

LLAMADAS REPETITIVAS EN LA RATONA COMÚN SUDAMERICANA: LA INFORMACIÓN CODIFICADA EN EL NÚMERO Y TASA DE REPETICIÓN DE LOS LLAMADOS DE ALARMA

Gustavo J. Fernández^{1*} & Mariana E. Carro¹

¹Grupo de Investigación en Ecofisiología de Fauna Silvestre, INIBIOMA-CONICET, Centro Regional Universitario San Martín de los Andes (CRUSMA). Universidad Nacional del Comahue, Pasaje de la Paz 235, (8370) San Martín de los Andes, Neuquén, Argentina

*gjf.sma@gmail.com

RESUMEN: Las aves frecuentemente utilizan señales acústicas de alarma para alertar a co- y heterospecíficos de la presencia cercana de una amenaza. Los emisores pueden usar una señal única o largas secuencias de llamados repetitivos las cuales pueden producir un efecto sostenido en el comportamiento de los receptores de la señal. La tasa a la cual los llamados de alarma son dados pueden también revelar la ‘urgencia’ o nivel de riesgo percibido por el emisor. En la Ratona Común, *Troglodytes musculus*, los individuos reproductivos dan llamadas de alarma repetitivas cuando una amenaza es detectada cerca del nido. Para entender la información que puede codificar el número de llamadas y su tasa de emisión dadas por la Ratona, testeamos la respuesta de individuos a señales experimentalmente manipuladas. Reprodujimos a campo llamados de alarma que difirieron en su tasa de repetición y duración (número de notas) y registramos la probabilidad de respuesta, la latencia de respuesta, la distancia mínima de aproximación al parlante, y el tiempo que permanecieron cerca del parlante de conespecíficos. Las Ratonas responden más frecuentemente y rápidamente a llamados de alarma repetidos a altas tasas. Además, los individuos permanecieron más tiempo cerca del parlante cuando reprodujimos llamados a tasas altas de repetición y también a secuencias más largas de llamados. Sin embargo, los individuos se aproximaron más al parlante cuando reprodujimos secuencias largas de llamados a tasas bajas. Proponemos que la repetición de las llamadas puede revelar la persistencia del estímulo, mientras que la tasa de repetición de los llamados podría codificar información acerca del nivel de riesgo detectado. Estos hallazgos contribuyen a entender la información que los receptores extraen de las señales de alarmas de coespecíficos.

PALABRAS CLAVE: comunicación, llamadas de disuasión, tasas de repetición, *Troglodytes musculus*

Las señales de alarma acústicas son una estrategia antidepredatoria sencilla y ampliamente utilizada por aves y mamíferos, que puede alertar a individuos de la misma y de otras especies sobre la presencia de peligro en las inmediaciones (Klump & Shalter 1984, Caro 2005). Comprender los elementos de la vocalización que desencadenan una respuesta en los receptores de la señal es importante para entender la importancia biológica y la evolución del diseño de las llamadas de alarma (Guilford & Dawkins 1991, Rowe 2013).

Las llamadas de alarma varían ampliamente tanto

entre especies como dentro de ellas. La estructura de la llamada puede variar según el tipo de depredador o el nivel de riesgo, lo que brinda información contextual sobre la amenaza detectada (e.g., Leavesley & Magrath 2005, Templeton et al. 2005, Suzuki 2011, 2016, Sommer et al. 2012, Kalb et al. 2019, Fernández & Carro 2022). Además, las vocalizaciones de alarma pueden consistir en un elemento único o en una serie corta de elementos discretos (o llamadas), o bien en una secuencia repetitiva más larga de llamadas separadas por períodos variables de silencio (Le Roux et al. 2001). A veces, los emisores pueden utilizar

llamadas de alarma únicas para señalar a los miembros del grupo la presencia cercana de una amenaza, pero en otros casos pueden emplear secuencias más largas de llamadas repetitivas. Leavesley y Magrath (2005), por ejemplo, descubrieron que el *Sericornis* de Ceja Blanca (*Sericornis frontalis*) utiliza señales con un mayor número de elementos cuando la distancia con un depredador es menor, lo que provoca una respuesta más inmediata de los oyentes. Por el contrario, cuando el depredador se encuentra más lejos, los individuos emiten vocalizaciones con menos elementos. Las ardillas (*Sciuridae*) también muestran variaciones en sus vocalizaciones de alarma: utilizan una repetición de unos pocos llamados cuando detectan una amenaza cercana, lo que desencadena una rápida respuesta de huida en quienes los escuchan, así como otras vocalizaciones más prolongadas, con una mayor repetición de llamados que estimulan la vigilancia en quienes las reciben (Loughry & McDonough 1988, Sloan & Hare 2004).

La repetición de las señales en los sistemas acústicos de alarma ha sido una incógnita. A primera vista, la repetición de una señal podría atraer la atención de un depredador hacia el emisor y aumentar su detectabilidad y el riesgo de ser presa. Por lo tanto, la repetición de las señales al emitir la llamada de alarma debería tener algún significado funcional. Schleidt (1973) sugirió que la repetición frecuente de las señales puede producir un efecto sostenido en el comportamiento de los destinatarios de las señales. En ese sentido, la repetición de una señal ('señalización tónica') podría reforzar el significado de la señal emitida. Por lo tanto, la repetición no actúa como múltiples señales discretas, sino que genera un efecto continuo o sostenido en el estado del receptor.

En algunos casos, la repetición de los llamados genera un incremento en el estado de alerta de los receptores prolongándose por más tiempo del que lo hacen cuando se usan llamados simples (e.g., Harris et al. 1983, Loughry & McDonough 1988, Le Roux et al. 2001). En el Mielero de Nueva Holanda, *Phylidonyris novaehollandiae*, McLachlan y Magrath (2020) encontraron que los individuos respondían al primer elemento del llamado de alarma de un coespecífico evaluando el nivel de riesgo. Sin embargo, era más probable que los individuos huyeran cuando los llamados tuvieran más elementos. Entonces, la repetición de los elementos en una llamada de alarma podría pensarse como un mecanismo para asegurar que los receptores han recibido la señal, pero también podría hacerla más confiable y resistente a los errores (McLachlan & Magrath 2020).

Por otra parte, la tasa a la cual se repite una señal puede informar acerca del grado de urgencia o inmediatez del peligro detectado (Morton 1977). Esta hipótesis de urgencia propone que las secuencias de llamados podrían señalar la naturaleza o ubicación de la amenaza en una situación de riesgo. Esto puede lograrse alterando la estructura de los llamados, combinando distintos llamados, o cambiando el patrón temporal de repetición de los llamados (Manser 2001, Leavesley & Magrath 2005, Schlenker et al. 2016). Por ejemplo, Baker y Becker (2002) encontraron que los Carboneros de Cabeza Negra (*Poecile atricapilla*) señalan la inmediatez de una amenaza o la proximidad de un depredador alterando la tasa de emisión de los llamados. En el Cuervo Americano (*Corvus brachyrhynchos*), los llamados de alarma con una mayor duración y una alta tasa de repetición reflejan un grado mayor de riesgo (Yorzinski & Vehrencamp 2009). Shah et al. (2015) también encontraron que la Gaviota Argénteo (*Larus argentatus*) incrementaba la tasa de emisión de llamados de alarma con el nivel de riesgo percibido, y los receptores respondían con mayor urgencia a secuencias de llamados reproducidos a una tasa alta de emisión.

En la Ratona Común Sudamericana, *Troglodytes musculus*, los individuos frecuentemente emiten llamados de alarma durante la nidificación cuando se les coloca un modelo de depredador cerca del nido o cuando una amenaza (e.g., un humano) se aproxima al nido (Fasanella & Fernández 2009, Fernández et al. 2012, Fernández & Carro 2022). Además de producir vocalizaciones, los individuos realizan acciones conspicuas, incluyendo el aproximarse y alejarse repetidamente del depredador o amenaza detectada, y ocasionalmente realizan ataques físicos (Fernández et al. 2024). Aunque esos llamados no son, en sentido estricto, llamadas de alarma dado que son dirigidas hacia el depredador, son capaces de atraer la atención de individuos co- y heteroespecíficos, promoviendo una respuesta de acoso comunitaria (Carro & Fernández 2021). En un experimento previo, hemos encontrado que las Ratonas se aproximaban a un parlante que reproducía sus llamados más frecuentemente cuando la tasa de repetición de esos llamados era más alta que cuando dicha tasa era baja (Carro & Fernández 2021, Fernández et al. 2023). Esta respuesta parece indicar que la simple repetición de los llamados no sería suficiente para desencadenar una respuesta en los receptores y que la misma depende del patrón temporal de emisión de las llamadas. Sin embargo, una señal emitida a una tasa alta posee un número mayor de llamadas y un

menor intervalo entre llamados que una señal emitida a una tasa más baja en un mismo intervalo de tiempo, por lo que no es sencillo identificar específicamente el elemento estructural presente en las señales que desencadena la respuesta en los receptores.

En este estudio nos propusimos evaluar si la respuesta de los receptores en la Ratona Común Sudamericana (de aquí en más Ratona Común) depende del número de llamados emitidos o del patrón temporal de repetición de esos llamados. Utilizando un experimento a campo, comparamos la respuesta de las Ratonas cuando reproducimos secuencias de llamados largas y cortas a diferente tasa de repetición. De acuerdo a la hipótesis de señalización tónica, esperamos que los receptores respondan más frecuentemente y por más tiempo a las secuencias largas de llamados que a las secuencias cortas, independientemente de la tasa de repetición. Por otra parte, si la tasa de emisión de los llamados tiene valor informativo para los receptores, esperamos que la respuesta de éstos esté más relacionada a la tasa de repetición que al número de llamadas emitidas.

MÉTODOS

Llevamos a cabo el estudio en un sitio cercano a San Martín de los Andes, Neuquén, Argentina (40°7'S, 71°18'O) durante las estaciones reproductivas de 2022, 2023, y 2025 (noviembre-diciembre). El sitio de estudio comprende un bosque de 14 ha compuesto principalmente de *Nothofagus antarctica* y *N. obliqua* (Material Suplementario Fig. S1). Censos regulares (2-3 días/semana) realizados desde fines de septiembre hasta fines de diciembre de cada año nos permitió identificar entre 25 y 35 territorios defendidos por machos durante esas estaciones reproductivas (GJF, observación personal).

DISEÑO EXPERIMENTAL

Para evaluar el efecto de la tasa de repetición y el número de llamadas en la respuesta de las Ratonas Comunes, realizamos un experimento de campo en el cual manipulamos ambos parámetros dentro de una secuencia de llamados (Tabla 1). Utilizamos llamados Tipo I, los cuales tienen un pico de frecuencia de 4–6 kHz y una duración de 200–600 ms (Fig. 1). Esos llamados son producidos durante eventos de acoso y usualmente atraen la atención tanto de individuos como de heterospecíficos (Carro & Fernández 2021, Fernández & Carro 2022, Fernández et al. 2023). En primer lugar, utilizamos grabaciones de secuencias de llamados de alarma de 3 min de duración que difirieron en su tasa de repetición de llamados. Para ello utilizamos grabaciones de llamados realizadas a campo de tres individuos diferentes, los cuales modificamos posteriormente en el laboratorio. Solo utilizamos los llamados de tres individuos para minimizar la variabilidad potencial en la respuesta causada por utilizar distintos llamados, aún aunque esto podría limitar la generalidad de la respuesta. Realizamos las grabaciones a campo utilizando un grabador digital Marantz PMD-660 (Marantz, Japón; tasa de muestreo: 44.1 kHz; precisión: 16-bit; formato del archivo: .wav) con un micrófono unidireccional Sennheiser K6/ME66 (Sennheiser Electronic GmbH and Co. KG, Wedemark, Alemania). De las grabaciones de cada individuo seleccionamos seis llamados con características espectrales similares y construimos un archivo de sonido de 3 min de duración repitiendo la secuencia de llamados. Tres archivos de sonido fueron creados, cada uno con los llamados grabados de un individuo, usando una tasa de repetición alta (~95 llamados/min; de aquí en más, *Alta*), y otros tres archivos usando una tasa de repetición baja (30 llamados/min; de aquí en más, *Baja*). Esas grabaciones constituyeron los tratamientos que fueron similares en duración pero

Tabla 1. Diseño experimental de los ensayos a campo. Los tratamientos fueron reproducciones de llamadas de alarma de Ratona Común Sudamericana (*Troglodytes musculus*) que variaron en su tasa de repetición y en el número de llamadas reproducidas. *Alta* representa secuencias de 3-min de duración reproducidas con una tasa alta de repetición (~95 llamados/min); *Baja* representa secuencias de 3-min de duración reproducidas con una tasa baja de repetición (30 llamados/min); *Acorta* representa la reproducción de 30 llamados de alarma reproducidos a una tasa alta de repetición (~95 llamados/min); *Bcorta* representa la reproducción de 30 llamados reproducidos a una tasa baja de repetición (30 llamados/min).

Tratamiento	Duración (s)	Número de llamados	Tasa de llamado (llamados/min)	Número de ensayos	Tasa de llamado	Duración de la secuencia
<i>Alta</i>	180	285	95	17	Alta	Larga
<i>Baja</i>	180	90	30	17	Baja	Larga
<i>Acorta</i>	19	30	95	18	Alta	Corta
<i>Bcorta</i>	60	30	30	17	Baja	Corta

que difirieron en su tasa de repetición de llamados. Las tasas de repetición de llamados de las Ratonas Comunes varían con el riesgo percibido (Fernández & Carro 2022), variando de unos pocos llamados (0 - ~30 llamados/min) cuando el riesgo percibido era muy bajo a muchos llamados a tasas muy altas (~90 a >120 llamados/min) cuando el riesgo era alto. Entonces, consideramos que las tasas de 30 llamados/min y 95 llamados/min eran representativos de situaciones de bajo y alto riesgo respectivamente.

En una segunda instancia, construimos archivos con secuencias de llamados cortos usando los mismos llamados de alarma grabados a campo que se mencionaron anteriormente. Esas secuencias constaron de 30 llamados de alarma, variando su tasa de repetición. Construimos tres archivos de sonido conteniendo 30 llamados repetidos a una tasa alta (~95 llamados/min; de aquí en más, *Acorta*), y otros tres archivos con 30 llamados repetidos a una tasa baja (30 llamados/min; de aquí en más, *Bcorta*). Entonces, los archivos de los llamados repetidos a una tasa alta tuvieron una duración de 19 s, mientras que aquellos repetidos a una tasa baja duraron 60 s, en ambos casos con una duración menor a los archivos previamente descritos.

Los experimentos a campo siguieron los procedimientos generales descritos en Fernández et al. (2023). Realizamos los ensayos en sitios donde localizamos uno o más individuos (usualmente el macho y la hembra) en las cercanías. Colgamos un parlante

portátil (Stromberg Bent, respuesta en frecuencia: ~100 Hz - 15 kHz) de la rama de un árbol a 1.0-1.5 m de altura del suelo y a ~20 m de las aves localizadas. Utilizamos una cinta para delimitar los 10 m de distancia desde la fuente del sonido (parlante) a cada lado del parlante antes del experimento. Un observador se colocó a ~10 m del parlante y realizó el registro de datos. Cuestiones prácticas no nos permitieron registrar los datos en forma ciega. Sin embargo, el observador no tenía *a priori* expectativas acerca de cuál de las hipótesis podría ser apoyada por el ensayo, lo cual reduce el posible sesgo en la observación. Los archivos que fueron reproducidos fueron seleccionados al azar, intentando balancear los diferentes tratamientos. Antes de iniciar la reproducción de los archivos, el experimentador esperó un min para asegurarse que los individuos focales no estaban dando llamados de alarma o estaban realizando algún evento de acoso. Reproducimos los archivos a un nivel máximo de presión sonora de ~60 dB (A) (medido a 1 m con un decibelímetro TES-1350A; TES Electrical Electronic Corp., Taiwan), similar al registrado a campo en Ratonas (media = 58.75 dB, rango: 56–64 dB; Corral et al. 2012). Una vez que la reproducción del archivo comenzó, realizamos una observación focal de 3 min de duración del primer individuo que se aproximó a menos de 10 m del parlante. Los registros fueron grabados utilizando un grabador digital Tascam Dr-05 (Tascam Co.) y transcritos en el laboratorio.

Realizamos un total de 69 ensayos en 35 sitios

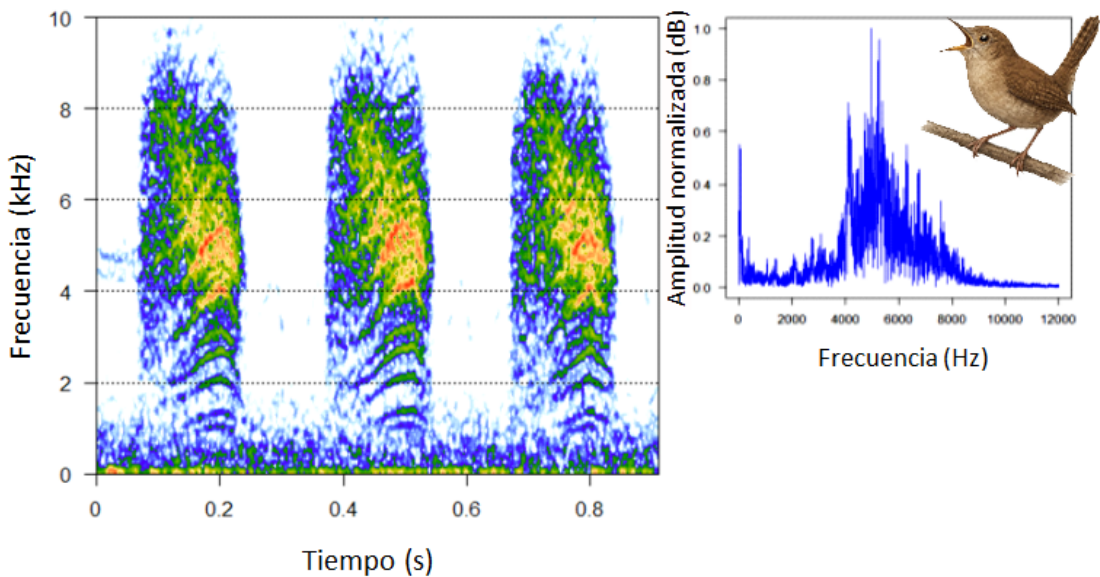


Figura 1. Espectrograma (izq.) y espectro de potencia (der.) de un llamado Tipo I de la Ratona Común Sudamericana (*Trogodytes musculus*). El espectrograma fue obtenido usando el paquete estadístico *seewave* (Sueur et al. 2008) en R, usando una transformación rápida de Fourier (FFT: 512 puntos; superposición: 75%; ventana: Hanning).

(Material Suplementario Fig. S1): 34 ensayos utilizando secuencias largas de llamados con una tasa alta ($n = 17$) y baja ($n = 17$) de repetición, 17 ensayos usando secuencias cortas de llamados a una baja tasa de repetición, y 18 ensayos utilizando secuencias cortas de llamadas repetidas a una tasa alta. Entonces, en este experimento, la duración de las secuencias de llamados reflejó el número de llamados repetidos. Algunos sitios fueron muestreados más de una vez (número modal de ensayos por sitios = 1, rango = 1-6), por lo que un mismo individuo pudo haber sido testado más de una vez. Sin embargo, nunca repetimos el mismo tratamiento en un sitio y dejamos un intervalo de al menos una semana entre ensayos en un mismo sitio o en sitios cercanos ($< 200\text{m}$). Los sitios muestreados en cada sesión estuvieron separados por más de 100m.

Registro de datos

Cuantificamos el comportamiento del individuo focal, aquel que primero se aproximó a $< 10\text{ m}$ del parlante. En solo cuatro ensayos, dos individuos se aproximaron al parlante. Aunque la presencia de otro individuo puede afectar la respuesta del individuo focal, la baja frecuencia de ocurrencia en los experimentos que realizamos no nos permite evaluar esta posibilidad.

Medimos la latencia de aproximación del individuo focal como el tiempo que tardó el individuo en responder y aproximarse a menos de 10 m del parlante una vez que se inició el ensayo. En los casos donde ningún individuo se aproximó, la latencia fue considerada máxima (180 s), y los datos fueron considerados como censurados. Una vez que los individuos se aproximaban, tomamos el tiempo que permanecían dentro de los 10 m del parlante, el tiempo que permanecían a $< 5\text{ m}$ del parlante, y la distancia mínima de aproximación al parlante durante el ensayo. Medimos la distancia mínima de aproximación con una cinta métrica una vez finalizado el ensayo y solamente estimada para los individuos que se aproximaron a $< 10\text{ m}$ del parlante ($n = 44$). De la misma manera, estimamos el tiempo que el individuo focal permaneció a $< 5\text{ m}$ y 10 m solamente para los individuos que respondieron a la reproducción de la cinta ($n = 44$).

Análisis de datos

Evaluamos las respuestas de las Ratonas Comunes utilizando modelos lineales generalizados mixtos (MLGMs) con la tasa de repetición de llamados (*Alta* o *Baja*), la duración de la secuencia de llamados (*Larga* o

Corta), y la interacción (tasa de repetición $\times$ duración de la secuencia) como predictores. Además, incluimos la identidad del archivo de sonido empujado en la reproducción como predictor, y la fecha del ensayo anidado en el año para controlar por la variación temporal en las respuestas de las Ratonas (Fernández et al. 2023). La fecha del ensayo fue estimada arbitrariamente como el número de días transcurridos desde el 1 de octubre. Utilizamos el 1 de octubre como fecha de referencia dado que en esa fecha muchos de los territorios reproductivos ya han sido establecidos. Además, para controlar por el uso de los mismos sitios en más de un ensayo, incluimos el sitio como factor aleatorio en todos los modelos.

Pusimos a prueba si la probabilidad de respuesta de las Ratonas a la reproducción de los audios difería entre los distintos tratamientos usando un MLGM asumiendo una distribución del error binomial y utilizando una función de enlace logit. La variable respuesta fue 1 si al menos un individuo se aproximó a $< 10\text{ m}$ del parlante durante el ensayo, o 0 si ningún individuo respondió.

Utilizamos un modelo de regresión mixto de riesgos proporcionales de Cox para comparar la latencia de aproximación al parlante entre los distintos tratamientos (ver Fernández et al. 2023). La ausencia de respuesta de un individuo fue considerada una respuesta censurada (latencia indefinida). Entonces, incluimos en el modelo una variable dicotómica definiendo si la Ratona Común respondió o no a la reproducción del archivo de sonido. El modelo global indicó que los riesgos en los grupos fueron proporcionales ($\chi^2_5 = 5.61, p = 0.35$).

Para comparar la distancia mínima de aproximación y el tiempo que los individuos focales permanecieron dentro de los 10 m y los 5 m del parlante entre tratamientos, utilizamos modelos lineales mixtos, incluyendo solo aquellos ensayos donde al menos un individuo respondió a la reproducción de los llamados. Evaluamos las diferencias en el tiempo que los individuos focales permanecieron dentro de los 10 m del parlante asumiendo una distribución de errores Gaussiana, y utilizando una función de enlace logarítmica. Evaluamos el tiempo que el individuo focal permaneció dentro de los 5 m del parlante y la distancia mínima de aproximación al parlante asumiendo una distribución de errores Gaussiana y utilizando una función de enlace identidad. Como estos modelos estuvieron basados sobre un subgrupo de los datos originales, ajustamos también modelos pesados de probabilidad inversa (IPW) para esas variables (Hernán & Robins 2020). Para el modelo pesado del

tiempo que las Ratonas pasaron a menos de 5 m del parlante, removimos el sitio como factor aleatorio debido a problemas de convergencia del modelo cuando removimos el término de interacción del modelo (tasa de repetición $\times$ duración de la secuencia). La contribución de la varianza de la variable sitio en el modelo completo fue ~ 0 .

Analizamos la autocorrelación espacial en los residuos de los modelos utilizando el índice I de Moran sobre los residuos agregados a nivel de sitio y no encontramos evidencia de estructura espacial ($p > 0.05$; ver Material Suplementario). En consecuencia, las estructuras de correlación espacial no fueron incluidos en los modelos finales.

Realizamos los análisis estadísticos utilizando R (versión 4.1.3; R Core Team 2020), y realizamos los MLGM utilizando el paquete estadístico ‘*glmmTMB*’ (Brooks et al. 2017). Realizamos la regresión de riesgos proporcionales de Cox utilizando el paquete estadístico ‘*COXME*’ (versión 2.7.1; Therneau 2015). Comparamos los modelos anidados con y sin el predictor usando una prueba de razón de verosimilitud para evaluar la significación de las variables predictoras. Para controlar el muestreo múltiple sobre las mismas muestras de individuos, aplicamos la corrección de Benjamini-Hochberg (FDR) a los valores p de cada modelo (Benjamini & Hochberg 1995). Además, comparamos los efectos significativos entre tratamientos calculando las medias estimadas marginales utilizando el paquete estadístico ‘*emmeans*’ para R (Lenth 2020). Realizamos las pruebas diagnósticas de los modelos usando los paquetes estadísticos ‘*car*’ (Fox and Weisberg, 2019), ‘*performance*’ (Lüdtke et al. 2021), ‘*DHARMa*’ (Hartig 2020) y ‘*spdep*’ (Bivand 2022). Todos los valores p citados son a dos colas, y consideramos las diferencias significativas cuando $p < 0.05$. En este trabajo presentamos tantos los valores de p sin ajustar (p) como los valores de p ajustados (p_{adj}) cuando los términos resultaron significativos.

RESULTADOS

La probabilidad de respuesta de la Ratona Común varió entre ensayos entre los estímulos que variaron en la tasa de llamado ($\chi^2_1 = 14.20$, $P < 0.01$, $P_{adj} < 0.01$) y en su duración ($\chi^2_1 = 5.19$, $p = 0.02$, $p_{adj} = 0.05$). No hubo un efecto de la interacción entre el largo de la secuencia y la tasa de llamado ($\chi^2_1 = 0.03$, $p = 0.86$). Las Ratonas se aproximaron al parlante más frecuentemente cuando reproducimos las llamadas de alarma a una tasa alta que cuando lo hicimos a una tasa baja ($z = 3.34$, $p < 0.01$; Fig. 2). Además, las Ratonas

respondieron más frecuentemente cuando reproducimos secuencias largas de llamados que cuando reproducimos secuencias cortas ($z = 2.18$, $p = 0.03$; Fig. 2). Las Ratonas Comunes respondieron en 16 de los 17 ensayos realizados con secuencias largas de llamados reproducidos a alta tasa de repetición (*Alta*), mientras que respondieron en 14 de las 18 reproducciones de secuencias cortas a alta tasa de repetición (*Acorta*), en 10 de las 17 reproducciones de secuencias largas con tasa baja de repetición (*Baja*), y en 4 de 17 reproducciones de secuencias cortas con tasa de repetición baja (*Bcorta*; Fig. 2).

La latencia de respuesta a los llamados de coespecíficos también variaron con la tasa de repetición de los llamados ($\chi^2_1 = 16.95$, $p < 0.01$, $p_{adj} < 0.01$), pero no hubo efecto de la duración de la secuencia ($\chi^2_1 = 0.63$, $p < 0.43$), ni un efecto de la interacción entre la duración de la secuencia y la tasa de llamado ($\chi^2_1 = 2.41$, $p = 0.13$). Las Ratonas se aproximaron más rápidamente cuando reproducimos secuencias de llamados a una alta tasa de repetición (tanto cortas como largas) que cuando reproducimos secuencias cortas con una baja tasa de repetición de llamadas ($z = 4.04$, $p < 0.01$; Fig. 3). La propensión a responder de las Ratonas fue

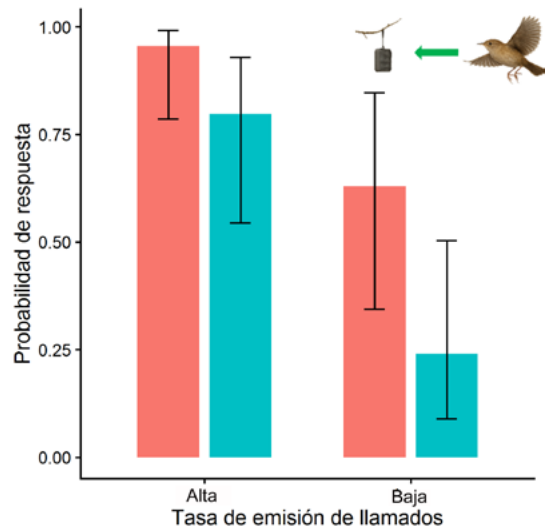


Figura 2. Probabilidad predicha de la respuesta de las Ratonas Comunes Sudamericanas (*Trogodytes musculus*) a la reproducción de llamados de secuencias de llamados de alarma que difirieron en su duración y tasa de repetición de los llamados. *Alta*: corresponde a secuencias de llamados reproducidas con una tasa alta (~95 llamados/min); *Baja*: corresponde a secuencias de llamados reproducidos con una tasa baja (30 llamados/min). Las barras azules corresponden a la probabilidad predicha de respuesta a secuencias de 30 llamados reproducidos con una tasa alta de repetición (~95 llamados/min) o con una tasa baja de llamado (30 llamados/min). Las barras rojas corresponden a la probabilidad predicha de respuesta a secuencias de llamados reproducidos durante 3 min con una tasa alta de repetición de llamados (~95 llamados/min) o con una tasa baja de repetición (30 llamados/min). El error estándar es también representado para cada tratamiento sobre las barras.

mayor cuando reproducimos secuencias a tasas altas de repetición que a bajas tasas como lo refleja su tasa de riesgo (HR = 4.6).

El tiempo que los individuos que respondieron permanecieron dentro de los 10 m varió con la tasa de repetición de los llamados ($\chi^2_1 = 10.85$, $p < 0.01$, $p_{adj} < 0.01$) y la duración de la secuencia de llamado ($\chi^2_1 = 4.95$, $p = 0.03$, $p_{adj} = 0.05$). No hubo un efecto de la interacción entre la tasa de llamado y la duración de la secuencia ($\chi^2_1 = 0.24$, $p = 0.63$). El tiempo que los individuos permanecieron dentro de los 10 m cuando reproducimos secuencias largas fue mayor que cuando reproducimos secuencias cortas ($z = 2.27$, $p = 0.03$; Fig. 4). Además, cuando reproducimos secuencias con una tasa alta de llamados, los individuos focales permanecieron por más tiempo que cuando reproducimos secuencias con tasas de repetición bajas ($z = 3.20$, $p < 0.01$; Fig. 4). Los modelos pesados produjeron resultados similares (Información Suplementaria Tabla S1) pero el efecto de la duración de las secuencias no fue significativo cuando ajustamos los valores de P debido a los tests múltiples ($p_{adj} = 0.08$).

El tiempo que los individuos que respondieron pasaron a < 5 m del parlante no varió con la tasa de repetición de los llamados ($\chi^2_1 = 1.61$, $p = 0.20$; Fig. 5) pero los individuos tendieron (aunque no fue estadísticamente significativo) a permanecer cerca del parlante más tiempo cuando reproducimos secuencias largas de llamados que cuando reproducimos secuencias cortas ($\chi^2_1 = 3.22$, $p = 0.07$; Fig. 5). No hubo un efecto de interacción entre la tasa de llamado y la duración de la secuencia en la respuesta de la Ratona ($\chi^2_1 = 0.01$, $p = 0.77$). Resultados similares fueron obtenidos cuando evaluamos la tasa de repetición de llamados y la duración de la secuencia de llamados usando modelos pesados (Información Suplementaria Tabla S1).

La distancia mínima en que las Ratonas Comunes se aproximaron al parlante no varió entre tratamientos. No hubo un efecto de la tasa de repetición de los llamados, ni de la duración de la secuencia de llamados sobre la distancia a la cual se aproximaron entre tratamientos ($\chi^2_1 = 3.00$, $p = 0.08$, y $\chi^2_1 = 1.29$, $p = 0.26$, respectivamente; Fig. 6). Un efecto estadísticamente no significativo fue detectado cuando consideramos la interacción entre tratamientos ($\chi^2_1 = 3.09$, $p = 0.08$). El modelo pesado apoyó el efecto de interacción entre la tasa de repetición de los llamados y la duración de las secuencias (Material Suplementario Tabla S1). Contrastes a posteriori revelan que las Ratonas Comunes se aproximaron más al parlante cuando reproducimos secuencias largas de llamados con

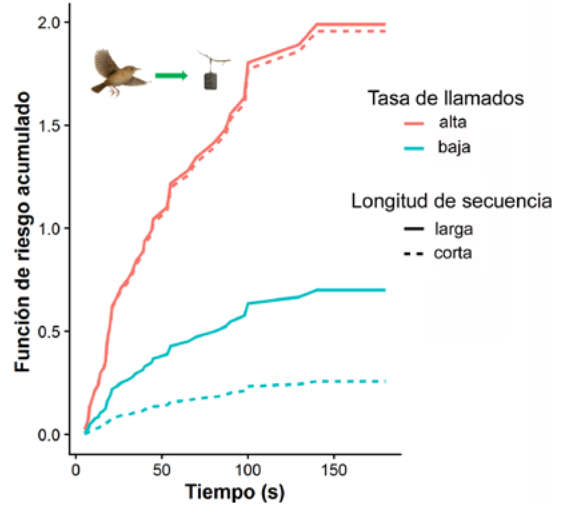


Figura 3. La propensión de las Ratonas Comunes Sudamericanas (*Troglodytes musculus*) a aproximarse al parlante cuando reproducimos secuencias de llamados de alarma que variaron en la tasa de repetición de los llamados y en el número de llamados. *Alta*: corresponde a secuencias de llamados reproducidas con una tasa alta de repetición (~95 llamados/min); *Baja*: corresponde a secuencias de llamados reproducidos con una tasa baja de repetición (30 llamados/min); *Corta*: corresponde a secuencias de 30 llamados; *Larga*: corresponde a secuencias de llamados reproducidos durante 3 min.

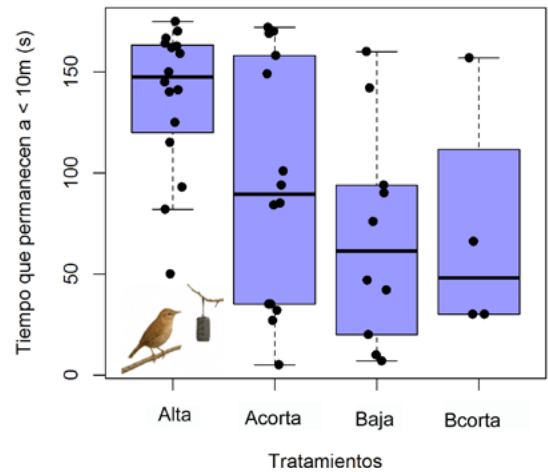


Figura 4. Tiempo invertido a menos de 10 m del parlante por las Ratonas Comunes Sudamericanas (*Troglodytes musculus*) cuando reproducimos secuencias de llamados de alarma que variaron en la tasa de repetición de los llamados y en el número de llamados. *Alta*: corresponde a secuencias de llamados reproducidas con una tasa alta de repetición (~95 llamados/min) durante 3 min; *Baja*: corresponde a secuencias de llamados reproducidos con una tasa baja de repetición (30 llamados/min) durante 3 min; *Acorta*: corresponde a secuencias de 30 llamados a una tasa alta de repetición (~95 llamados/min); *Bcorta*: corresponde a secuencias de 30 llamados a una tasa baja de repetición (30 llamados/min). Se representan los valores medianos (líneas horizontales), el rango intercuartil de 25-75% (cajas), y los valores extremos (líneas). Los puntos negros representan los datos brutos obtenidos. Las Ratonas Comunes invierten más tiempo a menos de 10 m del parlante cuando los llamados son reproducidos con una alta tasa de repetición (~95 llamados/min), pero también cuando la secuencia de llamados fue más larga (3 min).

una baja tasa de repetición comparado a la distancia aproximada cuando reproducimos secuencias cortas y largas a una tasa de repetición alta ($z = 2.62$, $p = 0.04$, y $z = 3.16$, $p = 0.02$, respectivamente; Fig. 6).

DISCUSIÓN

Las Ratonas Comunes respondieron a la reproducción de llamadas de alarma dependiendo de la tasa de repetición de las llamadas y la duración de la secuencia de llamados. Las Ratonas respondieron aproximándose al parlante más frecuentemente cuando reproducimos secuencias de llamados con una tasa alta de repetición que cuando lo hicimos con una tasa baja, y cuando utilizamos secuencias largas de repetición que cuando utilizamos secuencias cortas. Sin embargo, la aproximación fue más rápida cuando reproducimos llamados a una tasa alta. El tiempo que las Ratonas permanecieron cerca del parlante (< 10 m y < 5 m) fue también mayor cuando reproducimos secuencias de llamados a una tasa alta de repetición y con una mayor duración que cuando reproducimos llamados en una secuencia más corta y con una tasa de repetición menor. Independientemente del tiempo que pasaran cerca del parlante, la distancia mínima de aproximación de las Ratonas Comunes al parlante fue menor cuando reproducimos sus llamados en una secuencia larga a una tasa baja.

La tasa de repetición de los llamados parece ser la principal característica de la vocalización de alarma que desencadena la respuesta en los receptores en la Ratona Común. La tasa de llamado es una característica que los receptores pueden relacionar directamente al nivel de excitación de los individuos y, entonces, al riesgo percibido por el emisor (e.g., Owings & Virginia 1978, Harris et al. 1983, Manser 2001, Baker & Becker 2002, Yorzinski & Vehrencamp 2009, Shah et al. 2015, Wheatcroft 2015, Common et al. 2025). En las Ratonas Comunes, la tasa de llamado se incrementa con el nivel de riesgo, probablemente reflejando un estado de mayor excitación y apoyando la hipótesis de urgencia (Fernández & Carro 2022). Las diferencias encontradas entre las respuestas a los llamados emitidos a diferentes tasas pueden implicar que los llamados producidos a una alta tasa generan también una mayor excitación en los receptores, llevándolos a buscar más intensamente la fuente de la señal. Estudios previos han también demostrado que esos llamados pueden atraer coespecíficos, particularmente cuando son producidos a una tasa alta de repetición (Carro & Fernández 2021, Fernández et al. 2023). Así, aunque los llamados parecen tener como objetivo ahuyentar al depredador, los coespecíficos parecen obtener información y

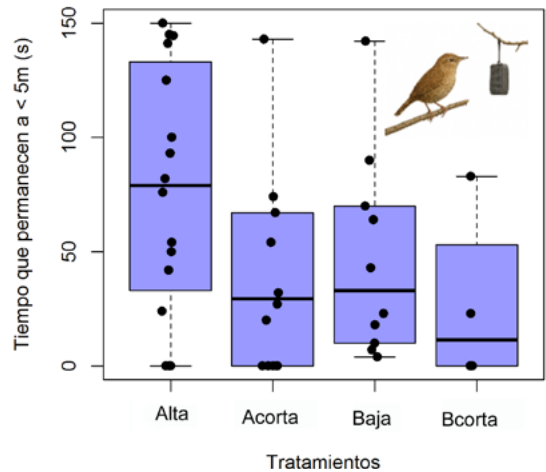


Figura 5. Tiempo invertido a < 5 m del parlante por las Ratonas Comunes Sudamericanas (*Trogodytes musculus*) cuando reproducimos secuencias de llamados de alarma que variaron en la tasa de repetición de los llamados y en el número de llamados. *Alta*: corresponde a secuencias de llamados reproducidas con una tasa alta de repetición (~ 95 llamados/min) durante 3 min; *Baja*: corresponde a secuencias de llamados reproducidos con una tasa baja de repetición (30 llamados/min) durante 3 min; *Acorta*: corresponde a secuencias de 30 llamados a una tasa alta de repetición (~ 95 llamados/min); *Bcorta*: corresponde a secuencias de 30 llamados a una tasa baja de repetición (30 llamados/min). Se representan los valores medianos (líneas negras), el rango intercuartil de 25-75% (cajas), y los valores extremos (líneas). Los puntos negros representan los datos brutos obtenidos. No se detectaron diferencias en el tiempo invertido por los individuos a < 5 m del parlante entre los distintos tratamientos.

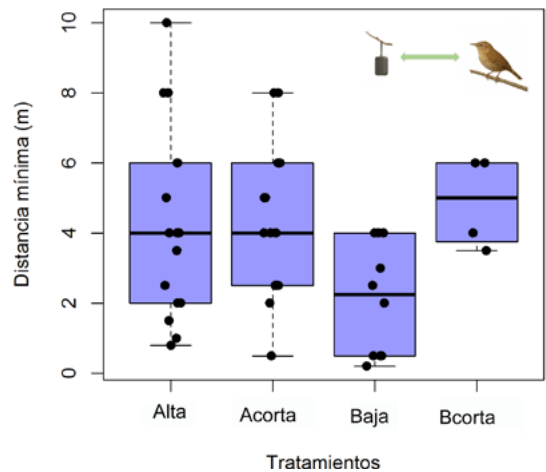


Figura 6. Distancia mínima al parlante a la que las Ratonas Comunes Sudamericanas (*Trogodytes musculus*) se aproximaron cuando reproducimos secuencias de llamados de alarma que variaron en la tasa de repetición de los llamados y en el número de llamados. *Alta*: corresponde a secuencias de llamados reproducidas con una tasa alta de repetición (~ 95 llamados/min); *Baja*: corresponde a secuencias de llamados reproducidos con una tasa baja de repetición (30 llamados/min); *Acorta*: corresponde a secuencias de 30 llamados a una tasa alta de repetición (~ 95 llamados/min); *Bcorta*: corresponde a secuencias de 30 llamados a una tasa baja de repetición (30 llamados/min). Se representan los valores medianos (líneas negras), el rango intercuartil de 25-75% (cajas), y los valores extremos (líneas). Los puntos negros representan los datos brutos obtenidos. Las Ratonas Comunes se aproximaron más al parlante cuando reproducimos secuencias con una baja tasa de repetición de llamados (30 llamados/min) durante 3 min.

responder a la estructura temporal del llamado.

Además del efecto en la respuesta y velocidad de respuesta de los receptores a la tasa de llamado, en la Ratona Común encontramos también un efecto de la duración de la secuencia de llamado sobre la respuesta y el tiempo que los receptores permanecen cerca del parlante. Las Ratonas Comunes también respondieron a las secuencias largas de llamados independientemente de la tasa de repetición de los mismos, y permanecieron cerca del parlante por más tiempo. En otras especies tanto de aves como de mamíferos se ha observado que los receptores responden al número de elementos o duración de los llamados. En esos casos, los receptores frecuentemente responden a secuencias de llamado más largas o llamados con mayor número de elementos permaneciendo ocultos por más tiempo o incrementando su vigilancia cuando el riesgo es mayor o la amenaza es más inmediata (Leger et al. 1979, Warkentin et al. 2001, Leavesley & Magrath 2005, Fallow & Magrath 2010, McLachlan & Magrath 2020). Repetir una señal puede ayudar a que el llamado sea detectado por los receptores, pero también puede proveer información acerca el grado o nivel de amenaza y la veracidad de la detección (Johnstone 1997, Wiley 2006, Yorzinski & Vehrencamp 2009). De esta forma, el receptor puede reducir los costos de responder a una falsa alarma y los costos de fallar en la detección de una amenaza (Wiley 1994, 2006). Entonces, la repetición de las llamadas de alarma puede ser interpretada como un mecanismo para transmitir continuamente información acerca del riesgo, permitiendo a los receptores el detectar, actualizar e integrar señales de riesgo a lo largo del tiempo, permitiéndoles responder apropiadamente tanto a la duración como al nivel de la amenaza (McLachlan & Magrath 2020).

Las Ratonas Comunes se aproximaron más al parlante cuando reproducimos secuencias de llamados largas con una baja tasa de repetición de llamadas comparado a cuando reproducimos tanto secuencias cortas como largas con una alta tasa de repetición. Este efecto es desconcertante. Las Ratonas Comunes respondieron a todos los tratamientos aproximándose a la fuente (aunque la frecuencia y velocidad de su aproximación varió con el tratamiento; ver arriba). Aproximarse a la fuente de las vocalizaciones les permite a los receptores evaluar el riesgo y en última instancia decidir una respuesta apropiada. Cuando los llamados son dados a una tasa baja de repetición, los individuos pueden aproximarse más al parlante debido a que perciben un menor riesgo que cuando los llamados son producidos a tasas de repetición

más altas. Esta aproximación puede resultar de la necesidad de localizar la fuente (emisor) y evaluar el factor que desencadenó las vocalizaciones. En cambio, cuando las llamadas de alarma ocurren a una tasa alta de repetición, éstas pueden señalar una situación de alto riesgo a los receptores, quienes adoptan una estrategia más cautelosa. Esta hipótesis requiere mayor investigación y de experimentos específicos a campo.

En resumen, en este estudio proveemos evidencia acerca del valor de la tasa de repetición de los llamados y la duración de la secuencia de llamados como claves para el reclutamiento en la Ratona Común, atrayendo coespecíficos a la ubicación del emisor. Nuestros resultados demuestran que tanto la codificación de la urgencia, primariamente reflejada en la tasa de repetición de los llamados, y los efectos tónicos, derivados de la duración de la secuencia de llamado, parecen estar presentes en las vocalizaciones de riesgo en esta especie. Llamados repetidos a una alta tasa cuando un individuo detecta a un depredador conlleva un alto costo para el emisor, dado que esto incrementa su detectabilidad y lo expone a un mayor riesgo, particularmente cuando la señal es dirigida al depredador, como es el caso de la Ratona Común (Marler 1955, 1957). Entonces, la tasa de repetición de llamados puede indicar la percepción del emisor de un mayor riesgo, mientras que la duración de la secuencia de llamados puede indicar no solo el riesgo percibido sino también su persistencia: Esas características del llamado pueden constituir claves simples, fácilmente identificables y honestas que pueden ser utilizadas por los receptores para evaluar el nivel de riesgo percibido.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a la Sra M. Ester Neumeyer y al Sr. Ramón Rementería por permitirnos llevar a cabo este estudio en su propiedad. También deseamos agradecer a tres revisores anónimos y al equipo editorial por sus sugerencias y comentarios. Este estudio contó con el apoyo de un subsidio de investigación del CONICET (11220210100571CO) otorgado a GJF.

USO DE INTELIGENCIA ARTIFICIAL

Usamos un servicio de corrección de la gramática basado en IA (<http://www.grammarly.com>, versión online gratuita) para mejorar la edición gramática del inglés. Los códigos para los modelos pesados de la proporción inversa (IPW), y las ilustraciones de la Ratona Común Sudamericana incluidas en las figuras fueron obtenidas usando IA (<http://www.chatgpt.com>).

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Accedé al material suplementario de este artículo, visitando <https://doi.org/10.56178/eh.v41i2.1543>.

REFERENCIAS

- Baker MC, Becker AM (2002) Mobbing calls of black-capped chickadees: effects of urgency on call production. *The Wilson Bulletin* 114(4):510-516. [https://doi.org/10.1676/0043-5643\(2002\)114\[0510:M-COBCC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1676/0043-5643(2002)114[0510:M-COBCC]2.0.CO;2)
- Benjamini Y, Hochberg Y (1995) Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B* 57(1):289-300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>
- Bivand R (2022) R packages for analyzing spatial data: A comparative case study with areal data. *Geographical Analysis* 54(3):488-518. <https://doi.org/10.1111/gean.12319>
- Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Maechler M, Bolker B (2017) glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modelling. *The R Journal* 9(2):378-400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Caro T (2005) Antipredator Defenses in Birds and Mammals. University of Chicago Press, Chicago
- Carro ME, Fernández GJ (2021) Alarm calls of house wrens (*Troglodytes aedon bonariae*) elicit responses of conspecific and heterospecific species. *Behaviour* 158(10):829-847. <https://doi.org/10.1163/1568539X-bja10097>
- Common LK, Yelimliş A, Colombelli-Négrel D, Austin VI, Kleindorfer S (2025) The 'seet' danger call: an active nest warning in superb fairy-wrens. *Royal Society Open Science* 12(11):251100. <https://doi.org/10.1098/rsos.251100>
- Corral MG, Carro ME, Fernández GJ (2012) Alarm calls of nesting Southern house wrens (*Troglodytes musculus*). *Ornitología Neotropical* 23(2):251-260
- Curio E (1978) The adaptive significance of avian mobbing: I. Teleonomic hypotheses and predictions. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 48(2):175-183. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1978.tb00254.x>
- Fallow PM, Magrath RD (2010) Eavesdropping on other species: mutual interspecific understanding of urgency information in avian alarm calls. *Animal Behaviour* 79(2):411-417. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.11.018>
- Fasanella M, Fernández GJ (2009) Alarm calls of the Southern House Wren *Troglodytes musculus*: variation with nesting stage and predator model. *Journal of Ornithology* 150(4):853-863. <https://doi.org/10.1007/s10336-009-0406-2>
- Fernández GJ, Corral MG, Carro ME (2012) Variation in the alarm calls of Southern House Wrens (*Troglodytes musculus*). *Emu* 112(1):71-75. <https://doi.org/10.1071/MU11033>
- Fernández GJ, Carro ME (2022) Alarm calls of southern house wrens, *Troglodytes aedon bonariae*, convey information about the level of risk. *Ethology* 128(4):293-302. <https://doi.org/10.1111/eth.13255>
- Fernández GJ, Dutour M, Carro ME (2023) Information transfer during mobbing: call rate is more important than the number of callers in a southern temperate passerine. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 77(7):78. <https://doi.org/10.1007/s00265-023-03357-z>
- Fernández GJ, Carro ME, Johnson LS (2024) Southern House Wren (*Troglodytes musculus*), version 1.0. In: Juárez R, Keeney BK, Billerman S M (eds.) *Birds of the World*. (Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, USA. <https://doi.org/10.2173/bow.houwre4.01>
- Fishbein AR, Lawson SL, Dooling RJ, Ball GF (2019) How canaries listen to their song: Species-specific shape of auditory perception. *Journal of the Acoustical Society of America* 145(1):562-574. <https://doi.org/10.1121/1.5087692>
- Fox J, Weisberg S (2019) *An R Companion to Applied Regression*. Sage, Thousand Oaks, California
- Guilford T, Dawkins MS (1991) Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Animal Behaviour* 42(1):1-14. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80600-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80600-1)
- Harris MA, Murie JO, Duncan JA (1983) Responses of Columbian ground squirrels to playback of recorded calls. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 63(4):318-330. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1983.tb00747.x>
- Hartig F (2020) DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. R package ver. 0.3.3.0. [URL: <http://florianhartig.github.io/DHARMA/>]
- Hernán MA, Robins JM (2020) *Causal inference: What if*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton
- Johnstone RA (1997) The evolution of animal signals. In: Krebs JR, Davies NB (eds.) *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Pp. 155-178. Blackwell Publishing, Oxford, UK
- Kalb N, Anger F, Randler C (2019) Subtle variations in mobbing calls are predator-specific in great tits (*Parus major*). *Scientific Reports* 9(1):6572. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43087-9>
- Klump GM, Shalter MD (1984) Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context; I. Factors affecting the structure of alarm signals. II. The functional significance and evolution of alarm signals. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 66(3):189-226. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1984.tb01365.x>
- Le Roux A, Jackson T, Cherry M (2001) The effect of changing call duration and calling bouts on vigilance in Brants' whistling rat, *Parotomys brantsii*. *Behaviour* 138(10):1287-1302. <https://doi.org/10.1163/15685390152822229>
- Leavesley AJ, Magrath RD (2005) Communicating about danger: urgency alarm calling in a bird. *Animal Behaviour* 70(2):365-373. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.10.017>
- Leger DW, Owings DH, Boal LM (1979) Contextual information and differential responses to alarm whistles in California ground squirrels. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 49(2):142-155. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1979.tb00254.x>

- org/10.1111/j.1439-0310.1979.tb00283.x
- Lenth R (2020) emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 1.5.1. [URL: <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>]
- Loughry WJ, McDonough CM (1988) Calling and vigilance in California ground squirrels: a test of the tonic communication hypothesis. *Animal Behaviour* 36(5):1533-1540. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80224-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80224-0)
- Lüdecke D, Ben-Shachar MS, Patil I, Waggoner P, Makowski D (2021) performance: An R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software* 6(60):3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- Manser MB (2001) The acoustic structure of suricates' alarm calls varies with predator type and the level of response urgency. *Proceedings of the Royal Society, London* 268(1483):2315-2324. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1773>
- Marler P (1955) Characteristics of some animal calls. *Nature* 176(4470):6-8. <https://doi.org/10.1038/176006a0>
- Marler P (1957) Specific distinctiveness in the communication signals of birds. *Behaviour* 11(1):13-39. <https://doi.org/10.1163/156853956X00066>
- McLachlan JR, Magrath RD (2020) Speedy revelations: how alarm calls can convey rapid, reliable information about urgent danger. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 287(1921):20192772. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2772>
- Morton ES (1977) On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *The American Naturalist* 111(981):855-869. <https://doi.org/10.1086/283219>
- Owings H., Virginia RA (1978) Alarm calls of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 46(1):58-70. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1978.tb01438.x>
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [URL: <https://www.R-project.org/>]
- Rowe C (2013) Receiver psychology: a receiver's perspective. *Animal Behaviour* 85(3):517-523. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.01.004>
- Schleidt WM (1973) Tonic communication: continual effects of discrete signs in animal communication systems. *Journal of Theoretical Biology* 42(2):359-386. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(73\)90095-7](https://doi.org/10.1016/0022-5193(73)90095-7)
- Schlenker P, Chemla E, Schel AM, Fuller J, Gautier JP, Kuhn J, Veselinović D, Arnold K, Căsar C, Keenan S, et al. (2016) Formal monkey linguistics. *Theoretical Linguistics* 42(1-2):1-90. <https://doi.org/10.1515/tl-2016-0001>
- Shah SS, Greig EI, MacLean SA, Bontier DN (2015) Risk-based alarm calling in a nonpasserine bird. *Animal Behaviour* 106:129-136. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.05.011>
- Sloan JL, Hare JF (2004) Monotony and the information content of Richardson's ground squirrel (*Spermophilus richardsonii*) repeated calls: Tonic communication or signal certainty? *Ethology* 110(2):147-156. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2003.00955.x>
- Sommer C, Todt D, Ostreicher R, Mundry R (2012) Urgency-related alarm calling in Arabian babblers, *Turdoides squamiceps*: predator distance matters in the use of alarm call types. *Behaviour* 149(7):755-773. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003003>
- Sueur J, Aubin T, Simonis C (2008) Seewave: a free modular tool for sound analysis and synthesis. *Bioacoustics* 18(2):213-226. <https://doi.org/10.1080/09524622.2008.9753600>
- Suzuki TN (2011) Parental alarm calls warn nestlings about different predatory threats. *Current Biology* 21(1):R15-R16. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.11.027>
- Suzuki TN (2016) Semantic communication in birds: evidence from field research over the past two decades. *Ecological Research* 31(3):307-319. <https://doi.org/10.1007/s11284-016-1339-x>
- Templeton CN, Greene E, Davis K (2005) Allometry of alarm calls: black-capped chickadees encode information about predator size. *Science* 308(5730):1934-1937. <https://doi.org/10.1126/science.1108841>
- Therneau T (2015) Mixed effects Cox models. [URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/coxme/vignettes/coxme.pdf>]
- Warkentin KJ, Keeley AT, Hare JF (2001) Repetitive calls of juvenile Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) communicate response urgency. *Canadian Journal of Zoology* 79(4):569-573. <https://doi.org/10.1139/z01-017>
- Wheatcroft D (2015) Repetition rate of calls used in multiple contexts communicates presence of predators to nestlings and adult birds. *Animal Behaviour* 103:35-44. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.02.009>
- Wiley RH (1994) Errors, exaggeration, and deception in animal communication. In Real LA (ed.) *Behavioral Mechanisms in Evolutionary Ecology*. Pp. 157-189. University of Chicago Press, Chicago
- Wiley RH (2006) Signal detection and animal communication. *Advances in the Study of Behaviour* 36:217-247. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(06\)36005-6](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(06)36005-6)
- Yorzinski J L, Vehrencamp SL (2009) The effect of predator type and danger level on the mob calls of the American Crow. *Condor* 111(1):159-168. <https://doi.org/10.1525/cond.2009.080057>