



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA  
BIODIVERSIDADE**

**Influência da altitude para variabilidade acústica e importância dos sinais acústicos para  
dispersão em anuros**

**Orientador: Mirco Solé  
e-mail: mksole@uesc.br**

**Nome do Candidato: Lidiane Gomes  
e-mail: diane.gomes@yahoo.com.br**

**Nível: Doutorado**

**Linha de pesquisa do curso na qual o projeto se encaixa: Ecologia e conservação de  
populações.**

**Ilhéus 09/11/2017**

## RESUMO

O sinal acústico é um dos sinais mais utilizados para a comunicação em anuros. Esses sinais atuam diretamente na seleção sexual. Assim, a diversificação dos cantos pode interferir no reconhecimento intraespecífico, podendo acarretar isolamento reprodutivo. Muitas questões sobre comunicação acústica em anuros ainda precisam ser estudadas, tanto para compreender os fatores que interferem nas vocalizações, quanto para compreender o papel da comunicação acústica em anuros, pois esses são usualmente ligados a reprodução. Assim, pretendemos testar o efeito de elevadas altitudes para diferenciação dos parâmetros acústicos dentro de uma mesma espécie. Iremos verificar o efeito de fatores ambientais como pressões seletivas nas espécies que vocalizam em altas altitudes, nesses ambientes fatores abióticos, como rajadas de vento, podem atrapalhar a propagação do som. Assim esperamos que espécies possuam parâmetros acústicos que beneficie a propagação do canto nesses ambientes. Pretende-se ainda verificar o efeito da comunicação acústica para orientação de anuros, investigando se esse efeito pode variar conforme o ambiente em que os anuros habitam. Para testar nossas hipóteses serão realizadas gravações dos cantos dos anuros e também experimentos de propagação de cantos.

**Palavras chave:** Comunicação acústica, evolução, dispersão, variação altitudinal, comunicação animal.

## INTRODUÇÃO

Em anuros, os sinais acústicos, chamados de cantos, são inatos (Narins et al., 2006) e espécies que não vocalizam são raras (Gerhardt and Huber, 2002). A comunicação acústica em anuros atua diretamente na seleção sexual, pois o sistema de reconhecimento intraespecífico pode ser afetado por alterações na estrutura dos sinais acústicos, podendo acarretar em isolamento reprodutivo entre populações (Gerhardt and Huber, 2002). Assim, é esperado que pressões seletivas atuem na produção dos sinais acústicos pelos indivíduos, maximizando a propagação do sinal pelos emissores, levando os receptores a apresentarem estratégias para detecção desses sinais (Forrest, 1994; Morton, 1975; Wiley and Richards, 1978).

A evolução e diferenciação de sinais acústicos de anuros são usualmente atribuídas a alguns fatores abióticos, como a temperatura, ou a fatores bióticos como massa corporal e comportamento (Gerhardt, 1991). Características geográficas do ambiente também são consideradas fatores responsáveis pela evolução e diferenciação de sinais acústicos. Variações dos sinais acústicos intraespecíficos são observados em grupos alopátrico ou parapátrico e

geralmente são associados à distância geográfica (Amézquita et al., 2009; Kaefer et al., 2012; Prohl et al., 1998) ou interposição de barreiras vicariantes (Kaefer et al., 2012; Simões et al., 2008). Entretanto, estudos que verificam a influência de elevadas altitudes para diferenciação da comunicação acústica, entre populações, não são conhecidos.

Gradientes altitudinais sofrem com alterações na temperatura, outros fatores como luminosidade e umidade também podem variar, esses fatores podem influenciar diversos atributos da história de vida dos organismos (Liu et al., 2012). Nesses ambientes os anuros poderiam sofrer com alteração de fatores abióticos. Características do ambiente de vocalização, como ruído abiótico, causado pelo som do vento ou riachos (Goutte et al., 2016; Röhr et al., 2015). Pressões seletivas impostas pelo ambiente pode modificar a vocalização. Estudos relataram que espécies que habitam em locais de bastante ruído, como riachos, possuem uma frequência dominante mais elevada que a esperada para os seus tamanhos, indicando que a seleção para altas frequências dominantes ocorreu apesar da limitação morfológica (Goutte et al., 2016).

A influência da comunicação acústica para dispersão das espécies é pouco evidenciado em anuros, grande parte dos estudos mostraram que os anuros são atraídos pelo som de um coro nas épocas reprodutivas (Buxton et al., 2015; Gerhardt and Klump, 1988; Höbel and Christie, 2016). Recentemente foi verificado para duas espécies de anuros que essas se orientam através da percepção dos parâmetros temporais transmitidos através do som de um coro (Vélez et al., 2017). Em anuros, as características acústicas escolhidas para orientação parecem ser diversificadas conforme a espécie (Vélez et al., 2017).

Existem ainda muitas questões sobre comunicação acústica em anuros que precisam ser estudadas. Neste sentido, pretendemos verificar se a vocalização de espécies que apresentem distribuição em áreas com elevada altitude, pode gerar uma diferenciação acústica em populações de anuros. Se existe características acústicas comuns a várias espécies que vocalizem em áreas de altitudes e se essas características garantem uma maior eficiência da comunicação nestes ambientes. Pretendemos também, compreender como as características acústicas podem induzir a orientação de anuros para novos habitats.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo Geral**

Investigar o efeito de altas altitudes na diversificação acústica, e como filtro ambiental na especialização do canto em anuros e verificar quais fatores acústicos atuariam na dispersão dos anuros

### **Objetivos Específicos**

- Analisar a influência de elevadas altitudes como um fator de diferenciação acústica intraespecífica;
- Analisar se elevadas altitudes pode ser responsáveis por características acústicas semelhantes nestes ambientes;
- Verificar se indivíduos que vocalizam em altas altitudes possuem características acústicas para maximizar a propagação nesses ambientes;
- Verificar quais os tipos de sinais acústicos pode interferir na dispersão das espécies de anuros;
- Verificar se a influência do sinal acústico para dispersão vai variar conforme o habitat dos indivíduos.

### **JUSTIFICATIVA**

Compreender os fatores ambientais que podem ser responsáveis pela diferenciação acústica em anuros é um campo que ainda está em desenvolvimento. Alguns trabalhos vêm mostrando que a vocalização dos anuros podem ser modificadas por fatores ambientais, mas, ainda existe poucas informações a cerca de quais fatores ambientais podem influenciar e se essa modificação da vocalização poderia interferir nas formas de propagação do sinal e na recepção dos mesmos. Ainda, quais as consequências da modificação para os indivíduos, uma vez que para anuros comunicação acústica está diretamente atrelada a reprodução.. Um outro campo da comunicação acústica em anuros ainda é menos explorado e relaciona o poder de comunicação acústica para dispersão de anuros para outros locais. Anuros poderiam ser guiados através da paisagem sonora para outros locais, reconhecendo através dos sons ambientes locais favoráveis. Compreender os mecanismos usados para o deslocamento dos anuros de um ambiente para outro pode ser utilizado diretamente em estratégias de conservação. Com aves foi mostrado que essas passaram a ocupar locais em processo de restauração depois que foram induzidas para esses ambientes através da comunicação acústica.

### **HIPÓTESES E PREVISÕES**

## **Efeito de elevadas altitudes na diversificação e na propagação acústica**

H1: Elevadas altitudinal atua diversificação dos cantos entre populações

- Indivíduos que vocalizem em ambientes de elevadas altitudes possuirão cantos com frequência dominante mais baixa;
- Amplitudes mais altas serão encontradas em indivíduos que vocalizam em altitudes mais elevadas;
- A duração do canto será menor em indivíduos que vocalizam em altitudes mais elevadas.

## **Para verificar o efeito da altitude como filtro ambiente**

H1: Espécies que vocalizem em ambiente de altitudes elevadas possuem parâmetros acústicos semelhantes

- Espécies que vocalizem em locais de elevadas altitudes terão amplitude de canto mais altas;
- Espécies que vocalizem em locais de elevadas altitudes terão frequência dominante mais altas.

H2: Indivíduos que vocalizam em altas altitudes possuem parâmetros acústicos para maximizar a propagação neste ambiente

- Cantos com frequência mais alta propagarão de forma mais eficiente em ambientes de elevadas altitudes;
- Cantos de indivíduos de elevadas altitudes com amplitude mais elevadas propagarão de forma mais eficiente neste ambiente;
- Cantos com menor número de elementos propagarão de forma mais eficiente em ambientes de elevadas altitudes;

## **Investigar como a comunicação acústica atua na dispersão dos anuros**

H1: Os tipos de sinais acústicos interferem na dispersão das espécies de anuros

- Espécies de ampla distribuição responderão a estímulos acústicos de um coro
- Espécies de ampla distribuição responderão a estímulos acústicos de coespecífico

- Espécie de distribuição mais restrita responderá apenas a estímulo acústico intraespecífico

H2: Em locais com escassez de ambientes reprodutivos as espécies dispersarão mais por meio da comunicação acústica do que em ambientes com uma quantidade maior de ambientes reprodutivos.

- Em ambientes mais secos, como a Caatinga, as espécies responderão mais a estímulos acústicos
- Em ambientes com maior localidade de ambientes reprodutivos, como a Mata Atlântica, as espécies responderão menos a estímulos acústicos

## **MATERIAIS E MÉTODOS**

### **1. Gradiente altitudinal atua na diversificação dos cantos entre populações**

*Local de estudo* – Para verificar se a altitude atua na diversificação dos cantos de anuros, realizaremos a coleta na região da Chapada Diamantina. Selecionaremos cinco espécies que tenha ocorrência em alguma área estudada e também em outras localidades de menor altitude. As localidades de coleta serão escolhidas quando delimitarmos a espécie estudada.

*Procedimentos em campo* – Os machos que estiverem vocalizando nos locais de coleta serão gravados individualmente a uma distância de 50 cm, para gravação usaremos um gravador Marantz profissional PMD661 acoplado a um microfone unidirecional Sennheiser ME 66. Os indivíduos gravados serão capturados e soltos no final da coleta.

Registraremos o peso e o comprimento rostro-cloacal (CRC), por meio de balança e paquímetro (precisão de 0,1 mm). Mediremos a temperatura e umidade do ar, utilizando um termo higrômetro digital Minipa MV-363. Ainda, registraremos a altitude de cada indivíduo gravado e as distâncias geográficas de cada população gravada a partir das coordenadas geográficas de cada ponto, essas medidas serão realizadas através de um aparelho de GPS. Ainda, caracterizaremos o ambiente de vocalização de cada macho gravado.

*Análise dos Cantos* – os cantos serão analisados no programa computacional Raven Pro 1.5 (Bioacoustics Research Program, 2014). As propriedades acústicas analisadas para cada canto selecionado serão a duração do canto, o número de notas por canto, a duração das notas, a

duração do intervalo silencioso entre os cantos, a duração do intervalo silencioso entre a primeira e a segunda nota, a frequência mais baixa do canto, a frequência mais alta do canto, a frequência dominante, a intensidade e outros parâmetros acústicos que considerarmos pertinente. Para cada indivíduo gravado serão analisados todos os cantos da gravação e depois retirado à média dos parâmetros acústicos de cada indivíduo.

**Análise estatística** – Construiremos modelos lineares generalizados mistos (GLMM). Utilizando o parâmetro acústico avaliado como variável resposta e utilizaremos a altitude de cada indivíduo gravado, ambiente onde os indivíduos serão gravados e o código indicando quando os cantos são de uma mesma população como variáveis explicativas. As variáveis aleatórias serão a temperatura, distâncias geográficas e comprimento rostro-cloacal (CRC), essas estarão presentes em todos os modelos. Criaremos um modelo completo, contendo todas as variáveis explicativas e a interação entre elas, depois criaremos os modelos reduzidos contendo apenas as variáveis explicativas, sem interação, posteriormente criaremos os modelos com apenas uma variável explicativa. Depois, criaremos o modelo nulo contendo apenas a variável resposta e as aleatórias. Serão criados modelos para cada variável resposta, conforme modificaremos o parâmetro acústico. Para calcular o valor de  $p$  utilizamos razão de máxima verossimilhança, comparando os modelo. Todos os testes serão realizados no software R (R Core Team, 2011), usando o pacote "lme4" (Bates et al., 2015).

## **2. Espécies que vocalizem em ambiente de altitudes elevadas possuem parâmetros acústicos semelhantes**

**Local de estudo** – Realizaremos a coleta em regiões de elevadas altitudes, essas coletas ocorrerão em pontos com elevação superior a 1.000 metros, serão escolhidas 10 pontos que apresentem essas características. Todos os indivíduos em atividade vocal serão gravados para testar o efeito de elevadas altitudes como filtro ambiental.

**Procedimentos em campo** – Os machos que estiverem vocalizando nos locais de coleta serão gravados individualmente a uma distância de 50 cm, para gravação usaremos um gravador Marantz profissional PMD661 acoplado a um microfone unidirecional Sennheiser ME 66. Os indivíduos gravados serão capturados e soltos no final da coleta.

Registraremos o peso e o comprimento rostro-cloacal (CRC), por meio de balança e paquímetro (precisão de 0,1 mm). Mediremos a temperatura e umidade do ar, utilizando um termo higrômetro digital Minipa MV-363. Mediremos a altitude onde cada macho será gravado, através de um aparelho de GPS.

**Análise dos Cantos** – os cantos serão analisados no programa computacional Raven Pro 1.5 (Bioacoustics Research Program, 2014). As propriedades acústicas analisadas para cada canto selecionado serão a duração do canto, o número de notas por canto, a duração das notas, a duração do intervalo silencioso entre os cantos, a duração do intervalo silencioso entre a primeira e a segunda nota, a frequência mais baixa do canto, a frequência mais alta do canto, a frequência dominante, a intensidade e outros parâmetros acústicos que considerarmos pertinente. Para cada indivíduo gravado serão analisados todos os cantos da gravação e depois retirado à média dos parâmetros acústicos de cada indivíduo.

**Análise estatística** – Para verificar se a altitude pode atuar como filtro ambiental para os cantos de anuros aplicaremos uma abordagem de partição da variância em modelos de efeito misto (Nakagawa and Schielzeth, 2013). Que indica a proporção da variação composicional que é explicada pelo efeito abiótico unicamente (interpretada como mecanismo de filtro ambiental) e a explicação puramente espacial (interpretada como eventos estocásticos não relacionados ao filtro ambiental). Além disso, indica os fatores de filtro ambiental responsáveis pela organização da comunidade. Nos modelos mistos utilizaremos como variável resposta o parâmetro acústico. As variáveis explicativas serão altitude, tamanho do corpo (CRC), ambiente de vocalização e as variáveis aleatórias serão as espécies gravadas, temperatura e localidade. Utilizaremos os modelos lineares generalizados mistos (GLMM) para testar a significância de cada variável explicativa ( $p < 0,05$ ) e extrair o  $R^2$  ajustado da contribuição ambiental. Em caso de efeito aleatório significativo, separamos o  $R^2$  ambiental (interpretado como filtro ambiental) e  $R^2$  espacial (interpretado como eventos estocásticos) baseando-se na função “rsquared.glmm” (Nakagawa and Schielzeth, 2013). Todos os testes serão realizados no software R (R Core Team, 2011), usando o pacote "lme4" (Bates et al., 2015) e "arm" (Gelman et al., 2016).

## **2.1 Indivíduos que vocalizam em altas altitudes possuem parâmetros acústicos para maximizar a propagação neste ambiente**

**Local de estudo** – Realizaremos um experimento de propagação de som em três ambientes. O ambiente onde a espécie estudada foi gravada, na região de Chapada Diamantina e em um ambiente contrastante, conforme a distribuição da espécie. Realizaremos ainda o experimento de propagação de som em um local onde poderemos controlar o efeito de ruído de fundo e características do ambiente, como vento, esse ambiente servirá como controle.



**Procedimentos em campo** – Utilizaremos cantos gravados anteriormente (1.1) no experimento, buscaremos um número amostral de 30 indivíduos de cada espécie. Construiremos uma faixa de som contendo 60 cantos.

Essa faixa sonora será reproduzida a 1m do solo, nos três locais onde realizaremos o experimento, através de uma caixa amplificadora (Roland cub 80x) e serão a diferentes distâncias (1m, 2m, 4m, 8m, 16m e 32m). Utilizaremos um decibelímetro *Icel Manaus* DI-4200 para garantir o mesmo nível de saída de som da caixa amplificadora em todas as reproduções. No início do experimento, em cada ponto, mediremos a temperatura e umidade com um termohigrômetro digital Minipa MV-363 e mediremos a velocidade do vento com anemômetro digital. Para gravar os cantos, usaremos um gravador Marantz profissional PMD661 acoplado a um microfone unidirecional Sennheiser ME 66.

**Análise dos Cantos** – Para verificar os efeitos da transmissão do sinal ao longo da propagação, estimamos a degradação do som através da *correlação espectral* e *correlação envelope*. Analisaremos os dados através do programa computacional R (R Core Team, 2011) e o pacote de análise de som Seewave (Suer et al., 2008).

**Análise estatística** – Usaremos modelos lineares generalizados mistos (GLMM). Utilizando correlação envelope como variável resposta e distância de gravação, habitat de emissão do canto e habitat onde realizamos o experimento como variáveis explicativas. O código de cada canto foi inserido como variável aleatória, para informar ao nosso modelo a existência de pseudoreplicas, pois cada canto regravado de um único indivíduo em diferentes locais e distâncias são pseudoreplicas. Também, velocidade do vento e temperatura foram adicionadas no modelo como variáveis aleatórias. As variáveis aleatórias estão presentes em todos os modelos. Criaremos o modelo completo, contendo todas as variáveis explicativas e a interação entre habitat de emissão do canto e habitat onde realizamos o experimento. Criaremos também o modelo reduzido com as três variáveis explicativas e outros três modelos reduzidos contendo apenas uma variável explicativa em cada modelo. Depois, criaremos o modelo nulo contendo apenas a variável resposta e as aleatórias. Os mesmos modelos serão realizados modificando apenas a variável resposta correlação envelope por correlação espectral, para os cantos reproduzidos conforme emitidos na natureza. Para calcular o valor de  $p$  utilizamos razão de máxima verossimilhança, comparando os modelos. Todos os testes serão realizados no software R (R Core Team, 2011), usando o pacote "lme4" (Bates et al., 2015).

### **3. Os tipos de sinais acústicos interferem na dispersão das espécies de anuros**

**Local de estudo** – Realizaremos experimento de propagação de som em ambientes de Caatinga

**Procedimentos em campo** – Construiremos três faixas sonoras para o experimento: 1. Faixa sonora de um coro semelhante a corpos d'água da região estudada; 2. Faixa sonora de cantos de várias espécies existentes na região de estudo e 3. Faixa sonora de cantos de uma única espécie.

Escolheremos uma região que possua pelo menos um corpo d'água e verificaremos as espécies que vocalizam na localidade. Posteriormente iremos escolher pontos que se distancie 10m, 20m, 30m e 40m do corpo d'água, asseguraremos que não existam outros corpos d'água nas proximidades dos pontos selecionados.

Construiremos um corpo d'água pequeno em cada ponto, para verificar se os indivíduos dispersarão para essas localidades. Nos corpos d'água construídos propagaremos as faixas reproduzidas usando uma caixa amplificadora, essas faixas serão reproduzidas em dias diferentes, sendo cada faixa reproduzida três vezes em cada ponto.

Verificaremos os indivíduos que serão atraídos para os corpos d'água construídos quando propagarmos as diferentes faixas sonoras.

**Análise estatística** – Usaremos modelos lineares generalizados mistos (GLMM). Utilizando a resposta aos estímulos acústicos (variável de resposta binária) como variável resposta e pontos onde propagamos os sons e os três tipos de sons propagados como variáveis explicativas. Usaremos temperatura como variável aleatória. Criaremos o modelo completo, contendo todas as variáveis explicativas e a interação entre elas. Construiremos também o modelo reduzido com as três variáveis explicativas e outros três modelos reduzidos contendo apenas uma variável explicativa em cada modelo. Depois, construiremos o modelo nulo contendo apenas a variável resposta e a aleatória. Para calcular o valor de  $p$  utilizamos razão de máxima verossimilhança, comparando os modelos. Todos os testes serão realizados no software R (R Core Team, 2011), usando o pacote "lme4" (Bates et al., 2015).

### **3.1 Em locais com escassez de ambientes reprodutivos as espécies dispersarão mais por meio da comunicação acústica do que em ambientes com uma quantidade maior de ambientes reprodutivos**

**Local de estudo** – Realizaremos experimento de propagação de som em ambientes de Caatinga e ambiente de Mata Atlântica.

**Procedimentos em campo** – Construiremos duas faixas sonoras para o experimento: 1. Faixa sonora de um coro semelhante a corpos d’água da região de Caatinga e 2. Faixa sonora de um coro semelhante a corpos d’água da região de Mata Atlântica.

Posteriormente iremos escolher pontos que se distancie 10m, 20m, 30m e 40m de qualquer corpo d’água, asseguraremos que não existam outros corpos d’água nas proximidades dos pontos selecionados. No ambiente de Caatinga e Mata Atlântica.

Construiremos um corpo d’água e propagaremos as faixas reproduzidas usando uma caixa amplificadora, essas faixas serão reproduzidas em dias diferentes, sendo cada faixa reproduzida três vezes em cada ponto.

**Análise estatística** – Usaremos modelos lineares generalizados mistos (GLMM). Utilizando a resposta aos estímulo acústicos (variável de resposta binária) como variável resposta e pontos onde propagamos os sons, os dois tipos de sons propagados e os tipos de ambiente onde realizamos o experimento como variáveis explicativas. Usaremos temperatura como variável aleatória. Construiremos o modelo completo, contendo todas as variáveis explicativas e a interação entre elas. Construiremos também o modelo reduzido com as três variáveis explicativas e outros três modelos reduzidos contendo apenas uma variável explicativa em cada modelo. Depois, construiremos o modelo nulo contendo apenas a variável resposta e a aleatória. Para calcular o valor de  $p$  utilizamos razão de máxima verossimilhança, comparando os modelo. Todos os testes serão realizados no software R (R Core Team, 2011), usando o pacote "lme4" (Bates et al., 2015).

## **FINANCIAMENTOS OBTIDOS OU FONTES QUE PRETENDE PEDIR**

### **FINANCIAMENTO**

Projeto do CNPQ “ Qual o efeito das queimadas sobre herpetofauna do Parque Nacional da Chapada Diamantina?” submetido para CHAMADA CNPQ/ICMBIO/FAPs nº 18/2017.

## **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- Amézquita, A., Lima, A. P., Jehle, R., Castellanos, L., Ramos, Ó., Crawford, A. J., Gasser, H. and Hödl, W. (2009). Calls , colours , shape , and genes : a multi-trait approach to the study of geographic variation in the Amazonian frog *Allobates femoralis*. *Biol. J. Linn. Soc.* 826–838.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. and Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects

- Models Using lme4. *J. Stat. Softw.* **67**,.
- Buxton, V. L., Ward, M. P. and Sperry, J. H.** (2015). Use of chorus sounds for location of breeding habitat in 2 species of anuran amphibians. *Behav. Ecol.* **26**, 1111–1118.
- Forrest, T. G.** (1994). From Sender to Receiver: Propagation and Environmental Effects on Acoustic Signals. *Amer. Zool.* **34**, 644–654.
- Gelman, A., Su, Y.-S., Yajima, M., Hill, J., Pittau, M. G., Kerman, J., Zheng, T. and Dorie, V.** (2016). Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models.
- Gerhardt, H. C.** (1991). Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. *Anim. Behav.* **42**, 615–635.
- Gerhardt, H. C. and Huber, F.** (2002). *Acoustic Communication in Insects and Anurans: Common Problems and Diverse Solutions*. Chicago: The University of Chicago.
- Gerhardt, H. C. and Klump, G. M.** (1988). Masking of acoustic signals by the chorus background noise in the green treefrog: A limitation on mate choice. *Anim. Behav.* **36**, 1247–1249.
- Goutte, S., Dubois, A., Howard, S. D., Marquez, R., Rowley, J. J. L., Dehling, J. M., Grandcolas, P., Rongchuan, X. and Legendre, F.** (2016). Environmental constraints and call evolution in torrent-dwelling frogs. *Evolution (N. Y.)* **70**, 811–826.
- Höbel, G. and Christie, A.** (2016). Do green treefrogs use social information to orient outside the breeding season? Do Green Treefrogs Use Social Information to Orient Outside the. *Zool. Stud.* **55**,.
- Kaefer, I. L., Kaefer, I. L., Tsuji-nishikido, B. M. and Lima, A. P.** (2012). Beyond the river: Underlying determinants of population acoustic signal variability in Amazonian direct-developing...
- Liu, Y. H., Zeng, Y., Liao, W. B., Zhou, C. Q. and Mi, Z. P.** (2012). Altitudinal variation in body size in the rice frog (*Rana limnocharis*) in southwestern China. **7**, 57–68.
- Morton, E. S.** (1975). Ecological Sources of Selection on Avian Sounds. *Am. Nat.* **109**, 17–34.
- Nakagawa, S. and Schielzeth, H.** (2013). A general and simple method for obtaining R<sup>2</sup> from generalized linear mixed-effects models. **2**, 133–142.
- Narins, P. M., Feng, A. S., Fay, R. R. and Popper, A. N.** (2006). *Hearing and Sound Communication in Amphibians*. New York: Springer.
- Prohl, H., Hagemann, S., Karsch, J. and Hobel, G.** (1998). Geographic Variation in Male Sexual Signals in Strawberry Poison Frogs (*Dendrobates pumilio*). 825–837.
- R Core Team** (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Röhr, D. L., Paterno, G. B., Camurugi, F., Juncá, F. A., Garda, A. A. and Röhr, D. L.** (2015). Background noise as a selective pressure: stream-breeding anurans call at higher frequencies. *Org. Divers. Evol.*
- Simões, P. I., Lima, A. P. and Magnusson, W. E.** (2008). Acoustic and Morphological Differentiation in the Frog *Allobates femoralis*: Relationships with the Upper Madeira River and Other Potential Geological Barriers. **40**, 607–614.
- Vélez, A., Gordon, N. M. and Bee, M. A.** (2017). The signal in noise: acoustic information for soundscape orientation in two North American tree frogs. *Behav. Ecol.* **0**, 1–10.
- Wiley, R. H. and Richards, D. G.** (1978). Physical Constraints on Acoustic Communication in the Atmosphere: Implications for the Evolution of Animal Vocalizations. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **3**, 69–94.