






Fundación
Miguel Lillo
Tucumán
Argentina

doi

Caracterización acústica del repertorio vocal de la *Vicugna vicugna* (Artiodactyla: Camelidae) en cautiverio: descripción y análisis espectrográfico

Acoustic characterization of the vocal repertoire of *Vicugna vicugna* (Artiodactyla: Camelidae) in captivity: description and spectrographic analysis

María Laura Chaves* , Alejandra Magdalena Hurtado ,
Flavia Rodríguez 

Cátedra de Comportamiento Animal, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán (UNT). Miguel Lillo 205, (T4000) San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina.

* Autor de correspondencia: <marialaurachaves4@gmail.com>

Resumen

La vicuña (*Vicugna vicugna*) es el camélido sudamericano de menor tamaño; habita los pastizales y matorrales altos de las ecorregiones puneña y altoandina. Aunque su biología y ecología han sido ampliamente documentadas, su comunicación acústica permanecía inexplorada. El presente estudio constituye el primer etograma acústico de la especie y tiene como objetivo describir y analizar su repertorio vocal en cautiverio mediante análisis espectrográfico. Los registros se obtuvieron en el Campo Experimental de Altura INTA Abra Pampa (Jujuy), donde las vicuñas estaban alojadas en corrales con grupos mixtos de edad y sexo. Se identificaron 10 vocalizaciones, clasificadas en tonales (balido, humming, grito 1, grito 2, gemido 1 y gemido 2), ruidosas (bramido, growling 1 y growling 2) y una mixta (relincho). La frecuencia fundamental (F0) demostró alto poder discriminatorio entre tipos vocales. Siguiendo a la Teoría Fuente-Filtro, se identificaron vocalizaciones que codifican información sobre el tamaño corporal del emisor, el análisis

► Ref. bibliográfica: Chaves, M. L.; Hurtado, A. M.; Rodríguez, F. 2026. "Caracterización acústica del repertorio vocal de la *Vicugna vicugna* (Artiodactyla: Camelidae) en cautiverio: descripción y análisis espectrográfico". *Acta Zoológica Lilloana* 70 (1): 463-481. DOI: <https://doi.org/10.30550/j.azl/2391>

► Recibido: 1 de abril 2026 – Aceptado: 19 de mayo 2026.

► URL de la revista: <http://actazoológica.lillo.org.ar>



► Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución – No Comercial – Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.

de formantes del gemido 1 y el bramido permitió estimar la longitud teórica del tracto vocal (VTL) en 17,8 cm, valor próximo al obtenido mediante medición directa de cráneos (16,72 cm). Se identificaron Fenómenos no Lineales, que pueden contener información individual variada, en cinco vocalizaciones tonales y una ruidosa. Las características espectrográficas del relincho son consistentes con una adaptación para la transmisión a larga distancia. Estos resultados sientan las bases para investigaciones futuras sobre las funciones comunicativas del repertorio vocal de la vicuña y su aplicación en estudios de comportamiento y manejo de la especie.

Palabras clave: Camélidos, Comunicación, Espectrograma, Formantes.

Abstract

The vicuña (*Vicugna vicugna*) is the smallest South American camelid, inhabiting the high-altitude grasslands and shrublands of the Puna and High Andean ecoregions. Although its biology and ecology are extensively documented, its acoustic communication has remained unexplored. This study presents the first acoustic ethogram for the species, aiming to describe and analyze its vocal repertoire in captivity through spectrographic analysis. Audio recordings were collected at the INTA Abra Pampa High-Altitude Experimental Station (Jujuy), where vicuñas were housed in corrals with mixed-age and mixed-sex groups. Ten distinct vocalizations were identified and classified into tonal (*humming*, bleat, groans 1 and 2, screams 1 and 2), noisy (*bellow*, *growlings* 1 and 2), and mixed (*whinny*) signals. Fundamental frequency (F0) demonstrated high discriminatory power among vocal types. Following Source-Filter Theory, specific vocalizations encoded information about body size; formant analysis of groan 1 and bellow yielded an estimated theoretical vocal tract length (VTL) of 17.8 cm, closely matching direct cranial morphometric measurements (16.72 cm). Non-linear phenomena (NLP) were identified in five tonal and one noisy vocalization. Furthermore, the spectrographic features of the whinny were consistent with long-distance transmission adaptations. These results provide a baseline for future research on the communicative functions of the vicuña's vocal repertoire and its application in behavioral and management studies.

Keywords: Camelids, Communication, Spectrogram, Formants.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones entre los animales están determinadas por la capacidad de comunicarse e intercambiar información entre ellos. El concepto de comunicación animal ha experimentado una evolución epistemológica significativa (Krebs, Davies, Parr, 1993; Alcock, 2001; Scott-Phillips, 2008; Bradbury y Vehrencamp, 2011; Ruxton y Schaefer, 2011). Actualmente se aplica la definición de Bradbury y Vehrencamp (2011), para quienes la comunicación es “un intercambio de señales entre un emisor y un receptor, en el que la función de enviar una señal es aumentar las probabilidades de que el receptor elija la acción más beneficiosa para el emisor, mientras que responder a la señal incrementa las oportunidades del receptor de realizar una acción que es beneficiosa para él”.

El análisis formal de la comunicación requiere, de manera preliminar, caracterizar la señal. Esta se define como cualquier acto o estructura que ha evolucionado específicamente para modificar el comportamiento de otro organismo, siendo efectiva únicamente porque la respuesta del receptor ha evolucionado de manera correspondiente (Maynard Smith y Harper, 2003; Scott-Phillips, 2008; Bradbury y Vehrencamp, 2011). A diferencia de otros estímulos, la señal es un producto de la selección natural orientado a la transmisión estratégica de información (Carazo y Font, 2010; Ruxton y Schaefer, 2011).

Dentro del espectro de modalidades comunicativas (visuales, táctiles, olfativas, acústicas, eléctricas) las señales acústicas presentan ventajas particulares: alta velocidad de propagación y la eficacia en grandes distancias o entornos de visibilidad reducida (Bradbury y Vehrencamp, 2011). La modificación de diversos parámetros acústicos (frecuencia, duración, ritmo e intensidad), pueden codificar múltiples tipos de información: como la identidad individual o grupal, estados motivacionales y alertas sobre amenazas (Taylor et al., 2016).

El mecanismo de fonación en mamíferos se explica mediante la teoría fuente-filtro, la cual postula que la producción vocal implica la contribución independiente de la fuente (laringe y pliegues vocales) y el filtro (tracto vocal). La laringe genera variaciones en la presión del flujo de aire exhalado a través de un proceso biomecánico cíclico de apertura y cierre de la glotis, mientras que el tracto vocal actúa como un resonador que modula el sonido original antes de su emisión por las cavidades oral y nasal (Fitch, 2006; Taylor y Reby, 2010; Riede y Brown, 2013; Fitch et al., 2025).

Dentro de este modelo, la velocidad de vibración de los pliegues vocales determina la frecuencia fundamental (F_0), el componente más bajo del sonido emitido, cuyas características físicas dependen de la masa, longitud y tensión de dichas estructuras (Fitch, 2006). Debido a que la F_0 varía según la ontogenia y el dimorfismo sexual (Taylor y Reby, 2010), esta variable funciona como un indicador honesto que codifica información biológica clave sobre la edad, el sexo, el rango social y el estado motivacional del emisor (Taylor et al., 2008; Briefer, 2012; Riede y Brown, 2013; Taylor et al., 2016).

Aunque la tasa de apertura y cierre de la glotis suele ser periódica, se ha reportado la presencia de elementos no periódicos llamados fenómenos no lineales (FNL) en algunas vocalizaciones de mamíferos (Muir, Herbst, Hawes, O'Mahoney, Dunn, 2025). Estos fenómenos consisten en subarmónicos (armónicos adicionales que aparecen repentinamente en el espectro y no presentan relación de número enteros con la F0), bifonación (dos F0 independientes) y caos determinístico (señales con un ancho de banda amplio sin armónicos y muy ruidosas) (Wilden, Herzel, Peters, Tembrock, 1998; Fitch, Neubauer, Herzel, 2002; Tokuda, 2018). La incorporación de tales FNL, también aporta información a la señal acústica (Fitch et al., 2002; Anikin, et al., 2021; Briefer, 2012).

El tracto vocal actúa como un filtro que destaca rangos específicos de frecuencias denominados formantes. Dado que el desarrollo de este tracto está limitado por estructuras óseas, su longitud presenta una correlación con el tamaño corporal del emisor (Fitch, 2006; Reby y McComb, 2003; Taylor et al., 2016). Tanto los formantes como su patrón de dispersión espectral operan como indicadores de la biometría animal, donde un incremento en la longitud del tracto vocal se refleja en una disminución proporcional del espaciado entre los formantes (Reby y McComb, 2003; Taylor y Reby, 2010; Taylor et al., 2016; Fitch et al., 2025).

Bajo este modelo de fuente-filtro, también es posible identificar parámetros acústicos influenciados por estados emocionales. Dichos estados inducen variaciones en la tensión y en la dinámica muscular de los pliegues vocales y del tracto vocal, modificando simultáneamente las características de la frecuencia fundamental (F0) y el patrón de dispersión de los formantes (Taylor y Reby, 2010; Briefer, 2012; Riede y Brown, 2013).

La vicuña habita en los pastizales y matorrales altos de las ecorregiones puneña y altoandina de Perú, Bolivia, Chile y Argentina (Koford 1957; Franklin 1974a). Es el más pequeño de los camélidos sudamericanos y es un animal polígamo que vive bajo tres formaciones sociales diferenciables: los grupos familiares, las tropillas de machos solteros y machos solitarios. Los grupos familiares están compuestos por un macho adulto dominante, varias hembras y generalmente las crías del mismo año. Además, tiene un marcado comportamiento territorial, el macho dominante del grupo familiar defiende su territorio todo el año (no solo en la época reproductiva) contra la intrusión de grupos familiares, grupos de machos y machos solitarios (Franklin, 1974a, 1983b; Hofmann et al., 1983; Vilá, 2000).

Si bien la biología y ecología de la vicuña han sido ampliamente documentadas, el conocimiento sobre su sistema de comunicación vocal permanece fragmentario. Actualmente, no existe un registro espectrográfico de su repertorio, incluso para vocalizaciones tan emblemáticas como el 'relincho'. Esta señal, identificada por diversos autores como una voz de alarma del macho (Koford, 1957; Franklin, 1974a; Arzamendia y Vilá, 2003), no cuenta con un análisis detallado de sus parámetros espectrográficos.

Bajo esa premisa el presente estudio se propone describir y analizar el repertorio acústico de las vicuñas en condiciones de cautiverio, mediante herramientas de análisis espectrográfico. Para abordar este objetivo general, se establecieron los siguientes objetivos específicos son: 1) identificar y clasificar las diferentes vocalizaciones emitidas por vicuñas en cautiverio en la Estación Experimental Agropecuaria Abra Pampa, 2) cuantificar los parámetros acústicos de cada categoría (F0, duración, modulación, estructura armónica) mediante análisis espectrográfico, 3) evaluar la existencia de adaptaciones acústicas en señales específicas destinadas a la transmisión a larga distancia. En función de los objetivos propuestos, se plantearon tres hipótesis: 1) la vicuña posee un repertorio acústico diverso y discriminable a partir de parámetros acústicos cuantitativos derivados de la fuente y el filtro, 2) determinadas vocalizaciones contienen información honesta sobre tamaño corporal y 3) el relincho presenta características de diseño que permiten su transmisión a largas distancias.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Todas las vocalizaciones fueron registradas a partir de una población de vicuñas de la Estación Experimental Agropecuaria Abra Pampa (EEA) durante junio de 2008 y julio de 2009. La EEA INTA Abra Pampa, está ubicado a 3.484 m s.n.m. y cuenta con una superficie para la cría de vicuñas de 220 ha distribuidas en tres potreros, dos de ellos destinados a grupos familiares y el tercero a capones (Lichtenstein, 2006).

Metodología

Las grabaciones acústicas se realizaron a una distancia de 1 a 3 metros de los ejemplares en el momento que las vicuñas se encontraban alojadas en corrales pequeños en grupos mixtos de edad y sexo, previo a la esquila de los individuos. En el caso de los relinchos, los registros se obtuvieron entre 1 y 2 días antes de la captura. Para esto se efectuaron transectas a pie dentro de los potreros. Las vocalizaciones fueron registradas con una grabadora portátil, SONY TC-D5M, y un micrófono unidireccional Audio-technica AT835b, ambos con un rango de resolución de frecuencias de 20 a 20 000 Hz. Los casetes fueron tipo II/IEC II. La digitalización de los archivos se realizó con Spectrogram 11.0. Las llamadas fueron guardadas como archivos de extensión WAV.

La caracterización técnica de las señales acústicas se realizó mediante el espectrograma generado con Audacity 3.7.0. El espectrograma es una representación espectro-temporal que permite visualizar el sonido (Hopp, Owren y Evans, 1998; Bradbury y Vehrencamp, 2011). En esta herramienta

el eje de las abscisas (x) representa el tiempo en segundos, y el eje de las ordenadas (y) representa la frecuencia en Hertz (Hz). La intensidad del sonido expresada en decibeles (dB), se manifiesta en un gradiente cromático donde las zonas de mayor intensidad cromática indican una concentración superior de energía de la onda transmitida por unidad de tiempo y de área.

El tamaño de la muestra (N) indicado en este estudio corresponde al número total de vocalizaciones de cada tipo analizadas y no al número de especímenes muestreados. Debido a que los registros bioacústicos se realizaron en un corral que albergaba individuos de diferentes edades y sexos a lo largo de dos períodos anuales, no fue posible la individualización de los emisores. Para mitigar el riesgo de pseudoreplicación y garantizar la independencia estadística de los datos dentro de este contexto de muestreo, se implementó el siguiente protocolo de selección: 1) se realizó una inspección visual y auditiva de todo el pool de registros, seleccionando únicamente señales con una alta relación señal-ruido, libres de solapamientos intraespecíficos o de interferencias antropogénicas (voces de operarios, ruidos de estructuras o fricciones durante el arreo y la esquila); y 2) se evitó sistemáticamente el análisis de vocalizaciones consecutivas dentro de una misma secuencia, dejando transcurrir un intervalo de dos a tres vocalizaciones intermedias antes de analizar una nueva señal del grupo. Los relinchos sí pudieron ser asignadas a un emisor individual, debido a que la postura estereotipada y la conducta del macho territorial permitieron su identificación visual directa en el momento exacto de la emisión. Se realizó una inspección visual individual de cada espectrograma generado, seleccionando para el análisis únicamente los fragmentos con óptima calidad espectrográfica. En los casos necesarios se aplicó la herramienta “Reducción de ruido”, seleccionando un perfil de ruido ambiental y aplicando un nivel de reducción de entre 10 y 12 dB, ya que valores superiores generaban distorsiones en los parámetros acústicos. El análisis bioacústico se realizó con el software Praat v.6.2.14 (Boersma y Weenink, Universidad de Ámsterdam, Países Bajos). Para la caracterización de las señales acústicas, se extrajeron parámetros que describen tanto la fuente vocal como el filtro del tracto vocal.

Para la obtención de la F0, se aplicó el método de autocorrelación (*Pitch*) con un rango de búsqueda inicial de 50 a 2000 Hz. Este ancho de banda se ajustó dinámicamente según el tipo de vocalización analizada. Para asegurar la precisión del análisis, se comparó sistemáticamente el contorno de la F0 generado por el algoritmo con la imagen generada del espectrograma. A través del comando *Voice Report*, se obtuvieron los valores de F0 promedio (F0prom), F0 mínima (F0min) y F0 máxima (F0max), expresada en Hertz, y también la duración total de la llamada medida en segundos (s). Para el análisis de los formantes, se utilizó el comando *Formant (Burg)*, configurando una frecuencia máxima de 10,000 Hz y un ancho de ventana de 0.02 a 0.06 s para identificar hasta cuatro formantes (F1 a F4). A partir de estos valores, se calculó el espaciamiento entre formantes (ΔF), el cual

representa la dispersión promedio entre picos de resonancia sucesivos. Finalmente, este valor de ΔF se utilizó para estimar la longitud teórica del tracto vocal (VTL) mediante fórmulas derivadas de la teoría de fuente-filtro. Todos los valores de los parámetros acústicos medidos se expresan en (promedio \pm ES).

Luego de realizar la medición de variables acústicas a cada una de las diferentes muestras de cada tipo diferente de vocalización, se seleccionaron aquellas en las que fue posible obtener todos los parámetros acústicos. Para el análisis de las variables acústicas se seleccionaron 268 vocalizaciones que presentaban buena relación señal-ruido entre todas las registradas. Finalmente se estimó el VTL mediante mediciones con un calibre digital de cráneos de vicuñas adultas y juveniles pertenecientes a la colección de mamíferos de la Fundación Migue Lillo y también del Laboratorio de Zooarqueología y Tafonomía. La medición se efectuó desde el proceso de la bulla timpánica hasta los incisivos.

Análisis estadístico

Se utilizó R Studio (versión 2025.09.1), se revisaron los supuestos de independencia, normalidad y homogeneidad de varianzas. A través de un ANOVA se exploraron los parámetros acústicos (F_{0prom} , F_{0min} , F_{0max}) que variaban entre las vocalizaciones registradas. Luego se realizó un análisis post hoc de Tukey en cada análisis de anova para identificar específicamente qué pares de vocalizaciones difieren entre sí. Se corrieron los análisis de Shapiro-Wilk con una significancia del $p > 0.05$; Prueba de Levene con una significancia del $p > 0.05$ y correlación de Pearson con una significancia del $p > 0.05$.

RESULTADOS

Se identificaron 10 vocalizaciones distintas, que fueron agrupadas en 3 categorías:

Vocalizaciones tonales (balido, humming, grito 1, grito 2, gemido 1 y gemido 2) caracterizadas por una frecuencia fundamental (F_0) y armónicos bien definidos; vocalizaciones ruidosas (bramido, growling 1 y growling 2) caracterizadas por una baja tonalidad y alto contenido espectral que le da una cualidad auditiva áspera, y vocalizaciones mixtas (relincho) con componentes tanto armónicos como ruidosos (Hopp et al., 1998).

Vocalizaciones tonales

1. Balido (N=16): vocalización auditivamente similar al balido que emiten las cabras. En el espectrograma su F0 y sus armónicos son fácilmente distinguibles. Ancho de banda: 2500 ± 300 Hz. Duración entre 0,16 a 1,15 s, la media es de $0,57 \pm 0,09$ s. Valores de F0: F0 media $236,15 \pm 58,47$ Hz, F0 min $103,57 \pm 57,87$ Hz, F0 max $315,24 \pm 63,50$ Hz. (Fig. 1a).

2. Humming (N=29): Auditivamente se asemeja a un “mmm”, presenta FNL como subarmónicos. Es la vocalización tonal más larga registrada en la especie, su duración varía desde 0,21 a 5,57 s, la media es $0,61 \pm 0,18$ s. Ancho de banda de 2900 ± 300 Hz. Los armónicos tienen mayor intensidad entre 500 a 1500 Hz. Valores de F0: F0 media $532,98 \pm 74,88$ Hz, F0 min $471,84 \pm 69,66$ Hz, F0 max $587,16 \pm 79,69$ Hz. (Fig. 1b).

3. Grito 1 (N=33): vocalización tonal con FNL como subarmónicos y caos determinista al inicio y final de esta. Su duración varía desde 0,24 a 2,7 s, la media es de $0,88 \pm 0,09$ s. Presenta un ancho de banda de 4300 ± 800 Hz. Los armónicos presentan mayor intensidad entre los 800 y 2500 Hz. Por arriba de los 2500 Hz los armónicos muestran cierta modulación. Valores de F0: F0 media $1311,51 \pm 45,06$ Hz, F0 min $975,10 \pm 61,91$ Hz, F0 max $1480,61 \pm 47,47$ Hz. (Fig. 1c).

4. Grito 2 (N=28): vocalización tonal muy modulada. Se observan picos de intensidad del sonido en el inicio y final de la vocalización. Su ancho de banda 3500 ± 400 Hz, es menor que el grito 1. Duración entre 0,42 a 1,3 s, la media es de $0,73 \pm 0,11$ s. Se distinguen FNL como subarmónicos y saltos de frecuencia. Valores de F0: F0 media $692,72 \pm 36,22$ Hz, F0 min $569,51 \pm 63,13$ Hz, F0 max $804,56 \pm 50,3$ Hz. (Fig. 1d).

5. Gemido 1 (N=12): vocalización tonal modulada, que presenta FNL como subarmónicos. Posee un ancho de banda 2200 ± 200 Hz, con armónicos de menor energía visibles hasta 3500 Hz aproximadamente. Su duración varía entre 0,38 a 1,33 s, con media de $0,66 \pm 0,12$ s. Valores de F0: F0 media $2596,84 \pm 28,02$ Hz, F0 min $2402,08 \pm 86,56$ Hz, F0 max $2786,35 \pm 45,93$ Hz. (Fig. 1e).

6. Gemido 2 (N=31): vocalización tonal con modulación de frecuencia final. Ancho de banda: 3500 ± 300 Hz. Se observan armónicos de baja intensidad hasta alrededor de 5000 Hz. Presenta FNL como subarmónicos y caos. Su duración varía entre 0,27 a 1,69 s, la media es de $0,68 \pm 0,05$ s. Los valores de F0: F0 media $366,80 \pm 30,28$ Hz, F0 min $298,82 \pm 29,12$ Hz, F0 max $472,67 \pm 43,03$ Hz. (Fig. 1f).

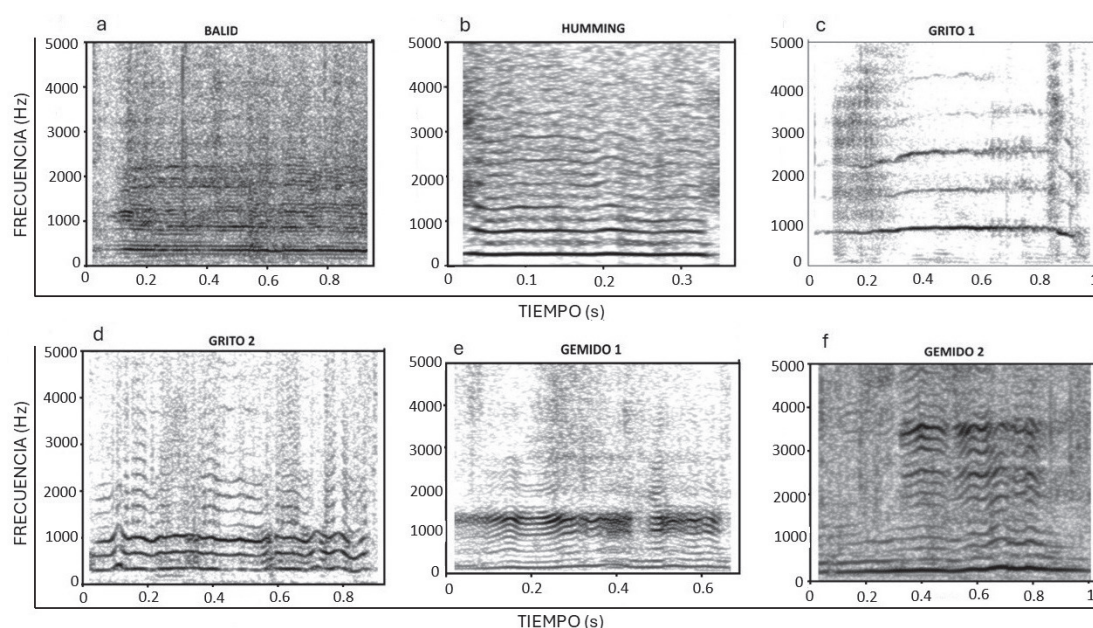


Figura 1. Espectrogramas de vocalizaciones tonales: a) Balido, b) Humming, c) Grito 1, d) Grito 2, e) Gemido 1 y f) Gemido 2. Se observa la frecuencia expresada en Hertz (Hz) y el tiempo en segundos (s).

Figure 1. Spectrograms of tonal vocalizations: a) Bleating, b) Humming, c) Scream 1, d) Scream 2, e) Moan 1 and f) Moan 2. The frequency is expressed in Hertz (Hz) and the time in seconds (s).

Vocalizaciones ruidosas

7. Growling 1 (N=22): Posee un ancho de banda amplio de 8000 ± 500 Hz, con la energía concentrada entre 1000 y 3000 Hz. Es la vocalización ruidosa de mayor duración registrada en la especie (0,51 a 2,55 s), la media es de $0,98 \pm 0,39$ s. Presenta FNL caóticos, subarmónicos y saltos de frecuencia. Valores de F0: F0 media $955,01 \pm 232,96$ Hz, F0 min $741,18 \pm 243,66$ Hz, F0 max $1272,02 \pm 293,80$ Hz. (Fig. 2a).

8. Growling 2 (N=30): Con un ancho de banda de 2000 ± 200 Hz, tiene la energía concentrada entre 200 y 1000 Hz. Su duración varía desde 0,35 a 1,47 s, la media es de $0,85 \pm 0,08$ s. Valores de F0: F0 media $514,71 \pm 16,42$ Hz, F0 min $472,12 \pm 12,11$ Hz, F0 max $668,53 \pm 78,83$ Hz. (Fig. 2b).

9. Bramido (N=32): Posee un amplio ancho de banda de 4500 ± 400 Hz, con la mayor concentración de energía entre 400 y 2000 Hz. Su duración varía desde 0,12 a 1,36 s, la media es de $0,47 \pm 0,05$ s. Valores de F0: F0 media $678,75 \pm 38,106$ Hz, F0 min $597,46 \pm 37,04$ Hz, F0 max $757,58 \pm 39,80$ Hz. (Fig. 2c).

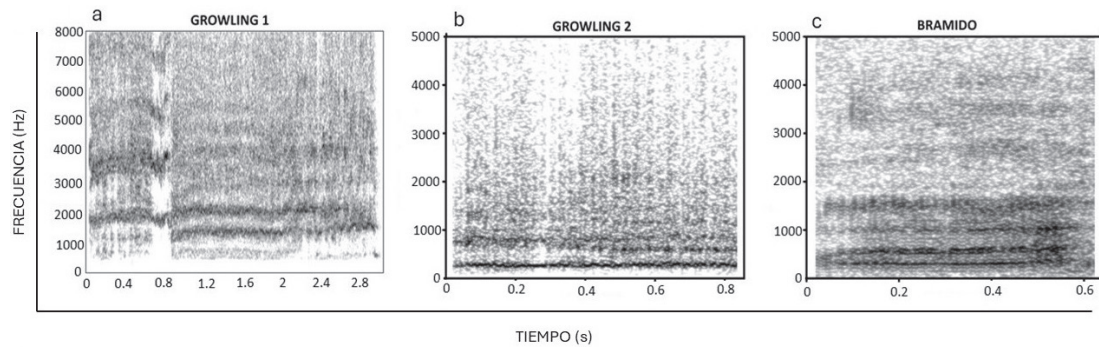


Figura 2. Espectrogramas de vocalizaciones ruidosas. a) Growling 1, b) Growling 2, c) Bramido. Se observa la frecuencia expresada en Hertz (Hz) y el tiempo en segundos (s).

Figure 2. Spectrograms of loud vocalizations. a) Growling 1, b) Growling 2, c) Roar. The frequency is expressed in Hertz (Hz) and the time in seconds (s).

Vocalización mixta

10. Relincho (N=35): es una vocalización emitida tanto en fase inspirativa como expirativa, con estructura mixta. Tiene una fase inicial con una serie de pulsos rápidos intercalados con sonido tonal muy modulado, tanto la F0 como los armónicos son muy modulados en frecuencia, y tienen forma de V invertida. Estos pulsos se repiten con alta tasa (frecuencia de repetición), lo que le da un carácter áspero o chirriante a esta parte del sonido. En una fase posterior la intensidad y la frecuencia de los pulsos disminuyen significativamente. Se observan segmentos más cortos y tonales, con una estructura armónica más definida y horizontal (como una serie de “arcos” o tonos puros repetidos). El número de segmentos armónicos varía entre 2 y 8 dependiendo la duración del relincho. El sonido se vuelve más regular y menos áspero en esta parte. Posee un ancho de banda amplio, la energía principal se concentra entre 1.000 y 4.000 Hz, con componentes armónicos que alcanzan aproximadamente los 9.000 Hz. Su duración varía desde 1,05 a 5,18 s, la media es de $2,69 \pm 0,20$ sec. Valores de F0: F0 media $1818,22 \pm 119,14$ Hz, F0 min $1682,02 \pm 109,52$ Hz, F0 max $1928,92 \pm 136,39$ Hz. (Fig. 3).

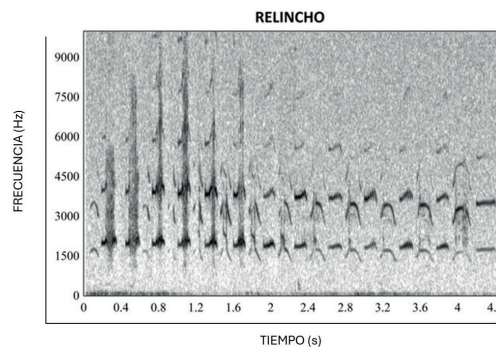


Figura 3. Espectrograma de vocalización mixta: Relincho. Se observa la frecuencia expresada en Hertz (Hz) y el tiempo en segundos (s).

Figure 3. Spectrogram of mixed vocalization: Neighing. The frequency is expressed in Hertz (Hz) and the time in seconds (s).

La siguiente figura muestra el porcentaje de FNL registrados para cada tipo de vocalización (Fig. 4).

El ANOVA reveló diferencias significativas en la $F0_{prom}$, la $F0_{max}$ y la $F0_{min}$ entre los tipos de vocalización ($p < 0.05$ en todos los casos) (Fig. 5).

El análisis post hoc de Tukey aplicado a las variables mencionadas, evidenció diferencias significativas entre varios tipos de vocalización (Tabla 1).

Los resultados estadísticos confirman que la frecuencia fundamental, constituye un parámetro acústico relevante para discriminar entre tipos de vocalización cuando las mismas presentan una estructura espectrográfica similar.

La medición de los formantes se realizó en Gemido 1 y Bramido, seleccionadas por su claridad espectrográfica y se encontraron 4 formantes. Aplicando la fórmula aportada por Reby y McComb (2003), se encontró que la dispersión de los formantes (ΔF) es igual a $998,88 \pm 41,01$ Hz y el VTL a $17,8 \pm 0,67$ cm.

A partir de mediciones realizadas en 7 cráneos de vicuñas (5 adultos y 2 juveniles) pertenecientes a la colección de mamíferos de la Fundación Migue Lillo y también del Laboratorio de Zooarqueología y Tafonomía, se estimó un VTL de $16,72 \pm 2,23$ cm. La medición se realizó desde el proceso de la bulla timpánica hasta los incisivos. Este valor es aproximado al VTL teórico.

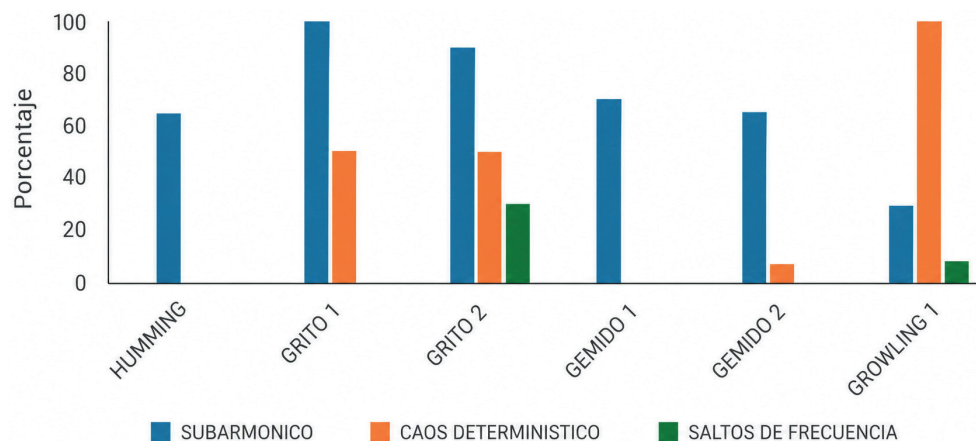


Figura 4. Porcentaje de fenómenos no lineales por tipos de vocalizaciones. Se muestran las proporciones de subarmónicos, caos determinístico y saltos de frecuencia para cada tipo de vocalización (Humming, Grito 1, Grito 2, Gemido 1, Gemido 2 y Growling 1).

Figure 4. Percentage of non-linear phenomena by types of vocalizations. The proportions of subharmonics, deterministic chaos and frequency jumps are shown for each type of vocalization (Humming, Scream 1, Scream 2, Moan 1, Groan 2 and Growling 1)

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio permiten establecer el primer etograma acústico detallado para la vicuña (*Vicugna vicugna*), identificando un repertorio de diez tipos de vocalizaciones diferenciadas. Este catálogo revela la complejidad vocal de esta especie, donde la frecuencia fundamental (F0) aparece como el parámetro acústico determinante para la distinción entre señales. Se corroboró la coexistencia de sonidos tonales, como el humming y los balidos, con señales ruidosas de estructura caótica, y con FNL. La correspondencia hallada entre la longitud del tracto vocal estimada a partir de la medición de los formantes y las mediciones anatómicas directas válida la aplicación del modelo fuente-filtro en este camélido.

El ANOVA reveló diferencias significativas en la F0 (promedio, máxima y mínima) entre los tipos vocales ($p < 0,05$ Fig. 5), validadas por el análisis de Tukey (Tabla 1). Estos resultados demuestran que la F0 es el criterio de diferenciación más robusto para distinguir vocalizaciones espectrográficamente similares, como los gemidos o los growlings. Al igual que en otros mamíferos (Taylor y Reby, 2010; Riede y Brown, 2013, Taylor et al., 2016), la variación en la F0 sugiere que la vicuña codifica información biológicamente relevante a través de su repertorio vocal.

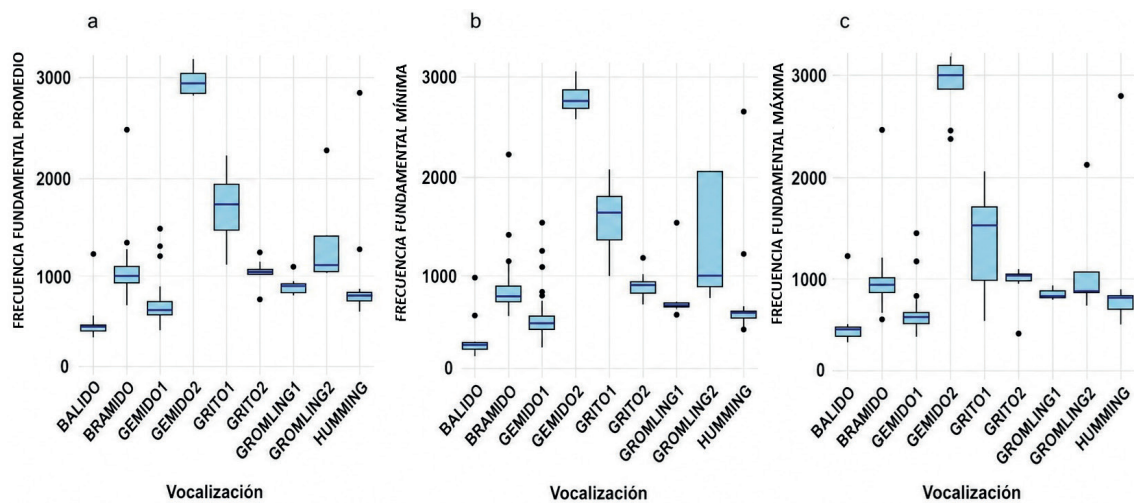


Figura 5. Distribución de parámetros de frecuencia en diferentes tipos de vocalizaciones. Se muestran diagramas de caja correspondientes a: a) frecuencia fundamental promedio, b) frecuencia fundamental máxima y c) frecuencia fundamental mínima, para cada tipo de vocalización. Las cajas representan el rango intercuartílico, la línea central indica la mediana y los puntos corresponden a valores atípicos.

Figure 5. Distribution of frequency parameters in different types of vocalizations. Box plots are shown for: a) average fundamental frequency, b) maximum fundamental frequency, and c) minimum fundamental frequency, for each type of vocalization. The boxes represent the interquartile range, the center line indicates the median, and the points correspond to outliers.

Tabla 1. Valores de p obtenidos en el análisis *post hoc* de Tukey. Se realizaron las comparaciones de las medias de pares de vocalizaciones para cada uno de los parámetros (frecuencia promedio, frecuencia máxima y frecuencia mínima). Los valores de p significativos se destacan en negrita ($p > 0.05$).

Table 1. p -values obtained in the Tukey *post hoc* analysis. Comparisons of pairwise vocalization means were performed for each parameter (average frequency, maximum frequency, and minimum frequency). Significant p -values are highlighted in bold ($p > 0.05$).

Pares	Frecuencia promedio	Frecuencia máxima	Frecuencia mínima
BRAMIDO-BALIDO	0,0000216	0,0000233	0,0015131
GEMIDO1-BALIDO	0,7054887	0,4132165	0,9870205
GEMIDO2-BALIDO	0	0	0
GRITO1-BALIDO	0	0	0
GRITO2-BALIDO	0,0088037	0,0028351	0,135366
GROWLING1-BALIDO	0,116105	0,0308252	0,4014867
GROWLING2-BALIDO	0,0000078	0,0000001	0,018041
HUMMING-BALIDO	0,0318705	0,0398768	0,1642197
GEMIDO1-BRAMIDO	0,0000802	0,0012964	0,0002714
GEMIDO2-BRAMIDO	0	0	0
GRITO1-BRAMIDO	0	0	0,0000005
GRITO2-BRAMIDO	1	0,9999794	0,9999995
GROWLING1-BRAMIDO	0,8596628	0,994001	0,9354077
GROWLING2-BRAMIDO	0,2311069	0,0117114	0,9803641
HUMMING-BRAMIDO	0,3758157	0,3240781	0,6850455
GEMIDO2-GEMIDO1	0	0	0
GRITO1-GEMIDO1	0	0	0
GRITO2-GEMIDO1	0,1210375	0,1206646	0,2998047
GROWLING1-GEMIDO1	0,7384746	0,6292028	0,7268619
GROWLING2-GEMIDO1	0,000128	0,0000038	0,0433259
HUMMING-GEMIDO1	0,4266693	0,8536507	0,3111629
GRITO1-GEMIDO2	0	0	0
GRITO2-GEMIDO2	0	0	0
GROWLING1-GEMIDO2	0	0	0
GROWLING2-GEMIDO2	0	0	0
HUMMING-GEMIDO2	0	0	0
GRITO2-GRITO1	0,0000011	0,0000013	0,0121503
GROWLING1-GRITO1	0	0	0,0000338
GROWLING2-GRITO1	0,3874165	0,8760713	0,7493871
HUMMING-GRITO1	0	0	0
GROWLING1-GRITO2	0,9750572	0,988296	0,998443
GROWLING2-GRITO2	0,4967272	0,1516776	0,9818337
HUMMING-GRITO2	0,9083873	0,6873376	0,9955245
GROWLING2-GROWLING1	0,0516748	0,0085867	0,7358232
HUMMING-GROWLING1	1	0,997828	1
HUMMING-GROWLING2	0,013634	0,0002046	0,6086499

El humming (Fig. 1b), actúa como una llamada de contacto y cohesión grupal en alpacas (Fowler, 2008) y jirafas en cautiverio (Baoticet al., 2015); en estas últimas, comparte con la vicuña una estructura tonal con armónicos definidos. Por su parte, el grito (screaming) ha sido mencionado en alpacas y llamas, como una vocalización indicadora de miedo durante manipulaciones físicas (Fowler, 2008). Los grito 1 y grito 2 (Fig. 1c y Fig. 1d) identificados en este estudio, son señales intensas, de alta excitación que al igual que el screaming de alpacas y llamas podrían estar asociadas a estados de alarma o miedo.

Los FNL, son comunes en vocalizaciones de mamíferos y han sido documentados en especies sociales (Wilden et al., 1998; Volodina et al., 2006; Riede et al., 2007; Blumstein y Récapet, 2009). Existen hipótesis funcionales que explican la incorporación de FNL en vocalizaciones tonales o armónicas (Fitch et al., 2002; Muir et al., 2025). Podrían facilitar la discriminación individual (Wilden 1998; Tokuda, 2018), tener implicancias en la selección sexual o exagerar la percepción del tamaño corporal del emisor (Anakin et al., 2021) o evitar que los receptores ignoren la llamada y previniendo la habituación y manteniendo la atención del receptor (Fitch et al., 2002; Blumstein y Récapet, 2009 2009). Finalmente, se ha planteado que los FNL podrían transmitir información motivacional, particularmente asociada a estados emocionales intensos, tanto en humanos como en otros mamíferos (Briefer, 2012, Anakin et al., 2020). La aparición de FNL en cinco vocalizaciones tonales (el humming, el grito 1, el grito 2 y el gemido 1, el gemido 2) (Fig. 1) y especialmente el marcado grado de caos en el growling 1 (Fig. 2), se vincularían con los altos niveles de excitación y estrés derivados del manejo y encierro de las vicuñas al momento del registro acústico. Estas condiciones de estrés perturban el control del aparato vocal, forzándolo más allá de sus límites lineales (Fitch et al., 2002; Briefer, 2012). Por lo tanto, la presencia de FNL en la vicuña constituye un indicador acústico que permitiría identificar estados emocionales intensos como el miedo o la agresión (Anikin et al., 2020).

Las señales acústicas se degradan progresivamente al propagarse debido a la pérdida de amplitud, modificaciones en su estructura acústica y a la interferencia del ruido ambiental. Sin embargo, este efecto puede aportar información valiosa al receptor, al permitir estimar la distancia del emisor en función del deterioro acústico percibido (Morton, 1977; Naguib y Wiley, 2001; Ey y Fischer, 2009). Según la hipótesis de la adaptación acústica, vocalizaciones tonales con rápida repetición de elementos similares a trinos, minimizará la degradación en hábitats abiertos y sirve como referencia para evaluar dicho deterioro (Daniel y Blumstein, 1998; Naguib y Wiley, 2001; Ey y Fischer, 2009). El relincho de la vicuña (Fig. 3), que actúa como la señal de alarma del macho territorial (Koford, 1957; Franklin, 1974a; Arzamendia y Vilá, 2003) se ajusta a esta predicción. Definido como un trino agudo y vibrante (Koford, 1957), su estructura de pulsos rápidos (2 a 10 en nuestros registros) con alta tasa de repetición y energía en la fase inicial maximiza la detectabilidad y minimiza la degradación en los ambientes abiertos de la Puna.

La dispersión de los formantes (ΔF) se correlaciona negativamente con la longitud del tracto vocal (VTL) y es un indicador honesto del tamaño corporal (Reby y McComb, 2003; Fitch, 2006; Ghazanfar et al., 2007; Taylor y Reby, 2010; Taylor et al., 2016). En este trabajo, el VTL teórico calculado con los formantes del gemido 1 (Fig. 1e) y el bramido (Fig. 2c) arroja un valor de 17,8 cm, muy próximo al valor estimado a partir de la medición de cráneos (16,72 cm).

Esta concordancia demuestra que los formantes en vicuñas siguen las predicciones del modelo Fuente-filtro (Fitch, 2006; Taylor y Reby, 2010) y valida la precisión del análisis acústico para estimar parámetros de tamaño en la vicuña, como se ha observado en otros mamíferos (Fitch y Hauser, 2003; Reby y McComb 2003, Hurtado et al., 2011; Taylor et al., 2016).

Este estudio constituye el primer análisis detallado de la complejidad acústica de la vicuña. La estrecha correspondencia hallada entre la longitud del tracto vocal estimada mediante el análisis de formantes y la estimación mediante la medición en cráneos, valida el uso de estas señales como indicadores honestos del tamaño corporal. Por otro lado la identificación de FNL en contextos de manejo y arreo, donde los animales presentan altos niveles de reactividad, respalda el uso de vocalizaciones como indicadores del estado de excitación. Estos hallazgos enriquecen la comprensión de la comunicación en camélidos y fundamentan el uso del análisis acústico como herramienta no invasiva para monitorear el bienestar animal. A futuro, estos resultados permiten el desarrollo de sistemas de monitoreo acústico pasivo para estudiar la dinámica social y la ecología del comportamiento de las vicuñas en su hábitat natural.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Fundación Miguel Lillo, especialmente a la Colección de Mamíferos, y al Laboratorio de Zooarqueología y Tafonomía por facilitar el acceso al material.

PARTICIPACIÓN

Chaves, Laura: análisis de vocalizaciones y redacción, Hurtado Alejandra: redacción y corrección, Rodríguez Flavia: análisis estadístico.

CONFLICTO DE INTERÉS

No se presentaron conflictos de interés.

LITERATURA CITADA

- Alcock, J. (2001). *Animal Behavior: An evolutionary approach* (7th ed.). Sinauer Associates.
- Anikin, A., Pisanski, K., Massenet, M., & Reby, D. (2021). Harsh is large: nonlinear vocal phenomena lower voice pitch and exaggerate body size. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 288, 2021-0872. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0872>

- Anikin A, Pisanski K, Reby D.(2020) Do nonlinear vocal phenomena signal negative valence or high emotion intensity? *Royal Society Open Science*. 7: 201306. <https://doi.org/10.1098/rsos.201306>
- Arzamendia Y. y Vilá B.L. 2003. Estudios de comportamiento y organización social de vicuñas, en la RB Laguna de Pozuelos, Jujuy, Argentina, como línea de base para el manejo sostenible de la especie. III Congreso Mundial sobre Camélidos, Potosí, Bolivia, 15-18 de octubre.
- Baotic, A., Sicks, F., & Stoeger, A. S. (2015). Nocturnal “humming” vocalizations: adding a piece to the puzzle of giraffe vocal communication. *BMC Research Notes*, 8, 425. <https://doi.org/10.1186/s13104-015-1394-3>
- Blumstein, D., & Récapet, C. (2009). The sound of arousal: the addition of novel non-linearities increases responsiveness in marmot alarm calls. *Ethology*, 115, 1074–1081. <https://doi.org/10.1111/J.1439-0310.2009.01691.X>
- Bradbury, J. W., & Vehrencamp, S. L. (2011). Principles of animal communication (2nd ed.). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. ISBN: 9780878930456
- Briefer, E. F. (2012). Vocal expression of emotions in mammals: mechanisms of production and evidence. *Journal of Zoology*, (288) 1-20. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00920.x>
- Carazo, P., & Font, E. (2010). Putting information back into biological communication. *Journal of Evolutionary Biology*, (23), 661-669. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.01944.x>
- Daniel, J. C., and Blumstein, D. T. (1998). A test of the acoustic adaptation hypothesis in four species of marmots. *Animal Behavior*. (56), 1517–1528. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0929>
- Ey, E., & Fischer, J. (2009). The “acoustic adaptation hypothesis”: a review of the evidence from birds, anurans and mammals. *Bioacoustics*, (19), 21–48. <https://doi.org/10.1080/09524622.2009.9753613>
- Fitch, W. T., Neubauer, J., Herzel, H. (2002). Calls out of chaos: The adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. *Animal Behaviour*, (63) 407-418. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1912>
- Fitch, W. T. (2006). Production of vocalizations in mammals. En: Encyclopedia of Language and Linguistics (115-121). University of St Andrews, St Andrews, UK. <https://doi.org/10.1016/B0-08-044854-2/00821-X>
- Fitch, W. T., Anikin, A., Pisanski, K. et al. (2025). Formant analysis of vertebrate vocalizations: achievements, pitfalls, and promises. *BMC Biology*, (23) 92. <https://doi.org/10.1186/s12915-025-02188-w>
- Fitch WT, Hauser MD. (2003) Unpacking “Honesty”: vertebrate vocal production and the evolution of acoustic signals. In: Simmons AM, Fay RR, Popper AN, editors. Acoustic communication. New York, NY: Springer.

- Franklin, W. L. (1974a). The social behavior of the vicuna. En Behaviour of ungulates and its relation to management (477–487). IUCN.
- Franklin, W. L. (1983b). Contrasting socioecologies of South America's wild camelids: the vicuña and the guanaco. *Advances in the study of mammalian behavior*, 7, 573-629. ISBN 0934612063
- Fowler, M. E. (2008). Behavioral clues for detection of illness in wild animals: models in camelids and elephants. *En Zoo and Wild Animal Medicine* (pp. 33-cp3). WB Saunders. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-141604047-7.50007-5>
- Ghazanfar, A. A., Tureson, H. K., Maier, J. X., van Dinther, R., Patterson, R. D., & Logothetis, N. K. (2007). Vocal-tract resonances as indexical cues in rhesus monkeys. *Current biology*, (17) 425–430. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.01.029>
- Hoffman, R., Otte, K., Ponce, C. F., Ríos, M. A. (1983). El manejo de la vicuña silvestre. *Eschborn: Sociedad Alemana de Cooperación Técnica (GTZ)*. ISBN3-88085-113-1
- Hopp, S. L., Owren, M. J., y Evans, C. S. (Eds.). (1998). Animal acoustic communication: Sound analysis and research methods. *Springer*. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-76220-8>
- Hurtado, A. M.; Smith-Flueck, J. A.; y Black-Decima. (2011). Description of vocalizations in exotic European red deer stags (*Cervus elaphus*) during the rut in Northwestern Patagonia (Argentina). *Animal Production Science* 51(4) cvi-cviv. ISSN: 1836-5787
- Krebs, J. R., Davies, N. B., Parr, J. (1993). An introduction to behavioural ecology (3rd ed.). *Blackwell Scientific Publications*. ISBN: 0632035463
- Koford, C.B. (1957). The Vicuna and the Puna. *Ecological Monographs*, (27) 153-219. DOI: <https://doi.org/10.2307/1948574>
- Lichtenstein, G. (2006). Manejo de vicuñas en cautiverio: el modelo de los criaderos de INTA Abrapampa. En B. Vilá (Ed.), *Investigación, conservación y manejo de vicuñas* (pp. 143–158). Proyecto MACS - Buenos Aires.
- McComb, K., Reby, D. (2010). Communication in terrestrial animals. En *Encyclopedia of Neuroscience*. Oxford: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-008045046-9.01863-5>
- Muir J, Herbst CT, Hawes JE, O'Mahoney T, Dunn JC. 2025 Nonlinear phenomena in mammalian vocal communication: an introduction and scoping review. *Phil. Trans. R. Soc. B* 380: 20240017. <https://doi.org/10.1098/rstb.2024.0017>
- Naguib, M., Wiley, R. H. (2001). Estimating the distance to a source of sound: mechanisms and adaptations for long-range communication. *Animal Behaviour*, (62) 825–837. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1860>
- Reby, D. y McComb, K. (2003). Anatomical constraints generate honesty: acoustic cues to age and weight in the roars of red deer stags. *Animal Behaviour* (65) 519–530. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2078>

- Riede, T., Arcadi, A. C., Owren, M. J. (2007). Nonlinear acoustics in the pant hoots of common chimpanzees (*Pan troglodytes*): vocalizing at the edge. *The Journal of the Acoustical Society of America* (121), 1758–1767. <https://doi.org/10.1121/1.2427115>
- Riede, T., Brown, C. (2013). Body size, vocal fold length, and fundamental frequency—implications for mammal vocal communication. *Nova Acta Leopoldina NF*, (111) 295–314. (PDF) Body Size, Vocal Fold Length, and Fundamental Frequency – Implications for Mammal Vocal Communication.
- Ruxton, G. D., Schaefer, H. M. (2011). Resolving current disagreements and ambiguities in the terminology of animal communication. *Journal of Evolutionary Biology*, (24) 2574–2585. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02386.x>
- Scott-Phillips, T. C. (2008). Defining biological communication. *Journal of Evolutionary Biology*, (21) 387–395. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01497.x>
- Smith, J. M. y Harper D. (2003) *Animal Signals*. Oxford Academic Press. ISBN: 9780198526841. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198526841.001.0001>
- Taylor, A. M., Reby, D., McComb, K. (2008). Human listeners attend to size information in domestic dog growls. *The Journal of the Acoustical Society of America*, (123) 2903–2909. <https://doi.org/10.1121/1.2896962>
- Taylor, A.M., Charlton, B.D., Reby, D. (2016). Vocal Production by Terrestrial Mammals: Source, Filter, and Function. In: Suthers, R., Fitch, W., Fay, R., Popper, A. (eds) *Vertebrate Sound Production and Acoustic Communication*. Springer Handbook of Auditory Research, vol 53. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-27721-9_8
- Taylor, A. M., Reby, D. (2010). The contribution of source–filter theory to mammal vocal communication research. *Journal of Zoology*, (280) 221–236. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00661.x>
- Tokuda, I. (2018) Non-linear dynamics in mammalian voice production. *Anthropological Science*, (126) 35-41. <https://doi.org/10.1537/ase.171130>
- Volodina, E. V., Volodin, I. A., Isaeva, I. V., Unck, C. (2006). Biphonation may function to enhance individual recognition in the dhole, *Cuon alpinus*. *Ethology*, (112) 815-825. <https://doi.org/10.1111/J.1439-0310.2006.01231.X>
- Wilden, I., Herzog, H., Peters, G., Tembrock, G. (1998). Subharmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization. *Bioacoustics*, (9) 171-196. <https://doi.org/10.1080/09524622.1998.9753394>

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Balido, Bramido, Gemido 1, Gemido 2, Grito 1, Grito 2, Growl 1, Growl 2, Humming 2, Relincho.