



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



“EFECTOS DE LA INTERFERENCIA DEL RUIDO ABIÓTICO
EN LA RESPUESTA VOCAL EVOCADA DE LOS MACHOS
DEL ANURO *Batrachyla taeniata*”.

DANIEL SEBASTIÁN ZÚÑIGA SEPÚLVEDA

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico Veterinario

Departamento de Ciencias
Biológicas Animales.

SANTIAGO, CHILE

2010



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



**“EFECTOS DE LA INTERFERENCIA DEL RUIDO ABIÓTICO
 EN LA RESPUESTA VOCAL EVOCADA DE LOS MACHOS
 DEL ANURO *Batrachyla taeniata*”.**

DANIEL SEBASTIÁN ZÚÑIGA SEPÚLVEDA

Memoria para optar al Título
 Profesional de Médico Veterinario

Departamento de Ciencias
 Biológicas Animales.

NOTA FINAL:

NOTA

FIRMA

PROFESOR GUÍA:	MARIO PENNA V.
PROFESOR CONSEJERO:	RIGOBERTO SOLIS.
PROFESOR CONSEJERO:	RODRIGO VASQUEZ.

SANTIAGO, CHILE

2010

“EFECTOS DE LA INTERFERENCIA DEL RUIDO ABIÓTICO EN LA RESPUESTA VOCAL EVOCADA DE LOS MACHOS DEL ANURO *BATRACHYLA TAENIATA*”.

Daniel Sebastián Zúñiga Sepúlveda*†

*Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile.

† Laboratorio de Neuroetología, Programa de Fisiología y Biofísica, Facultad de Medicina, Universidad de Chile.

Diversos animales adoptan distintas estrategias para mantener la comunicación acústica en ambientes ruidosos. Algunos animales incrementan su actividad, en tanto que otros la disminuyen en presencia de esta interferencia. Los anfibios anuros de ambientes templados se comunican en general en ambientes menos ruidosos que aquellos de ambientes tropicales, lo cual haría esperar que sus respuestas vocales a ruido fueran más restringidas que las de estos últimos. Bajo esta presunción se expuso a 16 machos de *Batrachyla taeniata* a ruidos abióticos pregrabados de viento, arroyo, lluvia y a un ruido pasa-banda centrado en 2000 Hz, que corresponde a la frecuencia dominante del canto de esta especie. En respuesta a estas exposiciones, los sujetos aumentaron drásticamente su tasa de canto, duración de canto y amplitud de canto. También los sujetos respondieron de manera similar a la exposición a intensidades crecientes (55-79 dB SPL) de ruido pasa-banda. El aumento de la actividad vocal en respuesta a ruido fue considerablemente superior al registrado en estudios previos con anuros del género *Eupsophus*. Los resultados revelan una estrategia extrema de respuesta a la interferencia en un ambiente acústico relativamente simple.

Palabras claves: *Batrachyla taeniata*, interferencia acústica, ruido abiótico, comunicación acústica en ranas.

Animals adopt different strategies to communicate by means of sound in noisy environments. Some animals increase their vocal activity, while others decrease it in the presence of interference. Anuran amphibians from temperate latitudes generally communicate in environments having lower noise levels than those from tropical environments, which would lead to expect that their vocal responses to noise are restricted relative to their tropical counterparts. Under this presumption, 16 males of *Batrachyla taeniata* were exposed to pre-recorded natural abiotic noises of wind, creek, rain and to a band-pass noise centered at 2000 Hz, at about the dominant frequency of the advertisement call of this species. In response to these exposures, the subjects increased drastically the call rate, call duration and call amplitude. Frogs also responded actively to exposures of pass-band noise at increasing intensities (55-79 dB SPL). The increase in vocal activity in response to noise is considerably higher than in previous studies in the species from the temperate forest. These results reveal an extreme strategy of response to acoustic interference in a relatively simple acoustic environment.

Keywords: *Batrachyla taeniata*, acoustic interference, abiotic noise, acoustic communication in frogs.

Introducción.

Para que el fenómeno comunicativo sea exitoso, la señal producida por el emisor debe llegar con cierta integridad al receptor, de modo que pueda ser decodificada exitosamente (Arch y Narins, 2008). Si la comunicación es efectiva, se producirá un cambio fisiológico o conductual susceptible de ser observado en el receptor. Los animales a lo largo de su historia evolutiva han desarrollado distintas modalidades de comunicación, siendo la acústica la modalidad primaria en anuros, grupo en que es de importancia fundamental para la reproducción (Ryan, 1988). En época reproductiva los machos, en general, atraen a las hembras mediante el llamado de apareamiento, señal que además sirve para resguardar un área determinada de la presencia de otros machos y evoca una respuesta vocal en estos últimos (Gerhardt, 1994).

El ruido es considerado en términos generales como cualquier factor que reduce la habilidad del receptor para detectar una señal o para discriminar una señal de otra. Puede ser clasificado como ruido externo, si llega a las células sensoriales auditivas del receptor proveniente desde el ambiente o puede corresponder a ruido interno, el cual surge dentro de los receptores auditivos (Brumm y Slabbekoorn, 2005). Sin embargo, el término ruido es más comúnmente usado para referirse a todo sonido que interfiere en la transmisión de señales acústicas desde el emisor al receptor. De cualquier modo, se limita el potencial de apareamiento cuando el receptor es incapaz de detectar y discriminar entre las señales acústicas usadas para el reconocimiento de la pareja (Gerhardt y Klump, 1988). En presencia de

ruido ambiental, este efecto es particularmente crítico en las hembras de anuros, ya que requieren orientarse hacia los machos y escoger a uno de ellos, basadas en la calidad de las señales acústicas que éstos emiten, lo cual ocurre a veces en agrupaciones de gran densidad de individuos (Wollerman y Wiley, 2000).

El ruido ambiental es ubicuo y puede ser de origen biótico o abiótico. En ambientes terrestres, los primeros corresponden a los sonidos producidos por artrópodos, aves y anuros principalmente, y los segundos corresponden a los ruidos del viento, lluvia o cursos de agua (Arch y Narins, 2008). En muchas áreas tropicales y semi-tropicales, es posible encontrar coros de anuros de 20 o más especies, circunstancias en las cuales la comunicación acústica resulta compleja, ya que los individuos de ambos sexos deben ser capaces de detectar, reconocer y localizar la fuente de la señal acústica en medio de altos niveles de ruido (Gerhardt, 2006). Entre los ruidos abióticos, la lluvia por ejemplo, puede ser una fuente importante de interferencia y por tanto, afectar la comunicación, habiéndose medido un incremento en alrededor de 20 dB Sound Pressure Level (SPL) en los niveles de ruido ambiental debido a este fenómeno atmosférico (Lengagne y Slatter, 2002).

Como el ruido es inherente en el proceso de la comunicación acústica, diversos vertebrados incluyendo los anuros, han desarrollado diversas estrategias y adaptaciones frente a esta situación. Estas pueden ser clasificadas en adaptaciones de curso temporal de corto o largo plazo. Ejemplos de adaptaciones a corto plazo es el efecto Lombard, que consiste en

umentar la amplitud de las vocalizaciones en presencia de ruido (Sinnot *et al.*, 1975). También se ha demostrado que ocurren aumentos en la duración de los cantos en aves, primates (Brumm y Slabbekoorn, 2005) y anuros (Gerhardt, 2006) y que algunos animales emiten señales acústicas en forma redundante, aumentando así la cantidad de información en presencia de ruido (Brumm y Slabbekoorn, 2005). Otras especies ajustan la emisión de sus vocalizaciones a los intervalos en que el nivel de ruido disminuye (Brumm y Slabbekoorn, 2005) y se ha concluido que en algunos anuros en situaciones extremas de ruido abiótico dejan de emitir vocalizaciones (Gerhardt y Huber, 2002). Las adaptaciones a largo plazo han ocurrido en una escala de tiempo evolutivo, un ejemplo de lo anterior, son las modificaciones en la estructura espectral de las vocalizaciones de algunos vertebrados, que de esta manera resultan más audibles en ambientes ruidosos (Brumm y Slabbekoorn, 2005). Un ejemplo notable de este fenómeno son, especies de anuros que evitan interferencias produciendo vocalizaciones que contienen frecuencias ubicadas por sobre el espectro del ruido, llegando incluso al rango del ultrasonido (Narins *et al.*, 2004; Feng *et al.*, 2006). Otra adaptación a largo plazo consiste en la utilización de otra modalidad sensorial, en casos en que el canal acústico está contaminado fuertemente con ruido. Es así como algunas ranas en ambientes con elevados niveles de ruido de arroyos emiten señales visuales para comunicarse (Hödl y Amézquita, 2001).

Además de estas fuentes naturales de ruido, en diversos hábitats el nivel de ruido ambiental ha incrementado considerablemente debido a la acción del

ser humano (Brumm y Slabbekoorn, 2005), interfiriendo en algunos casos en la comunicación de aves y anuros. Algunos estudios han mostrado que la actividad vocal de los machos de anuros se relaciona de manera inversa con los niveles de ruido producido por el tráfico vehicular (Lengagne, 2008), y que la precisión de la orientación de la hembra hacia un canto de un macho disminuye en presencia de ruido de tráfico vehicular (Bee y Swanson 2007). También se ha observado que la tasa de emisión de cantos de diversas especies de anuros es afectada de manera diferente por el ruido vehicular; tres especies estudiadas en Tailandia por Sun y Narins (2005) (*Microhyla butleri*, *Rana nigrovittata* y *Kaloula pulchra*) disminuyen significativamente la tasa de emisión de vocalizaciones, en tanto que *Rana taipehensis* aumenta significativamente la emisión de cantos. Kaiser y Hammers (2009) encontraron que el ruido de motocicleta y la música aumenta la tasa de emisión de cantos en una rana arbórea del Amazonas, *Dendropsophus triangulum*.

Si bien el ruido en general dificulta la percepción de señales, existen instancias en las que el ruido a niveles moderados puede mejorar la detección de sonidos de significado biológico. Este fenómeno se origina en una activación de la membrana celular de los receptores de diversos sistemas sensoriales en presencia de ruido, lo que facilitaría la producción de potenciales de acción neuronales en presencia de un estímulo concurrente (Lewis y Henry 1995; Wiesenfield y Moss 1995).

Diversos anuros que habitan en el bosque templado austral presentan condiciones favorables para estudiar los

efectos del ruido en sus conductas vocales. Este ambiente sonoro es relativamente simple en relación a la complejidad acústica de origen biótico en los bosques tropicales, donde es posible encontrar alrededor de 15 especies distintas de anuros cantando en una misma área de reproducción (Duellman y Pyles, 1983). En el bosque templado austral en tanto, rara vez se encuentran más de tres especies cantando en una misma área de reproducción (Penna y Veloso 1990). Además, el rango de frecuencias del canto de las especies de anuros del bosque templado del sur de Chile es más restringido que el de las especies del bosque tropical, estando las primeras limitadas a frecuencias bajo 3 kHz (Penna y Veloso, 1990), en tanto que las frecuencias dominantes en el bosque tropical ascienden hasta los 9 kHz (Duellman y Pyles, 1983). Debido a la menor presencia de ruido biótico, la importancia relativa de los ruidos abióticos como la lluvia, el viento y los arroyos es mayor en el ambiente acústico del bosque templado austral (Penna *et al.*, 2005).

Los ruidos abióticos en la región del bosque templado austral difieren en su composición espectral; los ruidos de viento y mar están principalmente limitados a frecuencias inferiores a 1 kHz y el ruido de lluvia y de arroyos contiene frecuencias enfatizadas hasta los 3 kHz. Las intensidades de estos ruidos varían pudiendo llegar hasta 72 dB SPL en una noche tormentosa medidos con el micrófono del sonómetro a nivel del suelo (Penna *et al.*, 2005).

En un estudio realizado en una rana del bosque templado austral, *Eupsophus calcaratus*, Penna *et al.* (2005) encontraron que los machos incrementan sus tasas de

cantos cuando son expuestos a niveles moderados de ruidos abióticos como lluvia, arroyos y a un ruido sintetizado que abarca los principales componentes espectrales de su canto coespecífico. En contraste con este estudio, en un experimento similar con *Eusophus emiliopugini*, Penna y Hamilton-West (2007) encontraron que la actividad vocal decrecía en presencia de ruido de intensidades crecientes. Este es un claro ejemplo de que frente a situaciones similares de ruido, dos especies que habitan el mismo ambiente han desarrollado estrategias diferentes de confrontar la interferencia acústica.

Batrachyla taeniata es un anuro perteneciente a la familia Ceratophrydae, que habita el bosque templado austral de Chile, donde se reproduce hacia el fin del verano y comienzos del otoño, en algunos sitios, en simpatria con otras dos especies del género: *B. leptopus* y *B. antartandica*. El canto de apareamiento de *B. taeniata* está compuesto por 20 – 50 pulsos a una frecuencia de 40 – 80 pulsos por segundo, y se asemeja al sonido producido al deslizar la yema de un dedo por los dientes de una peineta. Tiene una duración promedio de 516 milisegundos y una frecuencia dominante del canto en promedio de 1849 Hz. (Penna y Veloso, 1990; Penna, 1997) (Figura 1). Además se sabe que los machos de *B. taeniata* responden selectivamente a señales que tienen componentes temporales similares a los cantos coespecíficos y al ser estimulados con sonidos de estructura temporal muy distinta a sus cantos tienden a disminuir sus emisiones vocales (Penna, 1997; Solís y Penna 1997).

En un estudio reciente sobre la interferencia de ruido biótico en la actividad

vocal de *B. taeniata*, se encontró que la tasa y duración de los cantos en respuesta a las vocalizaciones de las otras dos especies del género, *B. leptopus* y *B. antartandica*, eran muy reducidas en comparación con las respuestas a los cantos coespecíficos (Meier *et al.*, 2009). Resulta de interés entonces estudiar las respuestas de esta especie a ruidos abióticos y determinar si su actividad vocal es afectada por esta interferencia, de manera similar a lo que sucede frente al ruido biótico de señales heteroespecíficas y comparar sus respuestas con las estrategias de confrontación de ruidos abióticos descritas para anuros del género *Eupsophus*.

Materiales y métodos.

Sitio de estudio.

Los experimentos fueron realizados en la ribera sur oriente del lago Tinquillo (39° 07' S, 71° 46' W, 850 m.s.n.m.) ubicado en las cercanías del Parque Nacional Huerquehue, en la Región de la Araucanía, Chile, entre el 4 y 17 de abril de 2009. Los machos de *Batrachyla taeniata* cantan en este sitio en un bosque de canelo (*Drimys winteri*) y coigüe (*Nothofagus dombeyi*), escondidos bajo la hojarasca y entre la hierba (*Prunella vulgarices*) y pasto (*Bromus sp.*). Los machos suelen formar agrupaciones corales, espaciados a distancias inferiores a un metro.

Síntesis de estímulos.

Se elaboró un canto de acuerdo a los parámetros promedio del canto de apareamiento de *B. taeniata*, que según estudios previos, induce a los machos a

responder en forma regular (Penna, 1997). Este sonido se compuso de pulsos de 5 ms de duración, con pendientes lineales de ascenso y descenso de 1 y 4 ms, respectivamente y fue construido a partir de una senoidal de 2000 Hz. El estímulo se componía de 25 pulsos repetidos con una frecuencia de 50 pulsos por segundo, lo que resultó en una duración total de 500 ms (Figura 1). Este estímulo se sintetizó con computadores Macintosh, utilizando el programa Soundmaker 1.0.4. (Ovolab, Torino, Italia).

Grabación de ruidos naturales.

Se ocuparon ruidos naturales de viento, lluvia y arroyo que fueron grabados en la localidad de La Picada (41°05'S, 72°30' W) al interior del parque Vicente Pérez Rosales, en la Décima Región de Chile en estudios previos (Penna *et al.*, 2005; Penna y Hamilton-West, 2007). Estos sonidos fueron grabados con el micrófono del sonómetro (Bruel & Kjaer 2230) cubierto de una esponja anti viento (UA 0237) y conectado con un cable de extensión (UA 0028) a una grabadora digital (Sony TC D10 PROII). El ruido del viento fue grabado con el micrófono posicionado sobre un soporte a nivel del suelo, rodeado de arbustos para evitar el impacto directo del viento. La lluvia fue grabada con el micrófono posicionado a nivel del suelo protegido del impacto directo de las gotas de lluvia con una esponja de 2 m² posicionada a 0,5 m sobre el suelo. El ruido de arroyo fue grabado de distintos arroyos de diferentes caudales con el micrófono posicionado a 0,5 m del borde del agua. Se obtuvieron varias grabaciones para estos ruidos (n=13, 6 y 13, para viento, lluvia y arroyo, respectivamente). Las intensidades de

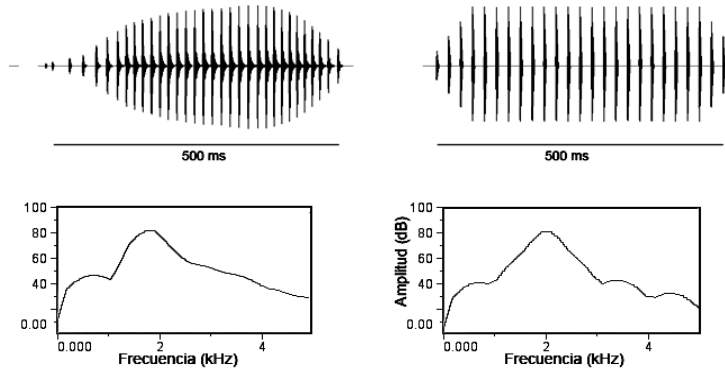


Figura 1. Oscilogramas y espectrogramas del canto natural (izquierda) de *B. taeniata* y de la imitación sintética de esta señal usada como estímulo (derecha). El canto natural fue registrado en el sitio de estudio a una temperatura del aire de 8,5°C y 10,2°C la temperatura del sustrato.

estos ruidos fueron 50-70, 48-72, 61-76 dB SPL, respectivamente medidas en la posición del micrófono con que fueron grabados.

Las grabaciones de estos ruidos fueron adquiridas en un computador Macintosh (Macintosh G4), utilizando el software Peak 2.52 (Bias, Inc., Petaluma, California, U.S.A.), a una frecuencia de muestreo de 44,1 kHz, usando un filtro (FT6-2, Tucker-Davis Technologies, Alachua, Florida, U.S.A.) y una interfaz análogo-digital (Motu 828). Se seleccionó un segmento de 10 segundos de duración de cada ruido que tenían espectros representativos de cada tipo de sonido y

los segmentos se adicionaron repetitivamente para crear ruidos continuos de 150 segundos de duración, cuidando de que no hubiera discontinuidades en el punto de unión de los segmentos. Este procedimiento fue elegido en vez de usar un ruido continuo, para evitar exposición a ruidos extraños o fluctuaciones de amplitud contenidos en las grabaciones. Además, se sintetizó un ruido pasa-banda, que correspondía a un ruido blanco filtrado entre 1000 y 3000 Hz y centrado en la frecuencia de 2000 Hz, con el objeto de enmascarar la frecuencia dominante del canto de la especie. El ruido pasa-banda emula espectralmente a un coro coespecífico. Este ruido se sintetizó a partir

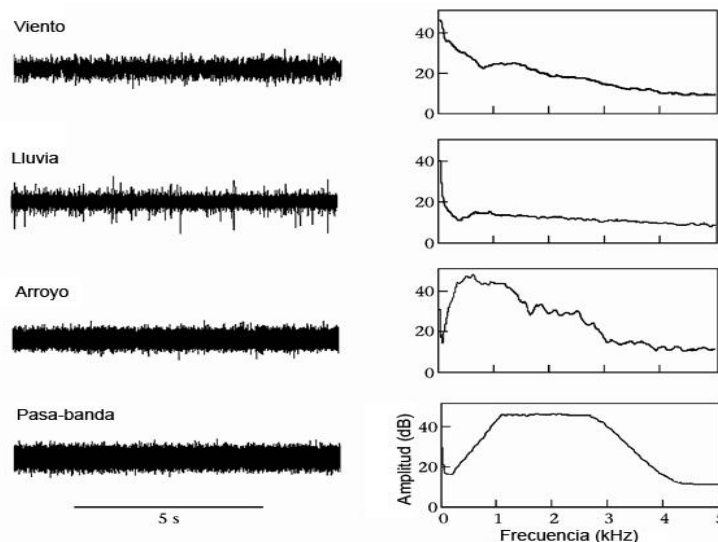


Figura 2. Oscilogramas (izquierda) y espectrogramas (derecha) de los distintos ruidos utilizados para el experimento.

de un ruido blanco producido por un generador de ondas (WG1, Tucker-Davis Technologies) y un filtro programable (PF1, Tucker-Davis Technologies). Los oscilogramas y los espectros de los ruidos utilizados se muestran en la Figura 2.

Organización de las pistas y protocolo de estimulación.

Los estímulos sintéticos y los ruidos de 150 s de duración fueron grabados en canales separados de un reproductor de audio (Ipod nano), en pistas sucesivas. La primera pista tenía una duración de 120 segundos, de los cuales los primeros 30 segundos correspondían a la serie de 20 repeticiones del canto de apareamiento sintético de *Batrachyla taeniata*, con un intervalo de 1,5 segundos entre sucesivas repeticiones, siendo los 90 segundos siguientes de silencio. Las pistas siguientes duraban 240 segundos cada una y contenían 150 segundos de ruido en el canal derecho. A los 60 segundos de iniciada la pista, en el canal izquierdo se iniciaba la reproducción de 20 cantos de advertencia sintéticos con una duración total de 30 segundos. Los 150 segundos de ruido eran seguidos por 90 segundos de silencio en ambos canales. Cuatro pistas que contenían los ruidos de viento, lluvia, arroyo y el ruido pasa-banda sintético fueron presentados en dos órdenes distintos. El primer orden presentado a la mitad de los individuos estudiados era el siguiente: viento, arroyo, lluvia y pasa-banda y el segundo orden presentado a los individuos restantes era el inverso. Se emplearon dos órdenes de presentación de estos ruidos para controlar la influencia de este factor en las respuestas vocales. A continuación de la presentación del último ruido, se presentaba una pista igual a la

primera, que contenía 30 segundos con 20 repeticiones del canto sintético, seguida de 90 segundos de silencio.

Luego de completar esa primera secuencia experimental, se registró la actividad vocal basal en ausencia de estimulación por dos minutos y en seguida se presentó una pista que contenía 20 repeticiones del canto sintético con una duración de 30 segundos, seguida de 90 segundos de silencio y luego se presentó una serie de ruidos pasa-banda a distintas intensidades. La pista utilizada para este fin era igual a la utilizada en el primer experimento y fueron reproducidas en orden de intensidad creciente a 55, 61, 67, 73 y 79 dB RMS SPL (escalas: fast weighting, linear frequency weighting), medida en la posición del sujeto.

Instrumentación y diseño experimental.

Las pistas que contenían los ruidos y los cantos sintéticos eran reproducidas en el Ipod nano, conectado a un adaptador de impedancia de 2 canales, cada uno de los cuales se conectaba a un atenuador diferente (Hewlett-Packard 355 C y D y Hewlett-Packard 350 D), de modo de poder variar la intensidad de ambos tipos de sonidos en forma independiente. Ambas señales 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 posicionado a una distancia promedio de 70 cm (rango 64 - 100 cm) frente a cada sujeto experimental. Las respuestas vocales evocadas de los individuos fueron registradas por un micrófono direccional (Sennheiser ME 66) y grabadas en el canal

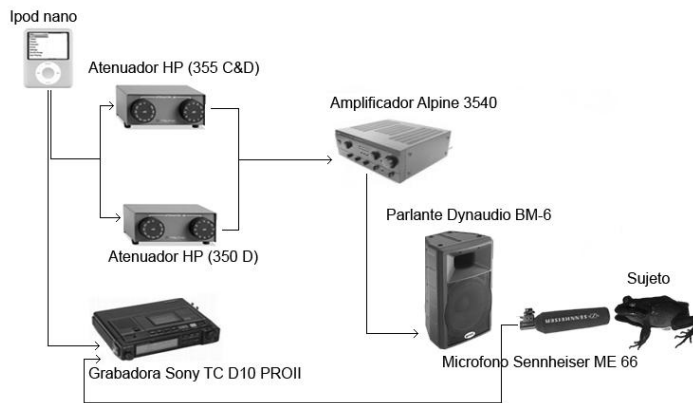


Figura 3. Esquematización de la disposición de los instrumentos utilizados para la experimentación.

izquierdo de una grabadora digital (Sony TC D10 PROII). Los cantos sintéticos fueron grabados en el canal derecho de la grabadora mediante un cable de conexión desde el Ipod nano, para registrar la relación temporal de los estímulos y respuestas (Figura 3).

La actividad vocal basal de cada sujeto en ausencia de estimulación fue registrada durante 2 minutos antes de reproducir la primera pista que contenía el canto sintético inicial. Luego, se reprodujeron las pistas que contenían los ruidos de distinto origen de acuerdo al orden elegido para cada individuo, y en seguida se presentaba de nuevo una pista con el canto sintético. A continuación, se registraba la actividad vocal basal durante un intervalo de aproximadamente 2 minutos, luego del cual se procedió con el segundo experimento, en el que se reproducía el ruido pasa-banda a distintas intensidades. Estas presentaciones eran precedidas y seguidas por la presentación de una serie de 20 repeticiones del canto sintético, como en el primer experimento. Una vez terminada esta segunda secuencia experimental, se registraba nuevamente durante dos minutos la actividad vocal basal del sujeto.

Los cantos sintéticos fueron reproducidos a una presión de sonido de 70 dB SPL en la posición del sujeto; este valor corresponde a la intensidad promedio de las llamadas de los vecinos más próximos de esta especie en agregaciones naturales (M. Penna, datos no publicados). La intensidad de sonido de reproducción de los ruidos naturales y el ruido pasa-banda durante el primer experimento fue de 67 dB SPL en la posición del sujeto. Este valor se escogió considerando que el ruido ambiental en los ambientes del bosque templado austral medido en estudios previos es en promedio inferior a 50 dB SPL. Además este nivel de ruido ha sido efectivo para mostrar diferencias en las estrategias que utilizan las ranas del género *Eupsophus* (Penna *et al.* 2005; Penna y Hamilton-West, 2007) frente a la interferencia de ruido abiótico. La diferencia en 3 dB entre la intensidad del estímulo sintético y los ruidos naturales reproducidos es apropiada para evocar respuestas vocales en machos (Penna *et al.* 2005).

En el segundo experimento se presentó el ruido sintético pasa-banda a 5 niveles distintos, siendo el primero de 55 dB SPL en la posición del sujeto, e incrementándose en 6 dB SPL en las presentaciones sucesivas, hasta llegar al

nivel de 79 dB SPL. Este aumento en 6 dB SPL obedece a que el cambio de nivel de presión de sonido es inversamente proporcional a la distancia de la fuente sonora, lo que determina que por cada aumento o disminución de la distancia al doble, el nivel de sonido disminuye o incrementa al doble, lo que corresponde a 6 dB en escala logarítmica. De esta forma, las distintas intensidades a las que se reprodujo el ruido pasa-banda emulan acercamientos de la fuente de ruido al sujeto experimental a la mitad de la distancia de la exposición precedente.

Antes del inicio de cada experimento se midió la presión de sonido que alcanzaba el estímulo sintético y cada ruido en la posición del sujeto con el micrófono de un sonómetro (Bruel & Kjaer 2238) lo más cerca posible de la posición del sujeto experimental sin perturbarlo. Los niveles del estímulo sintético y de los ruidos de diversa estructura se fijaron a 70 y 67 dB SPL, ajustando los atenuadores del canal izquierdo y del canal derecho, respectivamente de manera independiente. En el caso del experimento de intensidades crecientes de ruido pasa-banda, se ajustaron los valores del atenuador correspondiente al canal derecho para incrementar en 6 dB el nivel de cada exposición sucesiva.

La duración total del primer experimento, con presentación de ruidos de distinto origen, fue de 20 minutos y el segundo experimento, de reproducción de ruido pasa-banda a distintas intensidades fue de 24 minutos. Al finalizar el segundo experimento de exposición, se midió el nivel de ruido ambiental en la posición del sujeto. Las sesiones experimentales se realizaban durante la noche entre las 21:00

y 05:00 h. Al finalizar cada experimento, la temperatura del aire y del sustrato fueron registradas mediante un termómetro (Digi-sense 8528-20) y la humedad relativa mediante un higrómetro (Bacharach sling psychrometer).

Análisis de las respuestas vocales evocadas.

Los registros de los experimentos fueron digitalizados en un computador Macintosh (Macintosh G4), utilizando el software Peak 2.52 (Bias, Inc., Petaluma, California, U.S.A.), a una frecuencia de muestreo de 44,1 kHz, usando un filtro (FT6-2, Tucker-Davis Technologies, Alachua, Florida, U.S.A.) y una interfaz análogo-digital (Motu 828).

Posteriormente se analizaron los registros utilizando el software Raven Pro 1.3 (Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, Nueva York, U.S.A.), para medir las variables consideradas: frecuencia de cantos por minuto (tasa de cantos), duración y amplitud de cantos.

Debido a que las respuestas vocales evocadas registradas durante la presentación de los ruidos se sobreponían con estos sonidos, se aplicó una corrección a los valores de amplitud medidos para poder comparar las amplitudes de las respuestas vocales evocadas durante la presentación de ruidos de distintos niveles de intensidad y durante intervalos en ausencia de ruido. Las amplitudes fueron corregidas de la siguiente forma: en el sitio de estudio se reemplazó un macho que cantaba por un pequeño parlante (10 cm de diámetro), y se montaron los instrumentos en la misma disposición utilizada para los experimentos. El pequeño

parlante reproducía el canto sintético de *B. taeniata*, emulando un sujeto experimental y a 15 cm frente a él se ubicó el micrófono direccional (Senheiser ME 66), utilizado para registrar las respuestas vocales durante los experimentos, y conectado a la grabadora (Sony TC D10 PROII). El parlante usado para reproducir los ruidos y los cantos sintéticos (Dynaudio BM-6) fue posicionado detrás del micrófono direccional, a 60 centímetros del parlante que emulaba al sujeto. La presión de sonido del canto sintético que emitía el parlante, medida con el micrófono del sonómetro (Bruel & Kjaer 2230) a 15 cm del parlante, posicionado junto a la punta del micrófono Sennheiser, fue de 87 dB SPL. El ruido pasa-banda fue emitido a intensidades crecientes, en pasos de 6 dB desde 49 a 91 dB SPL. A los niveles más altos de ruido (73, 79, 85 y 91 dB SPL), la amplitud del canto, medida en los registros grabados, se incrementó en 0,095, 0,14, 0,78 y 2,24, dB SPL respectivamente y la relación entre el canto más ruido y la reproducción del ruido solo fue de 19,28, 13,80, 8,55, y 4,16 dB, respectivamente.

Estos valores fueron empleados para construir una curva de ajuste: $y = 4.8856e^{-0.22x}$, en que y (dB) correspondía al incremento en la amplitud del canto debido al ruido de fondo y por lo tanto, al valor que se debía sustraer a las amplitudes medidas en las respuestas vocales evocadas y x (dB) era la relación entre el canto más el ruido y reproducción del ruido solo. Esta corrección se aplicó solamente a los valores de amplitud de las respuestas vocales registradas que tenían una relación entre el ruido mas el canto reproducido y el ruido inferiores a 10 dB, siguiendo la recomendación de Hassall y Zaveri (1988). Esto ocurrió en la mayoría de los individuos

para las presentaciones de ruido a intensidades entre 67 dB SPL y 79 dB SPL.

A la mitad de los sujetos estudiados se les presentaron los ruidos de distinto origen en el siguiente orden: viento, arroyo, lluvia y pasa-banda (secuencia A), y para la otra mitad de los sujetos se utilizó el orden inverso (secuencia B). Las tres variables de respuestas vocales evocadas (cantos por minuto, duración y amplitud de cantos) fueron comparadas entre intervalos correspondientes de ambos ordenes mediante la prueba U de Mann-Whitney (nivel de significancia: $P < 0.05$), con el fin de determinar efectos del orden de la presentación de los diferentes ruidos en las respuestas vocales. Sin embargo, los datos obtenidos para la exposición a un determinado ruido fueron analizados en conjunto para todos los animales.

Para analizar el efecto de exposiciones a diferentes tipos de ruidos presentados a la misma intensidad, se realizó un ANDEVA no paramétrico de Friedman (Statistica 6.0 software, Statsoft, Inc., Tulsa, Oklahoma, U.S.A.; nivel de significancia: $P < 0,05$) y comparaciones múltiples entre tratamientos para las tres variables medidas mediante la prueba no paramétrica de Wilcoxon, usando como tratamientos 5 intervalos de tiempo: (1) silencio previo a la presentación de ruido (90 segundos); (2) reproducción de ruido solo previo a la presentación del canto sintético (60 segundos); (3) presentación de ruido junto al canto sintético (30 segundos); (4) reproducción de ruido solo posterior a la presentación del canto sintético (60 segundos) y (5) el silencio posterior a la presentación de ruido (90 segundos),. Se utilizaron las siguientes abreviaciones para designar estos 5

intervalos: S1 (silencio 1), R1 (ruido 1), RE (ruido y estímulo), R2 (ruido 2) y S2 (silencio 2). Se aplicó la corrección de Bonferroni al realizar las comparaciones múltiples para minimizar el error tipo uno, resultando un nivel de significancia de $p < 0,005$ (Pett, 1997). Para analizar los efectos del ruido pasa-banda a distintas intensidades se realizó también un ANDEVA no paramétrico de Friedman y comparaciones múltiples entre los mismos intervalos anteriormente mencionados, de manera similar que para el primer experimento. El intervalo de silencio entre la presentación de dos ruidos fue considerado como S2 para la exposición precedente y como S1 para la exposición subsecuente. Estos intervalos de tiempo están esquematizados en la Figura 4.

ruido pasa-banda a distintas intensidades se procedió de manera similar, comparando la actividad vocal basal inicial y final para todas las variables y la respuesta a la estimulación con el canto sintético al inicio y al final del experimento.

Finalmente se realizó un ANDEVA no paramétrico de Friedman, para comparar las respuestas vocales entre los intervalos correspondientes R1, RE y R2 de ruido de distinto origen. Posteriormente se realizaron comparaciones múltiples mediante la prueba no paramétrica de Wilcoxon, para determinar diferencias significativas entre las variables analizadas. También se aplicó la corrección de Bonferroni en este caso.

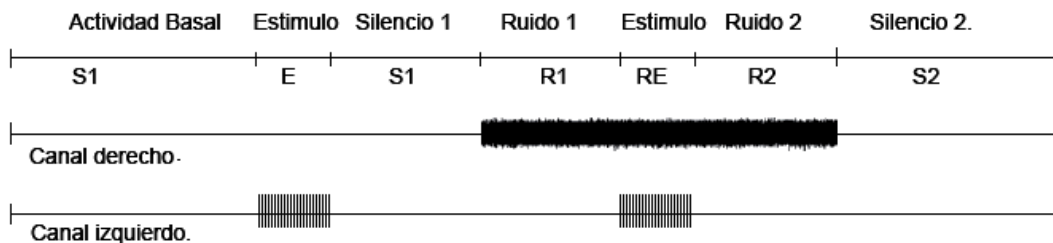


Figura 4. Diagrama esquemático de los intervalos de tiempo entre los que se compararon las respuestas vocales medidas durante la exposición a diferentes tipos de ruido.

Para determinar si existía un efecto de la exposición prolongada a los distintos ruidos durante toda la sesión experimental en las respuestas vocales evocadas, se compararon las variables medidas de respuestas vocales evocadas entre la actividad vocal basal que fue medida al inicio y al final de cada experimento y las respuestas vocales evocadas por la estimulación con el canto sintético antes y después de terminada la presentación de todos los ruidos de diferente estructura, en todas las variables, mediante la prueba de Wilcoxon ($P < 0,05$). Para el experimento de

Resultados.

Condiciones Ambientales.

El ruido ambiente medido en la posición de cada sujeto experimental ($n=13$) al finalizar ambos experimentos, en ausencia de vocalizaciones del sujeto y de vecinos próximos fue en promedio de 37,9 ($\pm 2,3$ error estándar) dB RMS SPL (rango 30 – 54 dB RMS SPL). La distancia medida de los sujetos con el individuo vecino más próximo fue en promedio de ($n=15$) 173 cm $\pm 27,4$ EE, rango 30-390 cm). Trece sujetos experimentales fueron capturados

al finalizar los experimentos. El largo medido desde el hocico a la cloaca fue en promedio de 31 mm (± 0.08 EE rango 27 – 37 mm) y su peso promedio de 2,5 gramos ($\pm 0,12$ EE, rango 1,7 – 33 g). La temperatura del aire y del sustrato ($n=16$) durante las grabaciones fueron en promedio de 10,6°C ($\pm 0,58$ EE, rango 7,0–14,6 °C) y 12,15°C ($\pm 0,57$ EE, rango 8,2–17,6 °C), respectivamente. La humedad relativa ($n=16$) fue en promedio de 89% ($\pm 1,89$ EE, rango de 74-98 %).

Para determinar si existía alguna dependencia de las variables estudiadas (tasa de cantos, duración de cantos y amplitud de cantos), con las variables ambientales: nivel de ruido ambiental, temperatura del aire, del sustrato y humedad, se realizaron regresiones múltiples entre estos factores y las tres variables de las respuestas vocales analizadas. Estas regresiones no resultaron estadísticamente significativas (tasa cantos: $F_{(3,15)} = 0.05$, $P = 0.99$; duración de cantos: $F_{(3,15)} = 0.14$, $P = 0.31$ y amplitud de cantos: $F_{(3,15)} = 0.29$, $P = 0.87$).

Actividad vocal basal.

Quince de los 16 sujetos experimentales produjeron cantos durante los dos minutos iniciales de registro de actividad vocal basal, en ausencia de estimulación. La tasa de cantos fue en promedio 12,46 cantos/min ($\pm 2,26$ EE, rango de 1,67– 29,56 cantos/min), el valor promedio de la duración de cantos fue de 453 ms ($\pm 0,02$ EE, rango 293 – 669 ms) y la frecuencia dominante promedio fue de 2015 Hz (± 44 EE, rango 1653 - 2239 Hz).

Todos los individuos produjeron respuestas vocales al ser estimulados con

el primer canto sintético. La tasa de cantos fue en promedio de 26,48 cantos/min ($\pm 1,55$ EE, rango 15,99 -35,99 cantos/min), y la duración de canto fue en promedio 603 ms ($\pm 0,03$ EE, rango 378 – 879 ms).

Comparación entre las dos secuencias de presentación de los ruidos de diferente estructura.

Algunas de las comparaciones dieron valores significativamente diferentes entre ambos grupos experimentales. La tasa de cantos durante la exposición al ruido de viento fue significativamente mayor en la secuencia A que en la B para los intervalos S1, R1 y S2 (Prueba de Mann-Whitney, $U=7$, $P<0,0087$, $U=6$, $P<0,0063$ y $U=11$, $P<0,0274$, respectivamente). También la tasa de cantos durante la exposición al ruido de arroyo fue mayor en la secuencia A que en la B para el intervalo S1 (Prueba de Mann-Whitney, $U=5$, $P<0,0045$) y mayor en la secuencia A que en la B durante la exposición al ruido pasabanda para el intervalo RE ($U=9$, $P<0,0157$). La duración de cantos durante las exposiciones a los ruidos de viento y arroyo fue significativamente mayor en la secuencia A que en la B para el intervalo S1 (Prueba de Mann-Whitney, $U=12$, $P<0,0357$ y $U=13$, $p<0,046$, respectivamente). La amplitud de los cantos durante la exposición al ruido de viento fue significativamente mayor en la secuencia A que en la B para los intervalos S1, R1 y S2 (Prueba de Mann-Whitney, $U=7$, $P< 0,0087$, $U=10$, $P< 0,0209$) y $U=12$ ($P< 0,0357$, respectivamente) También la amplitud de los cantos fue mayor en la secuencia A que en la B durante la exposición al ruido de arroyo para los intervalos S1 y R1 (Prueba de Mann-Whitney, $U=8$, $P<0,0117$, $U=13$, $P<0,0460$, respectivamente). El resto de las

comparaciones no dieron diferencias significativas.

Respuestas vocales evocadas a ruidos de distinta estructura.

El análisis en conjunto de las respuestas de los 16 sujetos experimentales mostró que éstos vocalizaron persistentemente durante la reproducción de los ruidos de distinta estructura (viento, arroyo, lluvia y pasa-banda). La tasa de cantos presentó diferencias significativas entre los cinco intervalos analizados (S1, R1, RE, R2 Y S2) durante las exposiciones a los ruidos de viento, arroyo, lluvia y pasa-banda (ANDEVA de Friedman, $\chi^2_4=30,15$, $P<0,0001$; $\chi^2_4=43,91$, $P<0,0001$; $\chi^2_4=41,09$, $P<0,0001$ y $\chi^2_4=51,87$, $P<0,0001$, respectivamente). El análisis post-hoc de comparaciones múltiples mostró que la tasa de cantos era significativamente mayor durante los intervalos R1 y RE que durante el intervalo S1, para todos los ruidos. También la tasa de cantos era mayor durante el intervalo R2 que durante el intervalo S1 para los ruidos de arroyo, lluvia y pasa-banda. La tasa de cantos durante R1 era mayor que durante S2 para los ruidos de arroyo, lluvia y pasa-banda. Esta variable fue mayor durante el intervalo RE comparado con el intervalo R2 para los ruidos de viento, arroyo y pasa-banda, y la tasa de cantos fue mayor en el intervalo RE que en S2 para todos los ruidos. Finalmente, se encontró que la tasa de cantos durante el intervalo R2 era significativamente mayor que durante S2, para los ruidos de arroyo, lluvia y pasa-banda. No hubo diferencias significativas en la tasa de cantos entre los intervalos S1 y S2, R1 y RE, R1 y R2 para las

exposiciones a ninguno de los cuatro ruidos (Ver Tabla 1 y figura 5.)

El análisis de la duración de cantos, mostró una tendencia similar a la observada para la tasa de cantos, ya que hubo diferencias estadísticamente significativas entre los cinco intervalos analizados durante las exposiciones a los ruidos de viento, arroyo, lluvia y pasa-banda (ANDEVA de Friedman, $\chi^2_4=31,46$, $P<0,0001$; $\chi^2_4=32,30$, $P<0,0001$; $\chi^2_4=35,58$, $P<0,0001$ y $\chi^2_4=43,09$, $P<0,0001$, respectivamente). Las comparaciones múltiples mostraron que la duración de cantos fue mayor durante el intervalo RE que durante S1 para todos los ruidos y RE mayor que S2 durante la exposición al ruido de arroyo, lluvia y pasa-banda. Además, la duración de cantos fue mayor durante el intervalo RE que durante los intervalos R1 para el ruido de viento y lluvia, y mayor que durante el intervalo R2 solo para el viento. La duración de cantos fue significativamente más larga durante el intervalo R2 que durante S1 para los ruidos de arroyo y lluvia; y R2 mayor que el intervalo S2 para los ruidos de arroyo, lluvia y pasa-banda. No hubo diferencias significativas en la duración de cantos entre los intervalos S1 y R1 ni entre S1 y S2. (Tabla 1 y figura 5).

En relación a la amplitud de los cantos el ANDEVA de Friedman también mostró diferencias significativas en los 5 intervalos durante la exposición a los 4 ruidos de distinta estructura, viento ($\chi^2_4=26,96$, $P<0,0002$), arroyo ($\chi^2_4=41,97$, $P<0,0001$), lluvia ($\chi^2_4=32,94$, $P<0,0001$) y pasa-banda ($\chi^2_4=43,44$, $P<0,0001$). Las comparaciones múltiples arrojaron durante el intervalo R+E los individuos cantaron con mayor intensidad que en los silencios previo (S1) y posterior (S2) a la

presentación de todos los ruidos. Además, cantaron con mayor amplitud durante el intervalo R2 comparado con el S1 y S2 para todos los ruidos menos el viento. También, el intervalo R1 fue significativamente mayor que S1, en la presentación de los ruidos de viento, arroyo y pasa-banda, y mayor que S2 que en los ruidos de arroyo y pasa-banda. En contraste los individuos cantaron con menor intensidad en el intervalo R1 comparado cuando se le presento el ruido con el estímulo sintético para los ruidos de lluvia y pasa-banda. No se presentaron diferencias significativas para las demás comparaciones. (Ver tabla 1).

La comparación entre la actividad vocal basal en ausencia de estimulación antes y después del experimento, mostró que la tasa de cantos y la amplitud del canto fueron mayores al inicio que al final del experimento (Prueba de Wilcoxon, $P=0,0027$, $T=10$ y $P=0,0173$, $T=22$, respectivamente).

Con respecto a las respuestas evocadas por el canto sintético presentado en ausencia de ruido al inicio y al final de la serie experimental, tanto la tasa como la duración y amplitud de los cantos evocados fueron mayores al inicio que al final (Prueba de Wilcoxon; $P=0,0011$, $T=5$; $P=0,0199$, $T=23$ y $P=0,0151$, $T=21$ respectivamente).

Respuestas vocales evocadas en las exposiciones a ruido pasa-banda de intensidad creciente.

Los sujetos vocalizaron persistentemente durante la reproducción de ruido pasa-banda a intensidades crecientes. La tasa de canto presentó diferencias significativas entre los cinco intervalos analizados (S1,

R1, RE, R2 y S2) durante las exposiciones a 55, 61, 67, 73 y 79 dB SPL (ANDEVA de Friedman, $\chi^2_4=38,64$, $P<0,00001$; $\chi^2_4=37,80$, $P<0,00001$; $\chi^2_4=35,96$, $P<0,00001$; $\chi^2_4=38,36$, $P<0,00001$ y $\chi^2_4=37,88$, $P<0,00001$, respectivamente). Las diferencias encontradas en las comparaciones múltiples son las siguientes: La tasa de cantos fue mayor durante los intervalos R1, RE y R2 que durante el intervalo S1 para las cinco intensidades. También la tasa de cantos durante R1 y RE fue mayor que durante S2 para todas las intensidades. La tasa de cantos durante RE fue mayor que durante R1 solo para la intensidad de 55 dB. Finalmente, la tasa de canto durante R2 fue mayor que durante S2 para las exposiciones a 61, 67, 73 y 79 dB SPL (Tabla 2 y figura 6).

El análisis de la duración de cantos mostró una tendencia similar a la observada para tasa de cantos, ya que hubo diferencias estadísticamente significativas entre los cinco intervalos analizados durante las exposiciones a 55, 61, 67, 73 y 79 dB SPL (ANDEVA de Friedman, $\chi^2_4=29,75$, $P<0,00001$; $\chi^2_4=35,04$, $P<0,00001$; $\chi^2_4=36,78$, $P<0,00001$; $\chi^2_4=38,16$, $P<0,00001$ y $\chi^2_4=39,58$, $P<0,00001$, respectivamente). Las comparaciones múltiples mostraron que la duración de cantos es más larga durante el intervalo RE que durante S1 para todas las intensidades. Además la duración de cantos fue más larga en el intervalo R1 que durante S1 para las exposiciones a 55, 67, 73 y 79 dB SPL. Además fue más larga durante el intervalo R2 que durante S1 para las exposiciones a 55, 61, 73 y 79 dB SPL. La duración de cantos fue mayor durante RE que durante R1 sólo para el ruido pasa-banda reproducido a 55 dB. La duración del

cantos durante R1 fue más prolongada que durante S2 para las exposiciones a 61, 67, 73 y 79 dB SPL. Por último, la duración de cantos durante R2 fue mayor que durante S2 para las exposiciones a 67, 73 y 79 dB SPL (Tabla 2).

El análisis de la amplitud de cantos también mostró diferencias estadísticamente significativas entre los cinco intervalos analizados durante las exposiciones a 55, 61, 67, 73 y 79 dB SPL (ANDEVA de Friedman, $\chi^2_4=38,64$, $P<0,00001$; $\chi^2_4=39,37$, $P<0,00001$; $\chi^2_4=36,92$, $P<0,00001$; $\chi^2_4=36,7$; $P<0,00001$ y $\chi^2_4=22,63$, $P<0,00001$, respectivamente). Las comparaciones múltiples entre intervalos evidencian que la amplitud del canto durante los intervalos R1, RE y R2 fue mayor que durante S1 para todas las intensidades. La amplitud del canto durante el intervalo RE fue mayor que durante R1 sólo para la exposición a 55 dB SPL, La amplitud de cantos en el intervalo R1 comparado con S2 fue mayor para las intensidades de 55, 61 y 73 dB SPL. Durante RE y R2 fue mayor la amplitud de cantos que durante S2 para todas las intensidades. No se evidenciaron diferencias significativas en las otras comparaciones (Tabla 2).

La comparación entre la actividad vocal basal en ausencia de estimulación antes y después del experimento no mostró diferencias para la tasa, duración ni amplitud de cantos (Prueba de Wilcoxon, $P=0,0593$, $T=9$; $P=0,2845$ $T=17$ y $P=0,7213$, $T=24$ respectivamente). Sin embargo, la comparación entre la estimulación con el canto sintético antes y después del experimento fueron mayores al inicio que al final (Prueba de Wilcoxon,

$P=0,0030$, $T=3$; $P=0,0047$, $T=5$ y $P=0,0047$, $T=5$ respectivamente).

La comparación entre las respuestas a ruidos de distinto origen en intervalos de tiempo correspondientes, mostraron diferencias significativas en algunos casos. La tasa de cantos mostró diferencias para los intervalos RE y R2, (ANDEVA de Friedman, $\chi^2_4=16,28$, $P<0,0001$; $\chi^2_4=7,5$, $P<0,0576$, respectivamente). Las comparaciones múltiples mostraron que la tasa de cantos en el intervalo RE del ruido pasa-banda es mayor que durante los ruidos de viento, arroyo y lluvia. Además, en el intervalo R2, el ruido pasa-banda produce una tasa de cantos mayor que el ruido de lluvia. (Tabla 3).

La duración de cantos fue significativamente diferente para los intervalos R1, RE y R2 (ANDEVA de Friedman, $\chi^2_4=16,62$, $P<0,0008$; $\chi^2_4=12,73$, $P<0,0052$; $\chi^2_4=25,42$, $P<0,00001$, respectivamente). Las comparaciones múltiples mostraron que la duración del canto en el intervalo R1 del ruido pasa-banda es mayor que durante las exposiciones a los ruidos de viento y la lluvia. En el intervalo R2 la duración de cantos es mayor durante la exposición al ruido de lluvia que durante la exposición al ruido de viento. No hay diferencias entre las otras comparaciones. (Tabla 3).

La amplitud de cantos, fue significativamente diferente solo para el intervalo R1 (ANDEVA de Friedman, $\chi^2_4=9,67$, $P<0,0215$). Las comparaciones múltiples mostraron que durante el ruido pasa-banda los sujetos produjeron vocalizaciones de mayor amplitud que durante el ruido de lluvia en este intervalo.

Tabla 1. Resultado de ANDEVA de Friedman y comparaciones múltiples para las medidas de las respuestas vocales evocadas (tasa cantos, duración y amplitud) entre los distintos intervalos temporales durante la exposición a ruidos de distinta estructura.

Medida De RVE	Ruido	χ^2	P	S1/R1	S1/RE	S1/R2	S1/S2	R1/RE	R1/R2	R1/S2	RE/R2	RE/S2	R2/S2
Tasa de Cantos	Viento	30.1505	<0.0001	0.001474	0.000982						0.001887	0.000805	
	Arroyo	43.9178	<0.0001	0.002218	0.000643	0.001786				0.002218	0.000805	0.000655	0.000982
	Lluvia	41.0993	<0.0001	0.004650	0.000655	0.000438				0.003729		0.000643	0.000438
	Pasabanda	51.8738	<0.0001	0.000438	0.000438	0.000935				0.000438	0.000935	0.000438	0.000655
Duración de Cantos	Viento	31.4695	<0.0001		0.000982			0.000982			0.002330		
	Arroyo	32.3013	<0.0001		0.001919	0.004514						0.001470	0.001887
	Lluvia	35.5894	<0.0001		0.000987	0.001609		0.000655	0.001346			0.002708	0.001346
	Pasabanda	43.0914	<0.0001		0.001123					0.000531		0.000438	0.000655
Amplitud de Cantos	Viento	26.9677	<0.0002	0.001872	0.000982							0.001470	
	Arroyo	41.9726	<0.0001	0.002218	0.001609	0.003143				0.002218		0.000655	0.000982
	Lluvia	32.9404	<0.0001	0.001470	0.000777			0.000805				0.000777	0.000531
	Pasabanda	43.4447	<0.0001	0.002708	0.000643	0.002282		0.002282		0.000438		0.000438	0.000655

S1: silencio precedente a la exposición de ruido; R1: ruido precedente a la reproducción del estímulo sintético. RE: ruido y estímulo sintético. R2: ruido posterior a la presentación del estímulo sintético. S2: silencio posterior a la presentación de ruido. Valores de P no estadísticamente significativos (>0.005) fueron omitidos.

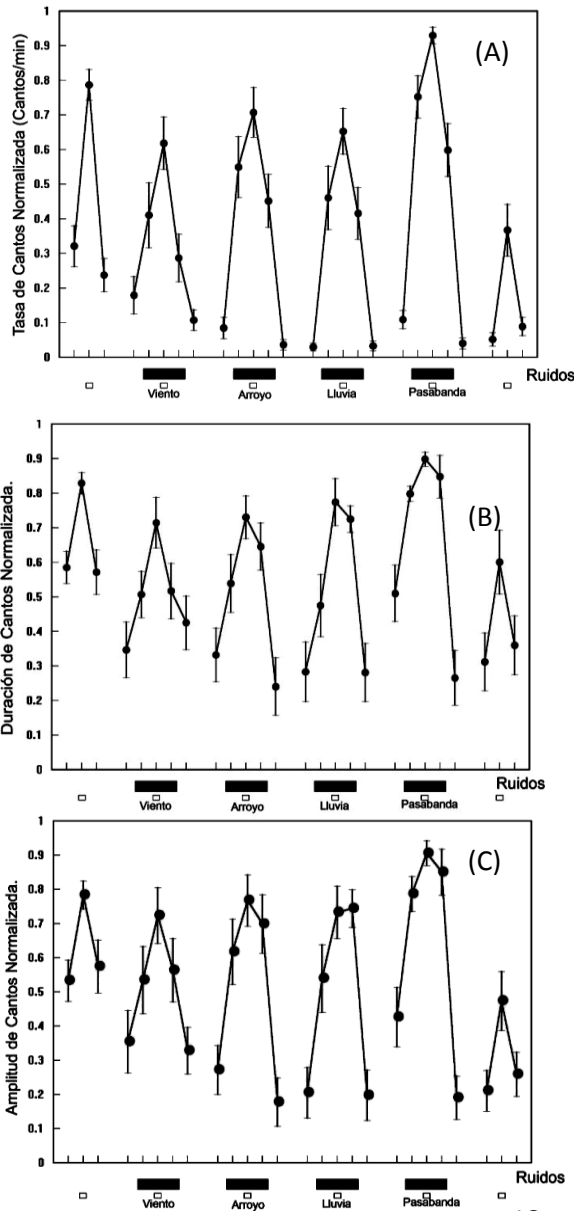


Figura 5. Medidas normalizadas de las respuestas vocales evocadas: tasa de cantos (A) duración de cantos (B) y amplitud de cantos (C) de 16 machos de *Batrachyla taeniata* durante la secuencia de exposición a ruidos de diferente estructura indicados en el eje horizontal. Los rectángulos blancos en este eje representan la presentación del estímulo sintético con una duración de 30 s. Los rectángulos negros representan la presentación de los distintos ruidos, con una duración de 150 s. Los espacios en blanco en el eje horizontal representan los intervalos de silencio. (Ver metodología y Figura 4). Los círculos negros y las barras representan los promedios y los errores estándar, respectivamente.

Tabla 2. Resultado de ANDEVA de Friedman y comparaciones múltiples para las medidas de las respuestas vocales evocadas (tasa cantos, duración y amplitud) entre los distintos intervalos temporales durante la exposición a ruido pasa-banda a intensidad creciente.

Medida De RVE	Nivel Ruido (SPL)	χ^2	P	S1/R1	S1/RE	S1/R2	S1/S2	R1/RE	R1/R2	R1/S2	RE/R2	RE/S2	R2/S2
Tasa de Cantos	55 dB	38.6454	<0.00001	0.002218	0.001474	0.002218		0.002366		0.002977		0.001474	
	61 dB	37.8032	<0.00001	0.001474	0.002218	0.020796				0.001474		0.002218	0.003346
	67dB	35.9656	<0.00001	0.003346	0.002218	0.002218				0.003346		0.002218	0.002218
	73 dB	38.3691	<0.00001	0.002218	0.002218	0.003346				0.002218		0.002218	0.003346
	79 dB	37.8803	<0.00001	0.002218	0.002218	0.002218				0.002218		0.002218	0.002218
Duración de Cantos	55 dB	29.7529	<0.00001	0.002874	0.001474	0.004742		0.001872		0.002977			
	61 dB	35.0491	<0.00001		0.002218					0.001474		0.002218	0.003346
	67dB	36.7897	<0.00001	0.003346	0.002218	0.002218				0.003346		0.002218	0.002218
	73 dB	38.1630	<0.00001	0.002218	0.002218	0.003346				0.002218		0.002218	0.003346
	79 dB	39.5897	<0.00001	0.002218	0.002218	0.002218				0.004742		0.002218	0.002218
Amplitud de Cantos	55 dB	38.6454	<0.00001	0.002218	0.001474	0.002218		0.001872		0.003729		0.001474	0.002218
	61 dB	39.2712	<0.00001	0.001474	0.002218	0.002218				0.001474		0.002218	0.002218
	67dB	36.9270	<0.00001	0.003346	0.002218	0.002218						0.002218	0.002218
	73 dB	36.7897	<0.00001	0.002218	0.002218	0.003346				0.002218		0.002218	0.003346
	79 dB	22.6324	<0.00015	0.002874	0.002218	0.002874						0.002218	0.003346

S1: silencio precedente a la exposición de ruido; R1: ruido precedente a la reproducción del estímulo sintético. RE: ruido y estímulo sintético. R2: Ruido posterior a la presentación del estímulo sintético. S2: silencio posterior a la presentación de ruido. Valores de P no estadísticamente significativos (>0.005) fueron omitidos.

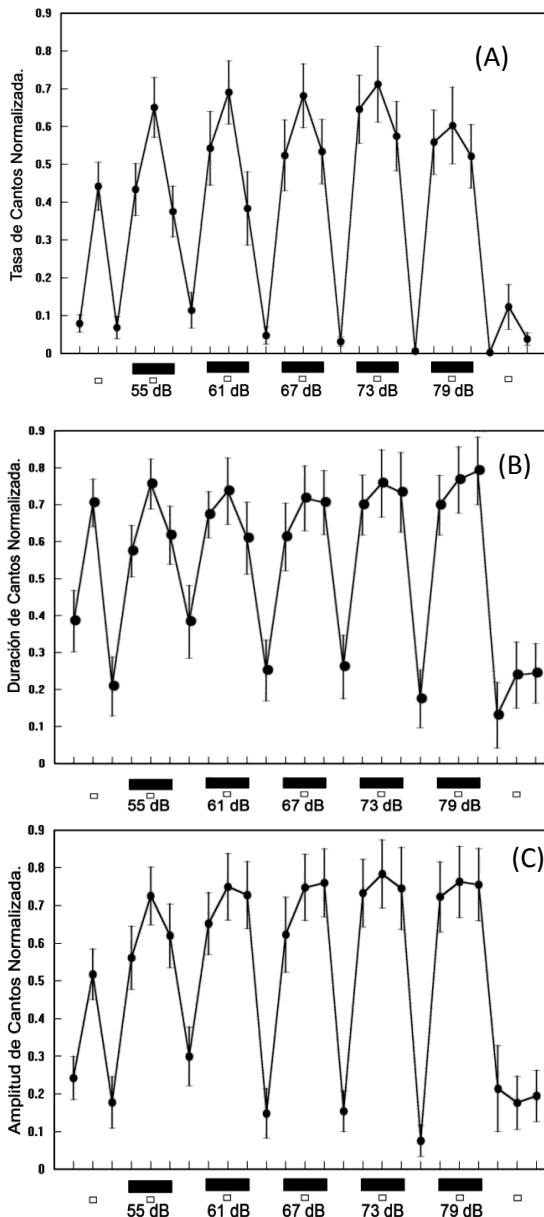


Figura 6. Medidas normalizadas de las respuestas vocales evocadas (tasa de cantos (A) duración de cantos (B) y amplitud de cantos (C) de 16 machos de *Batrachyla taeniata* durante la secuencia de exposición a ruido pasa-banda a intensidad creciente (55 – 79 dB) indicadas en el eje horizontal, rectángulos blancos en este eje representan la presentación del canto sintético como estímulo con una duración de 30 s. Rectángulos negros representan la presentación de los distintos ruidos, este intervalo tenía una duración de 150 s. Los espacios en blanco en el eje horizontal representan los intervalos de silencio. (Ver metodología y figura 4). Los círculos negros y las barras representan los promedios y los errores estándar respectivamente.

Tabla 3. Resultado de ANDEVA de Friedman y comparaciones múltiples para las medidas de las respuestas vocales evocadas (tasa cantos, duración y amplitud) entre intervalos equivalentes de ruidos de diferente estructura.

Medida De RVE	Intervalo	χ^2	P	V/A	V/LL	V/PB	A/LL	A/PB	LL/PB
Tasa de Cantos	R1	12.0198	< .00732						
	RE	16.2830	< .00099			0.000643		0.006134	0.000777
	R2	7.5000	< .05756			0.007599			
Duración de Cantos	R1	16.6291	< .00084				0.001123		0.002708
	RE	12.7358	< .00524						
	R2	25.4240	< .00001		0.007170	0.000655			
Amplitud de Cantos	R1	9.6754	< .02154						0.007170
	RE	4.5849	< .20484						
	R2	10.6898	< .01353						

R1: ruido precedente a la reproducción del estímulo sintético. RE: ruido y estímulo sintético. R2: ruido posterior a la presentación del estímulo sintético. V: viento; A: arroyo; LL: lluvia y PB: pasa-banda. Valores de P no estadísticamente significativos (>0.005) fueron omitidos.

Discusión.

Los resultados del experimento de exposición a ruidos de distinta estructura evidencian un notable aumento de la actividad vocal de los machos de *B. taeniata* en presencia de distintos ruidos abióticos y un ruido pasa-banda reproducidos a una intensidad constante, que se manifiesta en la tasa, duración y amplitud de cantos. Todos los ruidos producen un aumento de la tasa de canto en ausencia de estimulación con canto sintético. La amplitud de canto también aumenta significativamente en presencia de los ruidos de viento, arroyo y pasa-banda. Estos aumentos en la tasa y amplitud corresponden a un efecto excitatorio del ruido en la actividad vocal. La duración del canto, sin embargo, sólo aumenta en presencia de ruido acompañado del estímulo sintético, lo que sugiere que en este caso ocurre una facilitación de la respuesta en presencia de

ruido, como sucede en el fenómeno de resonancia estocástica (Narins *et al.* 1997; McDonnel y Abbott, 2009)

El incremento en la actividad vocal producido por ruidos en *B. taeniata* es similar a lo observado en un estudio realizado en *Eupsophus calcaratus* (Penna *et al.* 2005), en el cual se observó que los ruidos de lluvia, arroyo y pasa-banda, incrementan la tasa de cantos. Sin embargo, la actividad vocal de *B. taeniata* es más sensible a estas interferencias que la de *E. calcaratus*, ya que en ese anuro, el ruido de viento no produce aumento de la actividad vocal ni tampoco el ruido de mar. Ambos ruidos tienen sus espectros restringidos a bajas frecuencias, en contraste con los ruidos de lluvia, arroyo y pasa-banda, que tienen componentes de frecuencias altas, sobre 1000 Hz, que comprenden el rango de los cantos de ambas especies. Es interesante que *B. taeniata* incremente su actividad vocal en

presencia del ruido de viento, que no representa una interferencia para la comunicación en esta especie.

Este resultado contrasta con los obtenidos para otro anuro del bosque templado austral; *E. emiliopugini* (Penna y Hamilton-West, 2007), que no incrementa su tasa de cantos frente a la exposición a ninguno de los ruidos de diferente origen utilizados en el presente estudio.

En otros anuros también se han observado distintas estrategias vocales en presencia de ruidos. Si bien no existen estudios en que se haya investigado el efecto de ruidos naturales, se ha visto que la exposición a ruido antropogénico produce diversos efectos en las respuestas vocales de distintos anuros. Por ejemplo, Sun y Narins (2005) encontraron que la tasa de emisión de cantos de *Rana taipenhensis* incrementa en presencia de ruidos de motocicleta y avión en cambio disminuye en *Microhyla butleri*, *Rana nigrovittata* y *Kaloula pulchra* en presencia de estos mismos ruidos. Kaiser y Hammers (2009), encontraron que la tasa de cantos en *Dendropsophus triangulum* se incrementa en presencia de ruido de música y motocicleta. Sin embargo, Lengagne (2008), demostró que *Hyla arborea* disminuye su tasa de cantos en presencia de ruido de tráfico vehicular.

El incremento en la duración del canto que presenta *B. taeniata* en presencia de ruido tiene antecedentes en otros vertebrados. En primates, *Callithrix jacchus*, un mono del Nuevo Mundo incrementa la duración de sus sílabas en respuesta a la exposición a ruido blanco (Brumm *et al.* 2004). Esta es una forma efectiva de confrontar la interferencia, ya que estudios perceptuales han demostrado

que la probabilidad de detección de señales acústicas más prolongadas es mayor por parte del receptor, debido a que se produciría una suma temporal de energía en el sistema auditivo periférico (Brumm y Slabbekoorn, 2005).

También el aumento de la amplitud de las respuestas vocales de *B. taeniata* tiene antecedentes en vertebrados y es denominado efecto Lombard. En aves *Lamponis clemenciae*, por ejemplo, incrementa la amplitud de sus vocalizaciones frente al ruido producido por arroyos (Pytte *et al.*, 2003), *Luscinia megarhynchos* incrementa la amplitud de los cantos en presencia de ruido blanco que enmascara las frecuencias de su canto (Brumm y Todt, 2002). En primates, incluyendo los humanos se ha demostrado también este efecto, por ejemplo *Callithrix jacchus*, además de incrementar la duración de sus sílabas incrementa la amplitud frente a la interferencia de ruido blanco (Brumm *et al.* 2004). En anuros también se ha observado este efecto en dos especies de anuros del bosque templado austral (Penna *et al.* 2005; Penna y Hamilton-West 2007).

La secuencia de presentación de los ruidos de distinta estructura tiene cierta influencia en las respuestas, como lo muestran las diferencias encontradas entre los dos órdenes de presentación utilizados. Las respuestas al ruido de viento son las más afectadas por el orden de presentación de los ruidos, siendo la tasa de cantos para tres intervalos (S1, R1 y R2) mayor en la secuencia A, en que este ruido se presenta en primer lugar. También la amplitud del canto en los intervalos S1, R1 y S2 es mayor cuando este ruido se presenta en primer lugar en la secuencia. También las respuestas al ruido de arroyo son menores

durante algunos intervalos en la secuencia A, en que este ruido se presenta en segundo lugar que en la secuencia B, en que se presenta en cuarto lugar. Estas diferencias podrían deberse a que, al ser presentado el ruido de viento luego de otros ruidos, en particular luego del ruido pasa-banda, que tiene un mayor efecto en las respuestas vocales podría haber un efecto de fatiga en éstas. A pesar de esto, los datos correspondientes a las dos secuencias de presentación de ruidos fueron analizados en conjunto, debido a que justamente se emplearon dos órdenes de presentación para minimizar en parte este efecto. Sin embargo, no hay dudas que hubiera sido más adecuado aleatorizar la presentación de los ruidos de diferente estructura. No obstante esto hubiese complejizado el protocolo experimental y aumentado considerablemente el tamaño muestral.

El efecto de la intensidad creciente del ruido pasa-banda es muy similar a lo que ocurre en el primer experimento. Este ruido tiene un efecto excitatorio en la actividad vocal de *B. taeniata* para todas las intensidades utilizadas, produciendo aumentos en la duración, la amplitud y tasa de cantos. Estos resultados concuerdan parcialmente con las respuestas vocales de *E. calcaratus* a intensidades crecientes de este ruido, sin embargo en aquella especie, los incrementos en la actividad vocal durante la presentación de ruido pasa-banda están limitados a la tasa de canto y sólo ocurren a intensidades entre 66 y 78 dB SPL (Penna *et al.*, 2005).

Se ha planteado que el efecto contrastante del ruido en la actividad vocal entre *E. calcaratus* y *E. emiliopugini*, podría ser explicado debido a las diferencias en el nivel de ruido ambiental durante la época

reproductiva de cada uno de estos animales. El primero se reproduce entre mediados del invierno y mediados de la primavera (julio - octubre) y el segundo durante el final de la primavera y comienzos del verano (Noviembre – Enero). El nivel de ruido abiótico debido a las condiciones atmosféricas durante la época reproductiva de *E. calcaratus* es significativamente mayor (49 dB RMS SPL promedio, que para *E. emiliopugini* (41 dB RMS SPL promedio). Sin embargo, este argumento no es aplicable para dar cuenta de lo observado en la actividad vocal de *B. taeniata*, ya que esta especie se reproduce a fines de verano y comienzos de otoño, época en que el nivel de ruido ambiental sería inferior. De hecho, los valores medidos en esta localidad en la posición de los sujetos experimentales fueron inferiores a los medidos en *Eupsophus*: 37.90 dB RMS SPL en promedio (rango de 30 – 54 dB RMS SPL).

El nivel utilizado para las exposiciones a ruidos de distinta naturaleza (naturales abióticos y pasa-banda; 67 dB RMS SPL) se ajusta al rango de los niveles de ruido ambiental abiótico en noches de tormenta en el bosque templado austral (Penna *et al.*, 2005), por lo que emulan una situación natural. Con respecto al ruido pasa-banda, el nivel utilizado de 67 dB SPL está dentro del rango de SPL del canto de vecinos próximos, que en promedio es para esta especie de 75 dB SPL (rango 52-87 dB peak SPL (Penna y Solís, datos no publicados).

Las mediciones de respuestas vocales a las estimulaciones con series de 20 repeticiones de canto sintético en ausencia de ruido al comienzo y al final de ambas series experimentales (ruidos de diferente estructura y ruido pasa-banda de

intensidad creciente) muestran que los sujetos experimentales disminuyen su capacidad de respuesta a lo largo de estas secuencias prolongadas de exposición a ruido. El fenómeno observado correspondería probablemente a fatiga de los sujetos y no a una habituación de la respuesta a una estimulación repetitiva, puesto que las 20 repeticiones de canto sintético son dadas con intervalos de varios minutos a lo largo del experimento.

En general, los ruidos que mayor aumento de la actividad vocal producen en vertebrados, son aquellos cuyo espectro se sobrepone con las vocalizaciones o la región de mayor sensibilidad auditiva de una determinada especie (Brumm y Todt, 2002). En nuestro estudio, sólo los ruidos de arroyo y pasa-banda sobrepone sus espectros con los del canto de la especie, sin embargo la actividad vocal aumenta también con los ruidos de viento y lluvia, cuyos espectros están por debajo de la frecuencia dominante del canto de este anuro. La respuesta a estos ruidos se debería a que el ruido de bajas frecuencias estimula los receptores auditivos la papila anfibia, que en anuros está sintonizada a frecuencias inferiores a 1000 Hz (Rose y Gooler, 2007).

La alta respuesta de los sujetos experimentales podría estar relacionada con concentraciones de hormonas esteroidales. En un estudio previo en *B. taeniata*, Solís y Penna (1997) encontraron que los machos con niveles altos de testosterona respondían indiscriminadamente a un amplio rango de estímulos sintéticos, incluso bastante divergentes de la estructura temporal del canto de la especie. Sería necesario hacer mediciones de los niveles de esta hormona en sujetos experimentales sometidos a

exposiciones a ruido para evaluar la posibilidad de que los niveles hormonales sean especialmente elevados en estas circunstancias. Existen evidencias de que la exposición prolongada a cantos coespecíficos produce incremento en la función gonadal en anuros (Brzoska y Obert, 1980).

Los resultados del presente estudio son contrastantes con las respuestas de *B. taeniata* frente a la interferencia de los cantos de apareamiento de *B. leptopus* y *B. antartandica*, dos especies congénicas con las que vive en simpatria en ciertos puntos de su rango de distribución. En el estudio realizado por Meier *et al.* (2009), *B. taeniata* incrementa su tasa de cantos frente al canto coespecífico y no responde a los cantos de las otras dos especies. Este modo de respuesta está probablemente determinado por la selectividad de las respuestas vocales de este anuro, que responde preferencialmente a los patrones temporales similares a su canto, descrita en estudios previos (Penna, 1997; Solís y Penna 1997).

La estrategia extrema que *B. taeniata* adopta frente a la interferencia por ruido, probablemente conlleva un considerable gasto energético. El canto de los anuros es la actividad de mayor costo metabólico medida en vertebrados poiquiloterms (Wells, 2001), y sería interesante explorar cuánto se puede prolongar este incremento de la actividad vocal en *B. taeniata*. Resulta contrastante que la especie congénica, *B. leptopus* no incrementa su actividad en presencia de exposiciones similares a ruido (Cisternas *et al.* 2009). Es posible que la emisión del canto de *B. leptopus* tenga un mayor costo energético, ya que el canto de *B. taeniata* es producido por una sola contracción

mantenida de la musculatura torácica (Zúñiga, observaciones no publicadas), en cambio el canto de *B. leptopus* se compone de pulsos separados en 3-6 notas, cada una de las cuales es posiblemente generada por contracciones independientes. Por otra parte, *B. leptopus* tiene una distribución más austral que *B. taeniata* y posiblemente está expuesta a mayores niveles de ruido ambiental que ésta. Podría especularse que *B. taeniata* responde vocalmente a condiciones ruidosas que enfrenta menos habitualmente que *B. leptopus*. En el caso de esta otra especie, resultaría excesivamente demandante desde el punto de vista energético, responder con aumentos de la actividad vocal a condiciones ruidosas demasiado persistentes.

Bibliografía

ARCH, V.; NARINS, P.M. 2008. "Silent" signals: selective forces acting on ultrasonic communication system in terrestrial vertebrates. *Anim. Behav.*, 74:1423-1428.

BEE, M.A.; SWANSON E.M. 2007. Auditory masking of anuran advertisement calls by road traffic noise. *Anim. Behav.* 76:1765-1776.

BRUMM, H.; SLABBEKOORN, H. 2005. Acoustic communication in noise. *Advances in the Study of Behavior* 35:151-209.

BRUMM, H.; TODT, D. 2002. Noise-dependent song amplitude regulation in a territorial songbird. *Anim. Behav.* 63:891-897.

BRUMM, H.; VOSS, K.; KOLLMER, I.; TODT, D. 2004. Acoustic communication in noise: regulation of call characteristics in a New World monkey. *J. Experim. Biol.* 207:443-448.

BRZOSKA, J.; OBERT, H-J. 1980. Acoustic Signals Influencing the Hormone Production of

the Testes in the Grass Frog. *J. Comp. Physiol.* 140:25-29

CISTERNAS, J.; TOLOZA, J. PENNA, M. 2009. Cambios inducidos por ruidos en respuestas vocales evocadas de *Batrachyla leptopus* (Anura: *Ceratophryidae*). **In:** XVI Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile. Valdivia, Chile, 8-10 Octubre, 2009. Comunicaciones libres - paneles, sección B. pp 12.

DUELLMAN, W.E.; PYLES, R.A. 1983. Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia* 3:639-649.

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.

GERHARDT, H.C. 1994. The evolution of vocalization in frogs and toads. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 25:293-324.

GERHARDT, H.C. 2006. Frog and toad communication. **In:** Keith Brown, K. (Ed.). *Encyclopedia of language and linguistics*. 2ª ed. Elsevier. Oxford. Reino Unido. pp. 648-655.

GERHARDT, H.C.; KLUMP, G.M. 1988. Masking of acoustic signals by the chorus background noise in the green treefrog: a limitation on mate choice. *Anim. Behav.* 36:1247-1249.

GERHARDT, H. C.; HUBER, F. 2002. *Acoustic Communication in Insects and Anurans*. The University of Chicago Press, Chicago. Estados Unidos. 531 p.

HASSALL, J.R., ZAVERI, K. 1988. *Acoustic Noise Measurements*. Bruel & Kjaer. Nærum. Dinamarca.

HÖDL, W.; AMEZQUITA, A. 2001. Visual signalling in anuran amphibians. **In:** M. Ryan, (Ed). *Anuran communication* Smithsonian Inst.

- Press. Washington, D.C. Estados Unidos. pp. 221-241
- KAISER, K.; HAMMERS, J.L.** 2009. The effect of anthropogenic noise on male advertisement call rate in the neotropical treefrog, *Dendropsophus triangulum*. *Behav.* 146:1053-1069.
- LENGAGNE, T.** 2008. Traffic noise affects communication behavior in a breeding anuran, *Hyla arborea*. *Bio. Conserv.* 141:2023-2031.
- LENGAGNE, T.; SLATTER, P.** 2002 The effect of rain on acoustic communication: tawny owls have good reason for calling less in wet weather. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 269:2121-2125.
- LEWIS, E. R.; HENRY, K. R.** 1995. Nonlinear effects of noise on phase-locked cochlear-nerve responses to sinusoidal stimuli. *Hear. Res.* 92: 1-16.
- MCDONNELL, M.D.; ABBOTT, D.** 2009. What is Stochastic Resonance? Definitions, Misconceptions, Debates, and Its Relevance to Biology. *PLoS Comput. Biol.* 5: e1000348. doi:10.1371/journal.pcbi.1000348.
- MEIER, A.; PENNA, M.; VELASQUEZ N.** 2009. Interacciones vocales heteroespecificas entre sapos provenientes del bosque templado sureño, *Batrachyla taeniata* y *Batrachyla antartandica*. *In:* XVI Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile. Valdivia, Chile, 8-10 Octubre, 2009. Comunicaciones libres - paneles, sección A. pp 12.
- NARINS, P.M.; BENEDIX, J.H. MOSS, F.** 1997. Does stochastic resonance play a role in hearing?. *In:* Diversity in auditory mechanics. World scientific publishers. Singapur. pp 83-90.
- NARINS, P. M.; FENG, A. S.; LIN, W.; SCHNITZLER, H.U.; DENZINGER, A.; SUTHERS, R. A.; XU, Ch.** 2004. Old world frog and bird vocalizations contain prominent ultrasonic harmonics. *J. Acoust. Soc. America* 115:910–913.
- PENNA, M.** 1997. Selectivity of evoked vocal responses in the time domain by frogs *Batrachyla* (Leptodactylidae). *J. Herpetol.* 31: 30-45.
- PENNA, M.; VELOSO, A.** 1990. Vocal diversity in frogs of the south American temperate forest. *J. Herpetol.* 24(1):23-33.
- PENNA, M.; SOLÍS, R.** 1998. Frog call intensities and sound propagation in the South American temperate forest region. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42:371-381.
- PENNA, M.; POTTSTOCK, H.; VELASQUEZ N.** 2005. Effect of natural and synthetic noise on evoked vocal responses in a frog of the temperate austral forest. *Anim. Behav.* 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. *Anim. Behav.* 74:45-56.
- PETT, M.** 1997. Repetead Measures for more than two time periods or matched conditions (Cochrane's Q test – Friedman test) *In:* Nonparametric Statistics For Health Care Research: Statistics for small samples and unusual distributions. Thousand Oaks, CA, Estados Unidos. Pp. 122-145.
- PYTTE, C.L.; RUSCH, K.M.; FICKEN, M.S.** 2003. Regulation of vocal amplitude by the blue-throated hummingbird, *Lamponis clemenciae*. *Anim. Behav.* 66:703-710.
- ROSE, G.J.; GOOLER, D.M.** 2007. Function of the Amphibian Central Auditory System. *In:* Narins, P.M.; Feng, A.S. Fay, R.R.; Popper, A.N. (Eds.) Hearing and Sound Communication in Amphibians. Springer. Nueva York. NY. Estados Unidos. Pp. 250-290.

RYAN, M.J. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. In: The Evolution of the Amphibian Auditory System. John Wiley and Sons, New York. Estados Unidos. pp. 637-677.

SINNOT, J.M.; STEBBINS, W.C.; MOODY, D.B. 1975. Regulation of voice amplitude by the monkey. *J. Acoust. Soc. America* 58:412-414.

SOLÍS, R; PENNA, M. 1997. Testosterone levels and evoked vocal responses in a natural population of the frog *Batrachyla taeniata*. *Hormones and Behavior* 31:101-109.

SUN, J.; NARINS, P.M 2005. Anthropogenic sounds differentially affect amphibian call rate. *Biol. Conserv.* 121:419-427.

WELLS, K. D. 2001. The Energetics of Calling in Frogs. In: Anuran Communication (Ryan, M. J. (ed). Smithsonian Institution Press, Washington, Estados Unidos. pp 45-60.

WIESENFIELD, K.; MOSS, F. 1995. Stochastic resonance and the benefits of noise from ice ages to crayfish and squids. *Nature* 373: 33-36.

WOLLERMAN, L.; WILEY, H. 2001. Background noise from a natural chorus alters female discrimination of male calls in a Neotropical frog. *Anim Behav.* 62:1-8.

Agradecimientos.

A Darío Oses, por permitir la realización de esta investigación en su propiedad. Javiera Cisternas, Jessica Toloza, José Bravo por la ayuda en terreno. Nelson Velásquez por su disposición a entregar su ayuda, Andrea Meier por su ayuda en la estadística y en general a mis compañeros del laboratorio de neuroetología. Mario Penna por su confianza y amistad.

A mis padres Daniel y Ana, y a mis hermanas Irene y Camila por el sacrificio y apoyo de todos estos años. A todas las personas que de una u otra manera estuvieron conmigo en este largo caminar.

Proyecto FONDECYT **1080459**.