

Actividad vocal diaria y su relación con claves ambientales en un ensamble de anuros en las Yungas de Jujuy, Argentina

Martín Boullhesen^{1,2}, María J. Salica¹, Laura C. Pereyra¹, Mauricio S. Akmentins¹

¹ Instituto de Ecorregiones Andinas (INECOA), CONICET-UNJu, CCT Salta-Jujuy, San Salvador de Jujuy, Argentina.

² Programa de Investigaciones de Biodiversidad Argentina (PIDBA), Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

Recibido: 20 Marzo 2019

Revisado: 03 Agosto 2019

Aceptado: 30 Agosto 2019

Editor Asociado: D. Baldo

doi: 10.31017/CdH.2019.(2019-012)

ABSTRACT

Daily vocal activity and their relationship with environmental keys in an anuran assemblage in the Yungas of Jujuy, Argentina. Biotic and abiotic factors play an important role in amphibian sexual behaviour and reproductive cycles. Advertisement calls, the main signal emitted by anuran males, is considered as a key tool for monitoring programs and assessments of anuran diversity. Anuran species within an assemblage may present different responses to environmental cues. The main aim of this study was to describe the daily calling activity of an anuran assemblage and to explore how different environmental cues influence their vocal activity in Yungas ecoregion NW Argentina. Bioacoustical records were made with an automated digital recording system coupled with the register of ambient relative humidity and temperature during two summer months. With 694 recordings, we registered a total of 10 species, most of them presenting a daily pattern of twilight-night vocal activity. Species richness and vocal activity recorded showed significant relationships with abiotic variables such as relative humidity, temperature and time of day. In addition, we registered significant responses to other vocalizing species. We outline that automatic digital recording systems can be considered as a complementary tool in anuran assessments in Yungas forests. Understanding the influence of abiotic and biotic factors on the reproductive activity of anurans can help predict the possible responses of anuran species to changes in regional and global environmental conditions.

Key words: Advertisement call; Circadian patterns; Automated digital recording system; Environmental factors.

RESUMEN

Los factores ambientales abióticos y bióticos ejercen una gran influencia sobre los ciclos reproductivos y el comportamiento sexual de los anuros. El canto de anuncio, principal señal emitida por anuros machos durante sus ciclos reproductivos, es una herramienta importante utilizada en relevamientos y monitoreos de la diversidad de anuros. Las especies de anuros que componen un ensamble presentan respuestas diferenciales a las claves de su entorno. El objetivo de este trabajo fue describir la fenología diaria de cantos en un ensamble de anuros y explorar cómo influyen distintas claves ambientales sobre su actividad vocal en la ecorregión de las Yungas del noroeste argentino. Se realizaron registros bioacústicos con un sistema de grabación digital automatizado asociado a la medición de la temperatura y humedad relativa ambiente durante dos meses de verano. Con el total de 694 grabaciones obtenidas, se registraron 10 especies. Los machos vocalizaron con un patrón diario de actividad crepuscular-nocturno. La riqueza de especies y la actividad vocal detectada mostraron relaciones significativas con variables abióticas como la humedad relativa ambiente, la temperatura y la hora del día. Asimismo, se detectaron respuestas significativas asociadas a la presencia de otras especies vocalizando. Comprobamos que el sistema de grabación digital automatizado puede ser considerado como una herramienta complementaria para el relevamiento de anuros en bosques de Yungas. Entender la influencia de los factores abióticos y bióticos sobre la actividad reproductiva de los anuros puede ayudar a predecir las posibles respuestas de las especies frente a cambios de las condiciones ambientales regionales y globales.

Palabras clave: Canto de anuncio; Patrones circadianos; Sistema de grabación digital automatizado; Factores ambientales.

Introducción

Los factores abióticos ejercen una gran influencia sobre la biología y el ciclo de vida de los anuros, incluyendo el rango de distribución geográfica, la selección de hábitat y la reproducción (Donnelly y Crump, 1998; Carey y Alexander, 2003; Hillman, 2009). De esta manera, los ciclos reproductivos y el comportamiento sexual de los anuros están fuertemente condicionados por variaciones de los parámetros regionales y locales del clima, como la temperatura, la humedad relativa y las precipitaciones (Wells, 2007). Esta estrecha asociación entre la actividad reproductiva de los anuros y las variables climáticas han hecho que éstas últimas obtengan gran relevancia a la hora de abordar estudios sobre los anuros en áreas tropicales y subtropicales (Parris, 2004; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; Peltzer y Lajmanovich, 2007).

El canto juega un rol principal en la comunicación y reproducción de los anuros, siendo uno de los componentes fundamentales en el reconocimiento intraespecífico y en la selección de potenciales parejas en la mayoría de las especies de anuros (Köhler *et al.*, 2017; Wells, 2007). La emisión de cantos, puede implicar un gasto energético alto en animales ectotermos (Gerhardt y Huber, 2002). De esta manera, el esfuerzo de canto puede representar un *trade off* entre el tiempo empleado en cantar y el gasto energético (Taigen y Wells, 1985). El esfuerzo de canto también puede verse influenciado por las interacciones sociales que generalmente ocurren en los coros de anuros (Taigen y Wells, 1986; Sullivan y Wagner, 1988).

Los métodos de relevamiento basados en la detección de los cantos de anuncio de los anuros permiten el estudio de los patrones circadianos de actividad de vocalización y de su fenología reproductiva (Bridges y Dorcas, 2000; Canavero *et al.*, 2008; Peterson y Dorcas, 1994; Todd *et al.*, 2003; Ospina *et al.*, 2013). Por lo que el monitoreo digital automatizado brinda una herramienta para estudiar las poblaciones de anuros en un período de tiempo continuo, sin la necesidad de la presencia de los investigadores en el campo de estudio (Acevedo y Villanueva-Rivera, 2006), posibilitando la obtención de gran cantidad y calidad de información (Brandes *et al.*, 2008; Lammers *et al.*, 2008; Steelman y Dorcas, 2010; Willacy *et al.*, 2015; Saenz *et al.*, 2006; Shalk y Saenz, 2016).

Las selvas de Yungas presentan una elevada diversidad de modos reproductivos entre las especies que componen el ensamble de especies de anuros (Vaira, 2002; Lavilla y Heatwole, 2010). Al sur de la Reserva de Biósfera de las Yungas (UNESCO-MAB) se encuentra la Reserva Municipal de Usos Múltiples Serranías de Zapla. En esta área natural protegida se ha registrado un ensamble de 19 especies de anuros, donde la mayoría de estas especies utilizan charcas temporarias para su reproducción (Pereyra *et al.*, 2018). La co-ocurrencia de varias especies en un mismo sitio reproductivo depende de múltiples factores que incluyen la segregación del nicho acústico, el patrón circadiano de actividad de vocalización, la selección de perchas de canto, el modo reproductivo, el tiempo de desarrollo larval, entre otros (Moreira *et al.*, 2007; Tárano, 2010; Moreira y Maltchik, 2012; Sinsch *et al.*, 2012).

El objetivo principal de este estudio fue describir los patrones circadianos diarios de cantos de anuncio en un ensamble de anuros que utilizan cuerpos de agua temporarios en la Reserva Provincial Serranías de Zapla, provincia de Jujuy, Argentina. Como objetivos específicos se propuso: explorar cómo influyen distintas claves ambientales sobre la actividad vocal de las especies de anuros que representan los modos reproductivos más frecuentes en el sitio de estudio y, comparar las respuestas de cuatro especies con distintos modos reproductivos, reflejadas en la emisión de cantos de anuncio. Por último, se evaluó su efectividad y los beneficios del monitoreo digital automatizado para la estimación de la diversidad de anuros.

Materiales y métodos

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Reserva Municipal de Usos Múltiples Serranías de Zapla, departamento Palpalá, provincia de Jujuy (24°15'S; 65°08'O, 1022 m s.n.m., Fig. 1). El área se encuentra en el piso de selva montana de la ecorregión de las Yungas (Burkart *et al.*, 1999). Las zonas más bajas de la reserva están conformadas por un paisaje mixto de bosques secundarios y plantaciones de árboles exóticos de *Eucalyptus* sp. (Entrocassi, 2015). El sitio de estudio fue una charca temporaria, caracterizada por presentar escasa vegetación emergente, con densa cobertura vegetal en los márgenes conformados por arbustos y un bosque de mediano porte dominado por *Prosopis* sp.

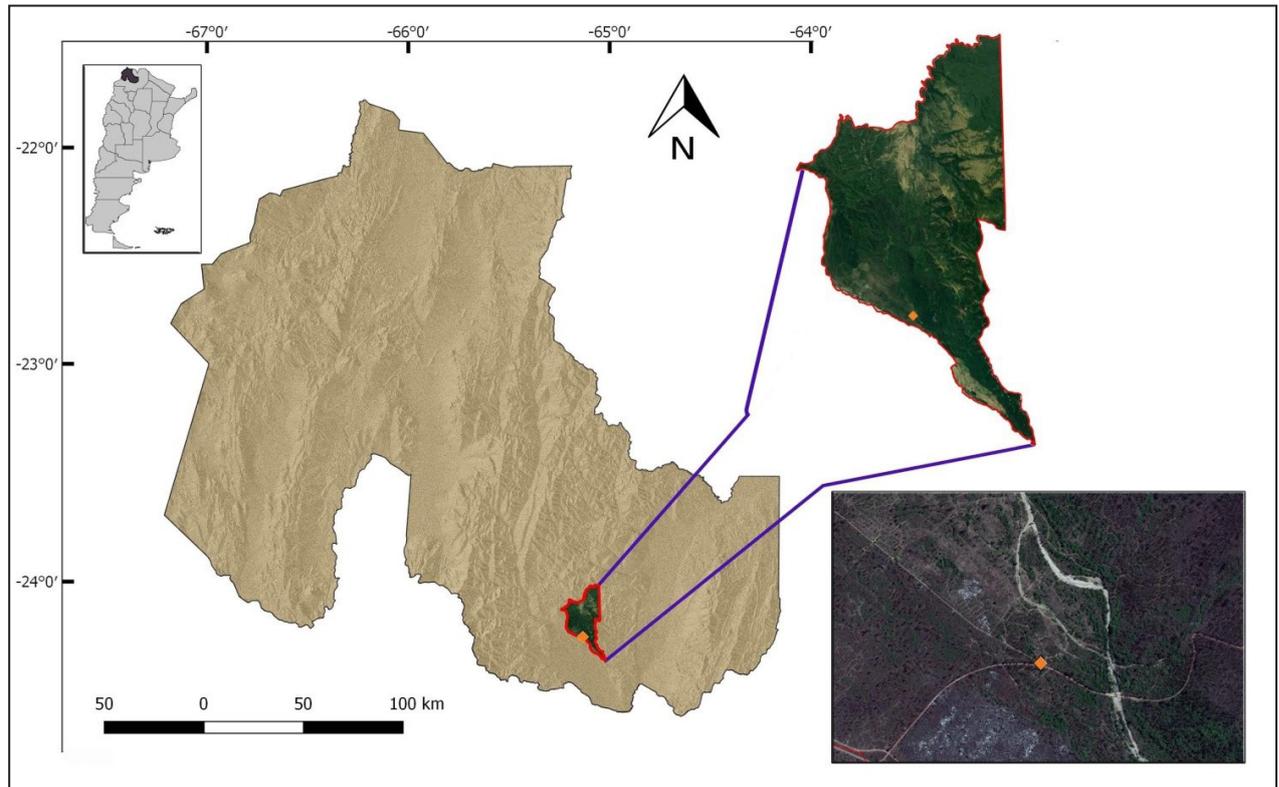


Figura 1. Mapa representando ubicación geográfica de la Reserva Municipal de Usos Múltiples Serranía de Zapla, provincia de Jujuy, Argentina. Cuadrado naranja muestra la ubicación del cuerpo de agua temporal donde se realizó el estudio.

Métodos

Los registros bioacústicos se llevaron a cabo entre noviembre de 2016 y enero de 2017, en coincidencia con el pico de actividad reproductiva de anuros de las selvas de Yungas (Vaira, 2002). Se instaló un grabador digital automatizado iPod Touch modelo MC086E, con un micrófono externo multidireccional, con un rango de alcance de 40 m². El grabador fue programado para grabar durante un minuto cada hora durante las 24 horas del día con la plataforma de registros bioacústicos ARBIMON (<https://arbimon.sieve-analytics.com>). Asociado a cada grabación se registraron las variables de temperatura y humedad relativa ambiente mediante un registrador automático HOBO® U10-003 (precisión de temperatura = $\pm 0,53^\circ\text{C}$; precisión de humedad relativa = $\pm 3,5\%$). Las grabaciones se hicieron en canal mono y se almacenaron en formato .WAV (rango de frecuencia de 44 KHz y 16 bit de resolución), y posteriormente fueron analizadas en laboratorio utilizando el programa Raven Pro 1.5 (Bioacoustics Research Program, 2017). La presencia de precipitaciones se registró a partir de las grabaciones, mediante el sonido del impacto de las gotas sobre la cubierta plástica del micrófono (Akmentins *et al.*, 2015; Pereyra *et al.*, 2016).

Análisis de datos

Se clasificó la actividad de vocalización de las especies de manera binaria (presencia=1 y ausencia = 0), para obtener la riqueza de especies de anuros vocalizando para cada hora de los días registrados, siguiendo la guía de cantos de Straneck *et al.* (1990). Para calcular la abundancia relativa de los machos, se codificaron los registros de acuerdo a la clasificación numérica propuesta por Bridges y Dorcas (2000), de la siguiente manera: 0 = ningún macho vocalizando; 1 = un macho vocalizando; 2 = varios machos vocalizando con posibilidad de distinguir entre ellos; 3 = múltiples machos vocalizando en un coro sin poder distinguir entre ellos. Se obtuvo el esfuerzo diario de vocalización para cada especie, que definimos en este estudio como: cantidad de horas diarias con registro de actividad de vocalización sobre las 24 horas del día (modificado de Taigen y Wells, 1986). Para la descripción del patrón circadiano de actividad de vocalización de cada una de las especies registradas y las comparaciones de esfuerzo diario de canto, se consideraron sólo aquellos días que presentaron registros continuos durante las 24 horas del día.

Para el análisis y comparación de los patrones circadianos de actividad de vocalización se consideró

actividad nocturna entre las 20:00 hs a las 05:00 hs y actividad diurna entre las 06:00 hs y las 19:00 hs (Akmentins *et al.*, 2015).

En primera instancia se analizó la relación entre la riqueza de especies vocalizando y la presencia de vocalización con las variables abióticas registradas (temperatura, humedad relativa ambiente, hora del día y presencia de lluvia) y bióticas (número de otras especies vocalizando) mediante dos modelos lineales generalizados mixtos. Para el modelo de riqueza de especies se utilizó una distribución de Poisson con una función de enlace log, y para el modelo de presencia de vocalización se utilizó una distribución binomial de los errores con una función de enlace logit. Para ambos modelos se definieron los días de los registros como factor aleatorio y el resto de las variables fueron incluidas en los modelos como factores fijos.

Dado que las variables temperatura y humedad presentaron una elevada correlación (r de Pearson = -0.83), sólo se tomaron en cuenta los modelos que no incluyeron ambas variables. Se utilizó el criterio de información de Akaike para elegir los modelos que mejor se ajusten, según sus valores de AIC (Burnham y Anderson, 2002).

Del total de especies registradas, se seleccionaron cuatro especies que presentaron mayor cantidad de registros bioacústicos y que representan los cuatro modos reproductivos más frecuentes entre los anuros del piso de selva montana de las Yungas (Haddad y Prado 2005; Vaira, 2002; Pereyra *et al.*, 2018). Se comparó el esfuerzo de vocalización entre estas especies seleccionadas mediante un ANOVA no paramétrico (Kruskal Wallis), dado que la variable respuesta no cumplió con el supuesto de distribución normal de sus errores, pero si presentó una homogeneidad de varianza. En caso de encontrar diferencias significativas se realizó un test de Dunn. Para el objetivo específico se analizó la actividad de vocalización (Y) de cada una de las cuatro especies seleccionadas mediante cuatro modelos lineales generalizados mixtos ($Y_i = X_i\beta + Z_i b_i + \varepsilon_i$) con una distribución binomial y un enlace logit de los errores. Nuevamente, se definieron los días como factor aleatorio y el resto de las variables fueron incluidas en los modelos como factores fijos. Dado que las variables temperatura y humedad presentaron una elevada correlación (r de Pearson = -0.83), sólo se tomaron en cuenta los modelos que no incluyeron ambas variables. Se utilizó el criterio de información de Akaike para elegir los modelos que mejor se ajusten, según

sus valores de AIC (Burnham y Anderson, 2002). Todos los análisis se realizaron en la plataforma libre R versión 3.4.4 (R Core Team, 2018).

Resultados

Se obtuvieron 694 registros bioacústicos, entre el 13 noviembre de 2016 y el 03 de enero de 2017. En el cuerpo de agua relevado se registró un total de 10 especies, pertenecientes a 5 familias. Familia Craugastoridae (1): *Oreobates barituensis*. Familia Hyliidae (1): *Scinax fuscovarius*. Familia Leptodactylidae (6): *Leptodactylus fuscus*, *L. mystacinus*, *L. gracilis*, *Pleurodema borellii*, *Physalaemus cf. albonotatus*, *P. biligonigerus*. Familia Phyllomedusidae (1): *Phyllomedusa sauvagii*. Familia Odontophrynidae (1): *Odontophrynus americanus*.

Patrones de actividad vocal diaria

La riqueza de especies vocalizando aumentó desde las 18 hs. hasta llegar a un pico máximo de detecciones a las 21 hs, con actividad de vocalización diurna esporádica (Fig. 2a y b).

Scinax fuscovarius presentó varios picos de actividad vocal esporádicos desde las 19:00 hs hasta las 01:00 hs. (Fig. 3). *Oreobates barituensis* presentó una actividad vocal principalmente nocturna (entre las 23:00 y las 02:00 hs.), con algunos cantos durante el día (15:00 hs.) (Fig. 3). *Leptodactylus fuscus* presentó un patrón circadiano de actividad de vocalización crepuscular-nocturna con un pico de actividad vocal a las 21:00 y 05:00 hs. (Fig. 3). *Leptodactylus mystacinus* demostró una actividad vocal crepuscular-nocturna, con algunas vocalizaciones durante el día y picos de actividad extendiéndose entre las 03:00 y 05:00 hs. (Fig. 3). *Leptodactylus gracilis* vocalizó principalmente al inicio de la noche, presentando picos de actividad de canto a las 20:00 hs. (Fig. 3). *Pleurodema borellii* cantó desde el anochecer hasta la madrugada (20:00 hs. a las 05:00 hs.), con un pico de actividad de vocalización a la medianoche (Fig. 3). *Physalaemus cf. albonotatus* y *P. biligonigerus* demostraron ambas un patrón de actividad vocal crepuscular y nocturna. *Physalaemus biligonigerus* concentró sus cantos entre las 19 y 21 hs. mientras que *P. cf. albonotatus* vocalizó con picos de actividad nocturna entre las 20 y 00 hs. (Fig. 3). *Phyllomedusa sauvagii* presentó una actividad prolongada entre las 20 y las 24 hs., con un pico de actividad a la medianoche (Fig. 3). *Odontophrynus americanus*, demostró un patrón de cantos principalmente crepuscular,

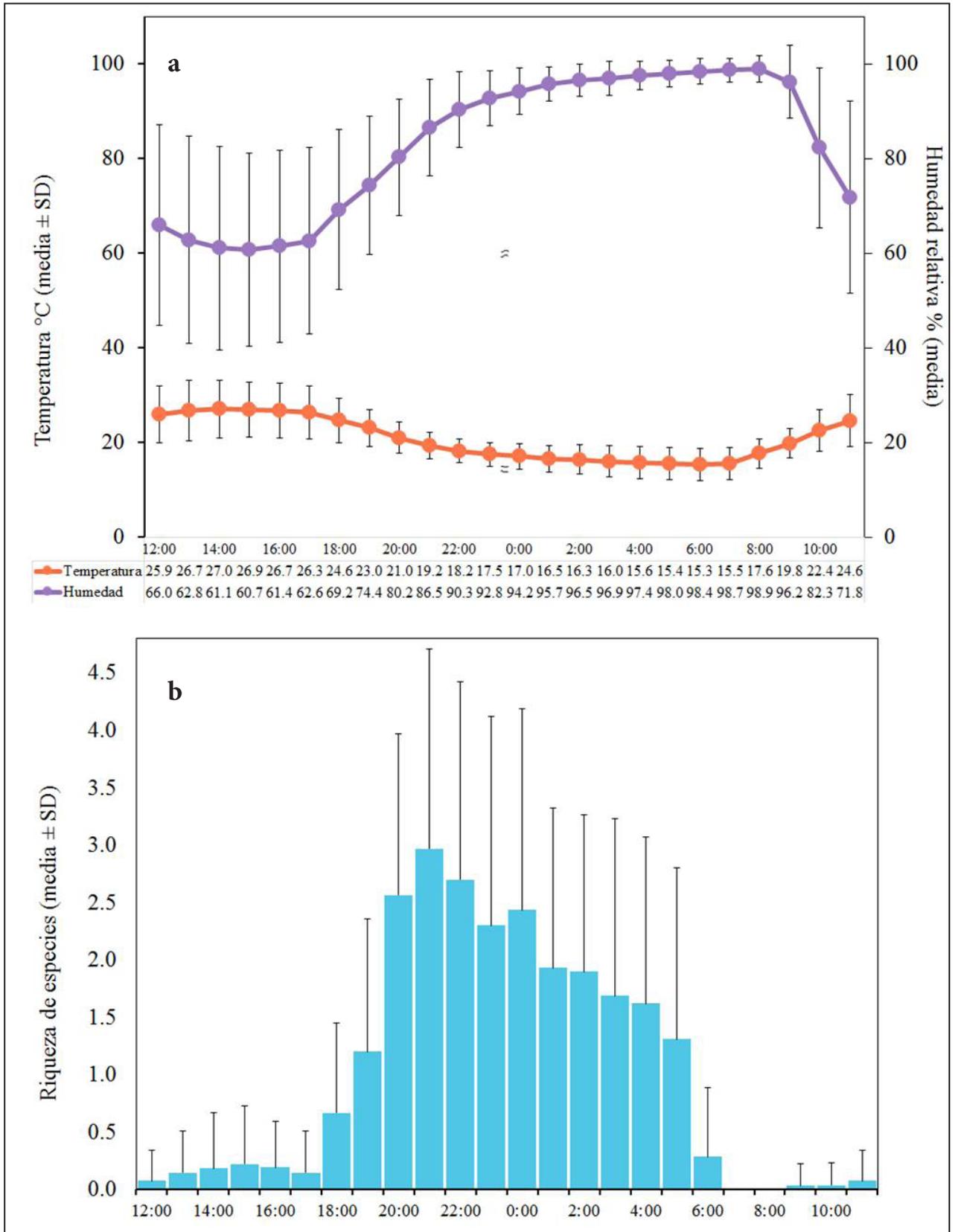


Figura 2. (a) Registros de temperatura, humedad relativa correspondiente a cada día estudiado. (b) Riqueza de especies detectadas en el período de estudio relevado (34 días, noviembre-enero) y riqueza durante el día del ensamble de anuros registrado.

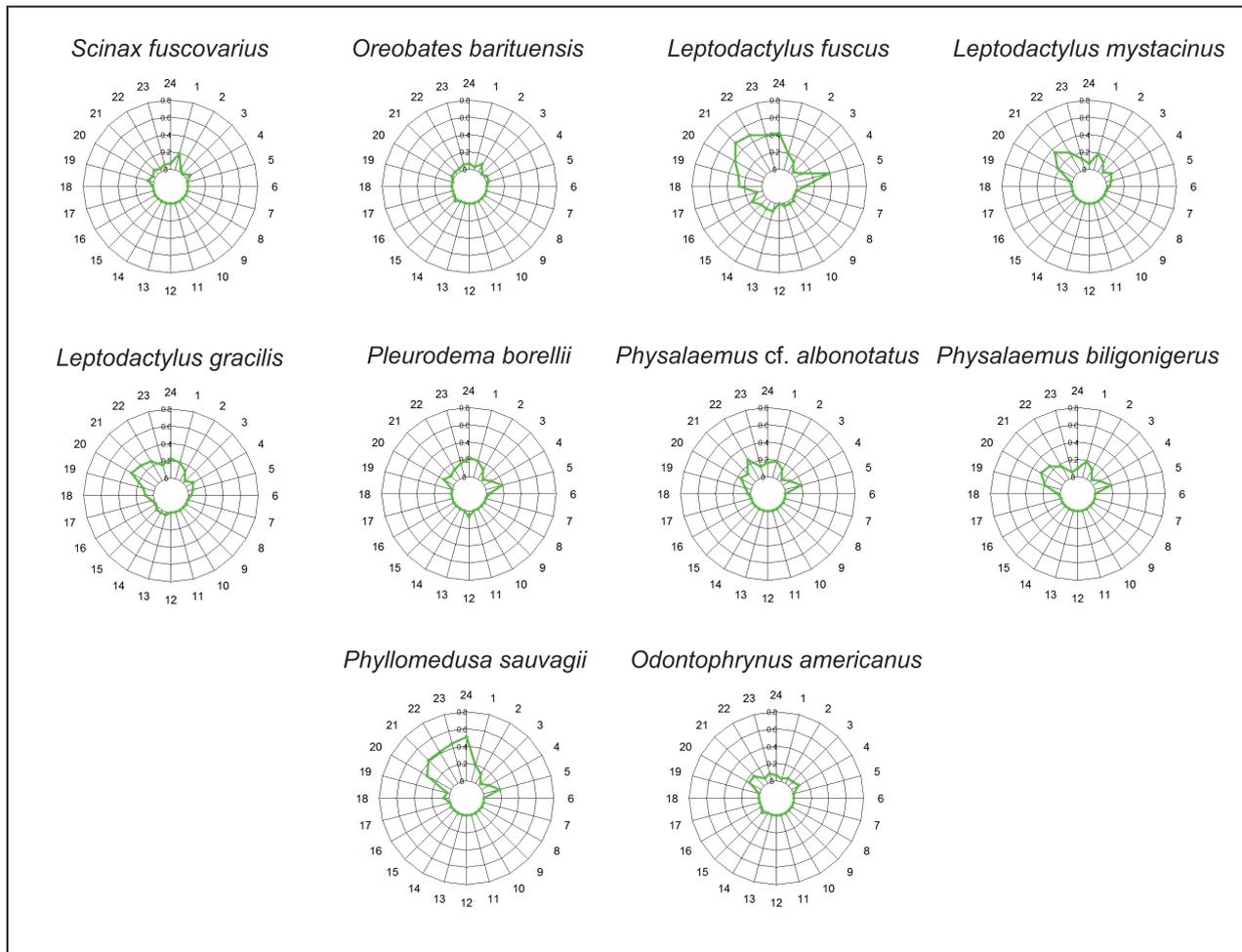


Figura 3. Patrones circadianos de actividad de vocalización de las especies de anfibios registrados en la Reserva Municipal de Usos Múltiples Serranía de Zapla, provincia de Jujuy, Argentina. Representando la tasa de cantos detectados en el total de grabaciones sobre 24 horas, para cada especie.

con picos de actividad entre las 20 y 21 hs. (Fig. 3).

La riqueza de especies y la presencia de actividad vocal mostraron una relación negativa y significativa con la temperatura del día, detectando un mayor número de vocalizaciones y especies durante la noche (Tabla 1). Se detectó además una relación positiva y significativa de la riqueza con la presencia de precipitaciones diarias registradas (Tabla 1). Los modelos resultantes para cada variable se presentan a continuación:

$$y_{\text{actividad}} = \mu + \chi_{\text{horas}} * \beta_{\text{horas}} + \chi_{\text{temperatura}} * \beta_{\text{temperatura}} + Z_{\text{días}} + \epsilon_{\text{actividad+días}}$$

$$y_{\text{riqueza.spp}} = \mu + \chi_{\text{horas}} + \chi_{\text{lluvia}} + \chi_{\text{temperatura}} + Z_{\text{días}} + \epsilon_{\text{riqueza*días}}$$

Donde χ_i corresponde a los factores fijos, Z_i corresponde a la matriz de los efectos aleatorios y ϵ_i corresponde al error.

Las especies seleccionadas, por su mayor representatividad en los registros bioacústicos son: *Leptodactylus fuscus*, deposita sus huevos en nidos

dentro de cavidades subterráneas, que son susceptibles a inundarse, y presentan larvas extróficadas (modo reproductivo 30); *Phyllomedusa sauvagii*, cuyos huevos, depositados en hojas o racimos, eclosionan en larvas exotróficas y luego caen a cuerpos de agua lénticos (modo 24); *Pleurodema borellii*, presenta huevos y larvas endotróficas que son depositados en cuerpos de agua lénticos (modo 8); y *Scinax fuscovarius*, que presenta huevos y larvas extróficadas, depositados en cuerpos de agua lénticos (modo 1) (Haddad y Prado, 2005). Se encontró una diferencia significativa entre el esfuerzo de canto de las cuatro especies seleccionadas (Kruskall Wallis $H= 39,92, p < 0,001$). Resultando en un esfuerzo de vocalización significativamente mayor por parte de *L. fuscus* y *P. sauvagii* con respecto a *P. borellii* y *S. fuscovarius* (Tabla 2). En cuanto a la relación entre la actividad de vocalización de las cuatro especies seleccionadas y las variables ambientales registradas, se encontraron resultados diferentes para cada

Tabla 1. Resultados de los modelos lineales generalizados mixtos para las variables presencia de actividad de vocalización y riqueza de especies vocalizando (por hora). β = estimador del modelo; EE= error estándar; z= parámetro; IC inf. = intervalo de confianza inferior; IC sup. = intervalo de confianza superior; w= peso del modelo.

	β	EE	z	IC inf.	IC sup.	peso (w)	p valor
Presencia de actividad						0,449	
Intercepto	2,449	0,406	6,023	1,78	3,118		
horas	0,06	0,01	4,67	0,041	0,086		< 0,01
temperatura	-0,157	0,02	-7,57	-0,192	-0,123		< 0,01
Riqueza de especies						0,841	
Intercepto	1,813	0,219	8,288	1,45	2,17		
horas	0,039	0,005	7,363	0,031	0,049		< 0,01
lluvia (presencia)	0,333	0,138	2,398	0,105	0,56		< 0,02
temperatura	-0,118	0,105	-11,19	-0,135	-0,101		< 0,01

Tabla 2. Resultados del análisis de Kruskal Wallis y del test de Dunn comparando los esfuerzos de vocalización de 4 especies: *Leptodactylus fuscus*, *Phyllomedusa sauvagii*, *Pleurodema borellii* y *Scinax fuscovarius*. N= número de días.

Especie	Test de Dunn	N	Medias	D.E.	Medianas	H	p
<i>L. fuscus</i>	A	27	6,59	3,85	6,00	36,94	<0,001
<i>P. sauvagii</i>	A	27	4,89	3,92	4,00		<0,001
<i>P. borellii</i>	B	27	2,04	3,24	0,00		<0,001
<i>S. fuscovarius</i>	B	27	0,70	1,56	0,00		<0,001

una (Tabla 3). El modelo que presentó el menor valor de AIC para la especie *L. fuscus* mostró un incremento en la probabilidad de que esta especie este vocalizando a medida que aumentan las horas del día y en presencia de otras especies vocalizando, mientras que presentó una asociación negativa con la temperatura (Tabla 3). La presencia de machos de *P. sauvagii* vocalizando tuvo una relación negativa y significativa con las variables temperatura ambiente y también mostró una relación positiva con los cantos de otras especies y la abundancia relativa (Tabla 3). La presencia de machos de *P. borellii* vocalizando mostró una relación negativa con las horas del día y una fuerte asociación positiva con los cantos de otras especies (Tabla 3). Por último, las vocalizaciones de *S. fuscovarius* sólo se relacionaron positivamente con los cantos de otras especies, según el mejor modelo elegido (Tabla 3).

Discusión

Con los resultados del presente trabajo se incrementó a 20 el total de especies de anuros registradas en la Reserva Municipal de Usos Múltiples Serranías de Zapla (Pereyra *et al.*, 2018). Este valor representa el 51 % del total de especies registradas para la ecorregión (Lavilla *et al.*, 2000) y el 83 % comparado

con el Parque Nacional Calilegua, que pertenece al área protegida más extensa en la provincia de Jujuy (Vaira, 2002). Con esta metodología se registró un 68% de las especies detectadas previamente para esta área natural protegida (Pereyra *et al.*, 2018), en sólo un sitio reproductivo y en 25 días de relevamiento. Teniendo en cuenta estos resultados, se puede considerar al monitoreo digital automatizado como una herramienta efectiva para el relevamiento de la riqueza de anuros en la ecorregión de las Yungas y que el monitoreo acústico pasivo debería ser utilizado como un método complementario a las técnicas estandarizadas de búsqueda activa Heyer *et al.*, 1994). Este método fue también comprobado por Avecedo y Villanueva-Rivera (2006) brindando una mejor calidad y cantidad de datos en comparación con los métodos tradicionales de conteos de especies (riqueza) de aves y anuros, a la vez que aporta valiosa información al estudio de los patrones de actividad temporal en anuros (Akmentins *et al.*, 2015; Peterson y Dorcas, 1994; Ospina *et al.*, 2013).

La mayor cantidad de especies vocalizando se concentró alrededor de las 21:00 hs, lo que concuerda con descripciones anteriores que destacaron a la actividad vocal de anuros como principalmente nocturna para la ecorregión de las Yungas (Vaira, 2002). El estudio se limitó a un solo sitio donde se forman

Tabla 3. Resultados de los modelos lineales generalizados mixtos para la actividad vocal de las cuatro especies seleccionadas. Se presenta el modelo con mejor ajuste según criterio de Akaike. β = estimador del modelo; EE= error estándar; z= parámetro; IC inf. = intervalo de confianza inferior; IC sup. = intervalo de confianza superior; W= peso del modelo.

	β	EE	z	IC inf.	IC sup.	peso (w)	p valor
<i>Leptodactylus fuscus</i>							0,32
Intercepto	-0,31	0,56	-0,54	-1,24	0,62		
temperatura	-0,09	0,02	-3,56	-0,14	-0,05		< 0,001
otras spp.	0,76	0,10	7,40	0,59	0,93		< 0,001
<i>Phyllomedusa sauvagii</i>							0,14
Intercepto	-8,75	1,86	-4,68	-11,82	-5,68		
temperatura	-0,10	0,04	-3,02	0,01	0,07		<0,05
abundancia relativa	0,18	0,04	3,43	0,07	0,25		<0,001
<i>Pleurodema borellii</i>							0,27
Intercepto	-9,73	2,45	-3,96	-13,78	-5,69		
hora del día	-0,11	0,03	-3,58	-0,18	-0,06		<0,001
otras spp.	1,15	0,19	5,88	0,83	1,47		<0,001
<i>Scinax fuscovarius</i>							0,12
Intercepto	8,99	2,07	-4,33	-8,93	-5,10		
otras spp.	0,80	0,21	3,7	0,49	1,14		<0,001

charcas temporarias y los registros se llevaron a cabo en coincidencia con el pico de actividad reproductiva de la mayoría de las especies que componen el ensamble, asimismo, se incorpora información valiosa escasamente abordada previamente para la ecorregión (Akmentins *et al.*, 2015; Pereyra *et al.*, 2016; Vaira, 2002). En el presente estudio se aporta una descripción más detallada del patrón circadiano de la actividad de vocalización y los horarios del día en que las especies presentan sus picos de actividad vocal, lo que resulta de utilidad a la hora de diseñar planes de monitoreo de diversidad de anuros en las selvas de Yungas.

Se registró una marcada diferencia en el esfuerzo diario de vocalización invertido por los machos de *Leptodactylus fuscus* y *Phyllomedusa sauvagii* con respecto a los de *Pleurodema borellii* y *Scinax fuscovarius*. El esfuerzo de vocalización casi continuo que presentaron las especies *L. fuscus* y *P. sauvagii* podría estar relacionado con los modos reproductivos especializados que presentan, donde sus puestas y el desarrollo temprano de las larvas ocurren fuera de los cuerpos de agua (Lucas *et al.*, 2008; Salica *et al.*, 2011; García *et al.*, 2013). De esta manera, los machos de estas especies pueden comenzar su actividad de vocalización antes de la

formación del cuerpo de agua temporario en el que se reproducen y sostenerla por períodos de tiempo prolongados luego de que se forman.

Las especies de un ensamble responden a más de una clave ambiental, lo cual se ve reflejado en las emisiones de sus cantos de anuncio (Schalk y Saenz, 2016). La actividad de vocalización de los machos de *Leptodactylus fuscus* fue la más constante entre las especies analizadas. La emisión de sus vocalizaciones estuvo influenciada por la hora del día y negativamente condicionada por la temperatura ambiente, lo cual indica que prefieren vocalizar durante las horas más frescas del día después del atardecer. Estudios previos muestran que las poblaciones de *L. fuscus* presentan una plasticidad en sus respuestas a variables climáticas, variando de acuerdo a la región geográfica en la que habitan (Maragno y Cechin, 2009). Poblaciones de *L. fuscus* que se reproducen en charcos temporarios en la ecorregión del Cerrado de Brasil, presentan un patrón diario de actividad de vocalización más acotado y disminuyen su actividad vocal a partir de las primeras horas de la madrugada (Lucas *et al.*, 2008). A su vez, estos autores no detectaron relaciones significativas entre el número de machos cantando y la temperatura ambiente. Lo mismo ocurre con otras especies del grupo *L. fuscus*,

en que la actividad de canto no muestra relación con variables abióticas, pero sí con la hora del día (Sanabria *et al.*, 2003; Bardier *et al.*, 2014; Jansen *et al.*, 2016). Esto sugiere que las especies del grupo *L. fuscus* tienen un comportamiento de vocalización estereotipado, con actividad crepuscular-nocturna y por lo general es independiente de factores ambientales como la temperatura y la humedad relativa ambiente.

En el caso de *Phyllomedusa sauvagii*, la actividad de los machos fue sostenida y casi continua durante todo el período relevado, además la emisión de cantos estuvo relacionada negativamente con la temperatura del aire, pero positivamente con la presencia de otras especies vocalizando y la abundancia relativa. La mayoría de las especies de *Phyllomedusa* del clado compuesto por *P. boliviana*, *P. sauvagii* y el grupo *P. burmeisteri* (Faivovich *et al.*, 2010), han sido reportadas como reproductores prolongados que vocalizan aperchados en la vegetación que rodea los cuerpos de agua durante la temporada de lluvias (Vaira, 2001; Abrunhosa y Wogel, 2004; Rodrigues *et al.*, 2007; Narvaes *et al.*, 2009; García *et al.*, 2013; Dias *et al.*, 2013; 2017). Este comportamiento de vocalización está generalmente asociado a una gran tenacidad y fidelidad al sitio de vocalización, con una defensa activa del territorio (Halloy y Espinoza, 2000; Jansen y Köhler, 2008; Dias *et al.*, 2017). Se ha reportado que el inicio de emisión de cantos de anuncio por parte de los machos de *P. iheringii* se da una hora a partir del anochecer (Abrunhosa y Wogel, 2004), coincidiendo con los resultados obtenidos en este estudio sobre la relación negativa entre la actividad vocal de *P. sauvagii* y la temperatura (machos vocalizando en horas más frías del día). Además, Abrunhosa y Wogel (2004) registraron un aumento sostenido en la actividad vocal de *P. iheringii* a medida que aumentaba la abundancia de machos en el sitio reproductivo. Este registro se condice con nuestros resultados obtenidos a partir de las relaciones entre los machos de *P. sauvagii* y la abundancia relativa de individuos vocalizando.

Pleurodema borellii es una de las especies con el período reproductivo más extenso en la ecorregión de Yungas, comenzando su actividad a finales del invierno y extendiéndose hasta comienzos del otoño (Vaira, 2002; Halloy, 2006). Esta extensión del período de actividad reproductiva no implica que los machos están continuamente activos, en cambio, estaría dada por múltiples eventos reproductivos (Halloy, 2006). En este estudio se detectaron vocali-

zaciones de *P. borellii* mayormente durante la noche y asociados a las precipitaciones. Estos resultados contrastan con lo reportado por Vaira (2002) para el Parque Nacional Calilegua, en donde la especie presenta también actividad de vocalización diurna. Esto demuestra que esta especie es bastante plástica en cuanto a su comportamiento reproductivo. Además, se detectó una fuerte asociación positiva entre machos de *P. borellii* y la presencia de otras especies vocalizando. Previamente se ha postulado que divergencia en las señales acústicas emitidas por *P. thaul* podría ser explicada por fuertes interacciones entre machos de distintas poblaciones (Velásquez, 2014).

Scinax fuscovarius presentó una actividad vocal esporádica y por lo general luego de precipitaciones, al igual que lo reportado para otras regiones (Kopp y Eterovick, 2006; Schalk y Saenz, 2015). En toda su distribución geográfica *S. fuscovarius* presenta actividad reproductiva durante extensos períodos del año, de hasta cinco meses, por lo que se considera a la especie como un reproductor prolongado (Haddad y Sazima, 1992; Kwet y Di-Bernardo, 1999; Norman y Naylor, 1994). Sin embargo, se trata de una especie oportunista, demostrando un comportamiento reproductivo similar al de *P. borellii*.

La actividad de vocalización de los machos de las cuatro especies seleccionadas en el sitio estudiado estuvo asociada positivamente a la presencia de vocalizaciones de otras especies del ensamble. El contexto social puede influir de una manera determinante en el éxito reproductivo de los anuros adultos (Hettyey y Pearman, 2003) y en la elección de parejas por parte de las hembras (Candolin, 2003). Las respuestas más comunes a las vocalizaciones de otros anuros se reflejan mediante un aumento en la duración y la tasa de emisión de sus cantos de anuncio (Gerhardt y Huber, 2002).

A pesar de que las especies analizadas se clasifican como reproductores continuos, estas presentan un comportamiento de reproducción dinámico (Nichols *et al.*, 1976; Schalk y Saenz, 2015). Por ejemplo, *Leptodactylus fuscus* y *Phyllomedusa sauvagii* presentaron un patrón de reproducción continua bien definida, mientras que *Pleurodema borellii* y *Scinax fuscovarius* presentaron una estrategia de reproducción oportunista, más cercano al de una estrategia explosiva (Wells, 1977). Este estudio brinda información novedosa sobre los esfuerzos de cantos de especies de anuros con distintos modos reproductivos que habitan en las selvas de Yungas y el rol de las claves ambientales como disparadores

de los comportamientos reproductivos de algunas de estas especies. Así mismo, en los últimos años se ha evidenciado la falta de información sobre las posibles respuestas de los anuros pertenecientes a regiones con elevada riqueza frente a cambios en las condiciones ambientales (Ficetola y Maiorano, 2016).

Estudiar la influencia que ejercen las condiciones ambientales sobre la actividad de vocalización en especies de anuros es de gran utilidad para comprender los posibles efectos de los eventos climáticos extremos cada vez más frecuentes producto de la crisis climática global sobre esta fase sensible del ciclo de vida de los anuros (Jansen *et al.*, 2009). A su vez, promover el uso de técnicas de monitoreo pasivas, como grabadores digitales automatizados aplicándolos en escalas espacio-temporales más grandes, podría reflejar los patrones reproductivos de los anuros en Yungas a lo largo de las estaciones del año.

Agradecimientos

Esta investigación fue financiada por los subsidios Sector UNJu 2014 y PIO-Conicet 094 y PICT-2016-2021. Los autores agradecen a la Dra. Ayup M. y al Instituto de Ecología Regional (IER-CONICET) por el préstamo del grabador digital automatizado. Al CPA CONICET C. Cabrera, por su colaboración con la confección del mapa. Los permisos de investigación científica fueron otorgados por la comisión municipal de Palpalá y la Dirección Provincial de Políticas Ambientales y Recursos Naturales de la provincia de Jujuy, Argentina.

Literatura citada

Abrunhosa, P.A. & Wogel, H. 2004. Breeding behavior of the leaf-frog *Phyllomedusa burmeisteri* (Anura: Hylidae). *Amphibia-Reptilia* 25: 125-135.

Acevedo, M.A. & Villanueva-Rivera, L.J. 2006. Using automated digital recording systems as effective tools for the monitoring of birds and amphibians. *Wildlife Society Bulletin* 34: 211-214.

Akmentins, M., Pereyra, L., Sanabria, E. & Vaira, M. 2015. Patterns of daily and seasonal calling activity of a direct-developing frog of the subtropical Andean forests of Argentina. *Bioacoustics* 24: 89-99.

Bardier, C., Canavero, A. & Maneyro, R. 2014. Temporal and spatial activity patterns of three species in the *Leptodactylus fuscus* group (Amphibia: Leptodactylidae). *The American Biology Teacher* 9: 106-113.

Bioacoustics Research Program. 2017. Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.5) [Computer software]. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology.

Burkart, R., Bárbaro, N.O., Sánchez, R.O. & Gómez, D.A. 1999. Eco-regiones de la Argentina. Buenos Aires. Presidencia

de la Nación Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable, Administración de Parques Nacionales.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretical approach. New York: Springer-Verlag.

Brandes, S.T. 2008. Automated sound recording and analysis techniques for bird surveys and conservation. *Bird Conservation International* 18: 163-173.

Bridges, A. S. & Dorcas, M. E. 2000. Temporal Variation in Anuran Calling Behavior: Implications for Surveys and Monitoring Programs. *Copeia* 2000: 587-592

Canavero, A., Arim, M., Naya, D.E., Camargo, A., Da Rosa, I. & Maneyro, R. 2008. Calling activity patterns in an anuran assemblage: the role of seasonal trends and weather determinants. *North-Western Journal of Zoology* 4: 29-41.

Candolin, U. 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 78: 575-595.

Carey, C. & Alexander, M.A. 2003. Climate change and amphibian declines: is there a link? *Diversity and Distributions* 9: 111-121.

Dias, T.M., Maragno, F.P., Madalozz, B., Prado, C. & Cechin, S.Z. 2013. Breeding sites of the leaf frog *Phyllomedusa tetraploidea* (Hylidae: Phyllomedusinae) in a forest remnant in southern Brazil. *North-Western Journal of Zoology* 9: 422-424.

Dias, T.M., dos Santos, T.G., Maragno, F.P., Oliveira, V.F., Lima, C. & Cechin, S.Z. 2017. Breeding biology, territoriality, and reproductive site use by *Phyllomedusa iheringii* (Anura: Phyllomedusidae) from the South American Pampa in Brazil. *Salamandra* 53: 257-266.

Donnelly, M.A. & Crump, M.L. 1998. Potential effects of climate change on two neotropical amphibian assemblages. *Climatic Change* 39: 541-561.

Entrocassi, F.G. 2015. Estudio de los bosques subtropicales de montaña de la Reserva Ecológica de Uso Múltiple Serranías de Zapla (Jujuy, Argentina): Composición florística, distribución de la vegetación y caracterización bioclimática. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, Fac. Farmacia, Dept. Biología Vegetal II.

Faivovich, J., Haddad, C.F.B., Baeta, D., Jungfer, K.H., Alvares, G.F., Brandao, R.A. & Wheeler, W.C. 2010. The phylogenetic relationships of the charismatic poster frogs, *Phyllomedusinae* (Anura: Hylidae). *Cladistics* 26: 227-261.

Ficetola, G.F. & Maiorano, L. 2016. Contrasting effects of temperature and precipitation change on amphibian phenology, abundance and performance. *Oecologia* 181: 683-693.

García, C.G., Lescano, J.N. & Leynaud, G.C. 2013. Oviposition-site selection by *Phyllomedusa sauvagii* (Anura: Hylidae): An arboreal nester inhabiting arid environments. *Acta Oecologica* 51: 62-65.

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

Haddad, C.F.B. & Sazima, I. 1992. Anfíbios anuros da Serra do Japi. *En: História Natural da Serra do Japi: Ecologia e preservação de uma área florestal do Sudeste do Brasil.* pp 188-211. Morellato, L.P.C., (Ed.). Campinas, Editora da Unicamp/FAPESP.

Haddad, C.F.B. & Prado, C.P. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest

- of Brazil. *BioScience* 55: 207-217.
- Halloy, M. & Espinoza, R.E. 2000. Territorial encounters and threat displays in the neotropical frog *Phyllomedusa sauvagii* (Anura: Hylidae). *Herpetological Natural History* 7: 175-180.
- Halloy, M. 2006. Choice of oviposition site in *Pleurodema borellii* (Leptodactylidae): importance of conspecific tadpole size. *South American Journal of Herpetology* 1: 72-78.
- Hetttyey, A. & Pearman, P.B. 2003. Social environment and reproductive interference affect reproductive success in the frog *Rana latastei*. *Behavioral Ecology* 14: 294-300.
- Heyer, W.R.; McDiarmid, R.W.; Donnelly, M. & Hayek, L. 1994. Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Hillman, S.S. 2009. Ecological and environmental physiology of amphibians. Oxford University Press.
- Jansen, M. & Kohler, J. 2008. Intraspecific combat behavior of *Phyllomedusa boliviana* (Anura: Hylidae) and the possible origin of visual signaling in nocturnal treefrogs. *Herpetological Review* 39: 290.
- Jansen, M., Schulze, A., Werding, L. & Streit, B. 2009. Effects of extreme drought in the dry season on an anuran community in the Bolivian Chiquitano region. *Salamandra* 45: 233-238.
- Jansen, M., Masurowa, A. & O'Hara, R.B. 2016. Temporal variation, duty cycle, and absolute calling effort during sustained calling of *Leptodactylus mystacinus* (Anura: Leptodactylidae). *Salamandra* 52: 328-336.
- Köhler, J., Jansen, M., Rodríguez, A., Kok, P.J.R., Toledo, L.F., Emmrich, M., Glaw, F., Haddad, C., Liver Rödel, M. & Vences, M. 2017. The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods and recommendations for best practice. *Zootaxa* 4251: 1-124.
- Kopp, K. & Eterovick, P.C. 2006. Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in Southeastern Brazil. *Journal of Natural History* 40: 1813-1830.
- Kwet, A. & Di-Bernardo, M. 1999. Pro Mata Anfíbios. Amphibian. Porto Alegre (Brazil): Edipucrs.
- Lambert, K.T., & McDonald, P.G. 2014. A low-cost, yet simple and highly repeatable system for acoustically surveying cryptic species. *Austral Ecology* 39: 779-785.
- Lammers, M.O., Brainard, R.E., Au, W.W., Mooney, T.A. & Wong, K.B. 2008. An ecological acoustic recorder (EAR) for long-term monitoring of biological and anthropogenic sounds on coral reefs and other marine habitats. *The Journal of the Acoustical Society of America* 123: 1720-1728.
- Lavilla, E.O., Vaira, M., Ponssa, M.L., & Ferrari, L. 2000. Batracofauna de las Yungas Andinas de Argentina: una síntesis. *Cuadernos de Herpetología* 14: 5-26.
- Lavilla, E.O. & Heatwole, H. 2010. Status of amphibian conservation and decline in Argentina: 30-78. *En: Heatwole, H.; Barrio-Aromós, C.L. & Wilkinson, J.W. (eds.). Amphibian Biology. Volume 9. Status of decline of amphibians of Western hemisphere. Issue number 1: Paraguay, Chile and Argentina. Surrey Beatty & Sons, Australia.*
- Lucas, E.M., Brasileiro, C.A., Oyamaguchi, H.M. & Martins, M. 2008. The reproductive ecology of *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae): new data from natural temporary ponds in the Brazilian Cerrado and a review throughout its distribution. *Journal of Natural History* 42: 2305-2320.
- Maragno, F.P. & Cechin, S.Z. 2009. Biología reproductiva de *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae) em clima subtropical, Rio Grande de Sul. *Iheringia Série Zoológica* 99: 237-241.
- Measey, G.J., Stevenson, B.C., Scott, T., Altwegg, R. & Borchers, D.L. 2017. Counting chirps: acoustic monitoring of cryptic frogs. *Journal of Applied Ecology* 54: 894-902.
- Moreira, L.F.B., Machado, I.F., Lacerda, A. & Maltchik, L. 2007. Calling period and reproductive modes in an anuran community of a temporary pond in southern Brazil. *South American Journal of Herpetology* 2: 129-135.
- Moreira, L.F.B. & Maltchik, L. 2012. Assessing patterns of nestedness and co-occurrence in coastal pond anuran assemblages. *Amphibia-Reptilia* 33: 261-271.
- Narvaes, P., Bertoluci, J. & Rodrigues, M.T. 2009. Composição, uso de hábitat e estações reprodutivas das espécies de anuros da floresta de restinga da Estação Ecológica Juréia-Itatins, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 9: 117-123.
- Nichols, J.D., Conley, W., Batt, B. & Tipton, A.R. 1976. Temporally dynamic reproductive strategies and the concept of r- and K-selection. *The American Naturalist* 110: 995-1005.
- Norman, D. 1994. Anuros y reptiles del Chaco Paraguayo = Amphibians and reptiles of the Paraguayan Chaco. *Heredia, CR: D. Norman* 597.6: N842a
- Ospina, O.E., Villanueva-Rivera, L.J., Corrada-Bravo, C.J. & Aide, T.M. 2013. Variable response of anuran calling activity to daily precipitation and temperature: implications for climate change. *Ecosphere* 4: 1-12.
- Parris, K.M. 2004. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. *Ecograph*, 27: 392-400.
- Pereyra, L.C., Akmentins, M.S., Sanabria, E.A. & Vaira, M. 2016. Diurnal? Calling activity patterns reveal nocturnal habits in the aposematic toad *Melanophryniscus rubriventris*. *Canadian Journal of Zoology* 94: 497-503.
- Pereyra, L.C., Akmentins, M.S., Vaira, M. & Moreno, C.E. 2018. Disentangling the multiple components of anuran diversity associated to different land-uses in Yungas forests, Argentina. *Animal Conservation* 21: 396-404.
- Peltzer, P.M. & Lajmanovich, R.C. 2007. Amphibians. Pp. 327-340. *En: The Middle Paraná River. Springer, Berlin, Heidelberg.*
- Peterson, C.R. & Dorcas, M.E. 1994. Automated data acquisition: 47-57. *En: Heyer, W.R.; McDiarmid, R.W.; Donnelly, M. & Hayek, L. (eds.). Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.*
- Rodrigues, D.J., Uetanabaro, M. & Lopes, F.S. 2007. Breeding biology of *Phyllomedusa azurea* Cope, 1862 and *P. sauvagii* Boulenger, 1882 (Anura) from the Cerrado, central Brazil. *Journal of Natural History* 41: 1841-1851.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2016.
- Saenz, D., Fitzgerald, L.A., Baum, K.A. & Conner, R.N. 2006. Abiotic correlates of anuran calling phenology: the importance of rain, temperature, and season. *Herpetological Monographs* 20: 64-82.
- Salica, M.J., Haad, M.B., Candiotti, F.V. & Faivovich, J. 2011. Early development of two species of *Phyllomedusa* (Anura: Phyllomedusinae). *Salamandra* 47: 144-154.
- Sanabria, E.A., Quiroga, L.B. & Acosta, J.C. 2003. Ecología térmica de *Leptodactylus ocellatus* (Linnaeus, 1758) en los bañados de Zonda, San Juan, Argentina. *Cuadernos de*

- Herpetología* 17: 127-129.
- Sinsch, U., Lümekemann, K., Rosar, K. & Dehling, J.M. 2012. Acoustic niche partitioning in an anuran community inhabiting an Afromontane wetland (Butare, Rwanda). *African Zoology* 47: 60-73.
- Schalk, C.M. & Saenz, D. 2016. Environmental drivers of anuran calling phenology in a seasonal Neotropical ecosystem. *Austral Ecology* 41: 16-27.
- Steelman, C.K. & Dorcas, M.E. 2010. Anuran calling survey optimization: developing and testing predictive models of anuran calling activity. *Journal of Herpetology* 44: 61-68.
- Straneck, R., de Olmedo, E.V. & Carrizo, G.R. 1990. Catálogo de voces de anuros argentinos. LOLA, Buenos Aires.
- Saenz, D., Fitzgerald, L. A., Baum, K.A. & Conner, R.N. 2006. Abiotic correlates of anuran calling phenology: the importance of rain, temperature, and season. *Herpetological Monographs* 20: 64-82.
- Sullivan, B. & Wagner, W. 1988. Variation in advertisement and release calls, and social influences on calling behavior in the Gulf Coast Toad (*Bufo valliceps*). *Copeia*, 1988: 1014-1020.
- Taigen, T.L. & Wells, K.D. 1985. Energetics of vocalization by an anuran amphibian (*Hyla versicolor*). *Journal of Comparative Physiology B* 155: 163-170.
- Tárano, Z. 2010. Advertisement calls and calling habits of frogs from a flooded savanna of Venezuela. *South American Journal of Herpetology* 5: 221-240.
- Todd, M. J., Cocklin, R. R. & Dorcas, M. E. 2003. Temporal and spatial variation in anuran calling activity in the western Piedmont of North Carolina. *Journal of the North Carolina Academy of Science* 119: 103-110.
- Toledo, L.F., Martins, I.A., Bruschi, D.P., Passos, M.A., Alexandre, C. & Haddad, C.F. 2015. The anuran calling repertoire in the light of social context. *Acta Ethologica* 18: 87-99.
- Urbina-Cardona, J.N., Olivares-Pérez, M. & Reynoso, V.H. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 132: 61-75.
- Vaira, M. 2001. Breeding biology of the leaf frog, *Phyllomedusa boliviana* (Anura: Hylidae). *Amphibia-Reptilia*, 22: 421-429.
- Vaira, M. 2002. Anurans of a subtropical montane forest in northwestern Argentina: ecological survey and a proposed list of species of conservation concern. *Biodiversity & Conservation* 11: 1047-1062.
- Vaira, M.; Pereyra, L.C.; Akmentins, M.S. & Bielby, J. 2017. Conservation status of amphibians of Argentina: An update and evaluation of national assessments. *Amphibian & Reptile Conservation*, 11: 36-44.
- Velásquez, N.A. 2014. Geographic variation in acoustic communication in anurans and its neuroethological implications. *Journal of Physiology* 108: 167-173.
- Wells, K.D. & Taigen, T.L. 1986. The effect of social interactions on calling energetics in the gray treefrog (*Hyla versicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 9-18.
- Wells, K. D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour* 25, 666-693.
- Wells, K.D. 2007. The ecology and behavior of Amphibians. The University of Chicago Press Chicago and London.
- Willacy, R.J., Mahony, M. & Newell, D.A. 2015. If a frog calls in the forest: Bioacoustic monitoring reveals the breeding phenology of the endangered Richmond Range mountain frog (*Phyllorhina richmondensis*). *Austral Ecology* 40: 625-633.