



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

**Análisis de la alternancia vocal entre machos de la
rana silbadora *Eleutherodactylus johnstonei* en
condiciones naturales**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO
Presentado ante la ilustre
Universidad Central de Venezuela
Por la Bachiller Luisana Carballo González.
como requisito parcial para optar al título
de Licenciada en Biología.
Tutora: Dra. Zaida Tárano Miranda

Caracas, Venezuela
Abril, 2012

Agradecimientos

A la Universidad Central de Venezuela por abrirme sus puertas y permitirme realizar mi carrera profesional. Mil gracias por darme la oportunidad de caminar y disfrutar cada día de nuestra Ciudad Universitaria, y por permitirme sentir lo que es ser Ucevista, hoy y siempre.

A la Facultad de Ciencias por tener grandes profesores que me dieron todas las herramientas necesarias para formarme como Bióloga y por mostrarme lo maravilloso que es ser científico.

A mi tutora Zaida Tárano por ser una excelente profesora y enseñarme el fascinante mundo de la Conducta Animal, por abrirme las puertas de su laboratorio y darme la oportunidad de ser su tesista. Gracias por cada una de las cosas que con esmero me enseñaste.

A los jurados de este trabajo, Carlos Bosque y César Molina, por todos sus comentarios y sugerencias que enriquecieron este proyecto.

A Javier Landaeta por tu ayuda en la elaboración de los cables que fueron vitales en la realización de este trabajo.

A la familia Ventocilla Rodríguez por permitirme realizar mi trabajo especial de grado en los jardines de su residencia, y siempre estar pendiente de mi progreso.

A Jorge Pérez por ser un gran guía a lo largo de esta carrera, por mostrarme el hermoso mundo de la Ecología, por enseñarme con gran cariño a ser cada día una mejor profesional, una mejor científica y por brindarme tu amistad.

A mis padres, por darme vida, por enseñarme los valores necesarios para convertirme en un buen ser humano, por darme amor cada día de mi vida, y que a pesar de la distancia no hubo un instante el que me sintiera separada de alguno de ustedes. Jamás habría logrado lo que soy hoy día sin ustedes. Los amo.

A mi hermano, por convertirse en mi compañero, por estar allí cada día, por protegerme siempre, por la peleas que nos hicieron crecer juntos, simplemente gracias por ser mi hermano, no hay mejor forma de explicar lo que eres para mí. Sé que siempre estarás ahí para mí, para darme alegría.

A mis tíos, Omar y Virginia, que más que tíos han sido padres para mí; gracias por apoyarme y cuidarme siempre, por darme su cariño y comprensión. Agradezco infinitamente tenerlos a mi lado.

A Valentina y Omar Andrés, no sólo son mis primos son mis hermanos. Gracias por las experiencias que hemos vivido al criarnos juntos, por hacerme reír, por cada segundo juntos.

A todos mis tíos y primos, por estar siempre juntos, por ser una familia unida que a pesar de las circunstancias sé que siempre he podido contar con cada uno de ustedes y lo seguiré haciendo. Son una familia única y maravillosa.

A mi abuelita, por ser una mujer maravillosa y mantenerse cada día más hermosa y fuerte. Gracias por todo el cariño que desde pequeña me has brindado.

A Pedro y Victa, por siempre estar pendientes de mí, por brindarme cariño, ustedes también son familia para mí.

A Víctor, tantas cosas que debo agradecerte. Fuiste ese maravilloso profesor que me mostró con mucho amor el maravilloso mundo de la Ciencia, tú me permitiste comprender que no pude haber escogido mejor carrera que la hermosa Biología. Te convertiste en un increíble amigo, siempre apoyándome y cuidándome. Eres un maravilloso compañero de vida, me hace completamente feliz tenerte a mi lado.... Además debo agradecerte tu gran colaboración en la realización de este proyecto, hiciste las cosas mucho más amenas, y gracias por el convertidor de sapitos y el importante cable para realizar las grabaciones.

De último pero no menos importante a mis amigos, ustedes me hicieron placenteros cada uno de los días en la universidad, ustedes hicieron que la universidad no fuera sólo un sitio al cual ir a aprender y estudiar, si no un hogar al cual llegar cada uno de los días de estos ya 5 años. Con ustedes reí, lloré y viví con alegría esta etapa grandiosa en la universidad. Sin ustedes esta etapa no habría sido igual. Espero siempre poder contar con cada uno de ustedes porque son especiales en mi vida. A ustedes millones de gracias, Ana Vicky, Elizabeth, María, Almary, Marianny, Erick, Alejandra, Rosana, Leomar (el negro), Jenny, Leomar (el ya no pelúo), Vicmary, Nelson y en especial a Jhoniel, tú has sido como un hermano para mi, gracias por serlo. Los quiero a todos.

Y a todos los que hicieron más agradables los días de estudio, con conversaciones y gran compañía. ¡Mil gracias!

Resumen

Los machos de la mayoría de las especies de anuros emiten cantos de anuncio durante la temporada reproductiva. En algunas especies los machos forman agregaciones y, en consecuencia, la probabilidad de que ocurra interferencia acústica es alta. En agregaciones coespecíficas, los machos podrían evitar la interferencia emitiendo sus cantos en los intervalos de silencio entre los cantos de otro macho, estrategia conocida como alternancia vocal. La alternancia combinada con la atención selectiva a ciertos machos dentro del coro, permitiría vocalizar regularmente en coros densos, en los cuales los silencios entre cantos son escasos. En un estudio previo se analizó la alternancia vocal entre machos de *Eleutherodactylus johnstonei* utilizando grabaciones de cantos coespecíficos, encontrándose que la intercalación de los cantos difería de la esperada por azar en la mayoría de los machos pero no siempre en la dirección esperada, menos en el ensayo con cantos repetidos a alta tasa. Se propusieron varias explicaciones, algunas relacionadas con el sistema experimental, y se indicó la necesidad de realizar estudios en coros naturales. Para continuar con esa línea de investigación, en este trabajo se analizó la alternancia en diadas naturales y se evaluó si los machos mostraban atención selectiva. Se realizaron grabaciones a 57 diadas de seis coros en jardines urbanos, cada uno por dos noches, se analizaron digitalmente. Se determinó si los machos iniciaban y finalizaban los cantos durante la “ventana segura” (VS), intervalo durante el cual un macho de la diada puede iniciar un canto sin que ocurra superposición. Adicionalmente, se examinó si la alternancia vocal en las diadas estaba relacionada con la distancia interindividual, la intensidad percibida del canto del otro macho u otros rasgos acústicos, explorando así si existía atención selectiva. Se encontró que aproximadamente el 88% de los machos alternaron vocalmente al menos con un vecino, siendo este porcentaje mayor que el obtenido en los ensayos previos con grabaciones (54,5%). Asimismo, se encontró que los machos alternan significativamente más en respuesta a individuos cuyos cantos perciben con mayor intensidad, que suelen ser los más cercanos en el coro, y en respuesta a machos que vocalizan a tasas de canto similares a la propia. Los resultados permiten confirmar que los machos de *E. johnstonei* evitan la interferencia acústica mediante la alternancia, la cual permite conservar las características del canto que los identifica como especie y también individualmente, y probablemente así incrementa la eficiencia en la atracción de pareja y en la delimitación del territorio con respecto a machos vecinos.

Tabla de contenidos

1	Introducción	1
2	Antecedentes.....	6
3	Objetivos	14
3.1	Objetivo general	14
3.2	Objetivos específicos.....	14
4	Materiales y Métodos	15
4.1	Objeto de estudio.....	15
4.2	Área de estudio.....	18
4.3	Protocolo de grabación	21
4.4	Análisis de las respuestas	23
4.5	Análisis estadísticos	25
5	Resultados	27
6	Discusión.....	52
7	Conclusiones.....	61
8	Bibliografía.....	62

Índice de tablas

Tabla 5.1. Número de cantos alternados observados y esperados de las diadas de machos de <i>E. Johnstonei</i>	33
Tabla 5.2. Intensidad promedio a la que cada macho percibió a cada uno de los vecinos del coro y la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados en cada una de las diadas, en la primera noche de grabación. Las proporciones de cantos alternados (Obs/Esp) resaltadas en negrita corresponden a las diadas en las que hubo más alternancia que la esperada por azar.....	35
Tabla 5.3. Intensidad promedio a la que cada macho percibió a cada uno de los vecinos del coro para los coros 1 al 3, y la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados en cada una de las diadas, en la segunda noche de grabación. Las proporciones de cantos alternados (Obs/Esp) resaltadas en negrita corresponden a las diadas en las que hubo más alternancia de la esperada por azar.....	37
Tabla 5.4. Intensidad promedio a la que cada macho percibió a cada uno de los vecinos del coro para los coros 4 al 6, y la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados en cada una de las diadas, en la segunda noche de grabación. Las proporciones de cantos alternados (Obs/Esp) resaltadas en negrita corresponden a las diadas en las que hubo más alternancia de la esperada por azar.....	38
Tabla 5.5. Promedio, mediana, valor mínimo y máximo de las variables medidas.....	39
Tabla 5.6. Número de cantos superpuestos totales y por anticipación en las diadas de machos de <i>E. johnstonei</i> en las que hubo alternancia.....	50
Tabla 5.7. Número de cantos superpuestos totales y por anticipación en las diadas de machos de <i>E. johnstonei</i> en las que no hubo alternancia.....	51

Índice de figuras

Figura 1.1. A) Representación gráfica del oscilador neural que permite la emisión de cantos periódicos en algunos anuros e insectos: el oscilador tiene dos fases (carga y descarga) y existe un retraso en la emisión del canto, desde que se dispara el oscilador hasta que se emite (barra verde). B) Ajuste del oscilador neural por estímulos externos, reiniciándose cuando se percibe el estímulo (barras rojas) y manteniéndose inhibido hasta que este finaliza. Tomado y modificado de Greenfield (1994).....	3
Figura 2.1. Formas hipotéticas del estímulo (negro) y la respuesta del macho (gris), indicando el intervalo de tiempo usado para calcular la probabilidad esperada de cantos iniciados y finalizados en el período de silencio entre estímulos (canto sin superposición). DE, duración del estímulo; DC, duración del canto; PE, período del estímulo; PE – DE – DC, intervalo de silencio disponible para producir un canto sin superposición; TR, tiempo de inicio de respuesta. Ambos cantos (macho y estímulo) aparecen en un mismo canal (Tomado y modificado de Tárano y Fuenmayor, 2009).....	11
Figura 4.1. Macho de <i>E. johnstonei</i> en su percha de canto, en el sitio de estudio.	15
Figura 4.2. Canto de anuncio de <i>E. johnstonei</i> . A) Oscilograma, B) Sonograma. Tomado de Tárano y Fuenmayor (2008).....	18
Figura 4.3. Jardín correspondiente al coro 1. Se observa un área cubierta con cucaracha (izquierda) y otra con jengibre rojo (derecha).	19
Figura 4.4. Jardín correspondiente al coro 2, formado por jengibre rojo y cucaracha.	19
Figura 4.5. Ubicación relativa del coro 1 (a la izquierda) y coro 2 (a la derecha).....	20
Figura 4.6. Jardín correspondiente al coro 3. Formado por jengibre rojo y cucaracha.	20
Figura 4.7. Jardín correspondiente al coro 4. Formado por jengibre rojo, cucaracha y otras plantas ornamentales. Los machos activos se encontraban sobre jengibre rojo.....	20
Figura 4.8. Jardín correspondiente al coro 5.....	21
Figura 4.9. Jardín correspondiente al coro 6. Los machos se encontraban sobre troncos de árboles.	21
Figura 4.10. Formas hipotéticas de los cantos del macho de referencia (azul) y del macho focal (naranja), junto con el período en el que el macho focal puede iniciar su canto sin que ocurra superposición con el del macho de referencia, llamado ventana segura (VS). IC, intervalo entre cantos del macho de referencia; DC_{ref} , duración del canto del macho de referencia; DC_{foc} , duración del canto del macho focal.	24
Figura 5.1. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 1, el día 01 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por cuatro machos, de los cuales tres fueron grabados.	27
Figura 5.2. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 1, el día 04 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por cinco machos, de los cuales cuatro fueron grabados con los demás, excepto M2(1) que fue analizado solamente con M1 y M4.....	27
Figura 5.3. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 2, el día 30 de Julio de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por cuatro machos, de los cuales tres fueron grabados.	28

Figura 5.4. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 2, el día 01 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por tres machos, y todos ellos fueron grabados.....	28
Figura 5.5. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 3, el día 06 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por seis machos, de los cuales cinco fueron grabados.....	29
Figura 5.6. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 3, el día 12 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por cinco machos, y todos fueron grabados.....	29
Figura 5.7. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 4, el día 11 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por cuatro machos, de los cuales tres fueron grabados.....	30
Figura 5.8. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 4, el día 19 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por seis machos, de los cuales cinco fueron grabados.....	30
Figura 5.9. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 5, el día 11 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por cinco machos, de los cuales tres fueron grabados.....	31
Figura 5.10. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 5, el día 23 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por seis machos, de los cuales cinco fueron grabados.....	31
Figura 5.11. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 6, los días 20 y 22 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por los mismos tres machos en las dos noches, y todos fueron grabados. Su posición no cambió entre noches.	32
Figura 5.12. Distancias interindividuales de las diadas en las que hubo y no hubo alternancia, en la primera (A) y en la segunda noche (B). Se muestra la mediana porque los datos no se distribuyen normalmente.	41
Figura 5.13. Intensidad de los machos focales percibidas por los machos de referencia en las diadas en las que hubo y no hubo alternancia, en la primera (A) y en la segunda noche (B). Se muestra la mediana porque los datos no se distribuyen normalmente.....	42
Figura 5.14. Intensidad de los machos de referencia percibidas por los machos focales en las diadas en las que hubo y no hubo alternancia, en la primera (A) y en la segunda noche (B). Se muestra la mediana porque los datos no se distribuyen normalmente.....	43
Figura 5.15. Diferencia absoluta de los intervalos entre cantos de los machos, en las diadas en las que hubo y no hubo alternancia, en la segunda noche. Se muestra la mediana porque los datos no se distribuyen normalmente.....	44
Figura 5.16. Relación entre la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados y la intensidad del macho focal percibida por el macho de referencia, en la segunda noche. Las líneas curvas en rojo muestran el intervalo de confianza (95%).....	45
Figura 5.17. Relación entre la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados y la intensidad del canto del macho de referencia percibida por el macho focal, en la primera (A) y en la segunda noche (B). Las líneas curvas en rojo muestran el intervalo de confianza (95%).	46

Figura 5.18. Relación entre la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados y la distancia interindividual de las diadas, en la primera (A) y en la segunda noche (B). Las líneas curvas en rojo muestran el intervalo de confianza (95%). 47

Figura 5.19. Relación entre la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados y la diferencia absoluta de los intervalos entre cantos de los machos en cada diada, en la segunda noche. Las líneas curvas en rojo muestran el intervalo de confianza (95%). 48

1 Introducción

La *comunicación* se define como el cambio en la probabilidad de expresión de alguna conducta del repertorio de un animal en respuesta a señales producidas por otro (Manning y Dawkins, 1998). Una *señal* es un rasgo o conducta de un individuo (emisor) que ha incrementado su frecuencia en la población por el efecto que tiene sobre la conducta de otro (receptor), resultando beneficioso para el primero, y sin importar si es o no beneficioso para el último (Grier y Burk, 1992), aunque típicamente es mutuamente beneficioso (Bradbury y Vehrencamp, 1998). Las señales pueden ser visuales, auditivas, táctiles, químicas y eléctricas; cada tipo confiere ventajas dependiendo del ambiente en donde se transmita. Las señales auditivas son ventajosas en condiciones de escasa o inexistente iluminación (Goodenough y col., 2001) y por ello este tipo de señal es ventajoso en animales que realizan actividades nocturnas, como la mayoría de los anuros durante su temporada reproductiva.

Los machos de la mayoría de especies de anuros emiten cantos de anuncio que son repetidos periódicamente y que pueden tener dos efectos: atraer a las hembras y/o anunciar la ocupación de un territorio (Duellman y Trueb, 1994). Durante la temporada reproductiva los machos se agrupan en coros mono o poliespecíficos, lo cual incrementa la probabilidad de que ocurra interferencia acústica.

La interferencia acústica se produce cuando diferentes ondas provenientes de uno o varios emisores llegan al mismo tiempo a un receptor (Forrest, 1994), terminando en la producción de una onda diferente en estructura y amplitud a las ondas originales. En ambientes naturales los sonidos que causan la interferencia pueden ser de origen abiótico (p. ej., corrientes de agua o el movimiento de las hojas de los árboles a causa del viento) o biótico (p. ej., vocalizaciones de la misma o diferentes especies). La interferencia acústica perjudica el reconocimiento, la discriminación y la localización de individuos particulares dentro del coro

(Schwartz, 1993), disminuyendo la posibilidad de la atracción de las hembras y de defensa existosa del territorio. Por ello se espera que aquellas estrategias que permitan evadir la interferencia acústica sean adaptativas.

El efecto de la interferencia heteroespecífica en anuros puede disminuirse si un macho vocaliza a una frecuencia dominante diferente, o si produce cantos de estructura temporal distinta a los de otras especies que vocalizan en el mismo lugar y durante el mismo período de tiempo, un efecto evolutivo que ha recibido el nombre de *partición acústica* (Drewry y Rand, 1983; Duellman y Pyles, 1983; Amézquita y col., 2006). Por otro lado, cuando la interferencia es coespecífica, los machos podrían evitarla: a) si se trasladaran a otros lugares donde haya menos emisores (distanciamiento interindividual), b) si vocalizaran al inicio o al final del ciclo diario de vocalizaciones (cuando hay menos machos activos), o c) si emitieran su canto en los intervalos de silencio entre cantos de otro macho, una estrategia que recibe el nombre de *alternancia vocal* (Drewry y Rand, 1983). Esta última estrategia sería la más ventajosa porque disminuye el costo energético y reproductivo que implica el traslado a otros lugares y el de vocalizar en períodos de menor actividad. Se ha propuesto que el ajuste de la emisión de los cantos en respuesta a otras señales (p. ej., la alternancia) resulta de las propiedades de los mecanismos neurales que controlan la vocalización (Greenfield, 1994).

La vocalización periódica de los machos de muchas especies de anuros parece estar controlada por un oscilador neural (Figura 1.1A) que puede ajustarse en respuesta a estímulos externos, siendo reiniciado e inhibido cuando se percibe un estímulo; dependiendo de la fase en la que se encuentre el oscilador cuando se produce el estímulo externo, se alarga o acorta el intervalo entre cantos (Figura 1.1B). Este ajuste del oscilador permitiría explicar cómo los machos evaden la superposición de los cantos, logrando intercalarlos con los de sus vecinos (Greenfield, 1994). Zelick y Narins (1985) sugirieron que en algunas especies los machos podrían evitar la interferencia si además de inhibir su canto mientras perciben el

En coros de alta densidad los lapsos de silencio son prácticamente inexistentes, haciendo difícil que un macho alterne acústicamente con otro macho. Sin embargo, se ha encontrado que este problema puede ser reducido si los machos responden sólo a un pequeño grupo de vecinos, por ejemplo, a los vecinos más cercanos (Greenfield y Rand, 2000), a los más lejanos (Boatright-Horowitz y col., 2000). También podrían responder a los que emiten cantos con características particulares asociadas a la competitividad o calidad del macho. Esta última posibilidad no se ha explorado aún.

Las interacciones acústicas entre machos se han estudiado principalmente evaluando su respuesta a grabaciones de cantos coespecíficos (Zelick y Narins, 1983, 1985; Schwartz, 1986, 1993; Bosch y Márquez, 1996; Greenfield y Rand, 2000; Tárano, 2002; Tárano y Fuenmayor, 2009), y pocos estudios se han realizado evaluando la interacción en coros naturales (Brush y Narins, 1989; Schwartz, 1993; Boatright-Horowitz y col., 2000). Los estudios en condiciones naturales son necesarios, ya que los machos de algunas especies forman grupos estables y podrían discriminar entre vecinos e intrusos (p.ej., *Rana clamitans*, Bee y col., 2001). Mientras que ante un intruso puede ser beneficioso responder competitivamente vocalizando más intensamente, incrementando la tasa de canto o reduciendo la frecuencia dominante del canto (Davis, 1987), aunque esto incremente la interferencia, frente a vecinos estables la alternancia puede ser de mayor ventaja, ya que es menos costosa energéticamente e incrementa la eficacia de la señal (Tárano y Fuenmayor, 2009). Respuestas de este último tipo se conocen como *efecto del enemigo querido* (Fisher, 1954).

Tárano y Fuenmayor (2009) analizaron la alternancia vocal entre machos de *Eleutherodactylus johnstonei*, utilizando grabaciones de cantos coespecíficos que fueron reproducidos a machos en sus territorios, y encontraron que la respuesta de los machos difirió de la esperada por azar en la mayoría de los ensayos, pero las diferencias no siempre fueron en la dirección esperada. Además la conducta de estos machos difirió de lo descrito

para el congénere *Eleutherodactylus coqui*, el cual muestra una asombrosa capacidad de ajustar la emisión de sus cantos en condiciones experimentales (Zelick y Narins, 1985). Las autoras propusieron varias explicaciones, algunas relacionadas con el sistema experimental e indicaron la necesidad de realizar estudios en coros naturales. Es por ello que en el presente trabajo se abordó la alternancia vocal de los machos de *E. johnstonei* en esas condiciones.

2 Antecedentes

Los estudios de la comunicación en anuros se han centrado principalmente en las interacciones acústicas macho-macho y las preferencias de las hembras por ciertos rasgos del canto de anuncio del macho, como la intensidad, la tasa de repetición y la complejidad del canto (número de notas incorporadas al canto) (revisiones en Gerhardt y Huber, 2002; Wells, 2007). La energía total recibida por la hembra es particularmente crítica en su elección, y depende de la intensidad y la tasa de canto a la que un macho vocaliza (Schwartz, 1986).

Entre los primeros trabajos sobre la interacción macho-macho destaca el realizado por Schwartz (1986). En este trabajo se evaluó la respuesta de machos de *Dendrosophus microcephalus* (= *Hyla microcephala*) que vocalizaron en condiciones naturales, a grabaciones de cantos coespecíficos de diferentes tasas de repetición y de diferente complejidad (variando el número de notas en el canto). Schwartz encontró que los machos incrementaron el número de notas y la tasa de repetición de su canto a medida que incrementaba el número de notas y la tasa de repetición en la grabación. Adicionalmente, halló que las hembras discriminaron a favor de machos con cantos más complejos (mayor número de notas y mayor tasa de repetición), lo cual explicaría el comportamiento de los machos en respuesta a las grabaciones.

Resultados similares fueron encontrados en las interacciones acústicas entre machos de las especies *Alytes obstetricans* y *A. cisternasii* que vocalizaban en sus territorios (Bosch y Márquez, 1996). Los machos de ambas especies incrementaron su tasa de canto en respuesta a las grabaciones de los cantos sintéticos de mayor tasa y de menor frecuencia dominante entre los disponibles. Bosch y Márquez sugirieron que en presencia de un intruso más llamativo a las hembras que el macho cuya respuesta se analiza, éste responde incrementando su tasa de canto hasta contrarrestar la diferencia en el atractivo.

Ambos trabajos demuestran que la conducta vocal de los machos durante las interacciones se relaciona con las ventajas en la atracción de pareja. Sin embargo, se ha encontrado que las preferencias por cantos de baja frecuencia dominante se reducen o desaparecen si un canto de mayor frecuencia se superpone parcialmente al inicio de aquél (ej., *Physalaemus fischeri*, Tárano y Herrera, 2003). Las hembras prefieren el primer canto en la secuencia superpuesta, independientemente de sus características. De ahí se desprende que el ajuste de la emisión del canto es una conducta ventajosa en la atracción de parejas, ya que evitaría o reduciría la probabilidad de que ocurran superposiciones que resultarían ventajosas a uno pero perjudiciales al otro. Esto, a su vez, generaría una persecución vocal entre ambos emisores, cuyo resultado final sería la intercalación (Tárano, com. pers).

Entre los trabajos que han evaluado si los machos coordinan sus vocalizaciones con sus vecinos, bien sea sincronizando los cantos en fase, es decir, iniciando los cantos a la vez (ej., *Smilisca sila*, Ryan, 1986), o alternando los cantos, destaca el trabajo pionero de Zelick y Narins (1985). Estos investigadores evaluaron si los machos de *E. coqui*, una de las especies que ha sido analizada extensamente, ubicaron sus cantos en los períodos de silencio entre dos tonos sucesivos. En ese trabajo se varió la duración de los tonos (de frecuencia dominante similar a la del canto) pero se mantuvo constante el intervalo de silencio, con lo cual se varió el período de los tonos. Para tonos con períodos entre 2000 y 2600 ms, los machos emitieron un canto por cada estímulo (ajuste 1:1), y para estímulos con períodos entre 1200 y 1700 ms, los machos emitieron un canto cada dos estímulos (ajuste 1:2). De modo que los machos de *E. coqui* alternaron sus cantos con los estímulos, ajustando su respuesta de acuerdo a los períodos de los mismos. Adicionalmente, al determinar la respuesta de los machos a estímulos de secuencias de tonos cortos y largos emitidos pseudoazarosamente, encontraron que los machos ubicaron sus cantos en los períodos de silencio entre tonos, lo que demostró la existencia de un mecanismo de ajuste muy fino de la emisión de los cantos. Estos resultados

indicaron que los machos de *E. coqui* se comportan como osciladores periódicos ajustables bajo ciertas circunstancias, y cuando los estímulos son impredecibles responden como “detectores de silencio”.

Los resultados obtenidos con *E. coqui* evidencian la existencia de un mecanismo sensorial y motriz que afecta el oscilador neural, de forma tal que su estado de excitación desciende hasta su nivel basal cuando el canto de un competidor es escuchado, inhibiendo por tanto el oscilador hasta que ese canto termina (Figura 1.1B). La consecuencia es que no se producen cantos superpuestos por seguimiento (cantos que se inician durante el canto de otro macho y finalizan después que éste) ni inmediatamente después de que finaliza el canto del competidor (cantos contiguos), pues el oscilador tarda un tiempo en alcanzar de nuevo el nivel de disparo de la señal que excita los músculos involucrados en la vocalización (recuperación). Este mecanismo se denomina reinicio por inhibición (*inhibitory resetting* en inglés) y ha sido demostrado en algunos anuros e insectos (Greenfield, 1994). En este caso, el macho de *E. coqui* se comporta como un oscilador periódico ajustable. Otra consecuencia del reinicio por inhibición, además de evitar la superposición y la producción de cantos seguidores, es que dependiendo del tiempo de recuperación favorece la producción de cantos líderes (cantos que anteceden al canto de otro macho), que suelen ser preferidos por las hembras (efecto de precedencia *sensu* Zureck 1980, citado en Snedden y Greenfield, 1998). Sin embargo, en algunas especies se ha demostrado que la recuperación posterior a la inhibición suele ser más rápida que la habitual del oscilador libre, fenómeno que se ha denominado “rebote” (Greenfield, 1994). Este rebote podría ser el mecanismo que explique la emisión rápida de cantos inmediatamente después de producirse el silencio (“detector de silencio”), que también se observó en *E. coqui*.

El reinicio por inhibición puede ser desventajoso en coros densos, ya que si el canto del macho es inhibido por cada canto coespecífico que percibe, éste cesaría o sería infrecuente.

Sin embargo, aun en coros densos, los machos vocalizan regularmente, de modo que debe existir otro mecanismo o una modificación del anterior. Se ha sugerido que la *atención selectiva* a un grupo reducido de los machos percibidos sea uno de los posibles mecanismos (ej., Brush y Narins, 1989; Boatright-Horowitz y col., 2000; Greenfield y Rand, 2000). El criterio acústico de selección de los machos a atender puede ser la intensidad percibida, la cual depende no sólo de la energía invertida por el macho que canta, si no de la distancia entre emisor y receptor, de modo que es un indicador confiable de la distancia interindividual y del potencial de competencia por hembras entre esos machos. Schwartz (1993) encontró que los machos de *D. microcephalus* ajustan la emisión de sus cantos al del macho más cercano (típicamente el percibido como más intenso), mientras que los machos de *E. coqui* interactúan al menos con dos de sus vecinos más cercanos (Brush y Narins, 1989).

También se ha propuesto que los machos aplicarían una regla de atención basada en un “*umbral conductual en gradiente descendente*”, esto es, atender al canto con mayor intensidad y a aquellos con intensidades inferiores a ella, dentro de cierto intervalo (diferencial de intensidad o Δ dB), siempre y cuando superen el valor umbral de respuesta. También se ha propuesto que podrían atender a un número fijo de machos (esto se denomina “*regla de número fijo*”). Greenfield y Rand (2000) encontraron evidencias de estos mecanismos en los machos de *Physalaemus pustulosus*. Estos autores expresaron sus resultados en tres reglas básicas que combinan las reglas anteriores, y que pueden variar dentro y entre machos: a) atender al canto más intenso (típicamente el más cercano) y a aquellos cuyos cantos estén dentro del diferencial de intensidad umbral, b) atender sólo a dos vecinos cuando los cantos son de baja intensidad o el segundo canto es mucho menos intenso (típicamente mucho más lejano) que el primero, y c) atender a tres vecinos cuando todos los cantos son intensos o todos los vecinos están equidistantes. Estas conclusiones no descartan la posibilidad de que los machos utilicen reglas arbitrarias, como por ejemplo, responder al macho que está a la

izquierda, o en una percha más alta. Además, un macho puede responder selectivamente a diferentes machos de un momento a otro dependiendo de su orientación espacial, atendiendo en cada momento al que es percibido como el mejor competidor entre sus vecinos, aunque la regla aplicada por él sea siempre la misma.

Un resultado diferente ha sido publicado por Boatright-Horowitz y col. (2000) en la rana toro, *Rana catesbeiana*. En este estudio, los machos respondieron más (esto es, vocalizaron después) a los cantos de machos lejanos que a los de machos cercanos. El resultado indicó que el canto cercano tuvo un efecto inhibitorio y el lejano tuvo un efecto excitatorio. Los autores indicaron que una posible explicación a esta respuesta sea el *efecto enemigo querido* en el que los machos interactúan con menor fuerza con vecinos que con intrusos, ya que éstos representan competidores más peligrosos, pues posiblemente buscan territorio, a diferencia de aquellos con los que se han establecido límites territoriales por la convivencia repetida. Consecuentemente, responder a vecinos lejanos puede evitar una invasión territorial por parte de estos machos lejanos.

Tárano y Fuenmayor (2009) motivadas por lo encontrado en los machos de *E. coqui*, quisieron evaluar si los machos de *E. johnstonei* podían coordinar sus cantos y ajustar la tasa de repetición con los cantos de un competidor artificial, como lo hace su congénere. Determinaron si los machos evitaban iniciar sus cantos durante la vocalización de otro macho, y si emitían sus cantos en los intervalos de silencio entre dos cantos sucesivos de un competidor potencial. Las autoras utilizaron grabaciones de cantos coespecíficos naturales a dos períodos: largo y corto, 1,7 y 0,98 s respectivamente, ambos dentro del intervalo natural de variación de la especie (Tárano y Fuenmayor, 2008). Las grabaciones fueron reproducidas a machos que se encontraban vocalizando en sus territorios naturales.

Para poder determinar si los machos podían coordinar su canto con el estímulo, midieron el tiempo de respuesta (TR), que es el tiempo transcurrido desde el inicio del estímulo al

inicio de la respuesta del macho (Figura 2.1). Si los machos evitaban iniciar su canto durante el estímulo, el valor de TR debía ser mayor que la duración del estímulo (DE); mientras que de emitir sus cantos en los espacios de silencio, el TR debía ser mayor a DE pero menor al período entre estímulos (PE) menos la duración de su canto (DC), es decir, el inicio del canto debía ocurrir en el intervalo PE-DE-DC (Figura 2.1).

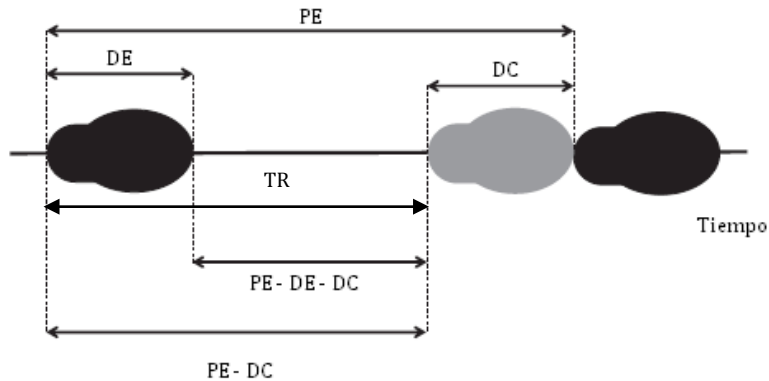


Figura 2.1. Formas hipotéticas del estímulo (negro) y la respuesta del macho (gris), indicando el intervalo de tiempo usado para calcular la probabilidad esperada de cantos iniciados y finalizados en el período de silencio entre estímulos (canto sin superposición). DE, duración del estímulo; DC, duración del canto; PE, período del estímulo; PE - DE - DC, intervalo de silencio disponible para producir un canto sin superposición; TR, tiempo de inicio de respuesta. Ambos cantos (macho y estímulo) aparecen en un mismo canal (Tomado y modificado de Tárano y Fuenmayor, 2009).

Tárano y Fuenmayor encontraron que los valores de TR fueron menores en respuesta a los estímulos de período corto que a los de período largo, indicando que a medida que el espacio de silencio se hacía mayor los machos retrasaban el inicio de su canto. En ambos ensayos (período largo y corto) los machos inhibieron significativamente sus cantos cuando se producía un estímulo; sin embargo, el número de cantos que eran iniciados y finalizados en los períodos de silencio entre estímulos no difirió de lo que se esperaba por azar en los ensayos con estímulos de período largo, mientras que este número de cantos fue mayor que lo esperado por azar para seis de once machos en los ensayos de estímulos con períodos cortos.

Adicionalmente, en este trabajo se encontró que los períodos de los cantos de los machos fueron mayores durante el canto solitario (sin estímulos) que durante los estímulos, y a su

vez, los períodos fueron mayores en respuesta a los estímulos de períodos largos que a los cortos. Asimismo se encontró que en general, la varianza de los períodos de canto fue mayor durante el canto solitario que durante las reproducciones de los estímulos, especialmente frente a los estímulos de corto período. Todo esto indicó que en efecto los machos sí estaban respondiendo al canto reproducido; sin embargo, parecían carecer de mecanismos de ajuste de la emisión finos que permitieran evitar activamente la superposición, haciéndolo sólo en los ensayos de período corto, a diferencia de lo observado en *E. coqui*. Los machos de *E. johnstonei* evitan iniciar sus cantos durante un estímulo periódico pero no acoplan sus vocalizaciones en los espacios de silencio con la frecuencia esperada.

Las autoras propusieron que es posible que esta aparente independencia en la emisión de los cantos con respecto al competidor potencial pudiera deberse a dos causas. Primero, puede resultar que el *ciclo de trabajo* (CT) o *ciclo de carga del canto* (*duty cycle* en inglés) durante los ensayos fue bajo, y es bajo en general en la especie. El ciclo de trabajo es la relación entre la duración del canto y el período. En el estímulo de largo período, el CT fue 0,19, de modo que los espacios de silencio fueron mucho más extensos que la duración del canto del competidor potencial; por tanto, emitir un canto por azar durante este tiempo fue mucho más probable (61%) que emitir un canto durante el tiempo en que el otro estaba vocalizando. Esto explicaría por qué, a pesar de que el porcentaje de cantos intercalados fue alto no difirió de lo esperado por azar. En cambio, para el estímulo de corto período en el que el ciclo de trabajo fue mayor (CT=0,33), el ajuste de la emisión de cantos con el estímulo externo también lo fue: seis de once machos evaluados intercalaron más cantos que los esperados por azar. Segundo, es posible que los machos de esta especie respondieran al estímulo como si fuera un intruso. La respuesta adaptativa en este caso podría diferir de aquella frente a machos que son vecinos. Mientras que ante un intruso podría ser beneficioso vocalizar intensamente o a alta tasa (respuesta competitiva de intimidación o disuasión), frente a vecinos estables la

alternancia podría ser mejor, ya que es menos costosa energéticamente y más efectiva comunicacionalmente (Táranó y Fuenmayor, 2009).

Si en efecto los machos de *E. johnstonei* pueden discriminar entre vecinos e intrusos, es probable que estos resultados no reflejen el comportamiento real de los machos durante las interacciones en coros naturales. Es por este motivo que el objetivo de este trabajo fue analizar las interacciones acústicas entre machos de *E. johnstonei* en condiciones naturales, específicamente la alternancia vocal, y además evaluar si presentaban algún mecanismo de atención selectiva a machos particulares en el coro.

Solo dos autores han intentado evaluar la alternancia vocal de los machos de *E. johnstonei* en condiciones naturales, Lemon (1971) y Toro (1993); éste último evaluó la respuesta de los machos en diadas naturales y también frente a cantos sintéticos. Aunque ambos trabajos encontraron resultados positivos, el tamaño de su muestra fue muy bajo (una y tres diadas, respectivamente) y los resultados se analizaron cualitativamente. Una nueva aproximación al problema es justificada.

3 Objetivos

3.1 Objetivo general

Evaluar la interacción acústica, específicamente la alternancia de los cantos entre los machos de *Eleutherodactylus johnstonei* bajo condiciones naturales

3.2 Objetivos específicos

- Determinar si los machos son capaces de alternar sus cantos con los de alguno de sus vecinos.
- Establecer si la alternancia entre cantos ocurre con algún vecino particular dentro del coro.
- Evaluar si la alternancia se relaciona con la distancia entre machos o con alguna propiedad del canto, como la frecuencia dominante, tasa de canto, duración o intensidad.

4 Materiales y Métodos

4.1 Objeto de estudio

Eleutherodactylus. johnstonei Barbour 1914 (Eleutherodactylidae) (Figura 4.1) es una rana pequeña, de 25 mm de longitud desde el hocico hasta la cloaca (LHC), para el macho y de 35 mm para la hembra (Kaiser y Hardy, 1994). Esta rana es de hábito terrestre (Bourne, 1997) ya que no requiere asociación directa con un cuerpo de agua en la reproducción, aunque puede vocalizar sobre el suelo o a cierta altura (Ovaska y Hunte, 1992). Proviene de varias islas de las Antillas Menores (Schwartz, 1967) y fue introducida en Caracas, Venezuela en el año 1958 (Rivero citado en Hardy y Harris, 1979) y posteriormente se introdujo también en Cumaná (Estado Sucre) en el año 1967 (León citado en Hardy y Harris, 1979). En tierra firme la especie se ha dispersado rápidamente pero se ha mantenido en ambientes urbanos (Kaiser y col., 2002), y hasta finales de la década de 1990 se desconocían invasiones a ambientes naturales con endemismos locales (Kaiser, 1997).



Figura 4.1. Macho de *E. johnstonei* en su percha de canto, en el sitio de estudio.

El período reproductivo es estacional, alcanzando su máximo en la temporada de lluvia que dura varios meses (Ovaska, 1991). Los individuos habitan grietas y cavidades en y entre las rocas, así como entre las hojas de bromeliáceas, y en las axilas de las hojas de otras plantas (Ovaska, 1991). La humedad en estos microhábitats es mucho mayor que la encontrada en objetos cubiertos que se encuentran sobre el suelo y confiere a los individuos un entorno estable a través de las distintas estaciones climáticas (Ovaska, 1991).

Los machos son territoriales (Bourne, 1997) y pueden ocupar la misma percha de canto durante varias noches o toda la temporada reproductiva (Lemon, 1971; Fuenmayor, 2002). La fidelidad al territorio puede estar relacionada con el hecho de que los machos y/o las hembras cuidan de los huevos que son depositados dentro del territorio del macho. En esta especie el desarrollo es directo, de modo que de los huevos salen pequeñas ranas que son cuidadas incluso hasta ocho días después de la eclosión (Bourne, 1998).

Los machos confinan su actividad dentro de un área de hasta 1,5 m² y la superposición de territorios entre machos adyacentes puede alcanzar el 80% (Ovaska y Hunte, 1992). El espaciamiento entre los machos cambia con la densidad; a medida que incrementa la densidad el espaciamiento se vuelve más regular (Ovaska y Hunte, 1992), lo que sugiere que los machos se distancian de otros de acuerdo a la intensidad del canto (Gerhardt y Huber, 2002). Los machos defienden su territorio a través de demostraciones vocales y combate físico (Bourne, 1997). Estos encuentros pueden tener diferentes desenlaces, bien sea que el macho residente continúa vocalizando mientras que el intruso se marcha, que el macho residente continúa vocalizando mientras que el intruso permanece como *satélite*, o que el intruso comience a vocalizar en el territorio y el residente actúe como satélite (Ovaska y Hunte, 1992). El comportamiento satélite se observa en algunos anuros y grillos, y consiste en mantenerse silente, con una conducta pasiva junto a un macho territorial que vocaliza, e

interceptar a las hembras que son atraídas por el canto del macho residente (Goodenough y col., 2001).

Los machos muestran tres tácticas de apareamiento: la emisión de cantos de anuncio, el comportamiento como satélite, y la interferencia oportunista en el cortejo de otros machos (Ovaska y Hunte, 1992). El comportamiento de satélite parece estar asociado con el incremento en la densidad de los coros (Ovaska y Hunte, 1992).

El canto de anuncio está formado por dos notas contiguas de duración y frecuencia dominante diferente (Figura 4.2). Tárano y Fuenmayor (2008) caracterizaron el canto de machos silvestres en Caracas y encontraron que la duración promedio es 314 ms; la primera nota más corta que la segunda (86 y 223 ms, respectivamente) (Figura 4.2.A), la frecuencia dominante de la primera nota es 1,8 kHz y de la segunda 3,18 kHz, ambas contenidas en el primer armónico o frecuencia fundamental de cada nota (Figura 4.2.B). El intervalo entre cantos es en promedio 1,42 s, lo que corresponde a 46,7 cantos/min. Las autoras también encontraron asociación negativa, aunque débil ($r_s = -0,52$), entre la masa corporal y la frecuencia del canto, por tanto la frecuencia puede indicar hasta cierto punto el tamaño del macho. Además de la llamada de anuncio los machos emiten esporádicamente cantos pulsados (“clicks”) en series de hasta cuatro, con una duración promedio de 31 ms y una frecuencia dominante promedio de 3,01 kHz. Estos cantos pulsados se han observado en otras especies del género (ej., Drewry y Rand, 1983; Steward y Rand, 1991; Ovaska y Caldbeck, 1997) y se sospecha que son cantos agresivos de defensa del territorio o de sitios de descanso (ver *E. coqui*, Steward y Rand, 1991; *E. antillensis*, Ovaska y Caldbeck, 1997).

Las vocalizaciones son importantes en la atracción de parejas, además de mediar en las interacciones territoriales, ya que la formación de parejas ocurre dentro de los territorios donde vocalizan los machos (Bourne 1997, 1998). Fuenmayor (2002) observó fonotaxis por parte de las hembras y el cortejo a corta distancia, ambos en un coro natural. También realizó

experimentos sobre el efecto de la variación en algunas características vocales sobre la elección de pareja. Las preferencias más marcadas fueron por cantos repetidos a tasa alta, de duración media y de frecuencia dominante alta.

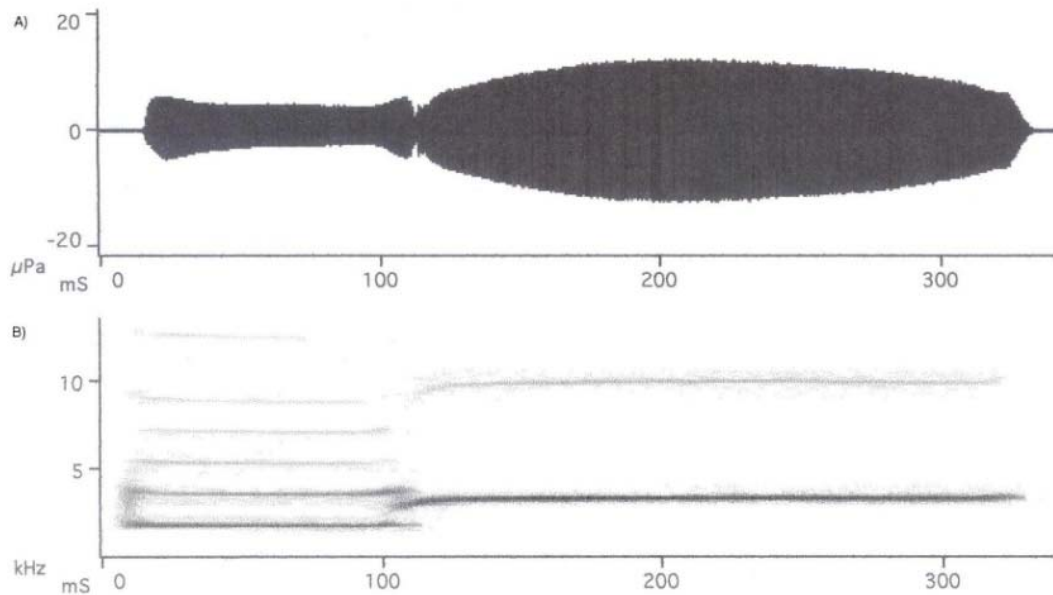


Figura 4.2. Canto de anuncio de *E. johnstonei*. A) Oscilograma, B) Sonograma. Tomado de Tárano y Fuenmayor (2008).

4.2 Área de estudio

Este trabajo se llevó a cabo en jardines de áreas residenciales de la Urbanización El Cafetal en Caracas, Venezuela (10°28'13" N, 66°49'47" O; sobre 951 m.s.n.m) entre los meses de junio y agosto de 2011. Estos jardines estaban compuestos principalmente por gramíneas, jengibre rojo (*Alpinia purpurata*) y cohite morado o cucaracha (*Tradescantia pendula*) (Figura 4.3 a 4.9). Los coros del 1 al 5 se encontraban en las áreas recreativas de un conjunto residencial y el coro 6 en el patio trasero de una casa particular.

En este trabajo se analizaron seis coros de machos de *E. johnstonei*. Se consideró un coro a un sitio específico dentro del área de estudio donde habían machos vocalizando, pudiendo o no estar conformado por los mismos machos en las dos noches de grabación.



Figura 4.3. Jardín correspondiente al coro 1. Se observa un área cubierta con cucaracha (izquierda) y otra con jengibre rojo (derecha).



Figura 4.4. Jardín correspondiente al coro 2, formado por jengibre rojo y cucaracha.



Figura 4.5. Ubicación relativa del coro 1 (a la izquierda) y coro 2 (a la derecha).



Figura 4.6. Jardín correspondiente al coro 3. Formado por jengibre rojo y cucaracha.



Figura 4.7. Jardín correspondiente al coro 4. Formado por jengibre rojo, cucaracha y otras plantas ornamentales. Los machos activos se encontraban sobre jengibre rojo.



Figura 4.8. Jardín correspondiente al coro 5.



Figura 4.9. Jardín correspondiente al coro 6. Los machos se encontraban sobre troncos de árboles.

4.3 Protocolo de grabación

Se realizaron grabaciones a 57 diadas en seis coros, cada coro fue grabado por dos noches. Se grabaron 20 machos en la primera noche y 26 machos en la segunda noche. Las grabaciones de cada diada se realizaron colocando un micrófono direccional Sennheiser ME66/K6 (Sennheiser Electronic GmbH y Co. KG, Wedemark-Wennebostel, Germany) a 50 cm

frente a cada macho, sobre un trípode de altura ajustable. Ambos micrófonos se conectaron a un grabador digital portátil estéreo DAT (SONY PMD-M1, SONY Corporation) que permitió obtener las grabaciones del canto de cada macho en un canal diferente.

La duración de la grabación dependió de la regularidad del canto de los machos, cuando alguno de los machos interrumpía su canto durante la grabación se alargaba el período de registro. Una vez que se habían grabado todas las diadas de un coro, se tomaron las medidas de las distancias interindividuales y la altura de la percha de canto de cada macho.

Posteriormente las grabaciones se digitalizaron y analizaron con el programa Raven v. 1.4 (The Cornell Lab of Ornithology, Cornell University) a 44 kHz y 16 bit, con el que se estimó el intervalo entre cantos o período, la duración, la frecuencia dominante y la intensidad del canto de cada uno de los machos (se explica más adelante), y el tiempo de respuesta (TR), que es el lapso que transcurre desde que se inicia el canto del macho de referencia hasta que inicia el canto del macho focal (se definen más adelante).

Para poder determinar la intensidad de los cantos de los machos a nivel de cada macho del coro, se tomó en cuenta que la presión del canto disminuye linealmente en proporción a la distancia, y conociendo la distancia interindividual de los machos y la presión del canto a una distancia fija (50 cm del micrófono en este trabajo) fue posible determinar la intensidad en presión que un macho percibía de cada macho del coro. Se supuso que sólo existía atenuación por divergencia esférica (Tárano, 2005) y que el efecto de la vegetación fue despreciable o similar en todas las diadas. Esta suposición no es arbitraria, ya que el tipo y densidad de la vegetación fue similar en todos los coros. Suponiendo sólo atenuación por divergencia esférica, si la presión del canto en su origen es P_0 , la presión a una distancia d es $P_d \leq P_0/d$ (Bradbyry y Vehrencamp, 1998). Teniendo en cuenta que la presión de referencia (“origen”) se determina típicamente a cierta distancia del emisor (X_0), otra manera de expresar la desigualdad anterior es $P_0X_0 = P_dX_d$. Si se conoce la presión (P_0) a cierta distancia del emisor

(X_0), se puede calcular la presión a otra distancia d , despejando P_d de la ecuación. Para poder determinar esta intensidad en decibeles se utilizó un tono de calibración de intensidad conocida (medida en campo con un decibelímetro a 50 cm de un altavoz) que era grabado antes de realizar las grabaciones de las diadas. Conociendo la presión del tono de calibración y la de cada canto, fue posible determinar la intensidad en decibeles del canto de cada macho (Tárano, 2005). Para ello se utilizó la siguiente ecuación:

$$\Delta dB = 20 \log \frac{RMS \text{ canto}}{RMS \text{ señal calibración}}$$

donde RMS corresponde a la cantidad de energía total del canto (en unidades de presión), medida en el oscilograma. Este ΔdB se sumó algebraicamente a la intensidad del tono de calibración medida en campo. Para este cálculo se analizaron al menos cinco cantos para cada macho.

4.4 Análisis de las respuestas

Para determinar si ocurría alternancia entre los cantos de los machos, primero se designó arbitrariamente uno de los machos como focal (M_{foc}) y el otro como macho de referencia (M_{ref}); la elección no afecta los resultados. El macho focal fue aquél sobre el cual se determinó el número de cantos que iniciaron y finalizaron durante la fase de silencio que se produjo entre dos cantos sucesivos del macho de referencia (M_{ref}).

Se diseñó un algoritmo implementando el lenguaje PHP (programado por MSc Víctor Sojo), que recibió como datos de entrada el inicio y final de cada uno de los cantos de ambos machos, focal y de referencia y su duración (DC_{foc} y DC_{ref} respectivamente). Este algoritmo no tomó en cuenta aquellos cantos del macho de referencia que no tuvieron respuesta por parte del macho focal y tampoco consideró los cantos del macho focal que fueron emitidos en periodos en los que el macho de referencia no vocalizó, ya que se consideró como un lapso en el que no hubo interacción entre ambos machos. Con los datos de entrada, el algoritmo calculó

la ventana segura (VS) para el macho focal, que es el tiempo durante el cual podía emitir un canto sin que ocurriera superposición con alguno de los cantos del macho de referencia. Para que el macho focal alternara los cantos con los del macho de referencia, debía iniciar su canto luego de que finalizara un primer canto del macho de referencia, pero también debía finalizarlo antes de que el macho de referencia iniciara su próximo canto (Figura 4.10), esto es, que el canto iniciara durante la VS.

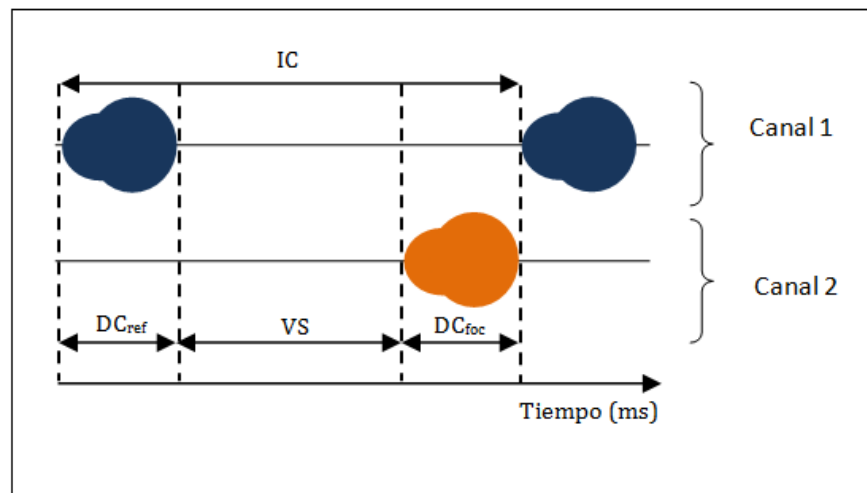


Figura 4.10. Formas hipotéticas de los cantos del macho de referencia (azul) y del macho focal (naranja), junto con el período en el que el macho focal puede iniciar su canto sin que ocurra superposición con el del macho de referencia, llamado ventana segura (VS). IC, intervalo entre cantos del macho de referencia; DC_{ref} , duración del canto del macho de referencia; DC_{foc} , duración del canto del macho focal.

También se determinó para los cantos superpuestos (no alternados) si la superposición era por seguimiento, esto era, que el macho focal inició su canto antes de que terminó el primer canto del macho de referencia, o por anticipación, cuando el macho focal inició su canto después del límite superior de la VS, de modo que finalizó después que el macho de referencia había iniciado su próximo canto. Si los cantos fueron superpuestos por seguimiento el TR era menor a la duración del canto del macho de referencia (TR menor que límite inferior de la VS), y el resto de los cantos superpuestos correspondió a aquellos cantos que superpusieron por anticipación (TR mayor que el límite superior de la VS). La preferencia a

emitir cantos superpuestos por anticipación podría estar relacionado con un posible efecto de precedencia en las hembras.

4.5 Análisis estadísticos

Para determinar si los machos intercalaron sus cantos con los del macho de referencia, se comparó el número de cantos emitidos (esto es, iniciados y terminados) durante la ventana segura y se comparó con el número de cantos esperados. Para ello se calculó la probabilidad esperada de intercalamiento como:

$$Esp = \frac{IC_{ref} - DC_{ref} - DC_{foc}}{IC_{ref}} N_{foc}$$

donde DC_{ref} y DC_{foc} son las duraciones del canto del macho de referencia y del macho focal, respectivamente, IC_{ref} es el intervalo entre cantos del macho de referencia, y N_{foc} es el número de cantos totales del macho focal emitidos durante la interacción. Este estimador es más conservador que el utilizado comúnmente por otros autores (DC_{ref} / IC_{ref}), y fue propuesto por Tárano y Fuenmayor (2009). Esta probabilidad se calculó para cada diada. Los valores observados y esperados de cantos alternados y superpuestos se compararon utilizando la prueba G ($gl = 1$) (Sokal y Rohlf, 1995).

Se evaluó si hubo diferencia en las características vocales de ambos machos (la duración del canto, la intensidad percibida de cada macho a nivel del otro y la frecuencia dominante del canto) y las características espaciales (distancia y altura de la percha) de las diadas que alternaron y las que no alternaron, utilizando para ello la prueba U de Mann-Whitney (Sokal y Rohlf, 1995).

Adicionalmente, se relacionó estadísticamente, utilizando la prueba de correlación de rangos de Spearman (Sokal y Rohlf, 1995), la distancia interindividual, la altura de las perchas de vocalización de ambos machos, la intensidad del canto de cada macho en la posición del otro macho de la diada (intensidad percibida), el intervalo entre cantos, la duración y la

frecuencia dominante de ambos machos, y también la diferencia absoluta de la altura de la percha y de los rasgos acústicos entre los machos de cada diada, con la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados (Obs/Esp). Se razonó que, debido a que la designación de macho focal o de referencia fue arbitraria y que además ambos machos son entidades dinámicas en la interacción, cada uno ajustando su canto al del otro, la diferencia de las propiedades acústicas sería un buen estimador en la diferencia relativa de atractivo entre ambos machos (indicando la diferencia en competitividad o atractivo potencial a las hembras), y por tanto mostraría si los machos alternan más con aquellos machos que tienen características más similares o menos similares a las propias. Se utilizó la diferencia absoluta de las propiedades del canto, porque es más importante examinar cuán diferentes en atractivo eran los machos que interactuaban, y no quién era más atractivo que quién, pues objetivamente no se sabe cuál de los dos estaba realizando los ajustes o en cuál medida lo hizo cada uno.

Para verificar si los machos emitían más cantos superpuestos por anticipación que por seguimiento se utilizó la prueba Binomial (Sokal y Rohlf, 1995) en cada una de las diadas en las que hubo y en las que no hubo alternancia.

Las pruebas estadísticas se realizaron utilizando el programa STATISTICA 6.0.

5 Resultados

Los coros analizados tenían entre tres y cinco machos efectivos (machos que fueron grabados interactuando con al menos uno de sus vecinos), y estos tenían una distancia interindividual promedio de $3,31 \pm 1,68$ m, y altura promedio de la percha de vocalización de $0,67 \pm 0,27$ m (Figuras 5.1 a 5.11).

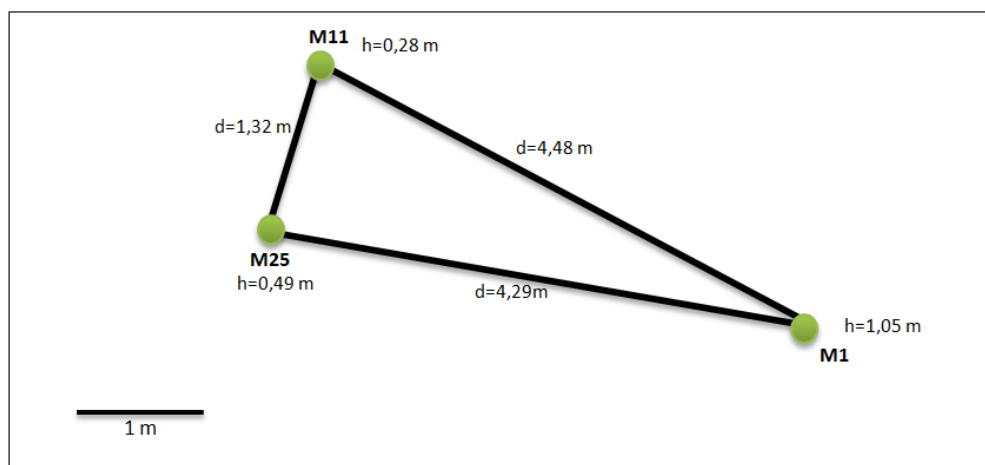


Figura 5.1. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 1, el día 01 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por cuatro machos, de los cuales tres fueron grabados.

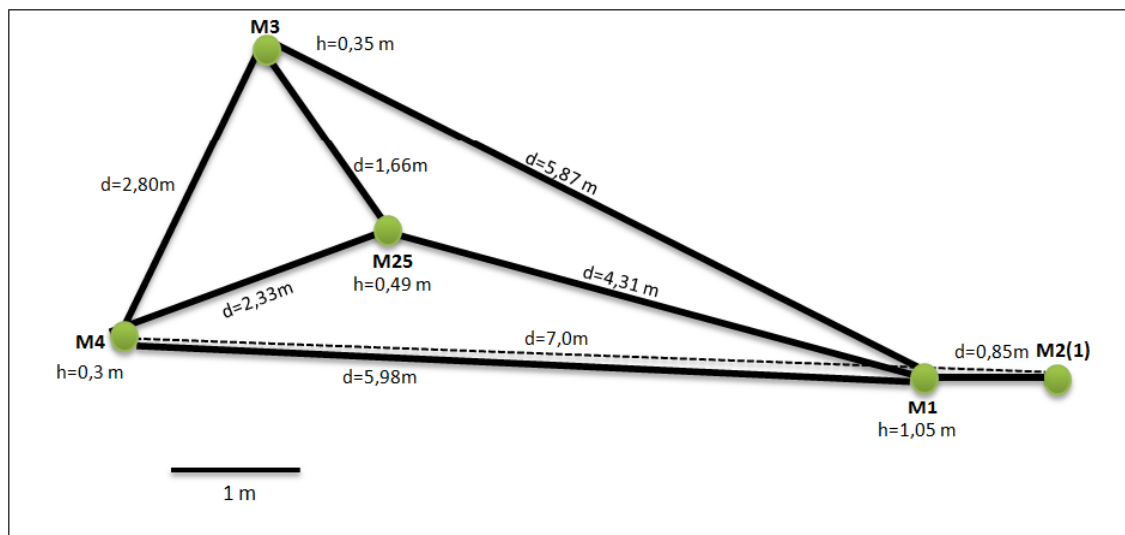


Figura 5.2. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 1, el día 04 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por cinco machos, de los cuales cuatro fueron grabados con los demás, excepto M2(1) que fue analizado solamente con M1 y M4.

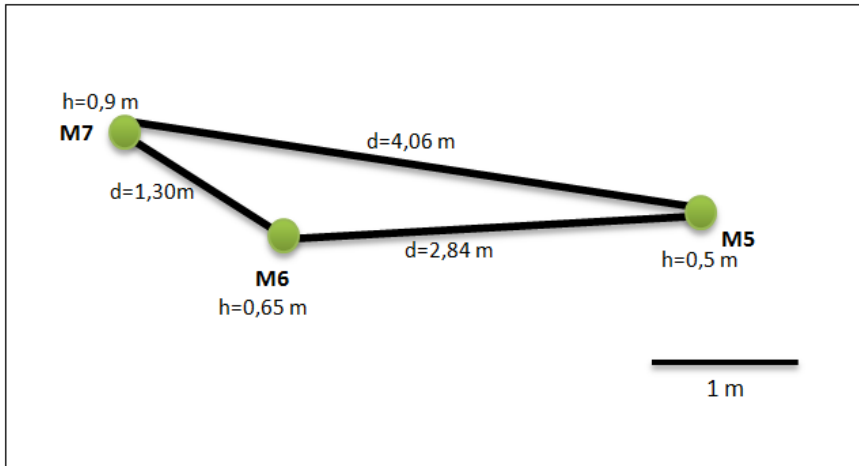


Figura 5.3. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 2, el día 30 de Julio de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por cuatro machos, de los cuales tres fueron grabados.

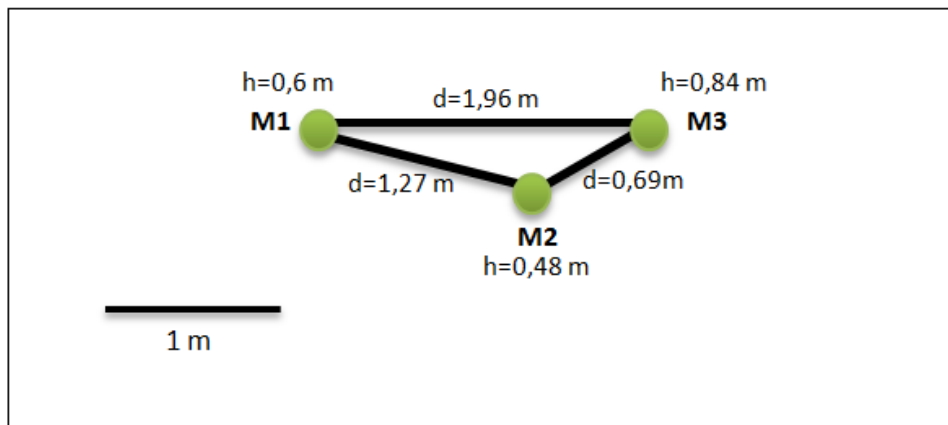


Figura 5.4. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 2, el día 01 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por tres machos, y todos ellos fueron grabados.

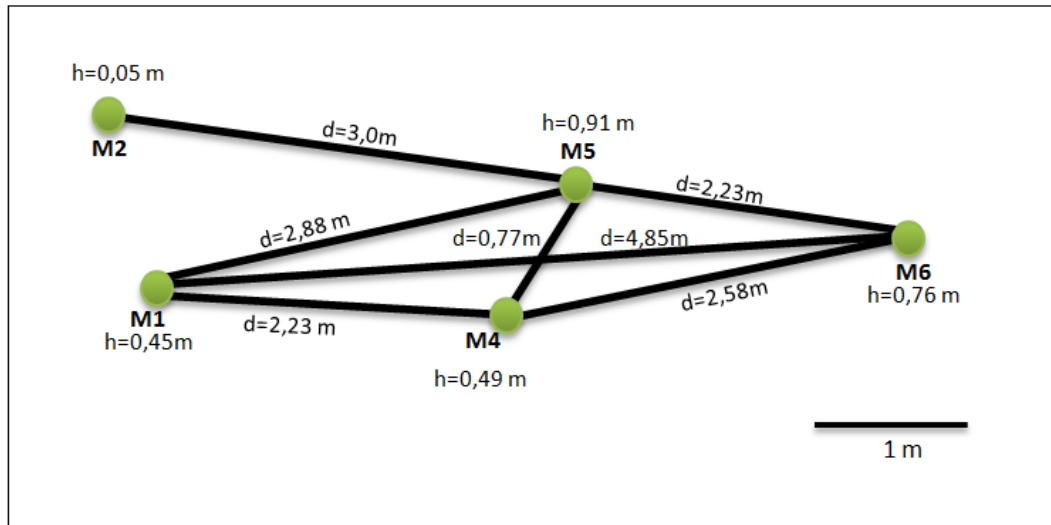


Figura 5.5. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 3, el día 06 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por seis machos, de los cuales cinco fueron grabados.

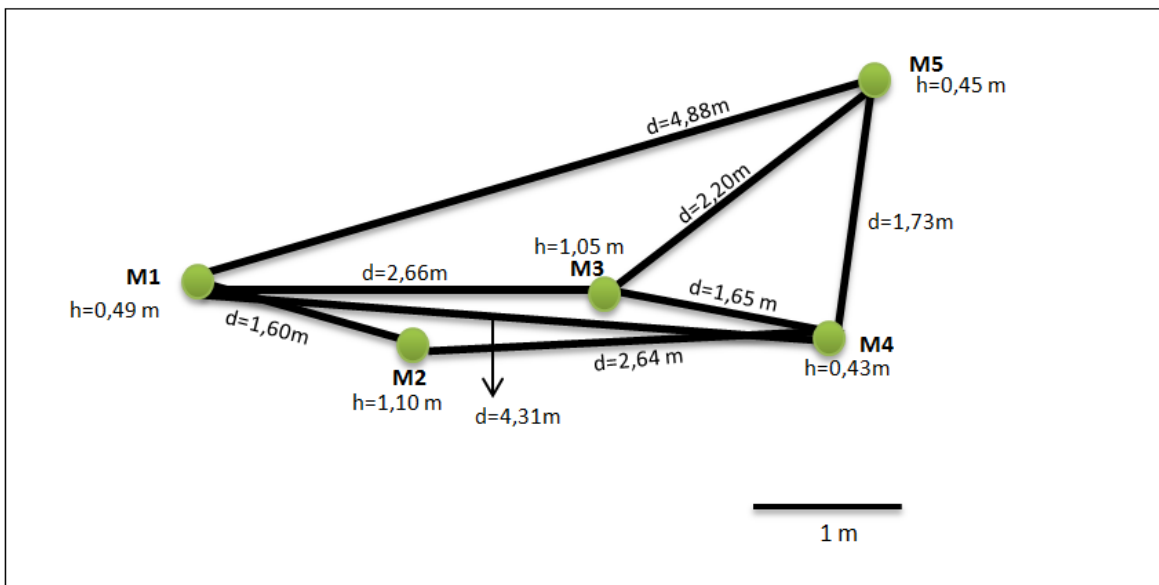


Figura 5.6. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 3, el día 12 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por cinco machos, y todos fueron grabados.

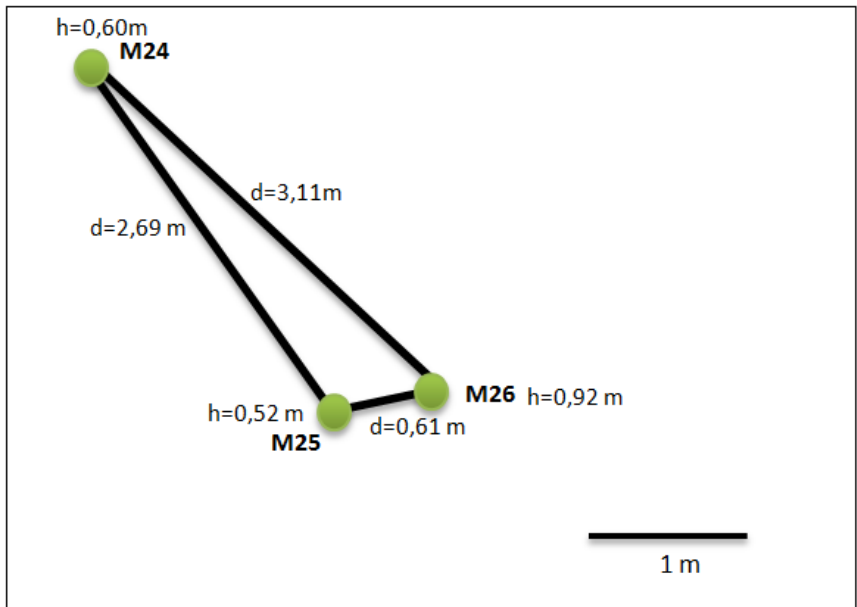


Figura 5.7. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 4, el día 11 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por cuatro machos, de los cuales tres fueron grabados.

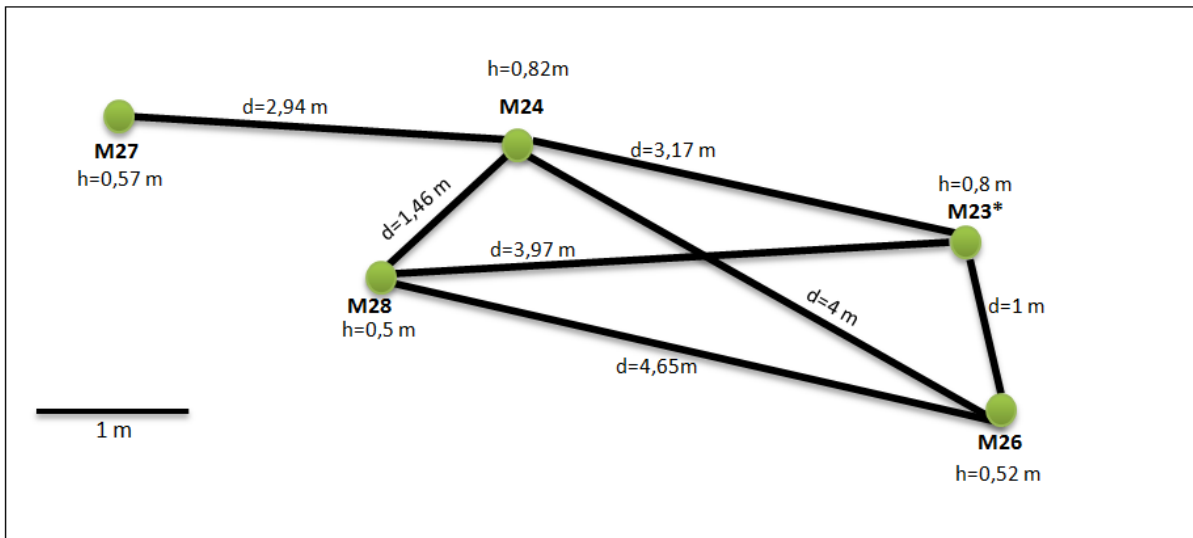


Figura 5.8. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 4, el día 19 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por seis machos, de los cuales cinco fueron grabados.

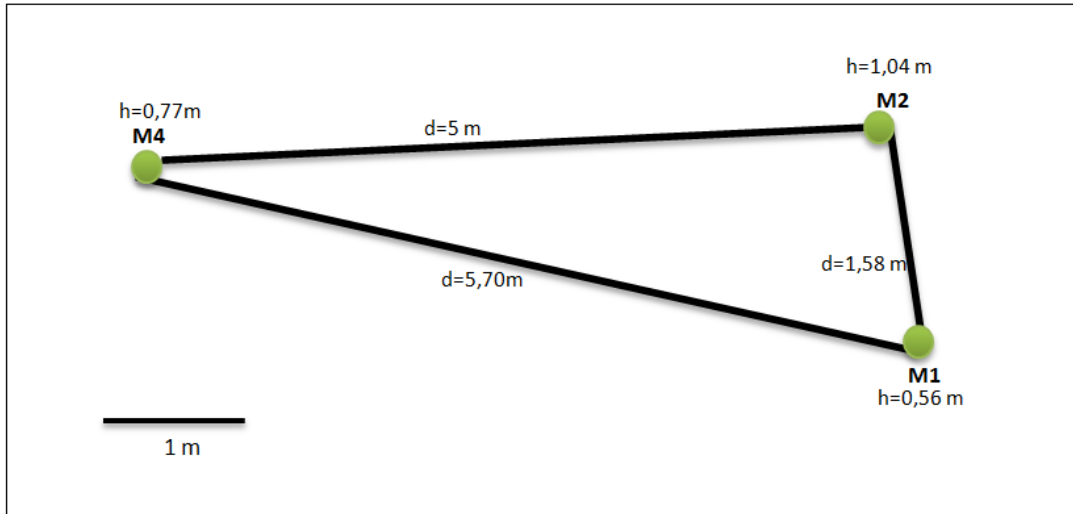


Figura 5.9. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 5, el día 11 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por cinco machos, de los cuales tres fueron grabados.

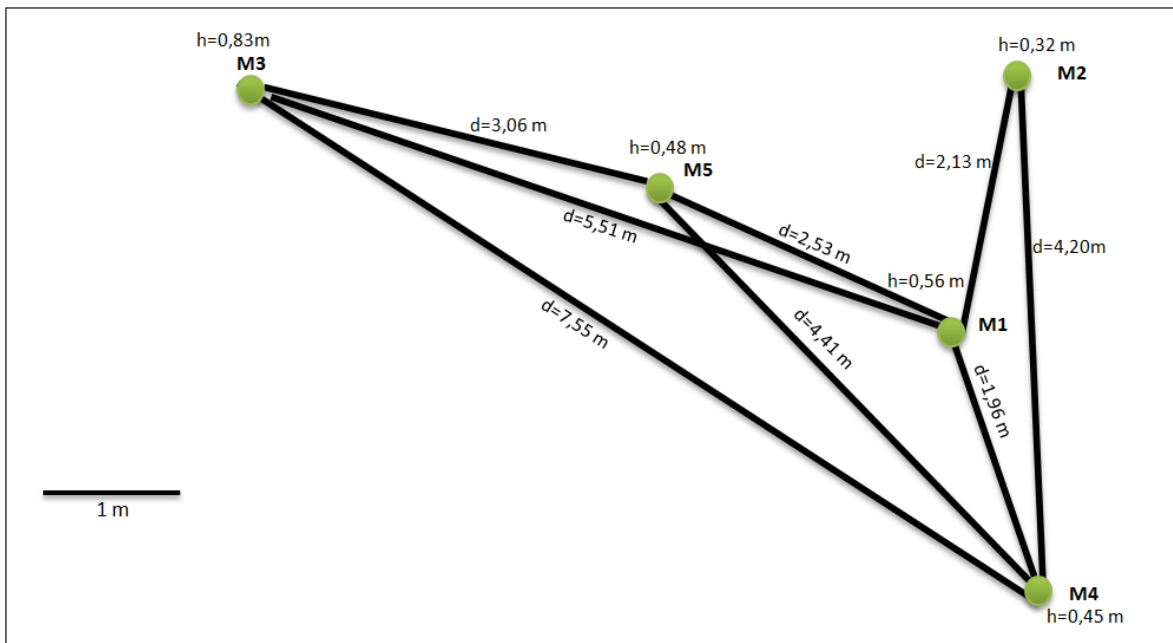


Figura 5.10. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 5, el día 23 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por seis machos, de los cuales cinco fueron grabados.

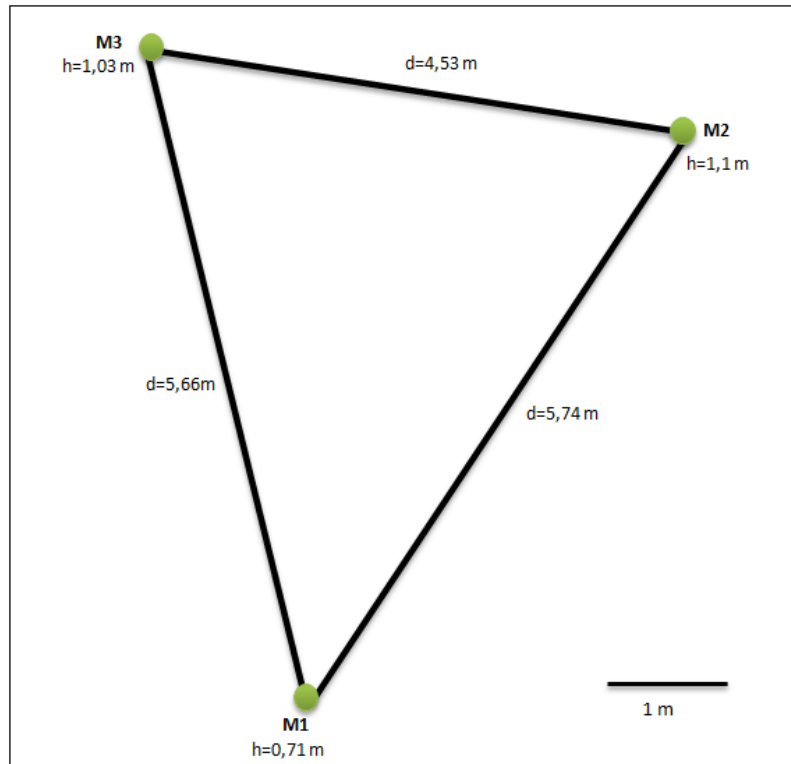


Figura 5.11. Diagrama de la distribución de los machos en el coro 6, los días 20 y 22 de Agosto de 2011 (h: altura de la percha de canto, d: distancia interindividual). Este coro estaba formado por los mismos tres machos en las dos noches, y todos fueron grabados. Su posición no cambió entre noches.

En general, la probabilidad de que ocurriera alternancia por azar, considerando todas las diadas analizadas, varió entre 0,461 y 0,790 (media \pm ds = 0,567 \pm 0,049). Esta probabilidad dependió del intervalo entre cantos de cada macho de referencia, la duración de su canto y del canto de cada macho focal. A pesar de tener una alta probabilidad de alternar al azar, se encontró una mayor alternancia de la que se esperaba por azar en 35 de las 57 diadas (Binomial: $p_{\text{diada que alterne}} = q_{\text{diada que no alterne}} = 0,5$; $p=0,024$) (Tabla 5.1). Siete diadas fueron grabadas en las dos noches de observación, cuatro de ellas alternaron los dos días (M4-M5 del Coro 3, M2-M1 del Coro 5, M1-M3 y M2-M3 del Coro 6), una de ellas alternó un solo día (M26-M24 del Coro 4) y las otras dos no alternaron en ninguno de los días de observación (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Número de cantos alternados observados y esperados de las diadas de machos de *E. Johnstonei*.

Coro	Número de machos	Día	Diada	Número de cantos alternados		Prueba G
				Observados	Esperados	p
1	3	01-ago-11	M1-M11	102	87,92	0,027
			M1-M25	56	56,67	0,893
			M11-M25	94	71,34	>0,001
1	5	04-ago-11	M1-M4	130	111,64	0,009
			M1-M2(1)	197	111,49	>0,001
			M3-M1	46	50,75	0,323
			M4-M3	54	39,84	>0,001
			M4-M2(1)	96	103,04	0,325
			M25-M1	110	99,31	0,099
			M25-M3	114	93,11	>0,001
2	3	30-jul-11	M6-M5	120	122,43	0,636
			M6-M7	144	109,81	>0,001
			M7-M5	99	109,38	0,128
2	3	01-ago-11	M1-M2	90	67,41	>0,001
			M1-M3	48	46,32	0,669
			M2-M3	131	76,49	>0,001
3	5	06-ago-11	M1-M4	94	83,90	0,107
			M1-M5	96	97,87	0,786
			M2-M5	5	3,64	0,229
			M4-M5	93	71,85	>0,001
			M6-M1	64	91,53	>0,001
			M6-M4	59	49,17	0,037
			M6-M5	87	70,47	>0,001
3	5	12-ago-11	M1-M3	131	94,43	>0,001
			M1-M4	113	101,36	0,072
			M2-M4	60	56,29	0,415
			M3-M4	100	75,60	>0,001
			M5-M1	147	107,77	>0,001
			M5-M3	135	99,23	>0,001
			M5-M4	118	95,51	>0,001
4	3	11-ago-11	M24-M25	149	90,86	>0,001
			M26-M24	175	122,66	>0,001
			M26-M25	113	73,08	>0,001
4	5	19-ago-11	M23*-M24	103	66,94	>0,001
			M23*-M26	96	67,33	>0,001
			M24-M26	83	74,11	0,095
			M24-M28	168	111,29	>0,001
			M26-M28	98	92,56	0,386
			M27-M24	121	80,34	>0,001
			M28-M23*	110	83,19	>0,001
5	3	11-ago-11	M2-M1	137	100,49	>0,001
			M2-M4	114	110,96	0,670
			M1-M4	51	74,91	>0,001
5	5	23-ago-11	M4-M5	95	94,39	0,922
			M4-M3	112	108,34	0,597
			M4-M1	158	96,01	>0,001
			M4-M2	53	48,91	0,334
			M5-M3	138	93,66	>0,001
			M5-M1	109	93,91	0,010
			M3-M1	118	98,14	0,002
M2-M1	79	60,33	>0,001			
6	3	20-ago-11	M1-M2	89	80,16	0,143
			M1-M3	120	86,86	>0,001
			M2-M3	137	113,86	>0,001
6	3	22-ago-11	M1-M2	42	36,63	0,193
			M1-M3	97	60,32	>0,001
			M2-M3	107	86,90	0,002

Los valores de p resaltados en negrita son aquellas diadas que alternaron más de lo esperado por azar, y los resaltados en azul corresponden a las diadas que alternaron menos de lo esperado. Se indican con cursiva tres valores cercanos a la significancia. Las diadas sombreadas en gris fueron grabadas en los dos días de observación. Algunos machos tienen la misma identificación pero no se tiene certeza de que fueran los mismos machos y no se resaltan.

Si se observan los resultados de las diadas de cada coro y se interpretan en función de cada macho presente, se puede apreciar que cada macho alternó acústicamente con uno y hasta con cuatro vecinos del coro, con excepción de cinco machos: M5.C2.N1 (esto es: M5 del Coro 2 de la noche 1 de grabación), M1.C3.N1, M2.C3.N1, M2.C3.N2 y M4.C5.N1, estos machos no alternaron con ninguno de sus vecinos, y por tanto, sus vecinos tampoco alternaron con ellos (Tabla 5.1).

Durante la primera noche, 16 de los 20 machos grabados (80%) alternaron acústicamente más de lo esperado por azar con al menos uno de sus vecinos (Tabla 5.2); mientras que en la segunda noche 25 de los 26 machos grabados (96,2%) lo hicieron (Tablas 5.3 y 5.4). Si no se considera en estas proporciones los machos que sólo fueron grabados con uno de sus vecinos, aunque tenían otros con los que no fue posible determinar si estaban alternando, y que además no alternaron significativamente con ese único macho grabado, se obtuvo que 16 de los 19 machos (84,2%) alternaron significativamente en la primera noche, y 25 de los 25 machos en la segunda noche.

En general, durante la primera noche de grabación, cada macho alternó significativamente sus cantos en respuesta al canto del macho que fue percibido con la mayor intensidad, y algunos de ellos también alternaron significativamente sus cantos con los de aquél que percibieron como el segundo más intenso (Tabla 5.2). Con respecto a aquellos machos que no alternaron con ninguno de sus vecinos, se encontró que M5.C2, M4.C5 y M2.C3 fueron percibidos como los machos que vocalizaron a menor intensidad por los vecinos que ellos percibieron con la mayor intensidad (recordemos que la intensidad percibida no depende sólo de la distancia sino de la energía invertida por el macho); M1.C3 también fue percibido como el macho de vocalización menos intensa o el segundo de menor intensidad por M5, quien sí alternó significativamente con los dos machos que percibió con mayor intensidad (Tabla 5.2).

Tabla 5.2. Intensidad promedio a la que cada macho percibió a cada uno de los vecinos del coro y la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados en cada una de las diadas, en la primera noche de grabación. Las proporciones de cantos alternados (Obs/Esp) resaltadas en negrita corresponden a las diadas en las que hubo más alternancia que la esperada por azar.

Coro	Macho	M Vecino	Intensidad percibida (dB)	Proporción cantos alternados (Obs/Esp)	
1	1	11	56,8	1,160	
		25	54,5	0,988	
	11	1	58,8	1,160	
		25	68,6	1,318	
	25	1	59,6	0,988	
		11	69,3	1,318	
2	5	6	62,5	0,980	
		7	64,4	0,905	
	6	5	63,4	0,980	
		7	72,5	1,311	
	7	6	69,4	1,311	
		5	62,5	0,905	
3	1	4	65,2	1,120	
		5	66,6	0,981	
		6	62,8	0,699	
	2	5	66,3	1,372	
		4	1	67,8	1,120
	4	5	78,1	1,294	
		6	68,2	1,200	
		5	1	64,9	0,981
	5	2	6	61,8	1,372
			4	76,5	1,294
		6	6	69,5	1,235
			1	61,7	0,699
6	4	4	64,7	1,200	
		5	68,8	1,235	
	24	25	65,7	1,640	
		26	65,1	1,427	
		25	24	59,0	1,640
26	26	80,1	1,546		
	24	58,4	1,427		
		25	79,1	1,546	
5	1	2	68,0	1,363	
		4	60,5	0,681	
	2	1	70,9	1,363	
		4	61,6	1,027	
	4	2	57,9	1,027	
		1	60,2	0,681	
6	1	2	61,2	1,110	
		3	61,9	1,382	
	2	1	60,6	1,110	
		3	63,8	1,203	
	3	1	61,8	1,382	
		2	63,2	1,203	

En la segunda noche de grabación también se encontró que cada macho alternó significativamente sus cantos en respuesta al canto del macho que fue percibido con la mayor intensidad (Tablas 5.3 y 5.4), a excepción de dos machos: M4.C1 y M4.C3, el primero percibió a M2(1).C1 como el de vocalización más intensa pero éste lo percibió a él como el de menor intensidad, y el segundo percibió a M2.C3 como el macho de vocalización más intensa, pero no pudo verificarse si este último percibió a M4.C3 como el menos intenso porque sólo pudo ser grabado en esta diada (*i.e.*, no hay otras con las cuales comparar); algunos machos adicionalmente alternaron significativamente con los machos que percibieron como el segundo más intenso y algunos otros incluso con el tercero (Tabla 5.3).

Con respecto a las siete diadas que fueron grabadas en los dos días de observación, se encontró que en las dos diadas que no alternaron ninguno de los dos días (M1-M25 del Coro 1 y M1-M2 del Coro 6) los machos siempre se percibieron el uno al otro como los de vocalización menos intensa (Tablas 5.2 a 5.4). La diada M24-M26 del Coro 4 alternó sólo en la primera noche de observación a pesar de percibirse el uno al otro como los de menor intensidad (Tabla 5.2); en la segunda noche, M24 percibió a M26 igualmente como el de menor intensidad pero alternó con tres de sus vecinos (esta noche el tamaño del Coro 4 fue mayor) (Tabla 5.4). Finalmente, de las cuatro diadas que alternaron en las dos noches (M4-M5 del Coro 3, M2-M1 del Coro 5, M1-M3 y M2-M3 del Coro 6), en M4-M5 del Coro 3 ambos machos se percibieron como los más intensos en la primera noche de observación (Tabla 5.2), mientras que en la segunda noche, M5 percibió a M4 como el más intenso y M4 a M5 como el tercero en intensidad, pero no alternó con el que percibió como el más intenso (M2; Tabla 5.3). En M2-M1 del Coro 5, ambos machos se percibieron siempre como los más intensos del coro (Tablas 5.2 y 5.4). En las diadas del Coro 6, M1 y M2 siempre percibieron a M3 como el más intenso del coro y M3 alternó con ambos machos en las dos noches de observación (Tablas 5.2 y 5.4).

Tabla 5.3. Intensidad promedio a la que cada macho percibió a cada uno de los vecinos del coro para los coros 1 al 3, y la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados en cada una de las diadas, en la segunda noche de grabación. Las proporciones de cantos alternados (Obs/Esp) resaltadas en negrita corresponden a las diadas en las que hubo más alternancia de la esperada por azar.

Coro	Macho	M Vecino	Intensidad percibida (dB)	Proporción cantos alternados (Obs/Esp)	
1	1	4	59,2	1,164	
		2(1)	85,7	1,767	
		3	59,5	0,906	
		25	56,7	1,108	
	4	1	61,8	1,164	
		3	65,9	1,355	
		2(1)	67,6	0,932	
	2(1)	1	78,8	1,767	
		4	58,0	0,932	
	3	1	4	62,1	0,906
			4	63,8	1,355
			25	67,4	1,224
		25	1	64,5	1,108
			3	70,3	1,224
2	1	2	72,1	1,335	
		3	62,5	1,036	
	2	1	73,8	1,335	
		3	71,5	1,713	
	3	1	70,0	1,036	
		2	73,4	1,713	
3	1	3	65,4	1,387	
		4	63,1	1,115	
		5	60,8	1,364	
	2	4	70,0	1,066	
	3	1	56,2	1,387	
		4	71,2	1,323	
		5	66,6	1,360	
	4	1	2	53,1	1,115
			2	74,1	1,066
			3	70,0	1,323
			5	65,7	1,235
			4	70,6	1,235
	5	1	56,3	1,364	
3		65,9	1,360		
4		70,6	1,235		

Tabla 5.4. Intensidad promedio a la que cada macho percibió a cada uno de los vecinos del coro para los coros 4 al 6, y la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados en cada una de las diadas, en la segunda noche de grabación. Las proporciones de cantos alternados (Obs/Esp) resaltadas en negrita corresponden a las diadas en las que hubo más alternancia de la esperada por azar.

Coro	Macho	M Vecino	Intensidad percibida (dB)	Proporción cantos alternados (Obs/Esp)
4	23*	24	67,8	1,539
		26	76,0	1,426
		28	57,1	1,322
	24	23*	65,3	1,539
		26	63,9	1,120
		28	70,7	1,510
		27	67,4	1,506
	26	23*	73,7	1,426
		24	66,3	1,120
		28	58,0	1,059
	28	24	74,7	1,510
		26	63,1	1,059
		23*	63,3	1,322
	27	24	68,8	1,506
5	4	5	60,6	1,006
		3	55,8	1,034
		1	67,0	1,646
		2	62,5	1,084
		4	59,3	1,006
	5	3	63,1	1,473
		1	63,0	1,161
		4	54,2	1,034
	3	5	63,8	1,473
		1	57,8	1,202
		4	65,9	1,646
	1	5	65,4	1,161
		3	59,1	1,202
		2	68,4	1,309
4		56,1	1,084	
2	1	62,2	1,309	
	2	58,5	1,147	
6	1	3	60,4	1,608
		1	58,2	1,147
	2	3	62,3	1,231
		1	58,3	1,608
	3	2	60,6	1,231

Examinando todas las variables medidas (distancia interindividual, altura de las perchas de ambos machos, intensidad del canto de cada macho en la posición del otro macho de la diada, intervalo entre cantos, duración y frecuencia dominante de los cantos de ambos machos, diferencia absoluta de la altura de la percha y de los rasgos acústicos) para cada noche por separado (Tabla 5.5), sólo se encontraron diferencias significativas en las siguientes características: distancia interindividual, intensidad del canto de cada macho en la posición del otro macho de la diada y diferencia absoluta del intervalo entre cantos de los machos de la diada; en el resto de las variables medidas no se encontraron diferencias significativas entre las diadas en las que hubo y no hubo alternancia (U Mann Whitney, $p > 0,05$ en todas las comparaciones).

Tabla 5.5. Promedio, mediana, valor mínimo y máximo de las variables medidas.

Noche	Variable	Promedio	Mediana	Mínimo	Máximo
1	Intensidad de M_{foc} a 50 cm del macho (dB)	80.47	80.52	73.58	83.49
	Intensidad de M_{ref} a 50 cm del macho (dB)	79.94	80.24	73.19	83.23
	Intensidad de M_{foc} percibida por M_{ref} (dB)	67.08	62.66	52.58	80.12
	Intensidad de M_{ref} percibida por M_{foc} (dB)	67.13	64.53	54.52	79.14
	Intervalo entre cantos de M_{foc} (s)	1.31	1.31	1.20	1.39
	Intervalo entre cantos de M_{ref} (s)	1.39	1.42	1.23	1.55
	Δ Intervalo entre cantos (s)	0.09	0.07	0.00	0.26
	Duración del canto de M_{foc} (s)	0.31	0.32	0.26	0.36
	Duración del canto de M_{ref} (s)	0.32	0.33	0.25	0.37
	Δ Duración del canto (s)	0.03	0.02	0.00	0.10
	Frecuencia dominante M_{foc} (Hz)	3137.72	3273.00	1986.77	3574.53
	Frecuencia dominante M_{ref} (Hz)	3213.67	3266.85	2101.62	3548.68
	Δ Frecuencia dominante (Hz)	366.09	223.99	0.00	1343.68
2	Intensidad de M_{foc} a 50 cm del macho (dB)	81.29	80.44	72.62	88.57
	Intensidad de M_{ref} a 50 cm del macho (dB)	80.96	80.74	74.32	84.86
	Intensidad de M_{foc} percibida por M_{ref} (dB)	67.24	64.99	53.07	78.76
	Intensidad de M_{ref} percibida por M_{foc} (dB)	68.07	63.11	55.78	85.66
	Intervalo entre cantos de M_{foc} (s)	1.32	1.28	1.12	1.59
	Intervalo entre cantos de M_{ref} (s)	1.42	1.43	1.17	1.81
	Δ Intervalo entre cantos (s)	0.11	0.10	0.00	0.40
	Duración del canto de M_{foc} (s)	0.31	0.31	0.23	0.36
	Duración del canto de M_{ref} (s)	0.31	0.31	0.24	0.36
	Δ Duración del canto (s)	0.03	0.02	0.00	0.08
	Frecuencia dominante M_{foc} (Hz)	3155.70	3387.87	1871.99	3617.60
	Frecuencia dominante M_{ref} (Hz)	3259.89	3410.84	1722.70	3617.60
	Δ Frecuencia dominante (Hz)	417.56	172.30	0.00	1722.70

Tanto en la primera como en la segunda noche de grabación la distancia interindividual de las diadas que alternaron fue significativamente menor a la de las diadas que no alternaron (U Mann Whitney: Noche 1: $Z = -2,21$, $p = 0,03$, $N_1(\text{alterna})= 12$, $N_2(\text{no alterna})= 10$; Noche 2: $Z = -2,58$, $p = 0,01$, $N_1(\text{alterna})= 23$, $N_2(\text{no alterna})= 11$; Figura 5.12). Asimismo, se encontró que la intensidad del macho focal percibida por el macho de referencia fue significativamente mayor en las diadas en las que hubo alternancia (U Mann Whitney: Noche 1: $Z = 2,24$, $p = 0,02$, $N_1(\text{alterna})= 12$, $N_2(\text{no alterna})= 10$; Figura 5.14; Noche 2: $Z = 1,97$, $p = 0,05$, $N_1(\text{alterna})= 23$, $N_2(\text{no alterna})= 11$; Figura 5.13), y también la intensidad del macho de referencia percibida por el macho focal, aunque solo fue significativa en la segunda noche (U Mann Whitney: Noche 1: $Z = 1,85$, $p = 0,06$, $N_1(\text{alterna})= 12$, $N_2(\text{no alterna})= 10$; Noche 2: $Z = 2,19$, $p = 0,03$, $N_1(\text{alterna})= 23$, $N_2(\text{no alterna})= 11$; Figura 5.14). Adicionalmente se encontró que la diferencia absoluta de los intervalos entre cantos fue significativamente menor en las diadas en las que hubo alternancia en la segunda noche (U Mann Whitney: Noche 1: $Z = -0,13$, $p = 0,90$, $N_1(\text{alterna})= 12$, $N_2(\text{no alterna})= 10$; Noche 2: $Z = -3,30$, $p = 0,001$, $N_1(\text{alterna})= 23$, $N_2(\text{no alterna})= 11$; Figura 5.15), indicando que los machos intercalan más sus cantos con aquellos machos que tiene tasas de canto similares a las propias.

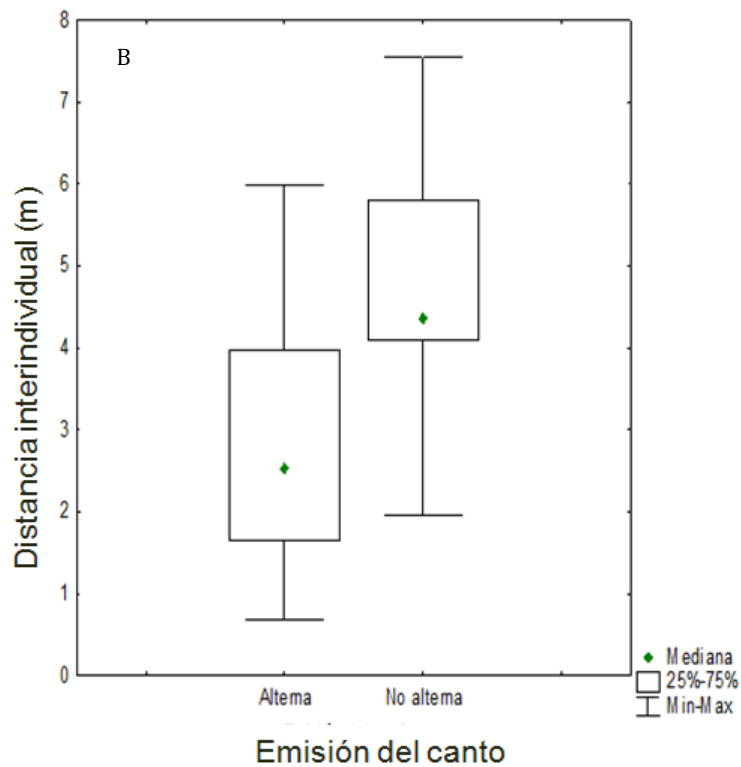
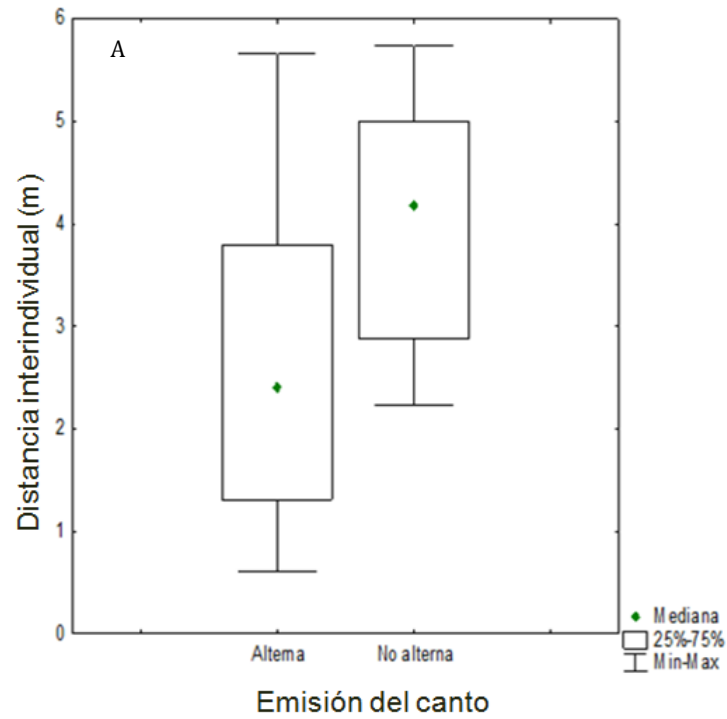


Figura 5.12. Distancias interindividuales de las diadas en las que hubo y no hubo alternancia, en la primera (A) y en la segunda noche (B). Se muestra la mediana porque los datos no se distribuyen normalmente.

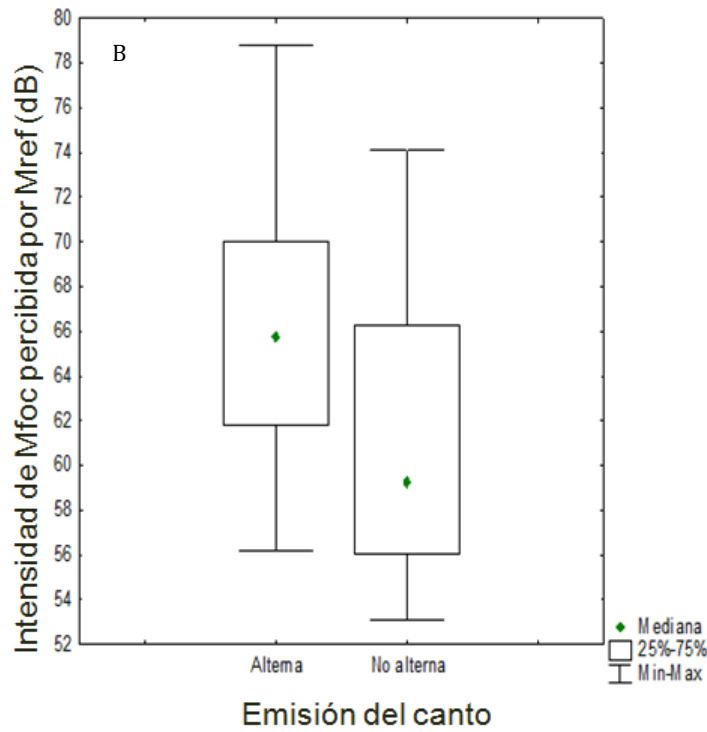
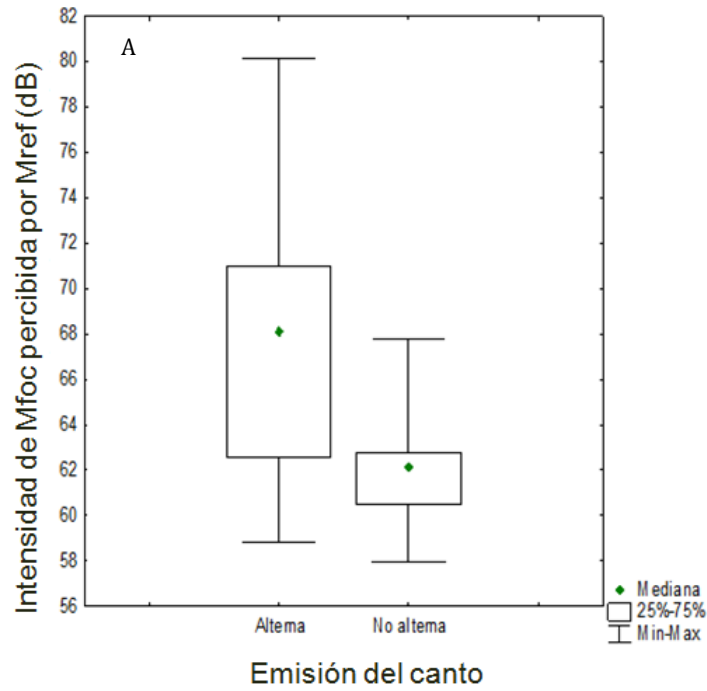


Figura 5.13. Intensidad de los machos focales percibidas por los machos de referencia en las diadas en las que hubo y no hubo alternancia, en la primera (A) y en la segunda noche (B). Se muestra la mediana porque los datos no se distribuyen normalmente.

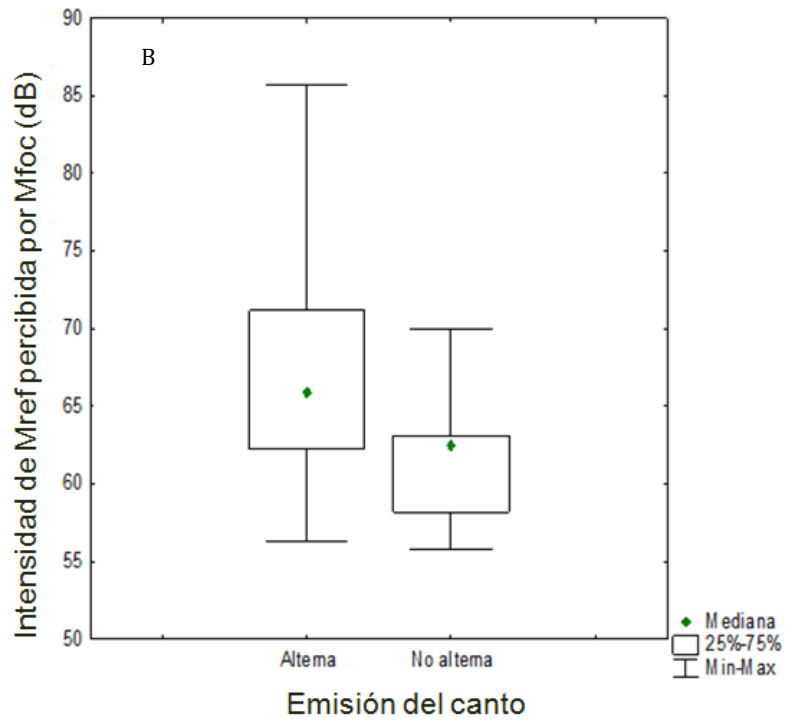
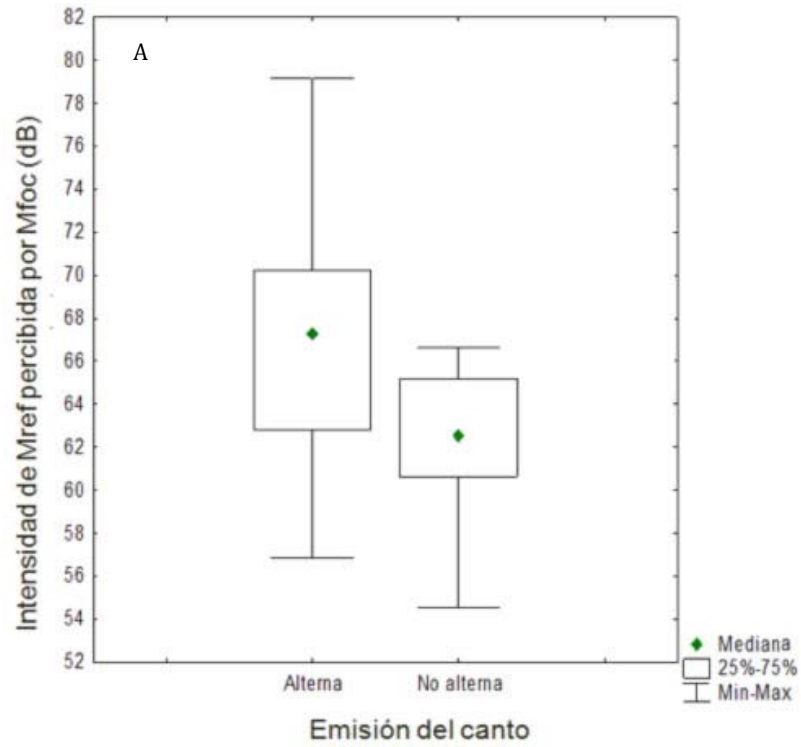


Figura 5.14. Intensidad de los machos de referencia percibidas por los machos focales en las diadas en las que hubo y no hubo alternancia, en la primera (A) y en la segunda noche (B). Se muestra la mediana porque los datos no se distribuyen normalmente.

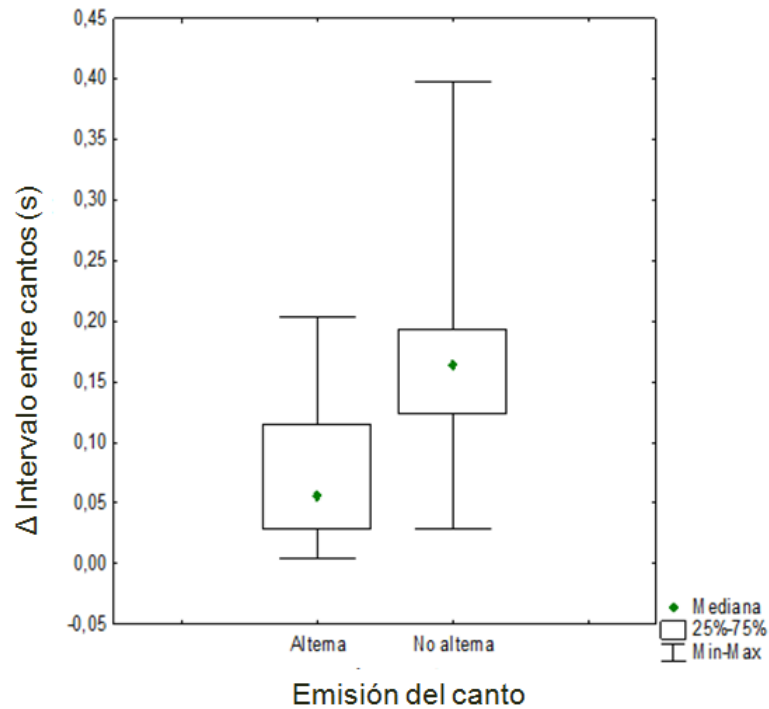


Figura 5.15. Diferencia absoluta de los intervalos entre cantos de los machos, en las diadas en las que hubo y no hubo alternancia, en la segunda noche. Se muestra la mediana porque los datos no se distribuyen normalmente.

Adicionalmente, se encontró una relación positiva, aunque débil, entre la proporción de cantos alternados Observados/Esperados (estimador de la alternancia relativa) y la intensidad del canto del macho focal percibida por el macho de referencia pero sólo para la segunda noche (Spearman: Noche 1, $r_s = 0,34$, $p = 0,12$, $N = 22$; Noche 2, $r_s = 0,41$, $p = 0,02$, $N = 34$; Figura 5.16), así como también con la intensidad del canto del macho de referencia a nivel del macho focal (Spearman: Noche 1, $r_s = 0,47$, $p = 0,03$, $N = 22$; Noche 2, $r_s = 0,50$, $p = 0,002$, $N = 34$; Figura 5.17). También se encontró una relación negativa, pero débil, con la distancia interindividual (Spearman: Noche 1, $r_s = -0,48$, $p = 0,02$, $N = 22$; Noche 2, $r_s = -0,55$, $p = 0,001$, $N = 34$; Figura 5.18), siendo consistente en ambas noches de grabación. Este resultado no es de extrañar porque la intensidad varía inversamente con la distancia.

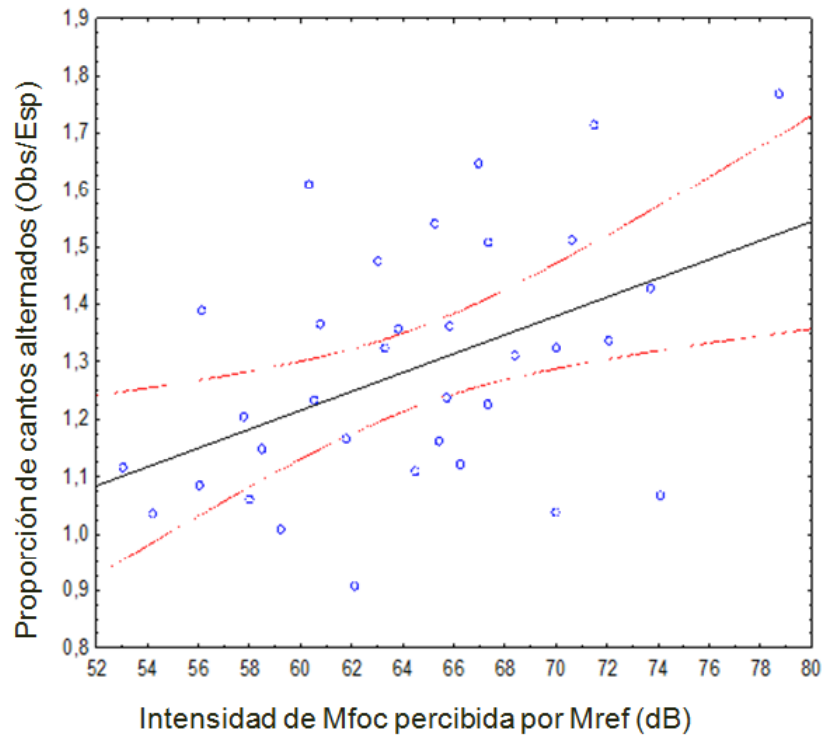


Figura 5.16. Relación entre la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados y la intensidad del macho focal percibida por el macho de referencia, en la segunda noche. Las líneas curvas en rojo muestran el intervalo de confianza (95%).

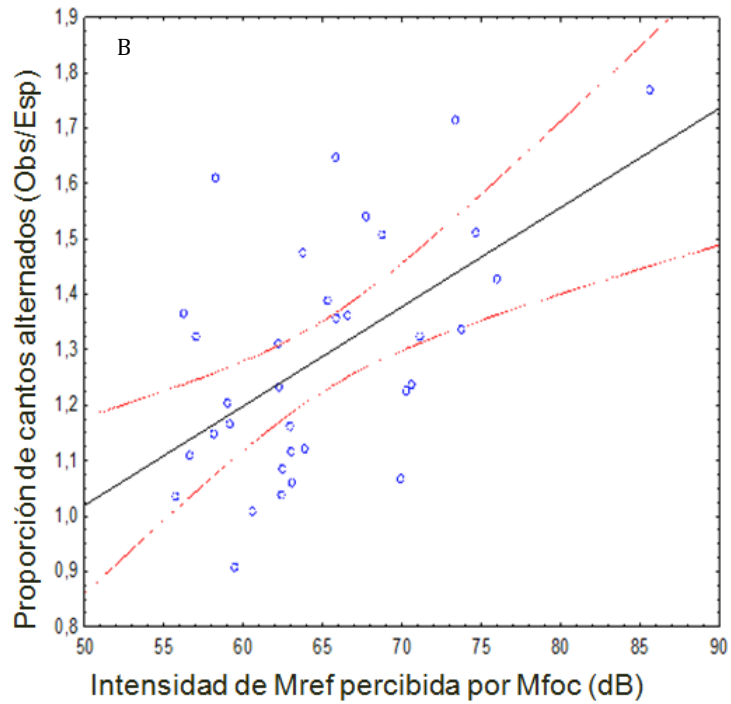
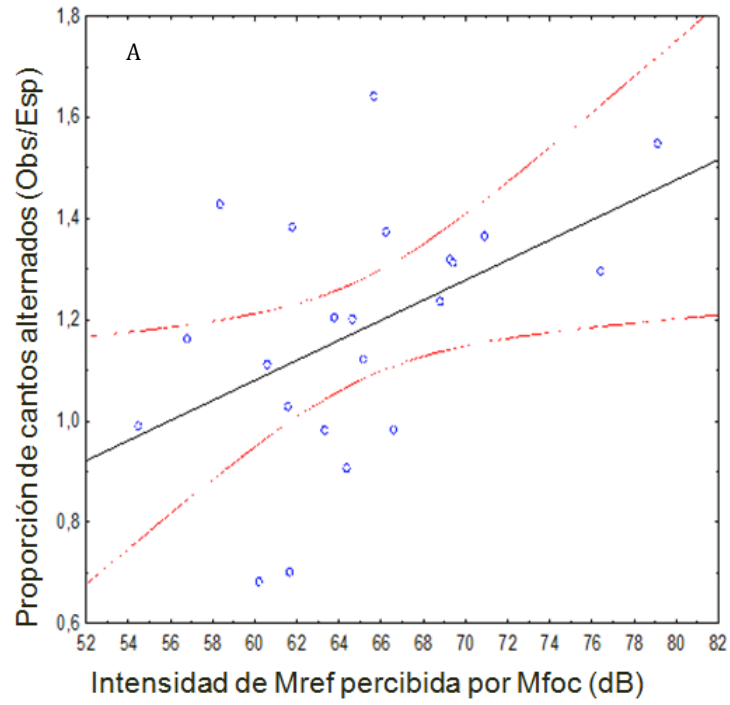


Figura 5.17. Relación entre la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados y la intensidad del canto del macho de referencia percibida por el macho focal, en la primera (A) y en la segunda noche (B). Las líneas curvas en rojo muestran el intervalo de confianza (95%).

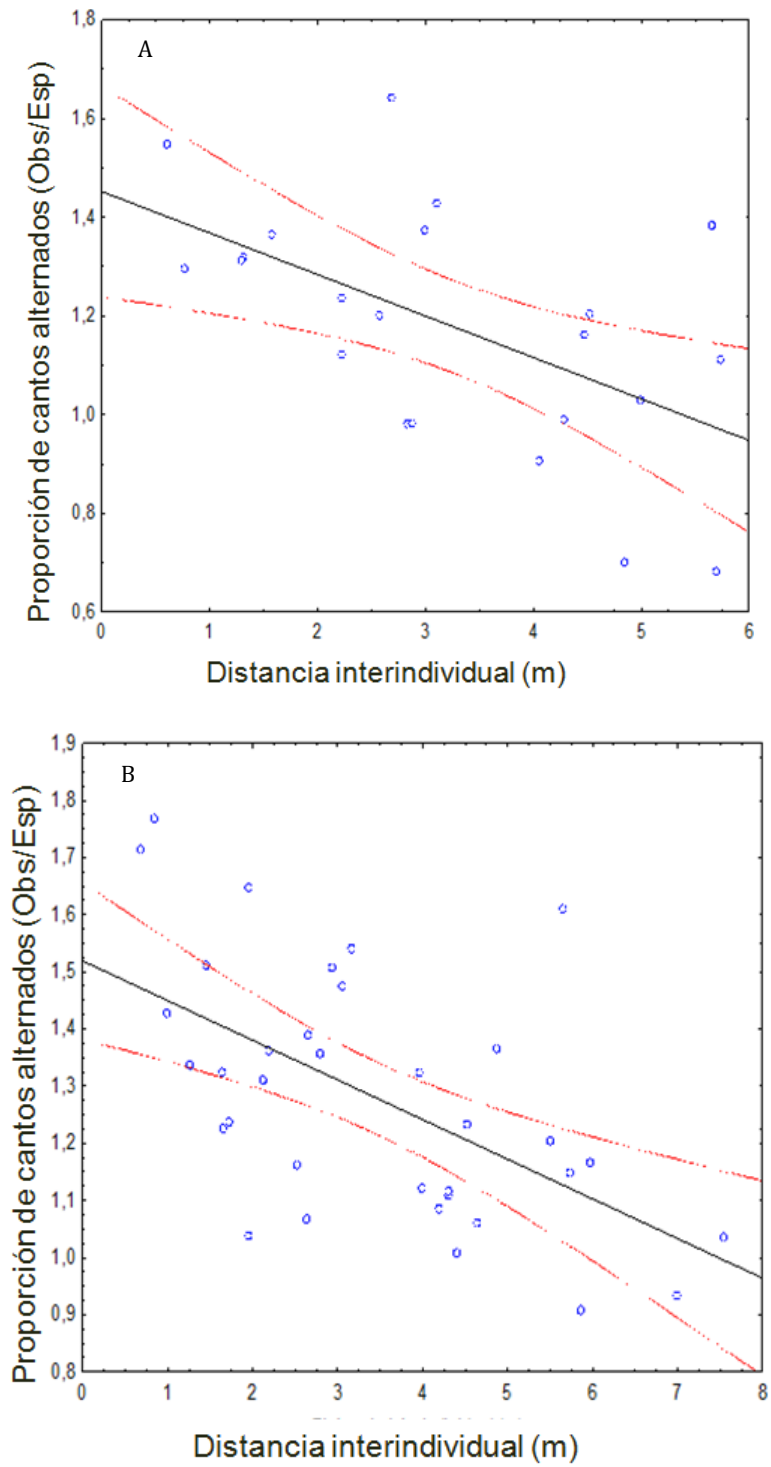


Figura 5.18. Relación entre la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados y la distancia interindividual de las diadas, en la primera (A) y en la segunda noche (B). Las líneas curvas en rojo muestran el intervalo de confianza (95%).

Adicionalmente se encontró una relación negativa y mayor que la encontrada con las variables anteriores, entre la proporción de cantos alternados Observados/Esperados y la diferencia absoluta de los intervalos entre cantos, pero sólo para la segunda noche (Spearman: Noche 1, $r_s = -0,25$, $p = 0,27$, $N = 22$; Noche 2, $r_s = -0,67$, $p < 0,001$, $N = 35$; Figura 5.19), esto indica que los machos alternaron más a medida que las tasas de canto se hicieron más similares. En el resto de las variables medidas no se encontró correlación con la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados (Spearman, $p > 0,05$ en todos los casos).

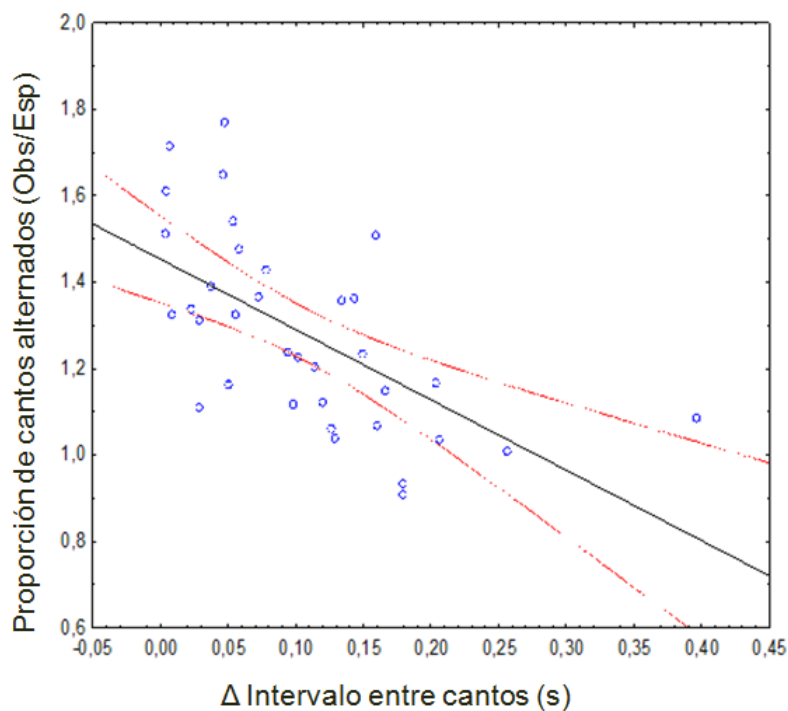


Figura 5.19. Relación entre la proporción de cantos alternados observados con respecto a los esperados y la diferencia absoluta de los intervalos entre cantos de los machos en cada diada, en la segunda noche. Las líneas curvas en rojo muestran el intervalo de confianza (95%).

Al evaluar los cantos superpuestos que fueron emitidos por anticipación en las diadas en las que hubo alternancia no se encontró tendencia a emitir más cantos superpuestos por anticipación que por seguimiento. De las 35 diadas en las que hubo alternancia, en siete de ellas el macho focal emitió más cantos superpuestos por seguimiento que lo esperado por azar, mientras que en once emitió más cantos superpuestos por anticipación que lo esperado, en el resto de las diadas no hubo diferencia (Tabla 5.6). Tampoco se encontró tendencia a emitir más cantos superpuestos por anticipación que por seguimiento en las diadas en las que no hubo alternancia. De las 21 diadas en las que no hubo alternancia, en siete de ellas el macho focal emitió más cantos superpuestos por seguimiento que lo esperado por azar, mientras que en cuatro emitió más cantos superpuestos por anticipación que lo esperado, en el resto de las diadas no hubo diferencia (Tabla 5.7).

Tabla 5.6. Número de cantos superpuestos totales y por anticipación en las diadas de machos de *E. johnstonei* en las que hubo alternancia.

Coro - Noche	Diada	N° Cantos superpuestos totales	N° Cantos superpuestos por anticipación	Binomial p	Tipo de superposición
C1 – N1	M1-M11	63	18	>0,001	S
C1 – N1	M11-M25	28	12	0,110	
C1 – N2	M1-M4	74	22	>0,001	S
C1 – N2	M1-M2(1)	45	12	0,001	S
C1 – N2	M4-M3	22	13	0,120	
C1 – N2	M25-M3	47	18	0,032	S
C2 – N1	M6-M7	42	8	>0,001	S
C2 – N2	M1-M2	15	8	0,196	
C2 – N2	M2-M3	8	8	0,004	A
C3 – N1	M4-M5	39	24	0,046	A
C3 – N1	M6-M4	32	11	0,030	S
C3 – N1	M6-M5	43	24	0,091	
C3 – N2	M1-M3	34	12	0,032	S
C3 – N2	M3-M4	37	25	0,013	A
C3 – N2	M5-M1	45	24	0,110	
C3 – N2	M5-M3	37	29	>0,001	A
C3 – N2	M5-M4	45	22	0,120	
C4 – N1	M24-M25	17	12	0,047	A
C4 – N1	M26-M24	29	13	0,130	
C4 – N1	M26-M25	21	12	0,140	
C4 – N2	M23*-M24	10	6	0,200	
C4 – N2	M23*-M26	10	4	0,200	
C4 – N2	M24-M28	40	35	>0,001	A
C4 – N2	M27-M24	16	9	0,170	
C4 – N2	M28-M23*	30	22	0,005	A
C5 – N1	M2-M1	50	36	0,001	A
C5 – N2	M1-M4	10	5	0,250	
C5 – N2	M2-M3	22	18	0,002	A
C5 – N2	M2-M4	43	22	0,120	
C5 – N2	M3-M4	54	26	0,100	
C5 – N2	M5-M4	24	20	0,001	A
C6 – N1	M1-M3	50	25	0,110	
C6 – N1	M2-M3	67	46	0,001	A
C6 – N2	M1-M3	23	13	0,140	
C6 – N2	M2-M3	63	29	0,082	

Los valores de p resaltados en negrita son aquellas diadas en las que hubo más cantos superpuestos por anticipación o por seguimiento que lo esperado por azar. Tipo de superposición: A, por anticipación; B, por seguimiento.

Tabla 5.7. Número de cantos superpuestos totales y por anticipación en las diadas de machos de *E. johnstonei* en las que no hubo alternancia.

Coro - Noche	Diada	N° Cantos superpuestos totales	N° Cantos superpuestos por anticipación	Binomial p	Tipo de superposición
C1 – N1	M1-M25	45	17	0,031	S
C1 – N2	M3-M1	9	5	0,250	
C1 – N2	M4-M2(1)	109	60	0,044	A
C1 – N2	M25-M1	64	44	0,001	A
C2 – N1	M6-M5	35	18	0,130	
C2 – N1	M7-M5	90	46	0,082	
C2 – N2	M1-M3	22	7	0,041	S
C3 – N1	M1-M4	65	35	0,082	
C3 – N1	M1-M5	94	33	0,001	S
C3 – N1	M6-M1	109	48	0,035	S
C3 – N2	M1-M4	62	32	0,098	
C3 – N2	M2-M4	30	9	0,013	S
C4 – N2	M24-M26	39	12	0,007	S
C4 – N2	M26-M28	64	28	0,061	
C5 – N1	M2-M4	91	55	0,012	A
C5 – N1	M1-M4	99	51	0,076	
C5 – N2	M1-M2	65	34	0,092	
C5 – N2	M1-M3	83	48	0,032	A
C5 – N2	M1-M5	25	10	0,097	
C6 – N1	M1-M2	59	15	>0,001	S
C6 – N2	M1-M2	27	12	0,130	

Los valores de p resaltados en negrita son aquellas diadas en las que hubo más cantos superpuestos por anticipación o por seguimiento que lo esperado por azar. Tipo de superposición: A, por anticipación; B, por seguimiento.

6 Discusión

Los resultados encontrados indicaron que los machos de *E. johnstonei* interactuaron activamente con sus vecinos, evitando significativamente emitir sus cantos cuando otro macho estaba vocalizando y haciéndolo en los períodos de silencio entre cantos de aquél, sin que ocurriera superposición. Esta estrategia llamada alternancia vocal o acústica permite una comunicación más efectiva, ya que se conservan las características del canto indispensables en el reconocimiento de la especie, la localización y la discriminación individual (Schwartz, 1987), y además incrementa la relación señal/ruido de las vocalizaciones de los machos, lo que favorece su detección (Wells, 1988). Adicionalmente, la alternancia permite que los machos puedan detectar con mayor facilidad a otros que estén vocalizando (Schwartz, 1987). Haber encontrado que los machos de *E. johnstonei* evitaron la interferencia acústica a través de la alternancia, sugiere fuertemente que conservar las características temporales y espectrales de sus cantos sería vital en la atracción de pareja, y/o en establecer límites territoriales con los machos vecinos, como fue encontrado en tres especies de anuros del género *Hyla* (Schwartz, 1987); sin embargo, se requeriría realizar experimentos con las hembras que permitan poner a prueba esta hipótesis.

La alternancia vocal ha sido reportada en las interacciones comunicativas de varias especies de anuros (Schwartz, 1993; Grafe, 1996; Greenfield y Rand, 2000) incluyendo a *E. coqui* (Zelick y Narins, 1983; Brush y Narins, 1989). Sin embargo, en los trabajos realizados con estas especies un canto se consideró alternado si era iniciado en el espacio de silencio entre los cantos de otro, pero no se consideró que también terminara durante este tiempo. Esto implica que si el canto superponía por anticipación con un siguiente canto o estímulo era igualmente considerado como alternado; la condición considerada en esos trabajos fue mucho más laxa que la utilizada en este, y a pesar de utilizar una condición de mayor rigor se consiguió que los machos de *E. johnstonei* alternaron sus cantos significativamente.

El método utilizado en este trabajo para estimar la alternancia es más conservador que el utilizado previamente en otros trabajos; este método posiblemente tenga mayor relevancia biológica, ya que sería mejor estimador del fenómeno de la alternancia vocal que los métodos utilizados hasta ahora, basados únicamente en que el canto se inicie en el intervalo de silencio entre cantos vecinos, pero que ignoran si el canto también termina en ese lapso. Si la superposición anticipatoria afecta la preferencia de las hembras basadas en otros rasgos acústicos, que el canto termine antes de que comience otro es vital para los machos; no para el que anticipa sino para el que queda como seguidor. Podría pensarse que entre los machos se desarrolla una persecución mutua intentando evitar la superposición anticipadora del otro, la cual terminaría en una intercalación “perfecta”, esto es, iniciar y terminar dentro de la VS.

Cuando los machos vocalizan en agregaciones de alta densidad, alternar con todos los machos vecinos es difícil, así que la atención selectiva permite alternar sólo con ciertos machos del total que forman el coro, manteniendo así la actividad vocal. Los machos de *E. johnstonei* mostraron atención selectiva, ya que se encontró que éstos alternaron acústicamente sólo con algunos de los machos del coro, entre uno y cuatro vecinos (un solo macho hizo esto). Esto coincide con lo encontrado en otros trabajos, que han reportado que los machos sólo interactúan con un pequeño grupo de machos del total de los que conforman el coro, bien sea en condiciones naturales o artificiales (en anuros: Brush y Narins, 1989; Schwartz, 1993; Boatright-Horowitz y col., 2000; Greenfield y Rand, 2000; en insectos: Snedden y col., 1998).

Los criterios de selección acústica que permitieron a los machos de *E. johnstonei* responder sólo a algunos machos del coro fueron: la diferencia absoluta de los intervalos entre cantos, la intensidad con la que percibían a cada uno de los machos vecinos y la distancia interindividual (éstas últimas están relacionadas inversamente). Si bien en la mayoría de estas variables las diferencias y correlaciones son el estimador de la alternancia

fueron significativas para ambas noches, en la intensidad del macho focal percibida por el macho de referencia y en la diferencia absoluta de los intervalos entre cantos de los machos, sólo se encontraron diferencias y asociaciones en la segunda noche. Al nivel de análisis de este trabajo no es posible explicar satisfactoriamente este resultado, ya que no se conocen los factores que podrían haber variado entre noches, además de la composición de los coros (identidad de los machos) y su tamaño (número de machos). Tentativamente, la diferencia podría deberse a que en general, en la segunda noche de grabación el tamaño del coro fue mayor, y posiblemente a mayor tamaño del coro haya mayor competencia por las hembras y por tanto, podría haber mayor beneficio al alternar con los vecinos.

Con respecto al primer criterio de atención selectiva, se encontró mayor alternancia cuando la diferencia absoluta de los intervalos entre cantos era menor; esto significa que los machos alternaron en mayor proporción con aquellos que tenían tasas de cantos similares a las propias. Tanto a los machos con altas tasas de canto, como a los que vocalizan a bajas tasas, les beneficiaría alternar con otros machos de cualidades similares, ya que ambos mantendrían su tasa de canto y además no interferirían, lo que facilitaría la discriminación de las diferencias por la hembra. En *E. johnstonei* (Fuenmayor, 2002) y en varias especies (p.ej., *D. microcephalus*, Schwartz, 1986; *A. obstetricans* y *A. cisternassi*, Bosch y Márquez, 1996; *P. fischeri*, Tárano y Herrena, 2003) las hembras muestran preferencias basadas en la tasa de canto. La sincronía de los osciladores similares se lograría desfasando ligeramente uno de ellos. Por otra parte, un macho que vocaliza a baja tasa e intente alternar con uno que vocaliza a mayor tasa, que probablemente no le está atendiendo, vocalizaría muy infrecuentemente y sacrificaría aún más su tasa de canto (que ya es baja) que es de gran importancia en la elección de la hembra. El oscilador neural del macho que vocaliza a menor tasa sería constantemente reiniciado hasta su nivel basal por el canto de ese macho que vocaliza a una mayor tasa, y por tanto el oscilador no alcanzaría el nivel de actividad eléctrica umbral que

dispara la producción del canto, como ha sido sugerido en la especie de saltamontes *Neoconocephalus spiza* (Greenfield, 1994). Por ello, un macho que vocaliza a baja tasa atendería a otro macho que vocaliza a una tasa similar; de esta forma no sacrificaría su tasa de canto o la máxima tasa a la que puede vocalizar y podría alternar, evitando así la interferencia acústica, lo que incrementaría su probabilidad de vocalizar y de conseguir alguna pareja.

Con respecto a los criterios de intensidad percibida y distancia interindividual, se encontró que, en general, cada uno de los machos alternó significativamente sus cantos con el macho del coro cuya vocalización percibió como la más intensa; esta respuesta concuerda con lo que se ha encontrado también en varias especies de anuros e insectos (p.ej., *D. microcephalus*, Schwartz, 1993; *Ligurotettix coquilletti* y *L. planum*, Snedden y col., 1998; *P. pustulosus*, Greenfield y Rand, 2000) y es la más común. En los casos en los que esto no ocurrió se encontró que si bien uno de los machos percibió al otro como el de mayor intensidad dentro del coro, el otro percibió a aquél como el de menor o como uno de los de menor intensidad del coro; esto indica que para que haya una alternancia significativa ambos machos deben responder el uno al otro.

Lo encontrado en las siete diadas que fueron grabadas en los dos días de observación, sugiere que los machos alternan de acuerdo a la intensidad del canto percibida y no en respuesta a machos particulares. Sin embargo, las diadas M4-M5 del Coro 3 y M2-M1 del Coro 5 que alternaron en las dos noches, posiblemente eran vecinos “estables” dentro de coros que aparentemente no estuvieron formados por los mismos machos en las dos noches de observación. Esto sugiere un efecto de querido enemigo entre estos vecinos, y una respuesta más competitiva con vecinos menos frecuentes; sin embargo, esta suposición debe analizarse.

En general, en las diadas que alternaron, los machos siempre se percibieron como los más intensos o de los más intensos del coro; en las diadas no alternaron, los machos siempre se percibieron como los menos intensos. La diada que alternó en la primera noche de

observación pero no lo hizo en la segunda (M24-M26), permite evaluar tentativamente con cuántos machos es posible alternar, ya que durante la primera noche M24 y M26 alternaron con los dos vecinos con los que fueron grabados, habiendo un cuarto macho del coro que no pudo ser grabado pero que se percibió vocalizando cerca de M26 (quizá el vecino más cercano a M26). En la segunda noche, cuando el tamaño del coro era mayor, M24 alternó con tres de los cuatro vecinos con los que fue grabado, pero ignoró a M26 con el que alternó en la primera noche de observación: A pesar de que M24 percibió la vocalización de M26 con una intensidad similar ambas noches, en la segunda noche ésta era 7 dB inferior a la mayor intensidad percibida por él (mientras que la primera noche, la diferencia entre el más intenso y M26 era de apenas 0,6 dB). Esto sugiere que un macho puede alternar con un máximo de tres vecinos, como fue propuesto por Greenfield y Rand (2000) para *P. pustulosus*, y que además los machos atenderían a aquellos con intensidades en un cierto intervalo por debajo del más intenso (“gradiente descendente”).

Siguiendo con el razonamiento anterior, globalmente, cada macho alternó significativamente con uno y hasta con tres vecinos del coro, que por lo general eran los machos cuyas vocalizaciones percibieron como las más intensas, en los casos en los que un macho no alternó con los machos de mayor intensidad se debió a que estos últimos percibían a los primeros como machos de baja competitividad (que vocalizan a baja intensidad). Otro patrón importante fue que los machos ignoraron la vocalización de aquel macho que percibieron como la menos intensa de entre los vecinos. Nuevamente este resultado podría ser explicado si los machos respondieran siguiendo una regla de umbral en gradiente descendente combinada con la regla de número fijo, tal como la plantearon Greenfield y Rand (2000) para explicar lo encontrado en *P. pustulosus*. En esta especie se encontró que los machos siempre atendían al macho de mayor intensidad y a algunos otros cuyas intensidades superaron el umbral de respuesta, pero dentro de cierto diferencial, y además respondiendo

máximo a tres machos; los machos comúnmente ignoraron a aquel cuyo canto percibieron con la menor intensidad.

En este trabajo, debido al sistema experimental utilizado en el que las grabaciones se realizaron por diadas sucesivas y no a todos los machos del coro simultáneamente, no fue posible conocer con certeza con cuántos vecinos puede interactuar simultáneamente un macho de *E. johnstonei*, y por tanto no es posible verificar si los machos de esta especie atienden a un número fijo de machos, aunque hay indicios de que sí lo harían. Para evaluar esto con toda certeza podría utilizarse algún sistema que permita grabar en conjunto a todos los machos de un coro, como el utilizado por Schwartz (1993). Sin embargo, los análisis realizados pueden ser indicadores de la capacidad de alternar con más de un macho a la vez, ya que durante las grabaciones de las diadas siempre se procuró verificar que la mayoría de los machos del coro estuvieran vocalizando. Además, en general, el ambiente acústico no cambió entre una grabación y la siguiente para una diada. En las contadas ocasiones en que un macho dejó de vocalizar durante la noche de grabación, éste lo hacía irregularmente o a muy baja intensidad, de modo que es improbable que algún macho estuviese atendiendo a su canto.

Estos resultados contrastan con lo encontrado en los machos de *R. catesbeiana* (Boatright-Horowitz y col., 2000), ya que éstos vocalizaron más que lo esperado por azar siguiendo más a vecinos más lejanos (de vocalización menos intensa) que a los más cercanos. Sin embargo, los resultados de Boatright-Horowitz y col. son los únicos de este tipo descritos hasta ahora. Algunas de las explicaciones metodológicas que propusieron Boatright-Horowitz y col. (2000) para interpretar sus resultados fueron que: su trabajo fue realizado completamente en condiciones naturales y que trabajaron con coros de baja densidad (entre ocho a diez machos). Sin embargo, el presente trabajo también se realizó bajo condiciones naturales y con coros de aún menor densidad (entre tres a cinco machos), y sin embargo los

machos alternaron con los vecinos cercanos más que lo esperado por azar, en lugar de con los vecinos lejanos. Posiblemente lo encontrado con *R. catesbeiana* se deba a otras explicaciones adaptativas planteadas por los investigadores, relacionadas con el *efecto querido enemigo* y con la estrategia de búsqueda de pareja de las hembras (Boatright-Horowitz y col., 2000).

Si las hembras de *E. johnstonei* responden preferencialmente a cantos que perciben con mayor intensidad como se ha encontrado en otras especies (ej., Arak, 1983; Tárano y Herrera, 2003), podría explicarse por qué los machos alternan más con aquellos que perciben como más intensos. Si las hembras de esta especie se aproximan a varios machos del coro antes de realizar su elección, lo cual es apoyado por observaciones durante el trabajo de campo y reportes de otros autores (Bourne, 1997; Fuenmayor, 2002), sería ventajoso que los machos alternen sus cantos con los vecinos que se encuentran más cerca de su territorio (los percibidos con mayor intensidad), ya que cuando una hembra se aproxima también los percibiría como los más intensos, y la alternancia permitiría que discriminara mejor las diferencias acústicas entre ellos.

Comparando los resultados obtenidos en este trabajo con los de Tárano y Fuenmayor (2009), se encontró que en el presente trabajo hubo un mayor porcentaje de machos que alternaron con al menos uno de sus vecinos (88% vs. 54,5%). Esto respalda la suposición de las autoras de que posiblemente los machos de *E. johnstonei* discriminen entre vecinos e intrusos, ya que se encontró que un mayor número de machos alternan significativamente en condiciones naturales que en condiciones artificiales.

Considerando lo reportado para *E. coqui* (Zelick y Narins, 1983, 1985) los machos de esta especie muestran dos tipos de ajuste al alternar, dependiendo de la tasa de los estímulos: ajustes 1:1 con estímulos de período similar al modal de la especie (2,5 s), que simularía la interacción acústica que estos machos podrían mostrar en condiciones naturales, y ajustes 1:2 ante estímulos de período menor que el modal. Aunque este resultado no puede ser

comparado con alguno en este trabajo si puede hacerse con el resultado obtenido por Tárano y Fuenmayor (2009). Si bien estas autoras no evaluaron directamente el tipo de ajuste que realizaron los machos en respuesta a los estímulos, sí evaluaron la respuesta a estímulos de período menor que el período promedio de la especie (1,3 s) y encontraron que la mitad de los machos (54,5%) alternaron sus cantos más de lo esperado por azar y parecieron hacerlo con un ajuste 1:1, ya que también incrementaron su tasa de canto frente a este estímulo (respecto a la que mostraron en ausencia de él). Por el contrario, con los estímulos de baja tasa, los machos mantuvieron su tasa de canto, aunque hubiese interferencia, intentando colocar dos cantos en el espacio entre estímulos sucesivos (un ajuste 2:1), lo que pareciera indicar que mantener cierta tasa de canto fuera más importante que alternar. Sin embargo, todos estos resultados sugieren que tanto los machos de *E. coqui* como los de *E. johnstonei* se comportan como osciladores periódicos ajustables.

Al evaluar si los machos focales de las diadas en las que hubo y en las que no hubo alternancia emitieron más cantos superpuestos por anticipación que por seguimiento, no se encontró diferencia alguna. Este resultado indicó que los machos no emitieron más cantos superpuestos por anticipación, lo cual se lograría retrasando la emisión de su canto dentro el intervalo de silencio de los cantos del otro macho. Mientras que la superposición por seguimiento es inevitable si el canto del otro macho se percibe durante el retraso neural (es decir, ya es inevitable no vocalizar), la anticipación podría buscarse activamente, retrasando ligeramente la emisión del canto. Se desconoce si alguna propiedad del oscilador podría permitir este ajuste pero el ajuste de reinicio por inhibición lo favorece (Greenfield, 1994). De estos resultados se podría inferir que posiblemente no existe efecto de precedencia (*sensu* Zureck 1980, citado en Snedden y Greenfield, 1998) en las hembras de *E. johnstonei*, como se ha encontrado en otras especies (ej., *L. coquilletti* y *L. planum*, Snedden y col., 1998; *P. fischeri* Tárano y Herrera, 2003), si no que podrían continuar seleccionando de acuerdo a las

características del canto de los machos (como sucede con las hembras de *Hyla versicolor*, Schwartz y Gerhardt, 1995) o elegirían aleatoriamente cuando hay interferencia.

7 Conclusiones

1. Los machos de *E. johnstonei* alternan vocalmente en condiciones naturales a diferencia de lo observado en condiciones experimentales; esto indica que los resultados de los estudios previos se deben parcialmente al modelo experimental.
2. Los machos de *E. johnstonei* alternan acústicamente sólo con algunos de los machos del total que conforman el coro al que pertenecen, específicamente con entre uno y tres machos.
3. Los machos de *E. johnstonei* emiten más cantos alternados que los esperados por azar en respuesta a aquellos cantos de sus vecinos que perciben con mayor intensidad, que suelen ser los que se encuentran más cerca en el coro. Este criterio de atención selectiva coincide con lo encontrado en otras especies, lo que indica que este criterio puede ser ubicuo en anuros.
4. Un nuevo criterio de atención selectiva encontrado en este trabajo fue la tasa de canto. Los machos de *E. johnstonei* emiten más cantos alternados de los esperados por azar en respuesta a machos que vocalizan a tasas de canto similares a las propias. Posiblemente esto se deba a las propiedades de los osciladores y a que a los machos se beneficiarían al alternar con otros machos de cualidades similares, ya que evitarían la interferencia y así podrían ser discriminados con mayor facilidad por la hembra, sin sacrificar su tasa de canto, sea esta baja o alta.

8 Bibliografía

- Amézquita, A., Hödl, W., Pimentel Lima, A., Castellanos, L., Erdtmann, L., Carmozina, M. 2006. Masking interference and the evolution of the acoustic communication system in the amazonian dendrobatid frog *Allobates femoralis*. *Evolution* 60: 1874-1887.
- Arak, A. 1983. Sexual selection by male-male competition in natterjack toad choruses. *Nature* 306: 261-262.
- Bee, M. A., Kozich, C. E., Blackwell, K. J., Gerhardt, H. C. 2001. Individual variation in the advertisement calls of territorial male green frogs, *Rana clamitans*: Implications for individual discrimination. *Ethology* 107: 65-84.
- Boatright-Horowitz, S. L., Horowitz, S. S., Simmons, A. M. 2000. Patterns of vocal interactions in a bullfrog (*Rana catesbeiana*) chorus: Preferential responding to far neighbors. *Ethology* 106: 701-712.
- Bosch, J., Márquez, R. 1996. Acoustic competition in male midwife toads *Alytes obstetricans* and *Alytes cisternasii*: Response to neighbor size and calling rate. Implications for female choice. *Ethology* 102: 841-855.
- Bourne, G. R. 1997. Reproductive behavior of terrestrial breeding frogs *Eleutherodactylus johnstonei* in Guyana. *Journal of Herpetology* 31:221-229.
- Bourne, G. R. 1998. Amphisexual parental behavior of a terrestrial breeding frog *Eleutherodactylus johnstonei* in Guyana. *Behavioral Ecology* 9: 1-7.
- Bradbury, J. W., Vehrencamp, S. L. 1998. Principles of animal communication. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, Estados Unidos.
- Brush, J. S., Narins, P. M. 1989. Chorus dynamics of a neotropical amphibian assemblage: Comparison of computer simulation and natural behaviour. *Animal Behaviour* 37: 33-44.

- Davis, M. S. 1987. Acoustically mediated neighbor recognition in the North American bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21: 185-190.
- Drewry, G. E., Rand, S. 1983. Characteristics of an acoustic community: Puerto Rican frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Copeia* 1983(4): 941-953.
- Duellman, W. E., Pyles, R. A. 1983. Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia* 1983(3): 639-649.
- Duellman, W. E., Trueb, L. 1994. Biology of amphibians. The Johns Hopkins University Press, Edición Johns Hopkins Paperbacks, Londres, Reino Unido.
- Elliot, T.M., Christensen-Dalsgaard, J., Kelley, D.B. 2011. Temporally selective processing of communication signals by auditory midbrain neurons. *Journal of Neurophysiology* 105:1620-1632
- Fisher, J. 1954. Evolution and bird sociality. Págs 71-83 en J. Huxley, A. C. Hardy y E. B. Ford (eds.), *Evolution as a process*. Allen y Unwin, Londres, Reino Unido.
- Forrest, T. G. 1994. From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *American Zoologist* 34: 644-654.
- Fuenmayor, E. 2002. Análisis experimental de las interacciones acústicas entre los machos y de las preferencias de apareamiento de las hembras en la rana *Eleutherodactylus johnstonei*. Tesis de Licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Gerhardt, H. C., Huber, F. 2002. Acoustic communication in insects and anurans: Common problems and Diverse Solutions. University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- Goodenough, J., McGuire, B., Wallace, R. A. 2001. Perspectives on animal behaviour. John Wiley & Sons, Segunda edición, Nueva York, Estados Unidos.
- Grafe, T. U. 1996. The function of call alternation in the African reed frog (*Hyperolius marmoratus*): Precise call timing prevents auditory masking. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 149-158.

- Greenfield, M. D. 1994. Synchronous and alternating choruses in insects and anurans: Common mechanisms and diverse functions. *American Zoologist* 34: 605-615.
- Greenfield, M. D., Rand, A. S. 2000. Frogs have rules: Selective attention algorithms regulate chorusing in *Physalaemus pustulosus* (Leptodactylidae). *Ethology* 106: 331-347.
- Grier, J. W., Burk, T. 1992. Biology of animal behavior. W. M. C. Brown Publishers, Segunda edición, Dubuque, Iowa, Estados Unidos.
- Hardy, J. D. JR., Harris, H. S. JR. 1979. Occurrence of the West Indian frog, *Eleutherodactylus johnstonei*, in South America and on the island of Curaçao. *Bulletin Maryland Herpetological Society* 15: 124-133.
- Kaiser, H. 1997. Origins and introductions of the Caribbean frog, *Eleutherodactylus johnstonei* (Leptodactylidae): Management and conservation concerns. *Biodiversity and Conservation* 6:1391-1407.
- Kaiser, H., Hardy, J. D. Jr. 1994. *Eleutherodactylus johnstonei*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 581: 581.1-581.5.
- Kaiser, H., Barrio-Amorós, C. L., Trujillo, J. D., Lynch, J. D. 2002. Expansion of *Eleutherodactylus johnstonei*, in northern South America: Rapid dispersal through human interactions. *Herpetological Review* 33: 390-394.
- Lemon, R. E. 1971. Vocal communication by the frog *Eleutherodactylus martinicensis*. *Canadian Journal of Zoology* 49:211-217.
- Manning, A., Dawkins, M. S. 1998. An introduction to animal behavior. Cambridge University Press, Quinta edición, Cambridge, Reino Unido.
- Ovaska, K. 1991. Reproductive phenology, population structure, and hábitat use of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* in Barbados, West Indies. *Journal of Herpetology* 25: 424-430.
- Ovaska, K. E., Caldbeck, J. 1997. Vocal behaviour of the frog *Eleutherodactylus antillensis* on the British Virgin Islands. *Animal Behaviour* 54: 181-188.

- Ovaska, K., Hunte, W. 1992. Male mating behavior of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* (Leptodactylidae) in Barbados, West Indies. *Herpetologica* 48 : 40-49.
- Ryan, M. J. 1986. Synchronized calling in a treefrog (*Smilisca sila*): Short behavioral latencies and implications for neural pathways involved in call perception and production. *Brain Behavior and Evolution* 29: 196-206.
- Schwartz, A. 1967. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* in the Lesser Antilles. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands* 24: 1-62.
- Schwartz, J. J. 1986. Male calling behavior and female choice in the neotropical treefrog *Hyla microcephala*. *Ethology* 73: 116-127.
- Schwartz, J. J. 1987. The function of call alternation in anuran amphibians: A test of three hypotheses. *Evolution* 41: 461-471
- Schwartz, J. J. 1993. Male calling behavior, female discrimination and acoustic interference in the neotropical treefrog *Hyla microcephala* under realistic acoustic conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32: 401-414.
- Schwartz, J. J., Gerhardt, H. C. 1995: Directionality of the auditory system and call pattern recognition during acoustic interference in the gray treefrog, *Hyla versicolor*. *Auditory Neuroscience* 1: 195-206.
- Simmons, P, Young, D. 1999. Nerve cells and animal behaviour. Cambridge University Press, Segunda Edición, Reino Unido.
- Snedden, W. A., Greenfield, M. D. 1998. Females prefer leading males: Relative call timing and sexual selection in katydid choruses. *Animal Behaviour* 56: 1091-1098.
- Snedden, W. A., Greenfield, M. D., Jang, Y. 1998. Mechanisms of selective attention in grasshopper choruses: Who listens to whom? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 59-66.

- Sokal, R. R., Rohlf, F. J. 1995. Biometry. W. H. Freeman and Company, Tercera edición, Nueva York, Estados Unidos.
- Stewart, M. M., Rand, A. S. 1991. Vocalizations and the defense of retreat sites by males and female frogs, *Eleutherodactylus coqui*. *Copeia* 1991:1013-1024.
- Táranó, Z. 2002. Vocal responses to conspecific call variation in the neotropical frog *Physalaemus enesefae*. *Journal of Herpetology* 36: 615-620.
- Táranó, Z. 2005. Evaluación de la hipótesis de adaptación acústica ambiental en los anuros de una localidad de los llanos centrales de Venezuela. Trabajo de Ascenso para optar a la categoría Agregado, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela
- Táranó, Z., Fuenmayor, E. 2008. Analysis of the vocalizations of johnstone's whistling frog (*Eleutherodactylus johnstonei*: Eleutherodactylidae) in northern central Venezuela. *South American Journal of Herpetology* 3: 229-238.
- Táranó, Z., Fuenmayor, E. 2009. Calling patterns in male responses to conspecific playbacks in the johnstone's whistling frog *Eleutherodactylus johnstonei*. *Ethology* 115: 747-757.
- Táranó, Z., Herrera, E. A. 2003. Female preferences for call traits and male mating success in the neotropical frog *Physalaemus enesefae*. *Ethology* 109, 121-134.
- Toro, A. 1993. Interdependencia temporal en el canto de la rana *Eleutherodactylus johnstonei*. Tesis de Licenciatura, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Wells, K. D. 1988. The effect of social interaction on anuran vocal behavior. Págs. 433-454 en B. Frittsch, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. E. Hetherington y W. Walkowiak (eds.). The evolution of the amphibian auditory system. John Wiley & Sons, Nueva York, Estados Unidos.
- Wells, K. D. 2007. The ecology and behavior of amphibians. The University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.

Zelick, R., Narins, P. 1983. Intensity discrimination and the precision of call timing in two species of neotropical treefrogs. *Journal of Comparative Physiology A- Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 153: 403-412.

Zelick, R., Narins, P. 1985. Characterization of the advertisement call oscillator in the frog *Eleutherodactylus coqui*. *Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 156: 223-229.