GAYANA Gayana (2026) vol. 90, No. 1, 38-52

https://doi.org/10.4067/s0717-6538202600010038

Research Article

Audiogramas de especies chilenas de anfibios y su relevancia para la evaluación de efectos de ruido antropogénico

Audiograms of Chilean species of amphibians and their relevance for the evaluation of effects of anthropogenic noise

Mario Penna[1,*], Felipe N. Moreno-Gómez[2] & Pablo Sandoval[3]

[1]Programa de Fisiología y Biofísica, Instituto de Ciencias Biomédicas, Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Independencia 1027, CP 8380453, Santiago, Chile.
[2]Laboratorio de Ecología y Bioacústica, Departamento de Biología y Química, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad Católica del Maule, San Miguel 3605, CP 3480112, Talca, Chile.
[3]Decibel Ingeniería Acústica Limitada, Avenida Club Hípico 4676, Oficina 843, Pedro Aguirre Cerda, CP 8460445, Santiago, Chile.
*Corresponding author: mariopen@gmail.com

RESUMEN

Los anfibios anuros usan la comunicación acústica en contextos reproductivos, también son los más amenazados a nivel global, con tasas de declinación extremas. Así, es de particular interés determinar cómo la alteración de los ambientes sonoros por intervención humana o antropofonías les afecta. Conocer la sensibilidad auditiva de los animales es fundamental para estimar la vulnerabilidad de los organismos a ruidos generados por actividad antrópica. Este estudio revisa y compara umbrales auditivos de seis especies de anuros autóctonos medidos en investigaciones previas, con simulaciones de ruidos de maquinarias a distintas distancias de estas fuentes sonoras. Las mediciones de umbrales auditivos mediante técnicas electrofisiológicas muestran que el rango audible de estos vertebrados está en frecuencias de 0,1 a 5 kHz, con dos zonas de mayor sensibilidad, bajo 0,5 kHz y entre 1-2 kHz, que corresponden a la detección de sonido por los dos receptores del oído interno de loa anuros, la papila anfibia y la papila basilar, respectivamente. Los umbrales auditivos más bajos para estos dos rangos de frecuencias están entre los 41-49 y 37-54 dB SPL, respectivamente, indicando que la recepción de sonido resulta comprometida por ruido de maquinarias en el rango de frecuencias altas, que corresponde a la zona espectral de los cantos con que estos anuros se comunican, pero también se compromete el rango de frecuencias bajas. La simulación de barreras acústicas previene en parte la interferencia del ruido con la recepción de frecuencias altas, pero no resulta efectiva para preservar la recepción de las frecuencias bajas. Estas evidencias resultan relevantes para ulteriores evaluaciones de los impactos de antropofonías en especies nativas.

Palabras clave: anfibios, ruido antropogénico, simulaciones de propagación de ruidos, umbrales auditivos.

ABSTRACT

Anuran amphibians use acoustic communication in breeding contexts, they are also the most threatened at the global level, with extreme declination rates. Thus, it is of particular interest to determine how the alteration of the sound environments by human intervention or anthropophonies affect them. Knowing the auditory sensitivity of animals is fundamental to assess the vulnerability of organisms to noises generated by anthropic activity. This study reviews and compares auditory thresholds of six species of native anurans measured in previous

Received: 30.04.2025; Accepted: 10.11.2025
Editor: Fulgencio Lisón

Open Access

©2026 The Author(s). This open access article is distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0), which permits any noncommercial use, distribution, and reproduction, as long as appropriate credit is given to the original author(s) and the source.

researches with simulations of machine noises at different distances from these sound sources. Measurements of auditory thresholds by means of electrophysiological techniques show that the auditory range of these vertebrates is between frequencies of 0.1 to 5 kHz, with two zones of higher sensitivity, below 0.5 kHz and between 1-2 kHz, corresponding to sound detection by the two auditory receptors of the anuran internal ear, the amphibian and basilar papilla, respectively. The lowest auditory thresholds for these two frequency ranges are 41-49 and 37-54 dB SPL, respectively, indicating that sound reception is impaired by machine noise in the high frequency range, corresponding to the spectral zone of the calls with which these anurans communicate, but low frequency range is also impaired. Simulation of acoustic barriers prevents in part noise interference of high frequencies, but is not effective to preserve low frequency reception. These evidences are relevant for further evaluations of the impact of anthropophonies in native species.

Keywords: amphibians, anthropogenic noise, auditory thresholds, noise propagation simulations.

INTRODUCCIÓN

La comunicación animal mediante diversos canales sensoriales ha sido objeto de extensos estudios en décadas recientes por ecólogos conductuales, neuroetólogos y profesionales de otras disciplinas afines (Bradbury & Vehrencamp 2011). La comunicación acústica en particular ha tenido un progresivo desarrollo a partir de la década de los sesenta del siglo pasado (*e.g.,* Simmons *et al.* 2003). Los sistemas de comunicación acústica requieren de un emisor que produce un mensaje codificado en una señal, que se propaga por un medio, y un receptor que decodifica el mensaje, determinando un cambio conductual en el receptor (Bradbury & Vehrencamp 2011). Los emisores y los receptores poseen estructuras específicas para producir y recibir las señales (como las cuerdas vocales y el tímpano, respectivamente), y en donde en general existe concordancia entre el contenido espectral de las señales acústicas y las frecuencias a las que son más sensibles los receptores (Simmons 2013). Además, en diversos casos se ha visto que el diseño de las señales está relacionado con las características del medio en donde se transmiten estos sonidos, de modo que su transmisión resulta facilitada en ambientes nativos (Morton 1975; Goutte *et al.* 2018; Velásquez *et al.* 2018). Los sistemas de comunicación pueden verse afectados por fuentes de ruido que enmascaran las señales y que también afectan a individuos que tienen el potencial de percibir los ruidos, alterando negativamente la comunicación (Brumm 2013; Slabbekoorn *et al.* 2018). La comunicación acústica es utilizada para mediar interacciones sociales que incluyen la obtención de pareja, cohesión de grupo, mantención de territorios, relación padre-cría y obtención de alimento por diversos grupos animales como anfibios e insectos (Gerhardt & Huber 2002), reptiles (Russell & Bauer 2021), aves (Kroodsma & Miller 1996), roedores (Dent *et al.* 2018) y primates (Quam *et al.* 2017). También diversos animales hacen un extenso uso de señales sonoras para monitorear sus ambientes naturales, como es el caso de murciélagos y delfines (Thomas *et al.* 2004). De esta forma, la comunicación acústica es un componente esencial en la vida de los individuos de diversas especies animales, y en consecuencia perturbaciones que afecten estos sistemas de comunicación pueden alterar la persistencia de poblaciones naturales.

Los anfibios anuros hacen extenso uso de la comunicación mediante señales sonoras, principalmente en el contexto reproductivo, ya que los machos emiten señales denominadas cantos de anuncio que atraen a las hembras y evocan respuestas vocales de otros machos vecinos, habiendo sido objeto de numerosos estudios que abarcan especies de diversas regiones geográficas y continentes (*e.g.,* Gerhardt & Huber 2002; Narins *et al.* 2024).

Estos vertebrados también constituyen el grupo zoológico actualmente más amenazado a nivel global, presentando tasas de declinación alarmantes (*e.g.*, Green *et al.* 2020). En Chile, una reciente publicación del Servicio de Evaluación Ambiental titulada “Criterio de Evaluación en el SEIA: Evaluación de Impactos por Ruido Sobre Fauna Nativa” (Servicio de Evaluación Ambiental 2022) constituye un importante aporte a la protección y conservación de diversos grupos zoológicos susceptibles de ser afectados por intrusiones ambientales acústicas. Este documento define un Área de Influencia como el “área o espacio geográfico de donde se obtiene la información necesaria para predecir y evaluar la significancia de los impactos, sobre elementos del medio ambiente que son objeto de protección” y recomienda que en particular

deben medirse niveles de ruido en "áreas en donde se concentran especies nativas o que puedan asociarse a sitios de relevancia para su nidificación, reproducción o alimentación".

En Chile las investigaciones acerca de comunicación acústica en anfibios tuvieron sus inicios en reportes acerca de las señales sonoras de anuros de los bosques templados del sur que datan de fines de la década de los 60 (Barrio 1967a, 1967b) y luego fueron reactivados a inicios de la década de los 80 con estudios de las señales sonoras de especies de la zona central del país (Penna & Veloso 1981, 1982; Penna *et al.* 1983). A comienzos del siglo XXI se han desarrollado estudios de efectos de ruidos ambientales sobre la comunicación acústica de anfibios, y sobre la influencia de ruidos naturales abióticos de origen atmosférico o geofonías (Pijanowski *et al.* 2011) en la actividad vocal de especies de anuros nativos del bosque templado austral (Penna *et al.* 2005; Penna & Hamilton-West 2007; Penna & Zúñiga 2014; Penna *et al.* 2017), así como también acerca de biofonías, es decir cantos de especies de anfibios relacionadas (Penna & Velásquez 2011; Penna & Meier 2011; Penna & Toloza 2014). Además, se han relacionado las biofonías con la sensibilidad auditiva de estas especies (Moreno-Gómez *et al.* 2013). También se ha realizado un estudio acerca del efecto de ruido de tráfico vehicular en la conducta vocal de una especie extensamente distribuida en Chile, *Pleurodema thaul,* observándose que la actividad vocal en respuesta a coros coespecíficos no es mayormente afectada por esta antropofonía (Marfull 2012).

Por otra parte, desde los años 90 se han realizado en la región estudios de los umbrales de audición para algunas especies nativas de anuros (Penna *et al.* 1990, 2008, 2013, 2014; Moreno-Gómez *et al.* 2013). La medición de umbrales de audición es particularmente informativa para estimar los efectos de interferencias acústicas en la comunicación animal porque determina el rango de frecuencias audibles y la sensibilidad de los animales en el dominio del espectro audible. Al comparar las curvas de sensibilidad auditiva (audiogramas) con el contenido espectral de las vocalizaciones de individuos de la misma especie se obtiene el rango de frecuencias y el nivel de sonido que es relevante para la comunicación (*e.g.,* Moreno-Gómez *et al.* 2013). Más aún, es posible asociar esta información con distintos escenarios de antropofonías, a partir de los cuales se pueden generar modelos de efectos de fuentes sonoras que corresponden a maquinarias de distintos tipos. Si existe sobreposición del espectro de frecuencias del ruido con los contenidos de frecuencia de las vocalizaciones y el nivel de ruido está por sobre los umbrales auditivos, es muy probable que exista un enmascaramiento que afecte negativamente la comunicación entre individuos. No obstante, aun cuando existen ruidos antropogénicos cuyos espectros no se solapan con las señales acústicas de determinadas especies animales, los audiogramas pueden revelar sensibilidad a frecuencias fuera del ámbito de las vocalizaciones, indicando que pueden ser percibidas. De esta manera, la información de los umbrales auditivos establece los niveles mínimos a partir de los cuales existen potenciales interferencias y efectos tanto fisiológicos como conductuales en los organismos afectados (Dooling & Popper 2007).

En este estudio revisamos y resumimos información reportada acerca de los umbrales auditivos de especies de anfibios anuros chilenos que han sido publicadas en revistas científicas especializadas (Penna *et al.* 1990, 2008, 2013, 2014; Moreno-Gómez *et al.* 2013), relacionando esta información con los contenidos espectrales de las vocalizaciones coespecíficas reportadas en esos y otros estudios de comunicación acústica de estas especies (*e.g.,* Penna & Veloso 1981, 1990; Penna *et al.* 2005; Márquez *et al.* 2005; Penna *et al.* 2017). Además, comparamos esta información bioacústica con escenarios simulados usados comúnmente en el diseño de proyectos o actividades que generan antropofonías. La presentación y análisis conjunto de estos datos debería contribuir a la evaluación de potenciales impactos de antropofonías sobre un grupo zoológico altamente amenazado por la actividad humana.

METODOLOGÍA

Audiogramas

Las mediciones de umbrales auditivos se hicieron en condiciones de laboratorio en individuos capturados en localidades donde las distintas especies se reproducen y comunican en condiciones naturales. Los individuos experimentales fueron operados bajo anestesia (Metasulfonato de Tricaína, solución 0,4 %) para exponer la superficie dorsal del cerebro en la zona del cerebro medio (mesencéfalo). Luego de un intervalo de 24 horas para recuperación de la anestesia, los sujetos fueron inmovilizados con un relajante muscular (d-Tubocurarina, 3 µg/g peso corporal) y se introdujo un electrodo de tungsteno de 75 µm de diámetro hasta la región auditiva mesencefálica, el *Torus semicircularis*. Los estímulos utilizados fueron generados con el programa SigGen 1.3 y correspondieron a tonos puros de duración

que se aproximaba a la de las señales naturales de cada especie. Los sonidos fueron presentados en un primer estudio mediante audífonos conectados mediante tubos de plástico sellados alrededor del tímpano (Penna *et al.* 1990). En los siguientes estudios el sonido era presentado mediante un parlante Dynaudio B6 (respuesta a frecuencia 38-20000 Hz) ubicado a 1 m enfrente del sujeto experimental. Las presiones de sonido de los estímulos a nivel del tímpano fueron medidas en el primer estudio (Penna *et al.* 1990) con un micrófono Brüel & Kjaer 4134 conectado a un amplificador Brüel & Kjaer 2603. En los siguientes estudios se usaron sonómetros Brüel & Kjaer 2230 y 2238. Los niveles fueron medidos en decibeles (dB) de presión de sonido (SPL) con ponderación de frecuencia Lineal y ponderación de tiempo Fast.

Durante los experimentos la temperatura corporal de los individuos se mantuvo en valores correspondientes a los valores promedios en que cada especie se comunica en condiciones naturales durante la época reproductiva. Las localidades de origen, características de los individuos (longitud hocico-cloaca y peso corporal) y temperaturas de registro están indicados en la Tabla 1. Tonos de distintas frecuencias que diferían en 100-200 Hz en el rango de 1000 a 5000 Hz fueron presentados secuencialmente a niveles que eran controlados mediante atenuadores en pasos de 1 dB.

La amplitud mas baja de los estímulos a la cual se producía respuesta neural fueron establecidos mediante criterios audiovisuales observando las señales de descarga multiunitaria mediante osciloscopio y escuchándolas a través de un parlante. Estos criterios fueron corroborados con mediciones de la amplitud de la respuesta eléctrica neural. Los detalles de las técnicas utilizadas han sido reportados en artículos publicados en revistas especializadas (Penna *et al.* 1990, 2008, 2013; Penna & Moreno-Gómez 2014; Moreno-Gómez *et al.* 2013). Las especies para las que se obtuvieron audiogramas fueron *Eupsophus calcaratus, E. emiliopugini, E. roseus, Pleurodema thaul, Rhinella arunco* y *R. spinulosa*.

Frecuencia dominante de vocalizaciones

Las vocalizaciones de las especies de anfibios chilenos presentan diversas características espectrales y temporales (Penna & Veloso 1990). La frecuencia dominante corresponde a la frecuencia con mayor energía de las vocalizaciones, por lo tanto, su asociación con las zonas de mayor sensibilidad auditiva permite establecer la concordancia entre rasgos de emisores y receptores que participan de la comunicación acústica. En este trabajo se consideran valores reportados en artículos publicados en revistas especializadas (Penna & Veloso 1990; Penna *et al.* 1990, 2008, 2013; Penna & Moreno-Gómez 2014; Moreno-Gómez *et al.* 2013; Velásquez *et al.* 2018).

Simulación de antropofonías

Las emisiones acústicas de cada una de las fuentes simuladas se basa en la normativa internacional de la British Standards Institution (2009). De acuerdo con los lineamientos establecidos en el documento de referencia Servicio de Evaluación Ambiental (2019), las emisiones de las fuentes simuladas son caracterizadas considerando la condición más desfavorable, correspondiente al mayor número de fuentes en operación simultánea, de acuerdo con el tipo de actividad a ejecutar, en la posición más cercana al receptor. Para el caso de esta evaluación se considera como receptor un punto de recepción o inmisión que representaría la posición de un anfibio. Los puntos de inmisión están posicionados a 20, 40, 60, 80, 100 y 120 metros de distancia respecto a una maquinaria individual o al frente de trabajo representado por un conjunto de máquinas en operación simultánea.

El modelo matemático de referencia para la proyección de propagación de ruido y niveles en los puntos de inmisión se remite al establecido en el documento International Organization of Standardization (1996), utilizando los principios de atenuación divergente junto a atenuaciones adicionales producidas por obstáculos físicos. El modelo indicado a continuación constituye la herramienta de soporte para la proyección realizada en el software SoundPLAN, donde el procedimiento de cálculo utilizado corresponde a la norma ISO 9613-2 1996, el cual consiste en un algoritmo de banda de octava de frecuencia que proyecta la propagación del sonido en ambiente exterior a partir de fuentes de ruido. El modelo considera los siguientes efectos físicos: divergencia geométrica, absorción atmosférica, efecto de suelo, reflexiones de superficie y apantallamiento por obstáculos.

La expresión general que determina el nivel continuo equivalente (Leq) en cada punto receptor se define mediante la Ecuación 1.1 indicada a continuación.

$$L_{ft\ (DW)}=L_w+D_c+A \qquad \text{Ecuación 1.1}$$

Donde:

L_w: Nivel de potencia sonora por banda de octava en dB, emitido por una fuente sonora puntual.

D_c: Corrección por directividad que describe la extensión en la cual el nivel de presión sonora continuo equivalente

de una fuente sonora puntual se desvía en una dirección específica del nivel de una fuente puntual omnidireccional que produce un nivel de potencia sonora.

A: Atenuación que ocurre en la propagación desde la fuente sonora al receptor.

La corrección por direccionalidad se define mediante la siguiente expresión:

$$D_c = D_I + D_\Omega \qquad \text{Ecuación 1.2}$$

Donde:

D_I: Índice de directividad

D_Ω: Índice que da cuenta de la propagación sonora dentro de un ángulo sólido menor a 4π.

Por otra parte, la atenuación se define mediante:

$$A = A_{div} + A_{atm} + A_{gr} + A_{bar} + A_{misc} \qquad \text{Ecuación 1.3}$$

Donde:

A_{div}: Atenuación debido a la divergencia.

A_{atm}: Atenuación debido a la absorción atmosférica.

A_{gr}: Atenuación debido al efecto de suelo.

A_{bar}: Atenuación debido a la presencia de obstáculos o barreras.

A_{misc}: Atenuación debido a otros efectos misceláneos.

Los niveles de presión sonora emitidos por maquinarias consideradas en la predicción, fueron obtenidos de la norma británica British Standards Institution (2009). A continuación, los niveles fueron convertidos a potencia acústica mediante la Ecuación 1.4 considerando un radio de 10 m, debido a que la normativa de donde se obtienen los niveles especifica esta distancia de medición.

$$L_w = L_p + 10 \log(A) \qquad \text{Ecuación 1.4}$$

Donde:

L_w: Nivel de potencia sonora.

L_p: Nivel de presión sonora.

A: Área de una media esfera de radio 10 m (628,3 m^2).

Las maquinarias consideradas para el modelo de propagación acústica corresponden a: excavadora 40t (British Standards Institution 2009, Tabla C2 – N°14), rodillo compactador 18t (British Standards Institution 2009, Tabla C2 – N°38), retroexcavadora 8t (British Standards Institution 2009, Tabla C4 – N°66) y motoniveladora 25t (British Standards Institution 2009, Tabla C6 – N°31). Estas maquinarias se consideran para la generación de cinco escenarios, donde cuatro escenarios representan la propagación de una máquina de forma individual y un quinto escenario representa la suma energética de las cuatro máquinas. Además, se proyectaron los mismos cinco escenarios mencionados anteriormente, pero introduciendo una barrera acústica de 3,66 metros de alto, lo cual correspondería a tres planchas de tableros de virutas orientadas (OSB) posicionados horizontalmente, material muy común en cierres perimetrales en faenas de construcción. Para que el OSB cumpla como barrera acústica debe tener una masa superficial mínima 10 kg/m^2, lo que corresponde a un espesor de 18 mm. La ubicación de la barrera es a 5 m de distancia de la fuente sonora. En la Fig. 1 se presentan cartografías de los niveles de ruido generados a distintas distancias de la fuente sonora, con y sin barrera acústica.

Análisis conjunto de datos de umbrales y ruidos

Para analizar la información de forma descriptiva, se generaron gráficos que incluyen los audiogramas, el rango de la frecuencia dominante de las vocalizaciones y los niveles de ruido de maquinarias por bandas de frecuencia de una octava a distintas distancias del receptor, en situaciones con y sin barrera acústica. Los gráficos se realizaron en R 4.4.2 (R Core Team 2024). Para obtener los valores de los umbrales desde las figuras de las publicaciones originales se utilizó la librería Digitize (Poisot 2011) y los gráficos fueron generados utilizando funciones base de R.

RESULTADOS

Los audiogramas obtenidos para seis especies de anfibios anuros mostraron dos zonas de mayor sensibilidad: una situada a frecuencias inferiores a 0,5 Hz y otra a frecuencias entre alrededor de 1000 y 2000 k0Hz. La sensibilidad a frecuencias bajas y altas estaban centradas entre 100-356 Hz y 1161-1900 Hz, respectivamente. Los umbrales más bajos para estos dos rangos de frecuencias estaban entre los 41-49 y 37-54 dB SPL, respectivamente. En dos especies, *R. arunco* y *R. spinulosa* los umbrales más bajos en la zona de frecuencias bajas correspondieron a frecuencias intermedias, de alrededor de 300 Hz, pero en las otras cuatro especies, las frecuencias más sensibles fueron más bajas, entre 100 y 200 Hz (Tabla 2, Fig. 2).

TABLA 1. Especies, individuos y temperaturas de registros de mediciones de umbrales auditivos. Promedios ± desviaciones estándares y rangos en paréntesis. / Species, individuals and recording temperatures of auditory thresholds measurements. Averages ± standard deviations and ranges in parentheses.

Especie	Localidad	Individuos	Coordenadas geográficas y altitud	Longitud hocico-cloaca (mm)	Temperatura cloacal (°C)	Referencia
Eupsophus calcaratus	La Picada	13 machos	41°06'S, 72°30'W, 820 m	35,0 (32,0-38,0)	7,2 ± 1,5	Penna *et al.* 2013
E. emiliopugini	La Picada	6 machos	41°06'S, 72°30'W, 820 m	50,7 (48,8-55,2)	10,3 ± 1,0 (9,7-10,9)	Penna and Moreno-Gómez 2014
E. roseus	San Martín	12 hembras	39°38'S, 73°07'W, 10 m	39,9 ± 3,1	10	Moreno-Gómez *et al.* 2013
Pleurodema thaul	Quilimarí	12 machos	32°06'S, 71°24'W, 10 m	31,7 ± 2,7	15	Penna *et al.* 2008
Rhinella arunco	Santiago	9 machos, 2 hembras	32°21'S, 70°32'W, 600 m	93,5 (72,0-117,0)	17,0 ± 1,0	Penna *et al.* 1990
R. spinulosa	Baños Morales	13 machos, 5 hembras	33°49'S, 70°04'W, 1800 m	84,4 (74,0-93,0)	17,0 ± 1,0	Penna *et al.* 1990

TABLA 2. Valores de frecuencias y umbrales medidos en audiogramas de especies de anuros de Chile. Promedios o medianas y rangos entre paréntesis. FB: frecuencias bajas, FA: frecuencias altas, UFB: mejor umbral frecuencias bajas, UFA: mejor umbral frecuencias altas. / Values of frequencies and thresholds measured in audiograms of anuran species from Chile. Averages or medians with ranges in parentheses.

Especies	FB (Hz)	FA (Hz)	UFB (dB SPL RMS)	UFA (dB SPL RMS)	Canto sintético (dB SPL RMS)	Cálculo de valores	Fuente sonora	Referencia
Eupsophus calcaratus	(100-200)	1800 (1300-2500)	48,9 (25,1-57,9)	52,1 (43,2-57,8)	57,6 (46,8-62,1)	Promedios	Parlante	Penna *et al.* 2013
E. emiliopugini	(100-200)	1168 (1082-1306)	48,3 (45,0-51,5)	43,3 (37,0-49,5)	44,3 (36,6-50,5)	Promedios	Parlante	Penna *et al.* 2014
E. roseus	200 (200-500)	1900 (1700-2100)	37,0 (34,0-54,0)	37,0 (35,0-50,0)	-	Medianas	Parlante	Moreno-Gómez *et al.* 2013
Pleurodema thaul	(100-200)	1900 (1700-2600)	45,1 (40,0-51,0)	46,6 (41,0-51,0)	44,1 (39-47)	Promedios	Parlante	Penna *et al.* 2008
Rhinella arunco	352 (261-437)	1199 (1041-1443)	41,0 (30,9-51,4)	43,9 (36,0-52,5)	-	Promedios	Audífonos	Penna *et al.* 1990
R. spinulosa	356 (253-485)	1161 (915-1351)	44,2 (32,4-67,9)	54,7 (43,2-76,3)	-	Promedios	Audífonos	Penna *et al.* 1990

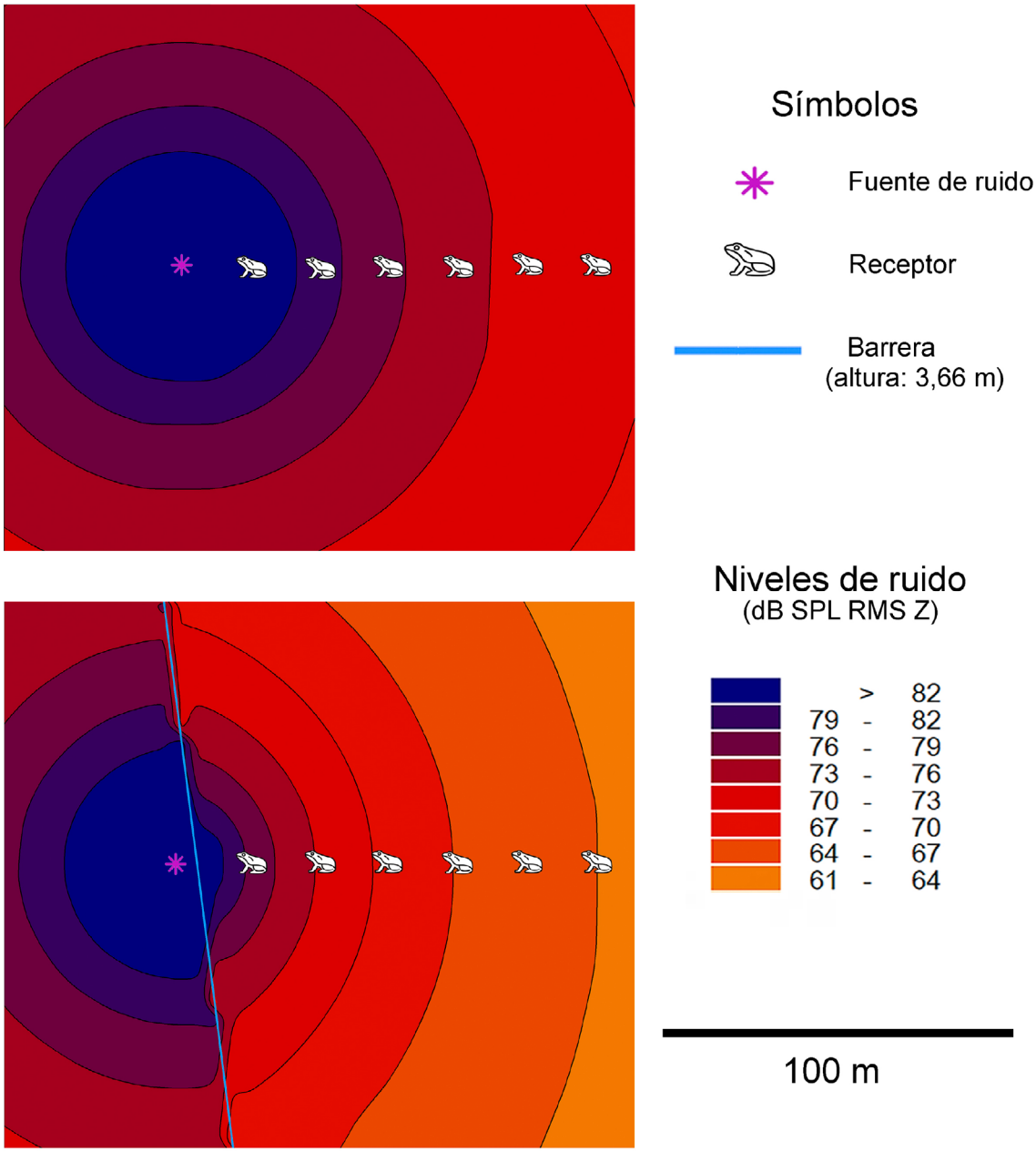

FIGURA 1. Cartografías que representan los niveles de ruido a distintas distancias de una fuente sonora que corresponde a cuatro maquinarias operando en forma simultánea, que generan un nivel de potencia de 122 dB Lw sin (superior) y con (inferior) barrera acústica de 3,66 m de altura, ubicada a 5 m de la fuente sonora. Se representan anfibios ubicados a 20, 40, 60, 80, 100 y 120 m de la fuente sonora. / Cartographies representing noise levels at different distances from a sound source corresponding to four machines operating simultaneously, generating a 122 dB Lw power level without (top) and with (bottom) a 3.66 m height acoustic barrier, positioned at 5 m from the sound source. Amphibians positioned at 20, 40, 60, 80, 100 and 120 m from the sound source are depicted.

Al comparar los audiogramas de las seis especies con el rango de las frecuencias dominantes de las vocalizaciones coespecíficas se observó que en general existe una correspondencia entre éstas y la zona de sensibilidad auditiva a frecuencias altas (Fig. 2).

Los niveles de ruido generados por la simulación de maquinarias variaron de manera inversa con la frecuencia central de los filtros de una octava (Fig. 2). Al comparar las curvas de ruido de las cuatro maquinarias funcionando simultáneamente y sin barrera acústica, se observó que en el rango de frecuencias altas de los audiogramas, los niveles de ruido estaban claramente por sobre los umbrales auditivos a todas las distancias simuladas para *E. emiliopugini, E. roseus, P. thaul* y *R. arunco*, en cambio para *E. calcaratus* y *R. spinulosa* los niveles de ruido estaban sobre umbrales auditivos en el rango de frecuencias altas para las distancias de emisión más cortas, inferiores a 80 m aproximadamente (Fig. 2).

En la condición de las cuatro maquinarias funcionando simultáneamente con barrera acústica, se observó que en el rango de frecuencias altas de los audiogramas el nivel de ruido fue claramente superior a los umbrales auditivos a distancias simuladas más próximas que 80 m para *E. emiliopugini, E. roseus y R. arunco* y a la distancia mínima de 20 m para *P. thaul,* en tanto que para *E. calcaratus* y *R. spinulosa* los niveles de ruido estaban bajo los umbrales auditivos en el rango de frecuencias altas a todas las distancias simuladas (Fig. 2).

Los resultados para la zona de sensibilidad de los anuros a frecuencias bajas contrastaron con los observados para las frecuencias altas, ya que el ruido simulado de las maquinarias funcionando simultáneamente estaba por sobre los umbrales auditivos de las seis especies a todas las distancias consideradas en ausencia de barrera acústica. En la condición de las cuatro maquinarias funcionando simultáneamente con barrera acústica, se observó que para este rango de frecuencias los niveles de ruido se mantuvieron por sobre los umbrales auditivos en cinco de las seis especies, correspondiendo la excepción de *R. spinulosa*, especie para la que el nivel de ruido fue superior a los umbrales auditivos a distancias inferiores a 100 m (Fig. 2).

También se analizaron resultados obtenidos para ruido simulado para cada una de las cuatro maquinarias por separado, comparados con los umbrales auditivos de las seis especies. Estos resultados se presentan utilizando a *E. roseus* como ejemplo (Fig. 3). Se observó que para esta especie, en ausencia de barrera acústica, los niveles de ruido de la excavadora y de la motoniveladora están por sobre los umbrales auditivos de las zonas de frecuencias altas y bajas para todas las distancias consideradas. Los ruidos de la retroexcavadora y del rodillo compactador, en tanto, presentan niveles por sobre los umbrales auditivos de la zona de frecuencias altas a distancias inferiores a 60 m.

Para la zona de sensibilidad a frecuencias bajas, se observó que en ausencia de barrera acústica, el ruido de la retroexcavadora presentó niveles por sobre los umbrales a distancias inferiores a 80 m, en tanto que los ruidos producidos por el rodillo compactador, la excavadora y la motoniveladora presentaron niveles por sobre los umbrales auditivos a todas las distancias consideradas (Fig. 3).

En la condición de presencia de barrera acústica, se observó que los ruidos de la excavadora y de la motoniveladora presentaron niveles por sobre los umbrales auditivos de la zona de frecuencias altas a distancias inferiores a 20 m y 80 m, respectivamente. En contraste, los niveles de ruido del rodillo compactador y de la retroexcavadora fueron inferiores a los umbrales auditivos de la zona de frecuencias altas. Para la zona de sensibilidad auditiva a frecuencias bajas las relaciones entre niveles de ruido y umbrales auditivos fue similar a lo observado en los escenarios sin barrera acústica, es decir, el ruido de la retroexcavadora presentó niveles por sobre los umbrales a distancias inferiores a 80 m, en tanto que los ruidos producidos por el rodillo compactador, la excavadora y la motoniveladora presentaron niveles por sobre los umbrales auditivos a todas las distancias consideradas, si bien en presencia de barrera acústica el número de umbrales que quedaron bajo los niveles de ruido fue más reducido que en ausencia de esta barrera (Fig. 3).

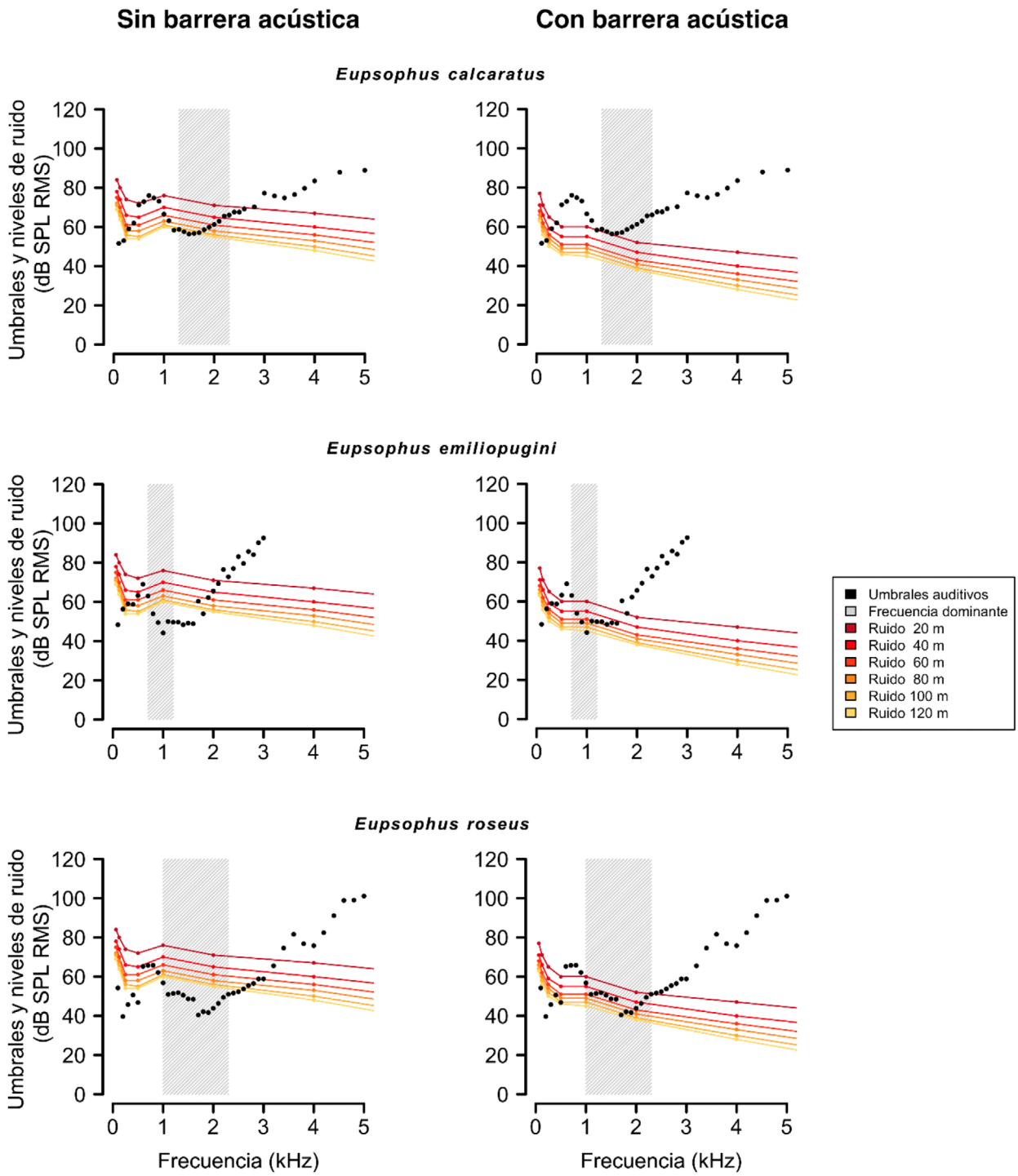

FIGURA 2. Audiogramas promedios, rangos de frecuencias dominantes de los cantos de seis especies de anfibios de Chile y niveles de ruido a frecuencias centrales de filtros de una octava de cuatro maquinarias combinados medidos a distintas distancias de las fuentes emisoras. Los puntos negros corresponden a umbrales neurofisiológicos de audición medidos mediante respuestas multiunitarias del cerebro auditivo de seis especies en ejemplares indicados en las Tablas 1 y 2. Las áreas sombreadas corresponden a rangos de frecuencias dominantes de los cantos de las seis especies indicadas en las Tablas 1 y 2. Los puntos de colores unidos por líneas continuas corresponden a niveles de ruido de frecuencias centrales de filtros de una octava de cuatro maquinarias combinados, medidos a distintas distancias de las fuentes emisoras. Las columnas de la

Continuación Figura 2. ⟶

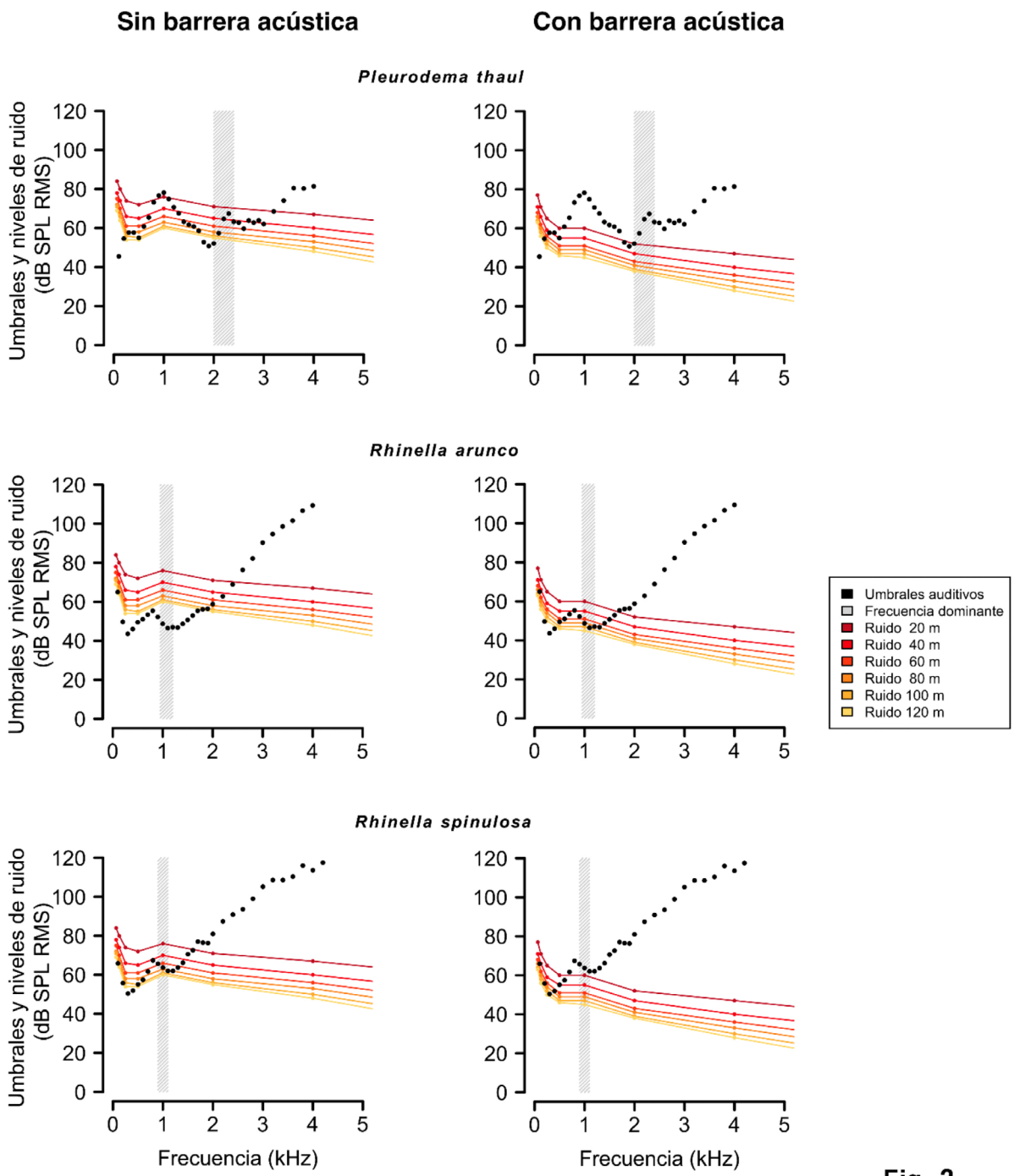

Fig. 2 continuación

izquierda y derecha corresponden a valores medidos sin y con barrera acústica, respectivamente. Ver detalles en el texto. / Average audiograms, dominant frequency ranges of the calls of six species of anurans from Chile and noise levels at central frequencies of one octave filters of four machineries combined measured at different distances of the sound sources. Black dots correspond to neurophysiological auditory thresholds measured by multi-unit responses of the auditory brain of six species in specimens listed in Tables 1 and 2. Shaded areas correspond to call dominant frequency ranges of the six species listed in Tables 1 and 2. Colored dots connected by continuous lines correspond to sound levels at central frequencies of one octave filters of four machineries combined, measured at different distances of the sound sources. Left and right columns correspond to values measured without and with acoustic barrier, respectively. See details in the text.

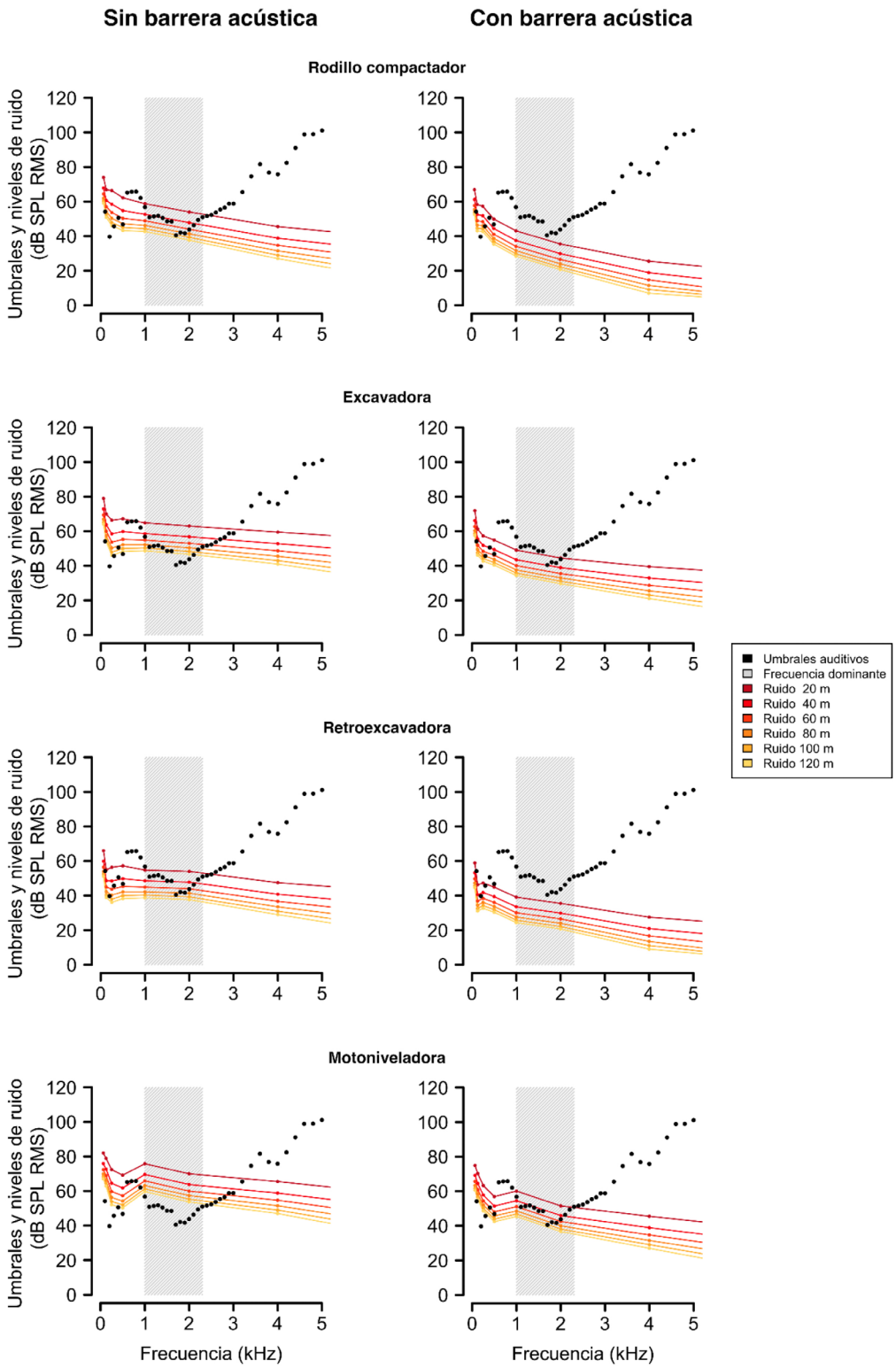

FIGURA 3. Audiogramas promedios, rangos de frecuencias dominantes del canto de *Eupsophus roseus* y niveles de ruido a frecuencias centrales de filtros de una octava medidos para cuatro maquinarias a distintas distancias de la fuente emisora sin y con barrera acústica. La simbología corresponde a la de la Fig. 2. / Average audiograms, dominant frequency ranges of the call of *Eupsophus roseus* and noise levels at central frequencies of one octave filters, measured for four machineries at different distances from the sound source without and with acoustic barrier. Symbols as in Fig. 2.

DISCUSIÓN

Las mediciones de umbrales de audición como las revisadas en este trabajo para anuros chilenos aportan conocimiento básico para estimar el impacto de antropofonías en animales que se comunican mediante señales acústicas. Esta información es en particular relevante dada la creciente presencia de estas intrusiones en los ambientes nativos de diversos organismos.

Los rangos de frecuencias a los que responde el sistema auditivo de las especies de anfibios reportadas en este estudio son similares a los de la mayoría de especies provenientes de otras latitudes geográficas. En particular, la presencia de dos zonas de sensibilidad aumentada, bajo 500 Hz y entre 1000 y 2000 Hz da cuenta de que éstos son los únicos vertebrados que poseen dos órganos auditivos localizados en el oído interno: la papila anfibia y la papila basilar (*e.g.,* Simmons *et al.* 2007). La comparación de estos umbrales con los niveles de antropofonías simulados en este estudio indican que la recepción de sonido resulta afectada por ruidos de maquinarias en ambos rangos de frecuencias.

Existen sin embargo excepciones a la sensibilidad auditiva descrita en general para anuros, ya que se ha reportado en la literatura que especies de anuros asiáticos que habitan en torrentes con altos niveles de geofonías, la sensibilidad a frecuencias altas y el contenido espectral de los cantos se encuentran desplazados a rangos ultrasónicos (Feng *et al.* 2006).

En nuestros estudios de sensibilidad auditiva en anuros, la ubicación de la zona más sensible a frecuencias bajas está alrededor de los 300 Hz en *R. arunco* y *R. spinulosa* en comparación a los 100-200 Hz obtenidos para las otras especies. Esto probablemente se debe a que para las dos especies de *Rhinella* se utilizó un sistema de estimulación cerrado en que el sonido llegaba por un tubo plástico sellado alrededor del tímpano. En este caso la estimulación llega exclusivamente por vía timpánica, en cambio en nuestros estudios siguientes se utilizó un parlante ubicado frente al sujeto experimental, de modo que el sonido llegaba a todo el cuerpo del animal, y se sabe que la detección de frecuencias bajas en anfibios se realiza principalmente por vías extratimpánicas que incluyen la transmisión ósea (Lombard & Straughan 1974; Mason 2007).

Los umbrales auditivos medidos en anfibios, en general de alrededor de 40 dB SPL son más altos que los que se conocen en otros vertebrados. Así, por ejemplo, en reptiles existe una gran variación en la sintonización y sensibilidad de audiogramas, pero los lagartos gecónidos tienen umbrales mínimos de 10 a 20 dB SPL (Manley 2024). En aves, son comunes los umbrales auditivos entre alrededor de 5 y 20 dB SPL, pero en lechuzas se han encontrado umbrales inferiores a 0 dB SPL, de alrededor de -10 dB SPL (Okanoya & Dooling 1987; Dooling & Klump 2024). En roedores también la sintonización y sensibilidad auditiva depende de la especie, pero en varios casos se han reportado umbrales mínimos de alrededor de 0 dB SPL (Dent *et al.* 2018). En primates, los umbrales mínimos son inferiores a 20 dB SPL, llegando en algunos casos a niveles de alrededor de -10 dB SPL (Ramsier & Rauschecker 2017).

La comparación de los niveles de ruido simulados para maquinarias a distintas distancias de la fuente sonora con la sensibilidad auditiva de las especies de anuros analizadas indica que su recepción de sonido se ve afectada tanto en el rango de frecuencias altas que comprometen a las frecuencias dominantes de las vocalizaciones, como en el rango de frecuencias bajas, donde se concentra la mayor cantidad de energía del ruido producido por las maquinarias. La simulación de barrera acústica produce descensos en los niveles de ruido que en el caso de las frecuencias altas pueden llegar a descender bajo los umbrales auditivos, dependiendo de la especie afectada y de la distancia de la fuente emisora. Sin embargo, en el rango de frecuencias bajas, el efecto de la barrera acústica no alcanza a producir disminuciones bajo los umbrales auditivos de las especies de anuros analizadas, con la sola excepción de *R. spinulosa* a distancias superiores a 100 m, a las cuales que el nivel de ruido fue inferior a los umbrales auditivos de esta especie.

En los reportes de impacto ambiental de antropofonías se tiende a utilizar las ponderaciones de frecuencias A y C, derivadas de la sensibilidad auditiva de sujetos humanos que, como la generalidad de los vertebrados, presentan audiogramas que siguen una curva con forma de U, con umbrales más bajos (mayor sensibilidad) a frecuencias intermedias y menor sensibilidad (umbrales más altos) hacia frecuencias bajas y altas. Esta ponderación espectral sin embargo, no es aplicable a los anfibios anuros, puesto que la presencia de dos órganos receptores en su oído interno, la papila anfibia y la papila basilar, resulta en audiogramas que siguen una curva con forma de W, con umbrales más bajos en dos zonas del espectro audible. En particular, la sensibilidad de estos vertebrados

a frecuencias bajas los hace ser particularmente susceptibles a los ruidos de origen antrópico, cuyos principales componentes espectrales están en el rango de frecuencias bajas, zona del espectro audible a la que la papila anfibia de los anuros está sintonizada. En la Tabla 2 del Servicio de Evaluación Ambiental (2022), dos de las publicaciones listadas para evaluación de impacto por ruido en anuros consideran ponderación de frecuencia C (Shieh *et al.* 2012; Shannon *et al.* 2016) y una publicación considera la ponderación de frecuencia A (Shannon *et al.* 2016). Este es un aspecto que, de acuerdo a nuestro estudio, debería ser reconsiderado para próximas evaluaciones de efectos del impacto del ruido en estos vertebrados, ya que correspondería usar la ponderación de frecuencias lineal (Z), que no filtra las frecuencias altas y bajas, como ocurre en las ponderaciones de frecuencia A y C. Como el ruido antropogénico está compuesto principalmente por frecuencias bajas, la utilización de ponderación de frecuencias A y C, que filtran, es decir no miden frecuencias de este extremo del espectro audible, informan niveles de ruido menores que las mediciones hechas con ponderación Z, encubriendo en parte los reales niveles de contaminación acústica presentes en ambientes expuestos a intervención humana.

Las frecuencias bajas, que constituyen el principal componente de antropofonías en general no están contenidas en las señales de comunicación de los anuros, que se ubican en el rango de sensibilidad a frecuencias altas de la papila basilar. Sin embargo, los ruidos no sólo afectan a los organismos por efectos de enmascaramiento que se producen cuando sus contenidos espectrales se sobreponen con los de las señales acústicas, ya que además afectan a los animales por efectos de distracción, alterando la atención a sus actividades vitales (*e.g.,* Slabbekoorn *et al.* 2018) o activando respuestas fisiológicas de estrés (Tennessen *et al.* 2014).

Otro aspecto al que debe prestársele atención en mediciones de niveles de sonido es la altura de la ubicación de las fuentes emisoras y de los receptores. En general las simulaciones para evaluar el impacto de ruidos consideran posiciones de 1,5 m sobre el nivel del suelo, que corresponde a una altura aproximada del oído de humanos, sin embargo, diferentes animales suelen ubicarse a distintas alturas: algunas aves pueden estar posadas sobre árboles a niveles bastante superiores y los anfibios en general se posicionan a nivel del suelo o en la superficie de cuerpos de agua. Esta variación de posicionamiento de los distintos organismos debe ser considerada dependiendo de la especie de interés para el impacto de antropofonías.

El presente estudio coincide en general con la publicación del Servicio de Evaluación Ambiental (2022) en reconocer la necesidad de implementar estudios de sensibilidad auditiva y susceptibilidad de especies autóctonas a intrusiones acústicas y aporta datos para taxa nativos que han sido objeto de estudios especializados sobre diversos aspectos de su comunicación acústica en condiciones naturales y de laboratorio que no están referidos en aquel documento. Esta información está disponible en publicaciones científicas citadas en el presente artículo que deberían ser relevantes para fundamentar iniciativas de protección de la fauna nativa.

AGRADECIMIENTOS

Los procedimientos usados en los estudios revisados aquí fueron autorizados por el Comité de Bioética de la Universidad de Chile (Protocolo CBA# 061). El financiamiento provino de los proyectos FONDECYT 1960859, 1040830, 1110939 y 1201197 y beca CONICYT D-21060849). Los gastos de publicación fueron financiados por la Fundación Guillermo Puelma.

REFERENCIAS

Barrio, A. 1967a. *Batrachyla antartandica* N. SP. (Anura, Leptodactylidae) Descripción y estudio comparativo con la especie genotípica, *B. leptopus* Bell. Physis 27: 101-109.

Barrio, A. 1967b. Observaciones etoecológicas sobre *Hylorina sylvatica* Bell (Anura, Leptodactylidae). Physis 27: 153-157.

British Standards Institution. 2009. BS 5228-1. Code of practice for noise and vibration control on construction and open sites. Part 1: Noise. London, United Kingdom. 147 pp.

Brumm, H. 2013. Animal communication in noise. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 453 pp.

Dent. M.L., Fay. R.R., Popper A.N. 2018. Rodent bioacoustics. Springer, Cham, Switzerland. 221 pp.

Dent, M.L., Screven, L.A., Kobina, A. 2018. Hearing in rodents. In: Dent. M.L., Fay. R.R., Popper A.N. (Eds.) Rodent bioacoustics. 71-106 pp. Springer, Cham, Switzerland.

Dooling, R.J., Klump, G.M. 2024. Birds as a model in hearing

research. In: Ketten, D.R., Coffin, A.B., Fay, R.R., Popper, A.N. (Eds.) A history of discoveries on hearing. 151-186 pp. Springer, Cham, Switzerland.

Dooling, R.J., Popper, A.N. 2007. The effects of highway noise on birds. Report to the California. Department of Transportation, Division of Environmental Analysis, Sacramento, California, USA.

Feng, A.S., Narins, P.M., Xu, C-H., Lin, W-Y., Yu, Z-L., Qiu, Q., Xu, Z-M., Shen, J-X. 2006. Ultrasonic communication in frogs. Nature 440: 333-336. https://doi.org/10.1038/nature04416

Gerhardt, H.C., Huber, F. 2002. Acoustic communication in anurans: common problems and diverse solutions. University of Chicago Press, Chicago, USA. 530 pp.

Goutte, S., Dubois, A., Howard, S.D., Márquez, R., Rowley, J.L., Dehling, J.M., Grandcolas, P., Xiong, R.C., Legendre, F. 2018. How the environment shapes animal signals a test of the acoustic adaptation hypothesis in frogs. Journal of Evolutionary Biology 31:148-158. https://doi.org/10.1111/jeb.13210

Green, D.M., Lannoo, M.J., Lesbarreres, D., Muths, E. 2020. Amphibian population declines. 30 years of progress in confronting a complex problem. Herpetologica 76: 97-100. https://doi.org/10.1655/0018-0831-76.2.97

International Organization of Standardization. 1996. ISO 9613-2:1996. Acoustics - Attenuation of sound during propagation outdoors - Part 2: General method of calculation.

Kroodsma, D.E., Miller, E.H. 1996. Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Cornell University Press, Ithaca and London. 587 pp.

Lombard, R.E., Straughan, I.A. 1974. Functional aspects of anuran middle ear structures. Journal of Experimental Biology 61: 71-93. https://doi.org/10.1242/jeb.61.1.71

Manley, G.A. 2024. The history of auditory research in lizards, In: Ketten, D.R., Coffin, A.B., Fay, R.R., Popper, A.N. (Eds.) A history of discoveries on hearing. 113-150 pp. Springer, Cham, Switzerland.

Marfull, R. 2012. Efecto del ruido antropogénico en las respuestas vocales del anuro *Pleurodema thaul*. Tesis de Magister en Ciencias Biológicas. Universidad de Chile, Santiago, Chile.

Márquez, R., Penna, M., Marques, P., Do Amaral, J.P.S. 2005. Diverse types of advertisement calls of *Eupsophus calcaratus* and *E. roseus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae): a quantitative comparison. Herpetological Journal 15: 257-263.

Mason, M.J. 2007. Pathways for sound transmission to the inner ear in amphibians. In: Narins, P.M., Feng, A.S., Popper, A.N., Fay, R.R. (Eds.) Hearing and sound communication in amphibians. 147-183 pp. Springer, New York, NY, USA.

Narins, P.M, Gerhardt, H.C., Christensen-Dalsgaard, J. 2023. A nasty, brutish, and short history of amphibian bioacoustics. In: Ketten, D.R., Coffin, A.B., Fay, R.R., Popper, A.N. (Eds.) 75-112 pp. Springer, Cham, Switzerland.

Okanoya, K., Dooling, R.J. 1987. Hearing in passerine and psittacine birds: a comparative study of absolute and masked auditory thresholds. Journal of Comparative Psychology 101: 7-13. https://doi.org/10.1037/0735-7036.101.1.7

Penna, M., Veloso, A. 1981. Acoustical signals related to reproduction in the *spinulosus* species of *Bufo* (Amphibia-Bufonidae). Canadian Journal of Zoology 59: 54-60. https://doi.org/10.1139/z81-009

Penna, M., Veloso, A. 1982. The warning vibration of *Pleurodema thaul* (Amphibia-leptodactylidae). Journal of Herpetology 16: 408-410. https://doi.org/10.2307/1563573

Penna, M., Veloso, A. 1990. Vocal diversity in frogs of the South American temperate forest. Journal of Herpetology 24: 23-33. https://doi.org/10.2307/1564285

Penna, M., Contreras, S., Veloso, A. 1983. Acoustical repertoires and morphological differences in the ear of two *Alsodes* species. Canadian Journal of Zoology 61: 2369-2376. https://doi.org/10.1139/z83-315

Penna, M., Palazzi, C., Paolinelli, P., Solís, R. 1990. Midbrain auditory sensitivity in toads of the genus *Bufo* (Amphibia - Bufonidae) with different vocal repertoires. Journal of Comparative Physiology A 167: 673-681. https://doi.org/10.1007/BF00192661

Penna, M., Pottstock, H., Velásquez, N. 2005. Effect of natural and synthetic noise on evoked vocal responses in a frog of the temperate austral forest. Animal Behaviour 70: 639-651. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.11.022

Penna, M., Hamilton-West, C. 2007. Susceptibility of evoked vocal responses to noise exposure in a frog of the temperate austral forest. Animal Behaviour 74: 45-56. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.11.010

Penna, M., Narins, P.M., Feng, A.S. 2005. Thresholds for evoked vocal responses of *Eupsophus emiliopugini* (Amphibia, Leptodactylidae). Herpetologica 61: 1-8. https://doi.org/10.1655/04-21

Penna, M., Moreno-Gómez, F.M., Muñoz, M.I., Cisternas, J. 2017. Vocal responses of austral forest frogs to amplitude and degradation patterns of advertisement calls. Behavioural Processes 140: 190-201. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.05.008

Penna, M., Velásquez, N., Solís, R. 2008. Correspondence between evoked vocal responses and auditory thresholds in *Pleurodema thaul* (Amphibia; Leptodactylidae). Journal of Comparative Physiology

A 194: 361-371. https://doi.org/10.1007/s00359-007-0312-0

Penna, M., Velásquez, N. 2011. Heterospecific vocal interactions in a frog from the southern temperate forest, *Batrachyla taeniata*. Ethology 117: 63-71. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01847.x

Penna, M., Plaza, A., Moreno-Gómez, F.N. 2013. Severe constraints for sound communication in a frog from the South American temperate forest. Journal of Comparative Physiology A 199: 723-733. https://doi.org/10.1007/s00359-013-0831-9

Penna, M., Moreno-Gómez, F.N. 2014. Ample active acoustic space of a frog from the South American temperate forest Journal of Comparative Physiology A 200: 171-181. https://doi.org/10.1007/s00359-013-0875-x

Penna, M., Zúñiga, D. 2014. Strong responsiveness to noise interference in an anuran from the southern temperate forest. Behavioral Ecology and Sociobiology 68: 85-97. https://doi.org/10.1007/s00265-013-1625-3

Penna, M., Toloza, J. 2014. Vocal responsiveness to interfering sounds by a frog from the southern temperate forest, *Batrachyla leptopus*. Ethology 121: 26-37. https://doi.org/10.1111/eth.12314

Penna, M., Cisternas, J., Toloza, J. 2017. Restricted responsiveness to noise interference in two anurans from the southern temperate forest. Ethology 123: 48-760. https://doi.org/10.1111/eth.12644

Pijanowski, B.C., Villanueva-Rivera, L.J., Dumyahn, S.L., Farina, A., Krause, B.L., Napoletano, B.M., Gage, S.H., Pieretti, N. 2011. Soundscape ecology: The science of sound in the landscape. BioScience 61: 203-216. https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.3.6

Poisot, T. 2011. The digitize package: Extracting numerical data from scatterplots. The R Journal 3(1): 25-26.

Quam, R.M., Ramsier, M.A., Fay, R.A., Popper, A.N. 2017. Primate Communication. 231 pp. Springer, Cham, Switzerland.

R Core Team. 2024. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org

Ramsier, M.A., Rauschecker, J.P. 2017. Primate audition: reception, perception, and ecology. In: Quam, R.M., Ramsier, M.A., Fay, R.A., Popper, A.N (Eds.) Primate Communication. 47-78 pp. Springer, Cham, Switzerland.

Russell, A.P., Bauer, A.M. 2021. Vocalization by extant nonavian reptiles: A synthetic overview of phonation and the vocal apparatus. The Anatomical Record 304: 1478-1528. https://doi.org/10.1002/ar.24553

Servicio de Evaluación Ambiental. 2019. Guía para la predicción y evaluación de impactos por ruido y vibración en el SEIA. SEA, Santiago, Chile. 83 pp.

Servicio de Evaluación Ambiental. 2022. Criterio de evaluación en el SEIA: evaluación de impactos por ruido sobre fauna nativa. SEA, Santiago, Chile. 15 pp.

Simmons, A.M., Popper, A.N., Fay, R.R. 2003. Acoustic communication. Springer, New York, NY, USA. 403 pp.

Simmons, A.M. 2013. To ear is human, tofrogive is divine: Bob Capranica's legacy to auditory neuroethology. Journal of Comparative Physiology A 199: 169-182. https://doi.org/10.1007/s00359-012-0786-2

Simmons, D.D., Meenderink, S.W.F., Vassilakis, P.N. 2007. Anatomy, physiology, and function of auditory end organs in the frog inner ear. In: Narins, P.M., Feng, A.S., Popper, A.N., Fay, R.R. (Eds.) Hearing and sound communication in amphibians. 184-220 pp. Springer, New York, NY, USA.

Slabbekoorn, H., Dooling, R.J., Popper, A.N. 2018. Man-made sounds and animals. In: Slabbekoorn, H., Dooling, R.J., Popper, A.N., Fay, R.R. (Eds.) Effects of anthropogenic noise on animals. 1-22 pp. Springer, New York, NY, USA.

Tennessen, J.B., Parks, S.E., Langkilde, T. 2014. Traffic noise causes physiological stress and impairs breeding migration behaviour in frogs. Conservation Physiology 2: cou032. https://doi.org/10.1093/conphys/cou032

Thomas, J.A., Moss, C.F., Vater, M. 2004. Echolocation in bats and dolphins. University of Chicago Press, Chicago, USA. 631 pp.

Velásquez, N.A., Moreno-Gómez, F.N., Brunetti, E., Penna, M. 2018. The acoustic adaptation hypothesis in a widely distributed South American frog: Southernmost signals propagate better. Scientific Reports 8: 6990. https://doi.org/10.1038/s41598-018-25359-y