. En los niveles más bajos de atenuación (niveles de ruido de 85, 79, 73 y 67 dB RMS SPL) la amplitud del canto se incrementó en 4.58, 1.56, 0.52 y 0.28 dB RMS SPL, respectivamente y la relación entre el canto mas ruido y el ruido reproducido, fue de 2.68, 5.33, 10.09 y 15.7 dB, respectivamente.

Estos valores fueron usados para construir la curva de ajuste: $Y = 5,9129e^{-0,2097x}$, en la cual Y (dB) correspondía al valor que se restaba de las amplitudes medidas en los cantos evocados y X (dB) era la relación entre el canto mas ruido y el ruido reproducido. Esta corrección se aplicó a las grabaciones de terreno que tenían una relación entre ambas mediciones inferiores a 10 dB. Esto ocurrió en la mayoría de los sujetos para las presentaciones de ruido pasa-banda a 79 y 85 dB RMS SPL.

Para analizar los efectos de la exposición a los distintos tipos de ruidos presentados al mismo nivel, el ANDEVA no paramétrico de Friedman con un nivel de significancia $P < 0,05$ y comparaciones múltiples entre tratamientos (Siegel y Castellan, 1988). Estas pruebas fueron aplicadas a las tres variables de las respuestas vocales evocadas (frecuencia de cantos por minuto, duración y amplitud de cantos),

considerando cinco intervalos de tiempo como tratamientos; el intervalo de silencio que precedía la presentación del ruido (120 segundos), la exposición al ruido que precedía la secuencia de cantos sintéticos (60 segundos), la exposición al ruido durante la presentación de la secuencia de 20 cantos artificiales (30 segundos), la exposición al ruido posterior a la secuencia de cantos artificiales (60 segundos) y el periodo de silencio posterior al ruido (120 segundos). Para el ruido del viento el primer tratamiento fue el silencio posterior a la serie de cantos aplicado como control (30 segundos).

Para analizar la exposición a las series de ruido pasa-banda a distintas intensidades, se utilizó la misma comparación, excepto que el intervalo de silencio era de 60 segundos en lugar de 120 segundos. Para hacer referencia a estos cinco intervalos de tiempo se usaron las abreviaciones S1 (silencio 1), R1 (ruido 1), C (canto y ruido), R2 (ruido 2) y S2 (silencio 2). El intervalo sin ruido (silencio) entre la exposición a dos ruidos fue considerado como S2 para la exposición precedente y como S1 para la exposición subsecuente. Para evaluar el efecto de la exposición prolongada a los distintos ruidos durante toda la secuencia experimental en las respuestas vocales evocadas, se realizaron comparaciones entre las respuestas vocales evocadas por la serie de cantos sintéticos presentados en ausencia de ruido al inicio de la sesión experimental y la misma secuencia de estímulos presentada después de completar la exposición a las series de los cinco ruidos de distinta estructura. También se compararon las respuestas vocales evocadas por esta última presentación de cantos sintéticos con aquellas evocadas por esta misma secuencia de estímulos al finalizar la presentación de los ruidos pasa-banda a los distintos niveles de intensidad. Para estas comparaciones se utilizó la prueba de Wilcoxon. (Zar, 1999; Siegel y Castellan, 1988).

Para representar gráficamente las respuestas vocales evocadas de diferentes individuos a una serie de estímulos, la frecuencia de cantos por minuto, la duración y la

amplitud de los cantos fueron normalizados en relación a la máxima respuesta para cada individuo. Esto es, el valor de la respuesta vocal evocada por un individuo producida en un intervalo de tiempo particular fue dividida por el valor máximo medido de respuesta evocada del mismo sujeto, para cualquier intervalo analizado y el resultado multiplicado por 100.

Para detectar si existían efectos de las condiciones ambientales sobre la actividad vocal, se hicieron regresiones múltiples, de la temperatura del sustrato, temperatura del aire, humedad, nivel de ruido ambiental y nivel del canto de los vecinos más cercanos a los sujetos experimentales sobre los parámetros de las respuestas vocales evocadas medidos.

RESULTADOS

CONDICIONES AMBIENTALES.

El ruido ambiente en la posición de los 15 sujetos experimentales, medido al finalizar las exposiciones a ruido y en momentos en que estos individuos y sus vecinos no se encontraban vocalizando, fue en promedio de 41,0 dB RMS SPL (rango: 33-57 dB RMS SPL). Las intensidades de los cantos de los vecinos en la posición del sujeto experimental fue en promedio 63,6 dB RMS SPL (rango 47 – 85 dB RMS SPL).

Las temperaturas del aire y el sustrato durante las grabaciones fueron en promedio 7,0° C (rango: 4,0-10,6° C) y 8.2° C (rango: 6,7-10,5° C), respectivamente (Tabla 1).

ACTIVIDAD VOCAL BASAL.

Cantos espontáneos de los 15 individuos fueron grabados antes de la presentación de la primera serie de cantos artificiales, durante un periodo de 250 s en promedio (rango: 48-420s). La frecuencia de cantos durante este intervalo tuvo una media de 6,02 cantos/min (rango: 1,50 - 34,72 cantos/min.). La duración de los cantos fue en promedio 279 ms (rango: 218 - 446 ms) y la frecuencia dominante fue en promedio 1050 Hz (rango: 778-1395 Hz). Los sujetos al ser estimulados con la primera serie de cantos sintéticos, antes de ser expuestos a los diversos ruidos, respondieron con una frecuencia de cantos que en promedio fue de 25,88 cantos/min (rango: 9,89 - 39,97 cantos/min). La duración de estos cantos fue en promedio 304 ms (rango: 254 - 565 ms). Para evaluar si existía alguna dependencia de las variables estudiadas

(frecuencia, duración y amplitud de cantos evocados) con los factores ambientales: temperatura del aire, temperatura del sustrato, humedad ambiental, nivel de ruido ambiente y nivel de los cantos del vecino mas próximo a la posición del sujeto, se realizaron regresiones múltiples entre estos factores y las tres variables de las respuestas vocales evocadas analizadas. Estas regresiones no resultaron estadísticamente significativas ($F= 0.86$, $p = 0,56$, $F= 0.13$, $p = 0,97$ y $F= 0.75$, $p = 0,61$, respectivamente).

RESPUESTAS VOCALES EVOCADAS DURANTE LA EXPOSICIÓN A RUIDOS DE DISTINTA ESTRUCTURA.

La mayoría de los individuos cantó persistentemente durante la presentación de la serie de ruidos de distinta estructura presentados a igual intensidad. Sólo un sujeto dejó de responder durante algunos intervalos de la presentación del ruido de arroyo. Las respuestas vocales evocadas ante la serie de cantos sintéticos presentada en ausencia de exposición a ruido, al comienzo y al final de esta serie experimental no mostró diferencias estadísticamente significativas para la frecuencia, duración ni amplitud de los cantos evocados (Prueba de Wilcoxon; $P = 0,954$, $P = 0,334$ y $P = 0,280$, respectivamente).

Durante la presentación de la serie de cantos sintéticos en presencia de los cinco ruidos de distinta estructura de igual intensidad, los individuos mostraron diferencias en la frecuencia de cantos por minuto. El ANDEVA de Friedman mostró que la frecuencia de cantos entre los cinco intervalos analizados (S1, R1, C, R2 y S2) diferían significativamente durante la exposición a los ruidos de viento, lluvia, arroyo, mar y ruido pasa-banda ($\chi^2_{r 4} = 27,89$ $p = 0,00001$; $\chi^2_{r 4} = 40,70$ $p = 0,00001$; $\chi^2_{r 4} = 15,82$ $p = 0,00327$; $\chi^2_{r 4} = 34,32$ $p = 0,00001$ y $\chi^2_{r 4} = 21,80$ $p = 0,00022$, respectivamente). La

prueba de comparaciones múltiples entre tratamientos mostró que no existían diferencias significativas entre los intervalos S1 y R1, S1 y R2, R1 y S2, R2 y S2 ni entre S1 y S2 para ninguna de las exposiciones a ruidos de diferente naturaleza. Sin embargo, la frecuencia de cantos por minuto durante C fue significativamente superior a las producidas durante S1, R1 y R2 para los cinco tipos de ruido. Además la frecuencia de cantos durante C fue significativamente superior a la producida durante S2 para los ruidos de lluvia, mar y pasa-banda. Para el ruido de lluvia, la frecuencia de cantos fue superior durante R1 respecto a R2. (Tabla 2, Figura 5 A).

La comparación de la duración de los cantos evocados mostró una tendencia similar a la obtenida para la frecuencia de cantos. La duración de los cantos presentó diferencias estadísticamente significativas entre los distintos intervalos estudiados (S1, R1, C, R2 y S2) para las presentaciones de los ruidos de viento, lluvia, arroyo, mar y ruido pasa-banda ($\chi^2_{r\ 4} = 15,28$ p = 0,00416; $\chi^2_{r\ 4} = 26,60$ p = 0,00002; $\chi^2_{r\ 4} = 30,47$ p = 0,00001; $\chi^2_{r\ 4} = 26,77$ p = 0,00002; $\chi^2_{r\ 4} = 16,86$ p = 0,00206, respectivamente). Las pruebas de comparaciones múltiples mostraron que no había diferencias significativas entre los intervalos, S1 y R1, S1 y R2; R1 y C, R1 y R2, R1 y S2, R2 y S2 ni entre S1 y S2 para ningún tipo de ruido. Sin embargo, la duración de los cantos evocados fue más prolongada durante el intervalo C que durante S1 y S2, durante las presentaciones de los cinco ruidos. Además la duración de los cantos fue significativamente mas larga durante C respecto a R2 para las presentaciones de ruidos de lluvia, mar y pasa-banda. (Tabla 2, Figura 5 B).

Al analizar la amplitud de los cantos evocados, hubo diferencias estadísticamente significativas entre los cinco intervalos considerados sólo para la presentación del ruido de arroyo ($\chi^2_{r\ 4} = 15,04$ p = 0,00463). Las pruebas de comparaciones múltiples mostraron que la amplitud de los cantos es mayor sólo durante el intervalo R2 que en S1

y S2, en tanto que el resto de las comparaciones no arrojó diferencias significativas. (Tabla 2, Figura 5 C).

Con el fin de determinar si existían alteraciones de la actividad vocal evocada frente a los distintos tipos de ruido se compararon intervalos correspondientes de las distintas exposiciones. Se eligió comparar los intervalos R1 y C debido a que el primero corresponde a la primera exposición a un determinado ruido, en ausencia del canto sintético, en tanto que el segundo intervalo correspondió a aquel con la mayor actividad vocal, facilitando las comparaciones entre exposiciones diferentes. Las comparaciones mediante el ANDEVA de Friedman mostraron que no había diferencias entre los intervalos R1, para la frecuencia, duración ni amplitud de los cantos evocados ($\chi^2_{r\ 4} = 7,02$ $p = 0,13486$, $\chi^2_{r\ 4} = 4,95$ $p = 0,29187$ y $\chi^2_{r\ 4} = 4,68$ $p = 0,32111$, respectivamente). La comparación entre los intervalos C de las exposiciones a los distintos tipos de ruido de igual intensidad, mostró diferencias estadísticamente significativas para la frecuencia ($\chi^2_{r\ 4} = 19,57$ $p = 0,00061$) y la amplitud ($\chi^2_{r\ 4} = 11,63$ $p = 0,02029$) de los cantos, no encontrándose diferencias significativas para la duración de los cantos ($\chi^2_{r\ 4} = 4,95$ $p = 0,29$). Las pruebas de comparaciones múltiples mostraron que la frecuencia de cantos durante la exposición al ruido del viento era mayor que durante la exposición a ruido de arroyo y que la frecuencia de cantos durante la exposición al ruido de mar era mayor que durante las exposiciones a los ruidos de lluvia y arroyo. La amplitud de los cantos era mayor durante el ruido de arroyo que en el ruido de viento (Tabla 3).

RESPUESTAS VOCALES EVOCADAS DURANTE LA EXPOSICIÓN A RUIDOS PASA-BANDA PRESENTADOS A DISTINTAS INTENSIDADES.

Esta serie de exposiciones fue aplicada a 14 individuos, ya que para uno de los individuos no se pudo completar la serie experimental luego de la presentación del ruido pasa-banda a la intensidad de 67 dB RMS SPL. Al comparar las respuestas a la serie de cantos sintéticos en ausencia de ruido pasa-banda presentados al inicio y al final de esta serie experimental, la frecuencia de cantos inicial resultó significativamente mayor que la final (Prueba de Wilcoxon, $P = 0,03$). Sin embargo, la duración y amplitud de los cantos no presentaron diferencias estadísticamente significativas para esta comparación (Prueba de Wilcoxon, $P = 0,861$ y $P = 0,151$, respectivamente).

La mayoría de los individuos cantó persistentemente durante las presentaciones de ruidos y cantos sintéticos, siendo mayor la frecuencia de cantos en los intervalos en que los ruidos se acompañaban de cantos sintéticos (intervalos C). El ANDEVA de Friedman mostró que la frecuencia de cantos difería significativamente entre los cinco intervalos analizados (S1, R1, C, R2 y S2) durante las exposiciones a ruido pasa-banda a todas las intensidades usadas: 49, 55, 61, 67, 73, 79 y 85 dB RMS SPL ($\chi^2_{r\ 4} = 35,16$ $p = 0,00001$; $\chi^2_{r\ 4} = 25,28$ $p = 0,00004$; $\chi^2_{r\ 4} = 20,25$ $p = 0,00045$; $\chi^2_{r\ 4} = 25,57$ $p = 0,00004$; $\chi^2_{r\ 4} = 22,03$ $p = 0,00020$; $\chi^2_{r\ 4} = 32,36$ $p = 0,00001$ y $\chi^2_{r\ 4} = 20,31$ $p = 0,00043$, respectivamente). Las comparaciones múltiples mostraron que no hubo diferencias significativas en la frecuencia de cantos entre los intervalos S1 y R1, S1 y R2, R1 y R2, y entre S1 y S2 para ninguna de las exposiciones de ruido a distintas intensidades. La frecuencia de cantos fue significativamente más alta en el intervalo C que en S1 y S2 para las exposiciones de 49 a 79 dB RMS SPL. También la frecuencia de cantos fue significativamente superior para el intervalo C respecto a R1, para las

exposiciones de 49 a 73 dB RMS SPL. La frecuencia de cantos durante R1 y R2 fue significativamente superior a S2 para la exposición a 85 dB RMS SPL. (Tabla 4, Figura 6 A).

La duración de los cantos mostró una tendencia similar a la observada para la frecuencia de cantos, ya que éstos eran más prolongados durante los intervalos C, en los que se presentaban cantos sintéticos en presencia de ruido. Sin embargo el ANDEVA de Friedman mostró que estas diferencias entre los cinco intervalos (S1, R1, C, R2 y S2) sólo alcanzaron niveles de significación para las presentaciones de ruido a intensidades de 67 y 73 dB RMS SPL ($\chi^2_{r 4} = 25,23858$ p = 0,00005 y $\chi^2_{r 4} = 19,91579$ p = 0,00052, respectivamente). Las pruebas de comparaciones múltiples mostraron que no hubo diferencias significativas en la duración del canto entre los intervalos S1 y R1, S1 y R2, S1 y S2, R1 y R2, R1 y S2 y entre R2 y S2 para ninguna de las exposiciones a distinta intensidad. La duración del canto fue significativamente más prolongada en el intervalo C que en S1 y S2 para las exposiciones a ruido a 67 y 73 dB SPL y más prolongada en el intervalo C que en R2 para la exposición a 67 dB SPL. (Tabla 4, Figura 6 B).

Al analizar la amplitud de los cantos, el ANDEVA de Friedman mostró diferencias significativas para las exposiciones a ruido pasa-banda a las intensidades de 55, 73 y 79 dB RMS SPL ($\chi^2_{r 4} = 11,60$ p = 0,02060, $\chi^2_{r 4} = 13,68$ p = 0,00840 y $\chi^2_{r 4} = 12,32$ p = 0,01514, respectivamente). Las pruebas de comparaciones múltiples mostraron que la amplitud de los cantos fue menor en el intervalo C que en R1 para la exposición a 55 dB RMS SPL y que la amplitud de los cantos fue menor en el intervalo S1 que en R1 y R2 para la exposición a 79 dB RMS SPL, no encontrándose diferencias estadísticamente significativas para otras comparaciones. (Tabla 4, Figura 6 C).

La comparación entre los intervalos R1 de las exposiciones a ruido pasa-banda a distintas intensidades mostró diferencias estadísticamente significativas para la

frecuencia de cantos ($\chi^2_{r\ 4} = 18,93$ $p = 0,00428$), pero no para la duración ni la amplitud de los cantos. Las comparaciones múltiples mostraron que la frecuencia de cantos durante el intervalo R1 era mayor para la exposición de ruido a 79 dB RMS SPL respecto a las exposiciones a 61 y 67 dB RMS SPL. Además, la frecuencia de cantos en este mismo intervalo fue mayor para la exposición a ruido a 85 dB SPL que para las exposiciones a 49, 61 y 67 dB SPL. (Tabla 5, Figura 6 A).

La frecuencia de cantos evocados durante los intervalos C experimentaron una tendencia a decrecer con la intensidad de la exposición a ruido. La comparación entre los intervalos C de las exposiciones a ruido pasa-banda, a distinta intensidad mostraron diferencias estadísticamente significativas en la frecuencia de cantos, duración y amplitud de los cantos ($\chi^2_{r\ 4} = 37,53$ $p = 0,00001$, $\chi^2_{r\ 4} = 16,51$ $p = 0,01124$ y $\chi^2_{r\ 4} = 25,20$ $p = 0,00031$, respectivamente). Las pruebas de comparaciones múltiples mostraron que la frecuencia de cantos durante la exposición a ruido a 49 dB RMS SPL era mayor que durante las exposiciones a 73, 79 y 85 dB RMS SPL. Además la frecuencia de cantos durante la exposición a ruido a 55 dB RMS SPL fue mayor que durante las exposiciones a 79 y 85 dB RMS SPL. Asimismo, la frecuencia de cantos de las exposiciones a 61 y 67 dB RMS SPL fueron mayores que a 79 y 85 dB RMS SPL y la frecuencia de cantos a la exposición a 73 dB SPL fue mayor que a 85 dB RMS SPL. (Tabla 5, Figura 6 A).

La duración de los cantos evocados no presentó una tendencia a decaer con la intensidad de las presentaciones de ruido similar a la encontrada para la frecuencia de cantos; las duraciones más prolongadas correspondieron a valores intermedios de niveles de ruido. Las comparaciones múltiples mostraron que la duración de los cantos fue más breve durante la exposición a ruido a 49 dB RMS SPL que en las exposiciones a 67, 73 y 85 dB RMS SPL. Además la duración de los cantos durante la exposición a

ruido a 55 dB RMS SPL fue significativamente mas corta que durante las presentaciones a 67 y 73 dB RMS SPL. (Tabla 5 Figura 6 B).

La amplitud de los cantos no presentó una relación evidente con la intensidad de la exposición a ruido pasa-banda, sin embargo las mayores amplitudes correspondieron a las exposiciones a ruido a las intensidades más altas (79 y 85 dB RMS SPL). Las comparaciones múltiples mostraron que la amplitud de los cantos era menor durante la exposición a ruido pasa-banda a 49 dB RMS SPL que durante las exposiciones a 79 y 85 dB RMS SPL y que la amplitud de los cantos era menor durante la exposición a ruido a 55 dB RMS SPL que durante las exposiciones a 73, 79 y 85 dB RMS SPL. Además la amplitud de los cantos durante la exposición a ruido a 61 dB RMS SPL fue menor que durante las exposiciones a 73, 79 y 85 dB RMS SPL. (Tabla 5, Figura 6 C).

La variación de la amplitud de los cantos durante las exposiciones a ruido pasa-banda a distinta intensidad fue analizada además mediante una correlación de Spearman entre las amplitudes de los cantos evocados durante los intervalos R2 de cada una de las exposiciones y de los silencios inmediatamente posteriores a cada una de ellas. Este análisis mostró una correlación significativa $R^2 = 0,97$ ($p = 0,001$), lo que indica que los cambios de la amplitud durante la exposición a ruido persistían después de cesar esta interferencia.

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio muestran que los ruidos de distinta naturaleza, presentados a un nivel moderado (67 dB RMS SPL) no tienen un efecto directo sobre la conducta vocal de *E. emiliopugini*. No se observaron cambios en los parámetros de respuesta vocal analizados en los intervalos en que se presentaba ruido solo, en ausencia del estímulo de canto sintetizado (R1 y R2). Los sujetos respondieron con incrementos de la actividad vocal evocada sólo durante las presentaciones de cantos sintetizados, ya fuera en presencia o ausencia de ruido generado. Estos resultados contrastan con los obtenidos en un estudio previo realizado con la especie relacionada, *E. calcaratus* en el mismo sitio, utilizando los mismos ruidos y un protocolo similar al del presente estudio (Penna *et al.* 2005a). En los experimentos con *E. calcaratus* los ruidos de lluvia, arroyo y especialmente el ruido pasa banda, al ser presentados a intensidad moderada (66 dB RMS SPL), tuvieron un notable efecto excitatorio sobre la respuesta vocal evocada que se manifestaron en aumento de la frecuencia y duración de los cantos. Sin embargo aun cuando no existe un efecto del ruido solo sobre las respuestas vocales de *E. emiliopugini*, los resultados indican que distintos ruidos afectan de manera diferente las respuestas vocales a la presentación del estímulo de canto sintético, ya que durante los intervalos C las respuestas vocales de los sujetos fueron mayores para la presentación de ruidos de viento y mar que para las de ruidos de lluvia y arroyo. Es interesante que para *E. emiliopugini* las respuestas vocales evocadas por el canto sintético son menores en presencia de los ruidos de lluvia, arroyo y pasa-banda, que son los ruidos que precisamente producen un incremento en la actividad vocal de *E. calcaratus* (Penna *et al.* 2005a). Un reanálisis de los datos publicados por Penna *et al.* (2005a) indica que en *E. calcaratus* la frecuencia de cantos durante el intervalo R1 difiere entre los distintos

ruidos estudiados ($\chi^2_{r 4}=13.01818$ $p = 0.01120$). Las comparaciones múltiples mostraron que en esta especie, la frecuencia de cantos evocada por el ruido pasa banda es significativamente mayor que para el ruido de viento ($P < 0,05$). Los intervalos C para *E. calcaratus* en tanto, no presentan diferencias significativas entre las presentaciones de distintos ruidos ni al inicio y al final de la serie de ruidos de distinta estructura para la frecuencia, duración ni para la amplitud de los cantos ($\chi^2_{r 4}= 5.84$ $p = 0.21145$, $\chi^2_{r 4}= 3.6$ $p = 0.46285$ y $\chi^2_{r 4}= 1.36$ $p = 0.85111$, respectivamente).

La frecuencia de cantos por minuto es la variable de la respuesta vocal evocada que presenta mayores variaciones, siendo más limitados los cambios en la duración de los cantos. En contraste, la amplitud de los cantos evocados no exhibió cambios relacionados con el estímulo sintético o los ruidos. Los niveles de los ruidos abióticos naturales de viento, lluvia y arroyo empleados en los experimentos, estuvieron dentro del rango que éstos tienen durante las noches de tormenta en el sitio del estudio. El ruido de las olas no es propio de la zona montañosa en la que fue realizado el estudio, pero poblaciones costeras de esta especie están expuestas a esta interferencia. El ruido de fuentes abióticas es habitualmente bajo en el sitio de estudio y el valor promedio medido en la posición de los sujetos experimentales fue de 38 dB RMS SPL. El ruido pasa-banda al cual fueron expuestos los individuos intentaba imitar al ruido producido por los coros de *E. emiliopugini*. Este es el ruido predominante al cual están expuestos estos individuos en sus zonas de reproducción. El nivel de los cantos de los vecinos, en la posición de los machos en agregaciones corales es muy variable en esta especie (Penna y Solís 1998) y para los sujetos experimentales tenía un promedio de 65 dB SPL RMS. Ni los niveles de ruido abiótico ni los de vecinos estuvieron relacionados con la conducta vocal de los sujetos durante los experimentos.

Los machos de *E. emiliopugini* responden a un estímulo, consistente en un canto natural presentado a intensidades crecientes, con aumentos graduales de la frecuencia de canto y de la duración de los cantos o producción de cantos con notas múltiples (Penna *et al.*, 2005b). El aumento gradual en la emisión de estas señales puede denotar la disposición del emisor para mantener una confrontación vocal, ya que al producir cantos más largos, se generan más interferencias a los competidores. Sin embargo, la amplitud de los cantos evocados no se modifica en las respuestas a estímulos de canto natural presentados a distinta intensidad.

La ausencia de un aumento en la amplitud de las respuestas vocales evocadas de *E. emiliopugini* a estímulos sintéticos en presencia de diferentes tipos de ruido, se puede deber al alto costo energético que supone este esfuerzo en anuros (Wells, 2001).

Los incrementos en las respuestas vocales evocadas obtenidos con la presentación de ruidos pasa-banda a distintas intensidades muestran un patrón similar al de los ruidos de distinta estructura. Existen aumentos de la frecuencia de cantos durante la presentación de cantos sintéticos (intervalo C) para las exposiciones de 49 a 79 dB RMS SPL, no habiendo un aumento para la exposición a 85 RMS SPL. Los aumentos en la frecuencia de cantos en este intervalo decaen con la intensidad de la exposición al ruido, situación que contrasta con la observada en *E. calcaratus*, especie en la cual los niveles de los cantos evocados durante la presentación del estímulo mantenían un nivel similar en un amplio rango de intensidades de ruido pasa-banda (48- 72 dB RMS SPL). El aumento experimentado en la duración de los cantos evocados durante la presentación del estímulo sintético en *E. emiliopugini*, en tanto, sólo es manifiesto para las intensidades de 67 y 73 dB RMS SPL. La amplitud de las respuestas tiende a aumentar con la intensidad de las presentaciones de ruido pasa-banda.

Otro efecto interesante se aprecia al comparar los intervalos R1 de las exposiciones de ruido pasa-banda a distintas intensidades, donde ocurre una mayor frecuencia de cantos por minuto ante las presentaciones de mayor intensidad.

El descenso en la frecuencia de cantos en los intervalos C con la intensidad de las exposiciones a ruido pasa banda se acompaña de un aumento en la amplitud de los cantos evocados. Además, puede observarse una influencia del aumento del ruido en las distintas presentaciones, sobre la amplitud de las respuestas vocales evocadas en los intervalos de silencio.

Un reanálisis de los resultados del estudio realizado por Penna *et al.* (2005a), con *E. calcaratus* muestra que también en esta especie hay un aumento en la amplitud de las respuestas vocales a cantos sintéticos presentados simultáneamente con ruidos de intensidad creciente. ($\chi^2_{r4} = 13.01$ $p = 0.01120$). Cambios similares en la actividad vocal han sido observados en otros anuros que aumentan la amplitud de sus cantos en respuesta a estímulos más intensos (López *et al.*, 1988). Este fenómeno corresponde al denominado efecto Lombard, fenómeno observado también en otros vertebrados (Slabbekoorn y Peet, 2003, Pytte *et al.*, 2003, Brumm *et al.*, 2004).

Las diferencias en las respuestas vocales en presencia de ruidos entre *E. emiliopugini* y *E. calcaratus* podrían estar relacionadas con cambios temporales del ambiente en que estos animales desarrollan su actividad reproductiva. El nivel de ruido abiótico en la posición de los sujetos experimentales de *E. emiliopugini* era considerablemente bajo, de 38 dB RMS SPL en promedio (rango: 33-57 dB RMS SPL), en tanto que los niveles de ruido abiótico para *E. calcaratus* fueron mayores, presentándose una intensidad de 49,5 dB RMS SPL en promedio (rango: 38-62 dB RMS SPL).

E. emiliopugini canta y se reproduce desde fines de primavera hasta comienzos de verano (Noviembre a Enero), en los mismos sitios que *E. calcaratus*, y una vez que esta especie ha cesado su actividad vocal, que se inicia a mediados de invierno hasta mediados de primavera (Julio a Octubre). Las condiciones atmosféricas y los niveles de ruido abiótico asociados serían más moderados durante el periodo de actividad de *E. emiliopugini* en relación a *E. calcaratus*. Es posible que la respuesta vocal de esta última especie esté asociada a una exposición a mayores niveles de ruido de este tipo durante su actividad reproductiva. Es interesante, además, que los ruidos que más estimulan la actividad vocal de *E. calcaratus* son aquellos cuyos espectros tienen mayor sobreposición con el del canto de esta especie (arroyo, lluvia y pasa-banda), y los que menos sobreposición tienen con el espectro de los cantos (viento y mar), sean los que mayor actividad vocal evocan durante la presentación de cantos sintéticos en *E. emiliopugini*.

Las diferencias en las intensidades de las vocalizaciones de ambas especies también puede aportar a explicar las diferencias en las respuestas vocales en presencia de ruido. El canto de *E. emiliopugini* medido a 50 cm. del sujeto emisor tiene una intensidad promedio de 87 dB Peak SPL en tanto que el de *E. calcaratus* tiene una intensidad promedio de 72 dB Peak SPL. El efecto excitatorio del ruido en la actividad vocal de *E. calcaratus* constituiría una adaptación que contrarresta la mayor interferencia que los ruidos abióticos ocasionarían en la comunicación para esta especie que produce cantos considerablemente más débiles en relación a *E. emiliopugini*.

Es posible también que las diferencias en las respuestas vocales evocadas de *E. emiliopugini* y *E. calcaratus* guarden relación con la composición espectral de los cantos de estas especies. El canto de *E. emiliopugini* se compone de pulsos breves que le dan una estructura espectral de bandas laterales con una considerable dispersión de la

energía alrededor de la frecuencia portadora, centrada alrededor de los 1100 Hz. El canto de *E. calcaratus* en tanto, carece de pulsos y tiene una estructura armónica con dos componentes principales que corresponden a la segunda y tercera armónica. De esta forma, los cantos de ambas especies a la misma intensidad tienen una dispersión diferente de su energía espectral. En el canto de *E. calcaratus* toda la energía está concentrada en dos componentes principales en tanto que en el canto de *E. emiliopugini* la misma energía se distribuye en varias bandas espectrales, cada una de las cuales tiene una densidad espectral menor. Un ruido pasa banda que abarque todas las frecuencias contenidas en el espectro del canto va a producir un mayor enmascaramiento de los componentes individuales del canto de *E. emiliopugini* que del de *E. calcaratus*. Es posible que este enmascaramiento de cuenta de la disminución de las respuestas vocales evocadas al estímulo sintético en presencia de ruidos de distinta estructura, y de la disminución de las respuestas evocadas en presencia de ruidos pasa banda de intensidad creciente que muestran los resultados de los experimentos con *E. emiliopugini*.

Es posible que las respuestas obtenidas hayan sido influidas por el orden de presentación de los ruidos, que fue siempre el mismo. Sin embargo experimentos preliminares realizados con *E. calcaratus* indican que la conducta vocal de esta especie no depende del orden de presentación de estos sonidos (Penna *et al.* 2005a).

Los resultados sugieren que para el segundo experimento, en el que se varió la intensidad del ruido pasa banda, existía un efecto residual de la exposición a ruido en la amplitud de los cantos evocados. En este experimento se observó que la amplitud de los cantos durante los intervalos entre las exposiciones a los ruidos pasa banda presentaban un aumento en la amplitud que estaba correlacionado con la amplitud del ruido precedente.

Diferentes susceptibilidades a la interferencia de ruido urbano han sido descritas en aves. Algunas especies incrementan la amplitud (Brumm *et al.*, 2004) o el timbre (Slabbekorn y Peet, 2003) de sus vocalizaciones en áreas de alto nivel de ruido, en tanto que otras especies parecen habituarse rápidamente a la exposición a ruido ambiental (Harms *et al.*, 1997). En anuros también se han observado diferentes estrategias en la comunicación acústica en presencia de ruido de origen antrópico. Varias especies de Tailandia reducen su actividad vocal en presencia de ruido de aviones o motocicletas, en tanto que otra especie, *Rana taipehensis* aumenta su actividad en presencia de estos mismos ruidos (Sun & Narins, 2005). Los resultados del presente estudio indican que las respuestas de distintos animales a interferencia de ruidos naturales también pueden diferir y abren perspectivas para indagar acerca del origen y funcionalidad de este fenómeno.

BIBLIOGRAFÍA

- BARINAGA, M.** (1990). Where have all the froggies gone?. *Science* 247: 1033-1034.
- BLAUSTEIN, A. R. Y OLSEN, D. H.** (1991). Declining amphibian populations. *Science* 253:1467.
- BOGERT, C. M.** (1960). The influence of sounds on amphibians and reptiles. En: *Animal Sounds and communication*. (Lanyon W. y Tavolga N., eds.) American Institute of Biological Sciences, Washington D. C. pp:137-320.
- BRADBURY, J. W. Y VEHRENCAMP, S. L.** (1998). Principles of animal communication. Sinauer Assoc., Sunderland, Massachusetts.
- BRUMM, H. Y TODT, D.** (2002). Noise-dependent song amplitude regulation in a territorial songbird. *Anim. Behav.* 63:891-897.
- BRUMM, H., VOSS, K., KÖLLMER, I., Y TODT, D.** (2004). Acoustic communication in noise: regulation of call characteristics in a New World monkey. *J. of Exp. Biol.* 207:443-448.
- BRUSH, J. S. Y NARINS, P.** (1989). Chorus dynamics of a Neotropical amphibian assemblage: Comparison of computer simulation and natural behavior. *Animal Behaviour* 37(1):45-55.
- DREWRY, G. E. Y RAND, A. S.** (1983). Characteristics of an acoustic community: Puerto Rican frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Copeia*, 1983, 941-953.
- DUBOIS, A. Y MARTENS, J.** (1984). A case of possible vocal convergence between frogs and birds in Himalayan torrents. *J. Ornithol.* 125:455-463.
- DUELLEMAN, W. E. Y PYLES, R.A.** (1983). Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia*, 1983, 639-649

- FENG, A., NARINS, P. Y XU, C-H.** (2000). Vocal acrobatics in a Chinese frog, *Amoplops tormotus*. *Naturwissenschaften*, 89: 352-356.
- FORMAS, J.** (1989). A new species of *Eupsophus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) from southern Chile. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 102:568-576.
- GERHARDT, H. Y HUBER, F.** (2002). Acoustic communication in insects and anurans. The University of Chicago Press. pp: 419-425.
- GRAFE, T. U., DÖBLER, S. Y LINSENMAYER, K. E.** (2002). Frogs flee from the sound of fire. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 269-1003.
- HARMS, C. A., FLEMING, W. J. Y STOSKOPF, M. K.** (1997). A technique for dorsal subcutaneous implantation of heart rate biometry transmitters in black ducks; applications in an aircraft response study. *Condor*, 99, 231-237).
- HÖLD, W. Y AMÉZQUITA, A.** (2001). Visual signaling in anuran amphibians. En: *Anuran Communication*. (Ryan, M. J., ed.) Washington and London: Smithsonian Institution Press, pp 121-141.
- KLUMP, G. M.** (1996). Bird communication in noisy world. En: *Ecology and evolution of acoustic communication on birds* (Kroodsma D. E. & Miller E. H., eds.) Ithaca, New York: Cornell University press. Pp: 321-338.
- LENGAGNE, T., AUBIN, T., LAUGA, J. Y JOUVENTIN, P.** (1999). How do king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) apply the mathematical theory of information to communicate in windy conditions? *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266, 1623-1628.
- LOPEZ, P., NARINS P., LEWIS, E. Y MOORE, S.** (1988). Acoustically induced call modification in the white-lipped frog, *Leptodactylus albilabris*. *Anim. Behav.* 36:1295-1308.
- MARSH, D. M. Y TRENHAM, P. C.** (2001). Metapopulation dynamics and amphibian conservation. *Cons Biol.* 15:40-49.

- NARINS, P.** (1982). Effects of masking noise on evoked calling in the Puerto Rican coqui (Anura: Leptodactylidae). *Journal of comparative Physiology A*, 147, 349-446
- NARINS, P. Y ZELICK, R.** (1988). The effects of noise on auditory processing and behavior in amphibians. En: *The evolution of the amphibian auditory system* (Fritzsh B., Ryan M. J., Wilczynski W., Hertherington, T. E. y Walkowiak W., eds.), John Wiley, New York. pp: 511- 536.
- PENNA M., CONTRERAS, S. Y VELOSO, A.** (1983). Acoustical repertoires and morphological differences in the ear of two *Alsodes* species (Amphibia Leptodactylidae). *Can. J. of Zool.* 61: 2396-2376.
- PENNA, M., NARINS, P. Y FENG, A.** (2005b). Thresholds for evoked vocal responses of *Eupsophus emiliopugini* (Amphibia, Leptodactylidae). *J. Herpetol.* 61: 1-8.
- PENNA, M., POTTSTOCK, H. Y VELÁSQUEZ, N.** (2005a). Effect of natural and synthetic noise on frog's evoked vocal responses.
- PENNA, M. Y SOLIS, R.** (1998). Frog call intensities and sound propagation in the South American temperate forest region. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42:371-381.
- PENNA, M. Y SOLIS, R.** (1999). Extent and variation of sound enhancement inside burrows of the frog *Eupsophus emiliopugini* (Leptodactylidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 47:94-103.
- PENNA, M. Y VELOSO, A.** (1990). Vocal diversity in frogs of the South American temperate forest. *J. Herpetol.* 24:23-33.
- POTASH, L. M.** (1972). Noise-induced changes in call of the Japanese quail. *Psychonomic Science*, 26, 252-252.

- PYTTE, C., RUSCH, K. M. Y FICKEN, M. S.** (2003). Regulation of vocal amplitude by the blue-throated hummingbird, *Lampornis clemenciae* Anim. Behav. 66:703-710.
- PROZESKY-SCHULZE, L., PROZESKY, O.P.M., ANDERSON, F., MERWE, G.J.J. VAN DER** (1975). Use of a self-made sound baffle by a tree cricket. Nature 255: 142-143.
- RAND, S.** (1988). An overview of anuran acoustic communication. En: The evolution of the Amphibian Auditory System (Fritzsh B., Ryan M. J., Wilczynski W., Hertherington T. E. y Walkowiak W., eds.) John Wiley, New York. pp: 415-455.
- SCHWARTZ, J. Y GERHARDT, H.** (1998). Spatially mediated release from auditory masking in anuran amphibian. J. Comp. Physiol. 166:37-41.
- SCHWARTZ, J. Y WELLS, K.** (1983). The influence of background noise on the behavior of a neotropical treefrog *Hyla ebraccata*. Herpetologica 39:121-129.
- SIEGEL, S. Y CASTELLAN, N.** (1988). Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw-Hill Book Company pp:174-184.
- SLABBEKOORN, H. Y PEET, M.** (2003). Birds sing at higher pitch in urban noise. Nature 424: 267.
- SUN, J. Y NARINS, P.** (2005). Anthropogenic sounds differentially affect amphibian call rate. J. Biol. Con. 121: 419-427.
- WELLS, K. Y SCHWARTZ, J.J.** (1982). The effect of vegetation on the propagation of calls in the neotropical frog *Centronella fleishmanni*. Herpetologica 38: 449-455.
- WELLS, K.** (1988). The effect of social interactions on anuran vocal behavior. En The evolution of the Amphibian Auditory System. (Fritzsh B., Ryan M. J., Wilczynski W., Hertherington T. E. y Walkowiak W., eds.) John Wiley, New York. pp: 45-60.

- WELLS, K.** (2001). Energetics of calling in frogs. En Anuran Communication (Ed. By M. J. Ryan). Washington and London: Smithsonian Institution press pp: 121-141.
- WOLLERMAN, L. Y WILEY, H.** (2002). Background noise from a natural chorus alters female discrimination of male calls in a Neotropical frog. *Anim. Behav.* 63:15-22.
- ZAR, J. H.** (1999). Biostatistical análisis, 4^a edición, Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

ANEXOS

TABLA 1

Condiciones ambientales y niveles de sonidos durante los registros de los sujetos experimentales, La Picada, 2003.

Individuo	Ruido ambiente Db RMS SPL	Canto vecino mas cercano Db RMS SPL	Temperatura aire (°C)	Temperatura sustrato (°C)	Humedad relativa %
1	45	74	5.7	6.7	90
2	41		4.0	7.0	90
3	35		6.2	7.8	90
4	36	47	5.8	7.0	100
5	37	69	9.4	8.2	90
6	35	85	8.7	9.4	84
7	33		10.6	10.5	90
8	37	69	9.2	9.8	100
9	57	61	5.7	8.2	100
10	47	61	6.0	7.5	100
11	44	65	7.8	9.1	90
12	37	65	7.1	8.1	100
13	45		5.7	7.8	90
14	43	50	6.5	7.6	100
15	43	54	6.3	7.7	100

Datos omitidos corresponden a valores inferiores al nivel de ruido ambiente.

TABLA 2

Significancia del ANDEVA y de las pruebas de comparaciones múltiples, para las variables de la respuesta vocal evocada (RVE) frecuencia, duración y amplitud de los cantos evocados entre los intervalos S1,R1, C, R2 y S2 de las presentaciones de ruidos de distinta estructura.

Variable RVE	Ruido	$\chi^2 r$	P	S1/R1	S1/C	S1/R2	R1/C	R1/R2	R1/S2	C/R2	C/S2	R2/S2	S1/S2
Frecuencia	Viento	27.9	<0.00001		-0.98		-0.51			-0.85			
	Lluvia	40.7	<0.00001		-0.51		-0.31	-0.05		-1.98	-0.71		
	Arroyo	15.8	0.00327		-0.08		-0.11			-0.41			
	Mar	34.3	<0.00001		-0.31		-0.45			-1.58	-0.85		
	Pasa-banda	21.8	0.00022		-0.18		-0.21			-0.78	-0.51		
Duración	Viento	15.3	0.00416		-0.41						-0.48		
	Lluvia	26.6	0.00002		-1.11					-0.21	-0.65		
	Arroyo	30.5	<0.00001		-1.02						-1.47		
	Mar	26.8	0.00002		-0.81					-0.90	-0.52		
	Pasa-banda	16.9	0.00206		-0.27					-0.19	-0.44		
Amplitud	Viento	7.7	0.10500										
	Lluvia	6.9	0.14240										
	Arroyo	15.0	0.00463				-0.02						-0.62
	Mar	8.2	0.08455										
	Pasa-banda	7.7	0.10461										

Valores no significativos para las comparaciones múltiples, asociados a $P < 0,05$, fueron omitidos.

TABLA 3

Significancia del ANDEVA y de las prueba de comparaciones múltiples, para frecuencia de cantos, duración y amplitud de los cantos evocados, entre los intervalos R1 y C de las series de ruidos de distinta estructura.

Variable RVE	Ruido	χ^2	r	P	Vi/Llu	Vi/Ar	Vi/Ma	Vi/Pb	Llu/Ar	Llu/Ma	Llu/Pb	Ar/Ma	Ar/Pb	Ma/Pb
Frecuencia	R1	7.02		0.13486										
	C	19.57		0.00061		-0.046				-0.046		-0.579		
Duración	R1	4.95		0.29187										
	C	7.05		0.13306										
Amplitud	R1	4.68		0.32111										
	C	11.63		0.02029		-0.108								

Valores no significativos para las comparaciones múltiples, asociados a $P < 0,05$, fueron omitidos. Abreviaciones: Vi: viento, Llu; lluvia, Ar: arroyo, Ma: mar, Pb: pasa-banda.

TABLA 4

Significancia del ANDEVA y de las prueba de comparaciones múltiples, para frecuencia de cantos, duración y amplitud, de los cantos evocados entre los intervalos S1, R1, C, R2 y S2 para las presentaciones de ruidos de similar estructura, emitidos a diferentes intensidades.

Variable RVE	Intensidad	χ^2	r	P	S1/R1	S1/C	S1/R2	R1/C	R1/R2	R1/S2	C/R2	C/S2	R2/S2	S1/S2
Razón	49	35.16		<0.00001		-1.39		-0.43			-1.25	-0.22		
	55	25.28		0.00004		-0.29		-0.43			-0.82	-0.68		
	61	20.25		0.00450		-0.32		-0.32			-0.75	-0.11		
	67	25.57		0.00004		-0.29		-0.61			-0.82	-0.86		
	73	22.03		0.00020		-0.80		-0.11			-0.53	-0.45		
	79	32.36		<0.00001		-0.64					-0.49	-1.61		
	85	20.31		0.00043						-0.22	-0.26		-0.11	
Duración	49	2.86		0.58004										
	55	8.43		0.07704										
	61	7.66		0.10470										
	67	25.23		0.00005		-0.37					-0.37	-1.42		
	73	19.91		0.00052		-0.82						-0.47		
	79	9.34		0.05302										
	85	8.44		0.07646										
Amplitud	49	6.88		0.14240										
	55	11.60		0.02060				-0.12						
	61	5.90		0.20677										
	67	6.32		0.17652										
	73	13.68		0.00840										
	79	12.32		0.01514		-0.22					-0.02			
	85	6.04		0.19588										

Valores no significativos para las comparaciones múltiples, asociados a $P < 0,05$, fueron omitidos.

TABLA 5

Significancia del ANDEVA y de las prueba de comparaciones múltiples, para frecuencia de cantos, duración y amplitud, entre los intervalos R1 y C de cada serie de ruido de similar estructura, presentados a diferentes intensidades.

Variable RVE	Ruido	χ^2	r	P	49/55	49/61	49/67	49/73	49/79	49/85	55/61	55/67	55/73	55/79	55/85	61/67	61/73	61/79	61/85	67/73	67/79	67/85	73/79	73/85	79/85
Razón	R1	18,93	0.00428							-0.27								-0.46	-0.85		-0.19	-0.58			
	C	37,53	<0.00001					-0.15	-1.58	-2.35				-0.65	-1.42			-0.62	-1.39		0.00	-0.77		-0.31	
Duración	R1	10.17	0.11765																						
	C	16,51	0.01124				-0.70	-0.65		-0.15		-0.30	-0.25												
Amplitud	R1	10.23	0.11525																						
	C	25,2	0.00031						-0.75	-0.35			-0.35	-1.15	-0.75		-0.55	-1.35	-0.95						

Valores no significativos para las comparaciones múltiples, asociados a $P < 0,05$, fueron omitidos.

Abreviaciones 49, 55, 61, 67, 73, 79 y 85, corresponden a las intensidades de presentación del ruido pasa-banda

FIGURA 1

Oscilograma y espectro de un canto de advertencia de *Eupsophus emiliopugini* (A) de la localidad de La Picada y del estímulo sintético utilizado para evocar respuestas vocales (B). En los espectros se indican las frecuencias dominantes de estas señales.

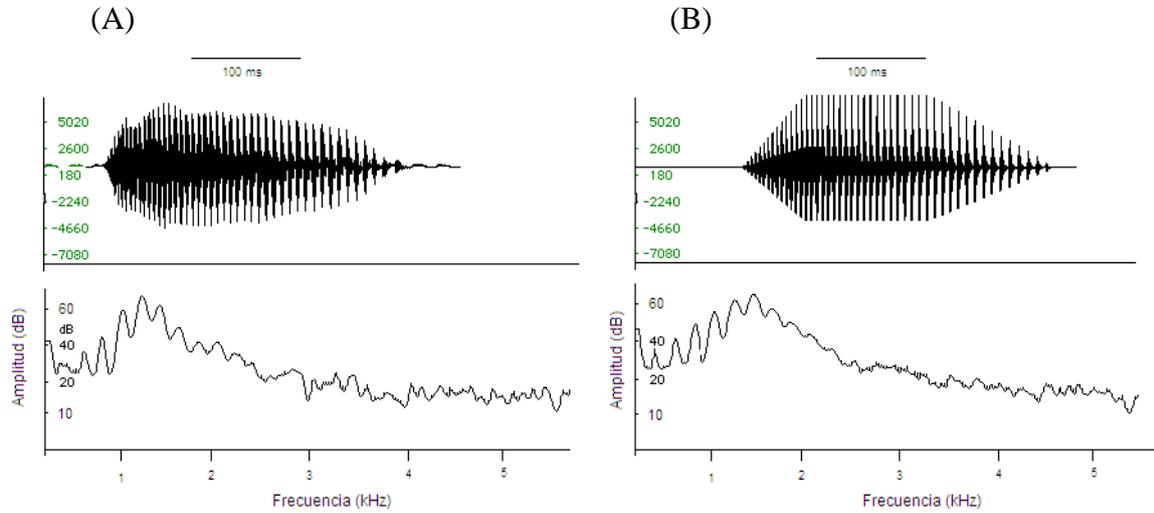


FIGURA 2

Oscilogramas y espectros de los distintos ruidos a los que fueron expuestos los sujetos en el estudio.

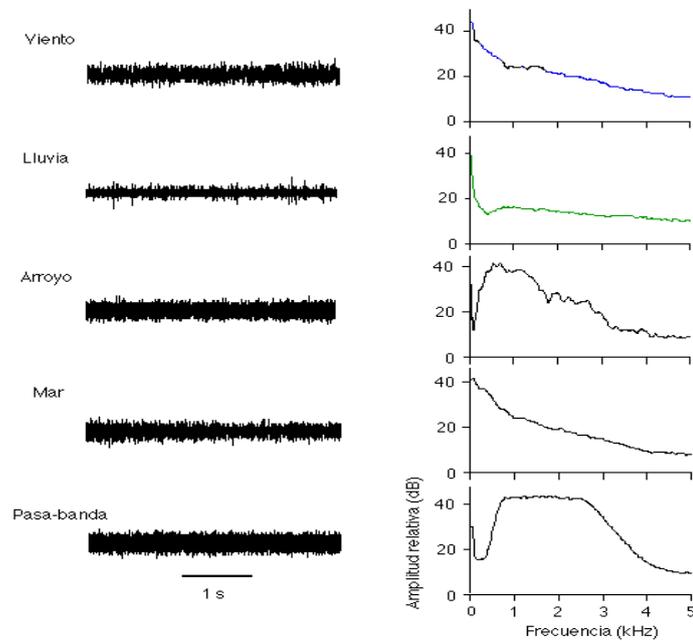
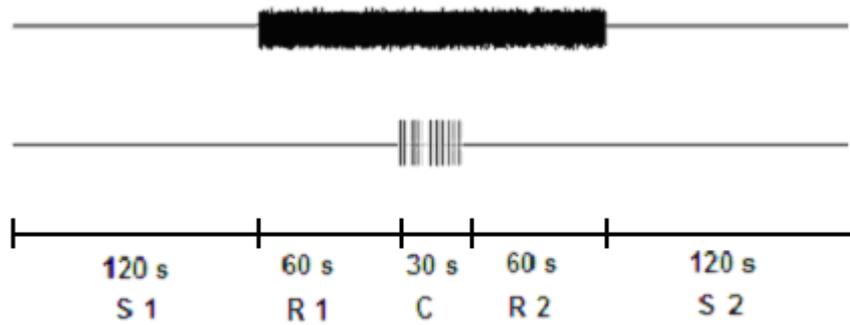


FIGURA 3

(A) Protocolo de presentación de ruidos abióticos naturales de distinta estructura y ruido pasa-banda a la misma intensidad. La presentación de cada ruido era precedida de un intervalo de 120 s durante el cual no se presentaba ningún sonido (S1). A continuación se presentaba el ruido durante 150 segundos. Durante los 60 segundos iniciales (R1) y finales (R2) se presentaba el ruido solo y entre los 60 y 90 segundos el ruido se acompañaba de una secuencia de 20 cantos sintéticos (C). Luego del ruido seguía un intervalo de 120 segundos durante el cual no se presentaba ningún sonido (S2). A continuación de este intervalo se presentaba otro ruido. El intervalo S2 correspondía al S1 para la siguiente exposición a ruido

(B) Protocolo de presentación de ruidos pasa-banda a distintas intensidades. Los intervalos eran iguales a la presentación de ruidos de distinta estructura, excepto que el intervalo entre ruidos era de 60 en lugar de 120 segundos.

(A)



(B)

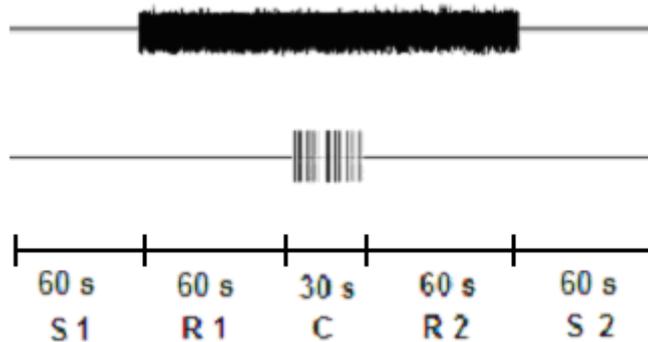


FIGURA 4

Diagrama de la instrumentación utilizada para las exposiciones a ruido y cantos sintéticos. La salida de cada canal del reproductor de disco compacto se conectaba a un atenuador distinto y ambas señales se mezclaban en un sumador, salían a un amplificador y a un parlante ubicado enfrente al sujeto experimental. Las respuestas vocales evocadas eran grabadas en el canal izquierdo de una grabadora, en tanto que los cantos sintéticos del estímulo eran grabados en el canal derecho mediante un cable de conexión del reproductor de CD.

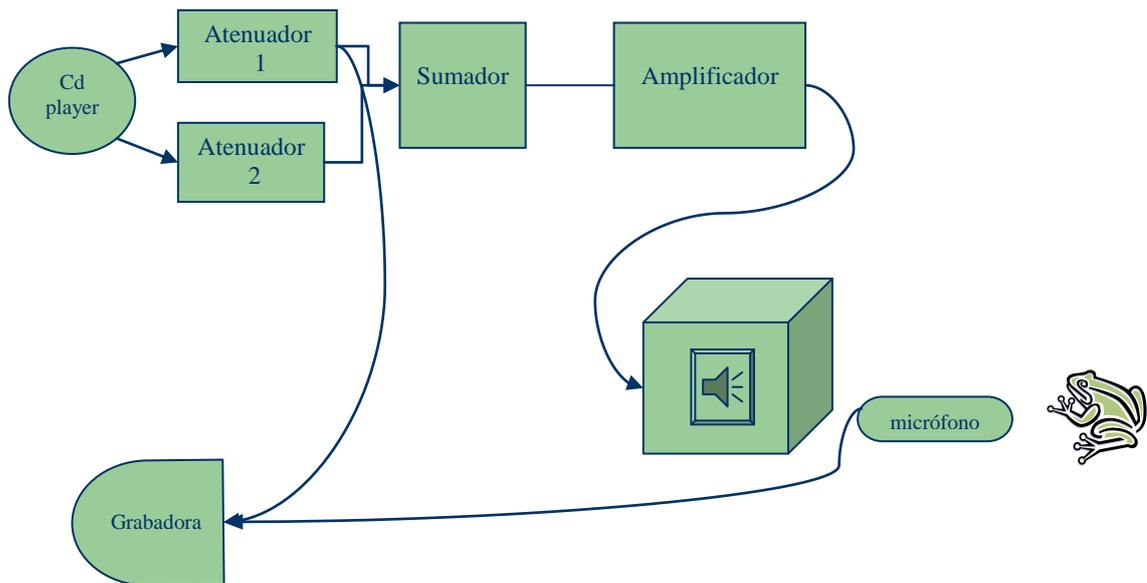


FIGURA 5

Medidas normalizadas de la frecuencia de cantos por minuto (A), duración de cantos (B) y amplitud de cantos (C) evocados durante presentaciones de ruidos de de distinta estructura

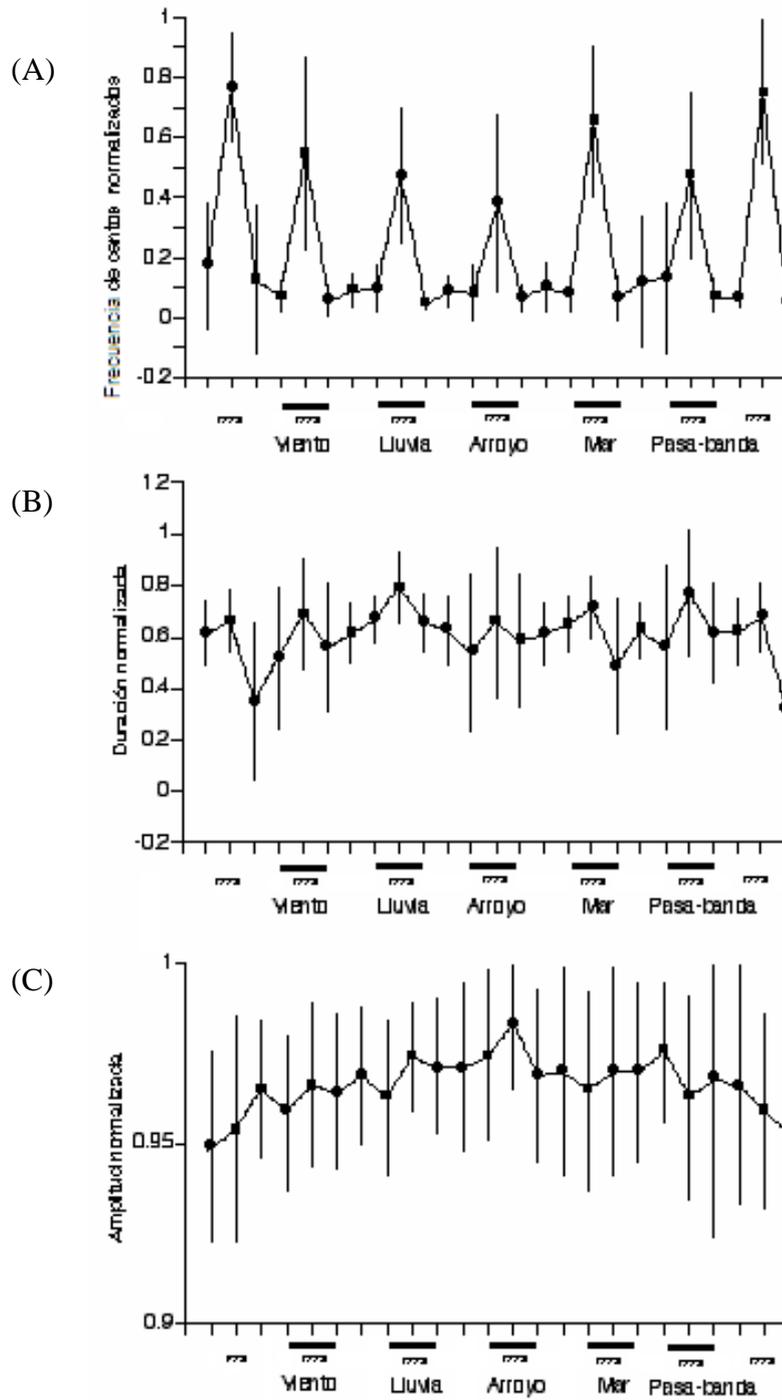


FIGURA 6

Medidas normalizadas de la frecuencia de cantos por minuto (A), duración de cantos (B) y amplitud de cantos (C) evocados durante presentaciones de ruido pasa-banda a distintas intensidades.

