



Ecología

Análisis bioacústico de las vocalizaciones de seis especies de anuros de la laguna Cormorán, complejo lacustre de Sardinayacu, Parque Nacional Sangay, Ecuador

Bioacoustic analysis of six anuran species from the Cormoran Lagoon, Sardinayacu Lake complex, Sangay National Park, Ecuador

Diego Batallas^{a,b,*} y Jorge Brito^c

^a Fundación Naturaleza Kakaram, Santa Rosa 158 BL B Depto. 2, Casilla postal 17-07-9920, Quito, Ecuador

^b Instituto de Ciencias Biológicas, Escuela Politécnica Nacional, Casilla 17-01-2759, Quito, Ecuador

^c Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, Instituto Nacional de Biodiversidad, Calle Rumipamba 341 y Av. de Los Shyris. Casilla Postal 17-07-8976, Quito, Ecuador

Recibido el 11 de noviembre de 2015; aceptado el 4 de marzo de 2016

Disponible en Internet el 19 de noviembre de 2016

Resumen

En los meses de diciembre y febrero del 2010-2011 se realizaron estudios en el complejo lacustre de Sardinayacu, localizado en el Parque Nacional Sangay, en los cuales se trabajó 10 días. El objetivo de este estudio fue analizar y describir bioacústicamente las vocalizaciones de los anuros en la laguna Cormorán (una de las lagunas del complejo lacustre de Sardinayacu). Para el estudio se realizaron recorridos diurnos y nocturnos, enfocando el esfuerzo de muestreo a los puntos de mayor actividad vocal, donde se grabó dicha actividad utilizando una grabadora digital, conectada a un micrófono unidireccional. Se analizaron las vocalizaciones de 6 especies de anuros, describiendo los mismos de manera cualitativa y cuantitativa a partir de sus variables espectrales (frecuencias medidas en kilohertzios) y temporales (duración e intervalos de los cantos, notas y pulsos medidos en milisegundos). Las variaciones interespecíficas indican que los cantos de las 6 especies de anuros de la laguna Cormorán presentan características temporales y espectrales propias.

© 2016 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Palabras clave: Herpetología; Variables espectrales; Variables temporales; Cantos de anuncio; Frecuencia; Variación interespecífica

Abstract

In December and February, 2010-2011, studies were conducted in the Sardinayacu Lake Complex, located in Sangay National Park. Each field study had a duration of 10 days. The objective of this study was to analyze the bioacoustic characteristics of anuran vocalizations in Cormorán Lagoon, one of the lakes of the Complejo Lacustre de Sardinayacu. Day and night rounds were performed for the study, focusing the sampling effort on the areas with the greatest vocal activity. This activity was recorded with a digital recorder connected to a unidirectional microphone. The vocalizations of 6 species of anurans were analyzed, which were described both qualitatively and quantitatively based on spectral variables (frequencies measured in kilohertz) and time variables (duration and interval of the calls, notes and pulses measured in milliseconds). The interspecific variations indicate that the calls of 6 anuran species from the Cormoran Lagoon have their own time and spectral characteristics.

© 2016 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Keywords: Herpetology; Spectral variables; Temporal variables; Advertisement calls; Frequency; Interspecific variation

* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: bioandino.kakaram@hotmail.com (D. Batallas).

La revisión por pares es responsabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Introducción

Una de las ciencias encargadas del estudio de la emisión, grabación y análisis de los sistemas comunicativos que presentan los animales es la bioacústica (Angulo, 2006); sus estudios han sido fundamentales para esclarecer y comprender los mecanismos de comunicación que utilizan las especies al emitir sonidos y de igual manera brindar alternativas para su conservación (Tubaro, 1999). En herpetología, el desarrollo de los estudios bioacústicos ha sido relevante, en particular los realizados en anuros, en los cuales uno de los objetivos principales es esclarecer el significado de los cantos de los mismos (Narins, Feng, Fay y Popper, 2007).

Una de las características de mayor distinción en los anuros es su vocalización, misma que se encuentra agrupada en diferentes tipos de cantos y conforman un sistema complejo de comportamiento y comunicación (Cocroft y Ryan, 1995; Dapper, Baugh y Ryan, 2011), definiendo los cantos como una unidad funcional de las vocalizaciones (Toledo et al., 2015). Uno de los cantos de mayor importancia es aquel que emite el macho para atraer a la hembra (selección sexual), ya que esta será quien elija al macho reproductor atraída por su canto (Gerhardt y Huber, 2002), de tal manera que uno de los comportamientos más importantes para la permanencia y perpetuación de las especies de anuros es la vocalización (Duellman y Trueb, 1994).

En un grado de especificidad los anuros llegan a especializar sus cantos, de tal manera que en determinadas estaciones marcan su reproducción con cantos que son únicos para dichas estaciones (Baugh y Ryan, 2010). Pueden responder a un carácter de comportamiento que varía entre las especies, como los de combate (Bolívar, Grant y Osorio, 1999), teniendo así una variedad que difiere de acuerdo con su contexto social (Wells, 2007).

Acústicamente los cantos tienen sus propias características y presentan una gran variación intra- e interespecífica en notas, frecuencias y duraciones (Almendáriz y Batallas, 2012); en cuanto a cómo se escuchan, generan cantos de tipo trino, goteo, silbidos, pulsados y compuestos (Bernal, Montealegre y Páez, 2004).

En Ecuador los estudios que contienen análisis de cantos de anuros se han enfocado al complemento de la información de nuevas especies, estudios ecológicos e historia natural (e.g., Brito, Almendáriz y Batallas, 2014; Coloma et al., 2012; Hutter y Guayasamin, 2012; Páez-Vacas, Coloma y Santos, 2010; Yáñez-Muñoz, Bejarano-Muñoz, Brito y Batallas, 2014), habiendo pocos estudios focalizados a las características acústicas del canto de los anuros (e.g., Batallas y Brito, 2014a; Dautel et al., 2011; Guerra y Ron, 2008; Hutter et al., 2013; Ron, 2008; Sinsch y Juraske, 2006). El conocimiento de las vocalizaciones ha permitido identificar especies sin la necesidad de colectar o sacrificar (Angulo, 2006) y realizar comparaciones taxonómicas relacionando sus evidencias evolutivas (Peloso et al., 2014). En el presente estudio analizamos y describimos las vocalizaciones de 6 especies de anuros de la laguna Cormorán, aportando con sus valores espectrales y temporales valores de gran importancia que permitirán en estudios futuros establecer diferencias intra- e interespecíficas entre las especies analizadas.

Materiales y métodos

El área de estudio se localiza en la laguna Cormorán, del complejo lacustre de Sardinayacu, al centro oriente del Parque Nacional Sangay, Ecuador (2°04'20.59" S, 78°12'52.40" O; 1,750 m snm) (fig. 1). Políticamente corresponde a la provincia de Morona Santiago, cantón Morona, parroquia Sinaí. El área pertenece al piso zoogeográfico Subtropical Oriental (Albuja et al., 2012) y a la formación vegetal Herbazal Lacustre Montano Bajo del Sur de la Cordillera Oriental de los Andes (Cerón, 2013).

La fase de campo se desarrolló en los meses de diciembre 2010-febrero 2011, con 10 días de trabajo por mes. Se utilizó el muestreo *ad libitum* (Lehner, 1996), estableciendo 3 puntos permanentes de grabación, los mismos que se ubicaron en la zona litoral de la laguna, en el bosque de ribera y en el efluente de la misma (fig. 2). El esfuerzo de muestreo fue de 10:00 h a 13:00 h y de 19:00 h a 22:00 h siendo la actividad vocal la que marcó el esfuerzo de muestreo, grabando un mínimo de 2 individuos y colectando un máximo de 3 especímenes de referencia (voucher) por especie (apéndice 1); los sitios de muestro se focalizaron en entornos libres de saturación de frecuencia y ruidos excesivos, teniendo muestras con una calidad aceptable para el análisis; en algunos casos la muestra fue baja (aunque representativa), debido a las difíciles condiciones de grabación. Los cantos se registraron con una grabadora digital Olympus WS-802, a una frecuencia de muestreo de 44.1 kHz y 16 «bits» de resolución, conectada a un sistema modular Sennheiser K6-C, acoplado a un micrófono de cabezal Sennheiser (ME 66) 40-20,000 Hz \pm 2.5 dB.

Una vez realizada la grabación se procedió a la colecta manual de los individuos, siendo transportados en recipientes plásticos al campamento base para su registro fotográfico y preservación. Los especímenes fueron sacrificados según las recomendaciones de Chen y Combs (1999) y preservados según los protocolos de Simmons (2002). Los animales colectados y los cantos grabados se encuentran depositados en la sección de herpetología del Museo de Historia Natural «Gustavo Orces» de la Escuela Politécnica Nacional (MEPN).

Para realizar la digitalización, los filtros de ruido y los análisis temporales, se utilizó el programa Adobe Audition CS6 (Almendáriz y Batallas, 2012), a su vez, para las diagramaciones y análisis espectrales el programa Raven 1.4 (Charif, Waack y Strickman, 2010), utilizando la ventana de Hann al 80% de superposición y 512 puntos de resolución de la transformación rápida de Fourier (FFT).

Los parámetros que se analizaron fueron: 1) frecuencia dominante: frecuencia de mayor energía medida a lo largo de todo el canto y en todos sus componentes; 2) cantos/minuto: tasa de repetición de llamados en el lapso de un minuto; 3) notas/canto: número de unidades acústicas de un determinado patrón de amplitud reconocido en los cantos; 4) pulsos/nota: número de subunidades acústicas de un llamado, reconocido en las notas; 5) duración del canto: tiempo desde el inicio hasta el final de un llamado, medido con el analizador de forma de onda; 6) duración de las notas; 7) duración de los

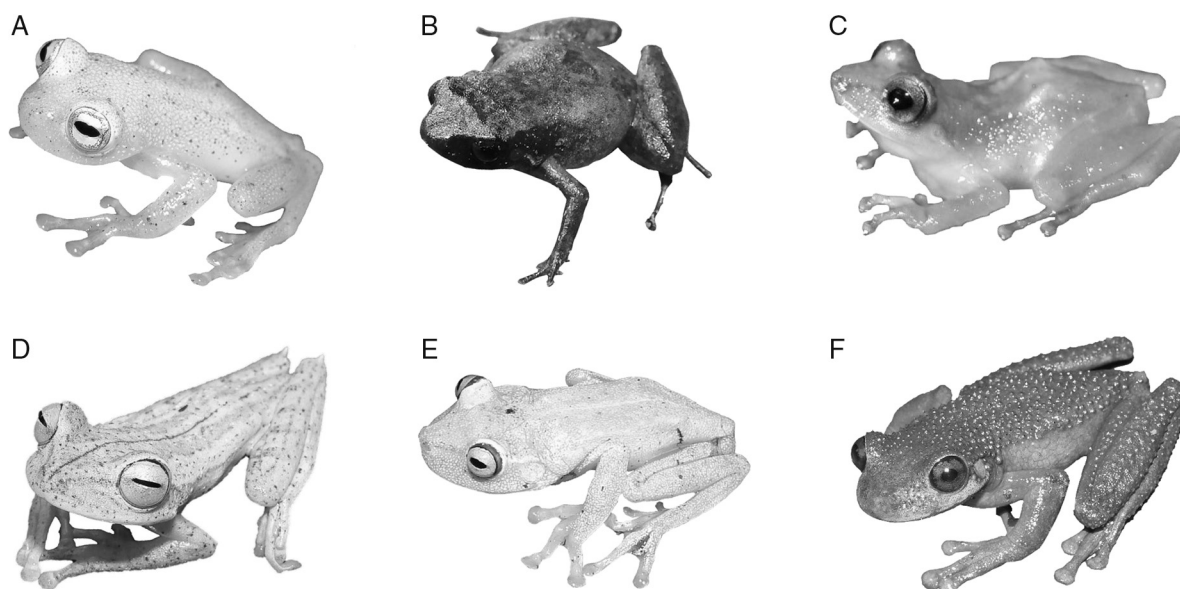


Figura 3. Especímenes machos adultos colectados en la laguna Cormorán. (A) *Chimerella mariaelenae*, MEPN 14519, LRC 20.2 mm; (B) *Noblella personina*, MEPN 14324, LRC 16.3 mm; (C) *Pristimantis petersi*, MEPN 14413, LRC 19.7 mm; (D) *Hypsiboas almendarizae*, MEPN 14699, LRC 35.4 mm; (E) *Hypsiboas cinerascens*, MEPN 14465, LRC 36.8 mm; (F) *Osteocephalus cf. verruciger*, MEPN 14479, LRC 48.8 mm. Fotografías: J. Brito.

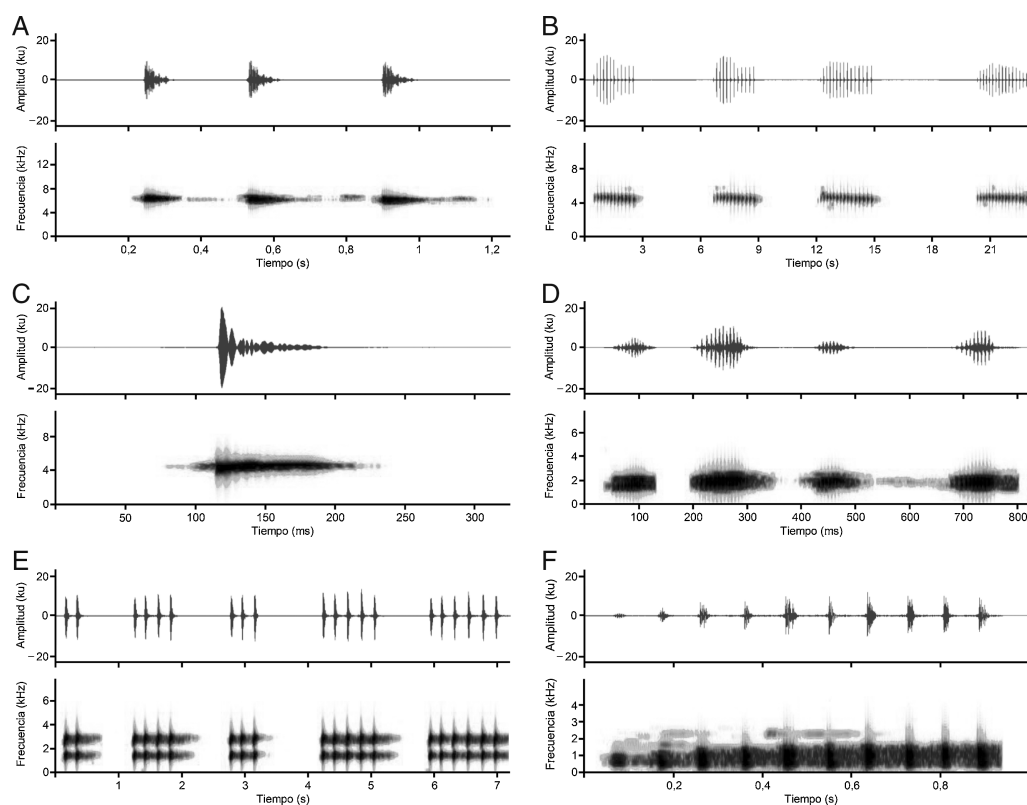


Figura 4. Oscilogramas y espectrogramas del canto de 6 especies de anuros de la laguna Cormorán. (A) *Chimerella mariaelenae*; (B) *Noblella personina*; (C) *Pristimantis petersi*; (D) *Hypsiboas almendarizae*; (E) *Hypsiboas cinerascens*; (F) *Osteocephalus cf. verruciger*.

frecuencia dominante es de 6.41 ± 0.17 kilohertzios (kHz) (fig. 4A); tienen una duración de 751.70 ± 44.98 milisegundos (ms), con intervalos de $32,714.67 \pm 4,538.85$ ms, emitiendo de 2-3 cantos/minuto. Están conformados por 3 notas, las mismas que presentan una duración de 71.80 ± 15.10 ms, con intervalos de 257.70 ± 39.44 ms (tabla 1).

Especie de actividades nocturnas; sus vocalizaciones son muy parecidas a trinos, emitiendo desde vegetación arbustiva y arbórea. En la laguna Cormorán forman grandes agrupaciones alrededor del perfil litoral de la laguna, vocalizando constantemente coros ordenados, sin enmascaramiento o superposición; una de las características peculiares del coro es la de ser

Tabla 1
Estadística descriptiva utilizada en las vocalizaciones de los anuros de la laguna Cormorán. De los valores calculados se detalla la mínima, máxima, promedio y desviación estándar entre paréntesis. 512 puntos FFT.

Parámetros	Frecuencia dominante (kHz)	Cantos/minuto	Notas por canto	Pulsos por nota	Duración del canto (ms)	Duración de las notas (ms)	Duración de los pulsos (ms)	Intervalos entre cantos (ms)	Intervalos entre notas (ms)	Intervalos entre pulsos (ms)
<i>Chimerella martaenae</i> n = 10	6.15-6.63 (6.41 ± 0.17)	2-3	3	–	668-808 (751.70 ± 44.98)	54-116 (71.80 ± 15.10)	–	27,914-42,940 (32,714.67 ± 4,538.85)	191-325 (257.70 ± 39.44)	–
<i>Hypsiboas almeidazae</i> n = 10	1.20-2.02 (1.49 ± 0.30)	5-7	3-4	7-10	500-675 (548 ± 50.71)	45-69 (57.71 ± 6.51)	3-6 (4.10 ± 0.91)	3,927-13,677 (6,743.75 ± 3,193.96)	78-105 (93.38 ± 8.68)	2-5 (3.10 ± 0.75)
<i>Hypsiboas cinerascens</i> n = 73	1.29-1.46 (1.38 ± 0.05)	33-37	2-8	–	220-1520 (709.37 ± 325.19)	38-52 (44.75 ± 2.66)	–	365-2,166 (1,100.05 ± 459.31)	114-217 (154.17 ± 20.49)	–
<i>Noblella personina</i> n = 92	3.91-4.56 (4.26 ± 0.15)	8-23	4-31	–	481-4,926 (1,139.33 ± 712.29)	7-22 (15.47 ± 2.36)	–	926-9,563 (3,024.61 ± 1,945.05)	95-245 (152.42 ± 23.27)	–
<i>Osteocephalus cf. verruciger</i> n = 17	0.51-1.11 (0.71 ± 0.21)	13-14	1	8-16	643-1,133 (881.61 ± 124.69)	–	11-55 (24.21 ± 6.79)	666-7,995 (3,966.41 ± 2,304)	–	14-82 (57.43 ± 16.56)
<i>Pristimantis petersi</i> n = 23	4.22-4.43 (4.32 ± 0.06)	19-22	1	–	58-108 (85.61 ± 11.78)	–	–	1,834-5,941 (3,308.81 ± 1,241.88)	–	–

kHz: kilohertzios; ms: milisegundos; n: número de cantos analizados.

activados a partir de uno o varios machos dominantes, donde cada individuo emite las notas características de la especie.

Nobrella personina (Harvey, Almendáriz, Brito y Batallas, 2013). Presenta cantos de frecuencia modulada, cuya frecuencia dominante es de 4.26 ± 0.15 kHz (fig. 4B); tienen una duración de $1,139.33 \pm 712.29$ ms, con intervalos de $3,024.61 \pm 1,945.05$ ms, emitiendo de 8-23 cantos/minuto. Están conformados por 4-31 notas, las mismas que presentan una duración de 15.47 ± 2.36 ms, con intervalos de 152.42 ± 23.27 ms (tabla 1).

Especie de actividad diurna y nocturna; sus vocalizaciones son parecidas a golpeteos metálicos, emitiendo desde la hojarasca e interior de las raíces aéreas de algunos árboles; no forma un coro permanente y sus patrones de vocalización suelen verse modificados, generando distintos tipos de cantos en respuestas etológicas específicas.

Pristimantis petersi (Lynch y Duellman, 1980). Presenta cantos con frecuencia modulada, cuya frecuencia dominante es de 4.32 ± 0.06 kHz (fig. 4C); tienen una duración de 85.61 ± 11.78 ms con intervalos de $3,308.81 \pm 1,241.88$ ms, emitiendo de 19-22 cantos/minuto. Están conformados por una nota (tabla 1).

Especie de actividad nocturna; sus vocalizaciones son parecidas a un «tic» metálico muy característico de ciertos *Pristimantis*, como los del grupo *P. lacrimosus* (Batallas y Brito, 2014b), emitiendo desde arbustos y árboles; sus coros carecen de orden específico, intensificando su actividad en lluvias ligeras, generando silencios prolongados en particular cuando canta otra especie.

Hypsiboas almendarizae (Caminer y Ron, 2014). Presenta cantos de frecuencia modulada, cuya frecuencia dominante es de 1.49 ± 0.30 kHz (fig. 4D); tienen una duración de 548 ± 50.71 ms, con intervalos de $6,743.75 \pm 3,193.96$ ms, emitiendo de 5-7 cantos/minuto. Están conformados por 3-4 notas, con una duración de 57.71 ± 6.51 ms, con intervalos de 93.38 ± 8.68 ms. Las notas presentan 7-10 pulsos; con una duración de 4.10 ± 0.91 ms, con intervalos de 3.10 ± 0.75 ms (tabla 1).

Especie de actividad nocturna; sus vocalizaciones son parecidas a graznidos de patos, emitiendo desde la vegetación arbustiva, vegetación emergente en la zona litoral de la laguna, o en las cercanías de cuerpos de agua. No conforman un coro y pueden presentar gran actividad vocal, como también prolongados lapsos de silencio con la emisión esporádica de cantos.

Hypsiboas cinerascens (Spix, 1824). Presenta cantos de frecuencia modulada, cuya frecuencia dominante es de 1.38 ± 0.05 kHz, emitiendo un armónico (fig. 4E); tienen una duración de 709.37 ± 325.19 ms, con intervalos de $1,100.05 \pm 459.31$ ms, emitiendo de 33-37 cantos/minuto. Están conformados por 2-8 notas, las mismas que presentan una duración de 44.75 ± 2.66 ms, con intervalos de 154.17 ± 20.49 ms (tabla 1).

Especie de actividad nocturna, emitiendo sus vocalizaciones desde la vegetación cercana a cuerpos de agua. Presenta coros de gran intensidad, sin un orden específico y con sobreposición de cantos.

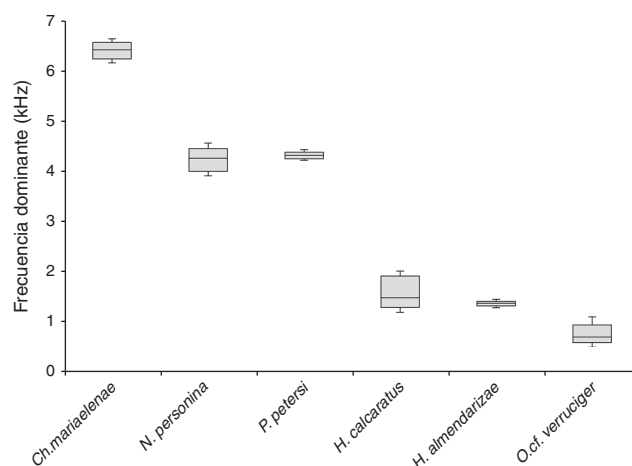


Figura 5. Diseño box-plot comparando la frecuencia dominante de las especies que vocalizaron en la laguna Cormorán.

Osteocephalus cf. verruciger. Presenta cantos de frecuencia modulada, cuya frecuencia dominante es de 0.71 ± 0.21 kHz (fig. 4F); tienen una duración de 881.61 ± 124.69 ms, con intervalos de $3,966.41 \pm 2,304$ ms, emitiendo de 13-14 cantos/minuto. Están conformados por una nota. Las notas presentan 8-16 pulsos; con una duración de 24.21 ± 6.79 ms, con intervalos de 57.43 ± 16.56 ms (tabla 1).

Especie de actividad nocturna; sus vocalizaciones las emite desde vegetación arbustiva cercana a cuerpos de agua y sumergidos en el interior de pozas temporales; es una especie de poca actividad vocal a excepción de cuando lo hace en coros alrededor de una hembra; los mismos que son de gran intensidad, sin un orden específico y con sobreposición de cantos.

Comparación intraespecífica

Chimerella mariaelenae presentó los valores más altos para la frecuencia dominante ($= 6.41$ kHz); en valores intermedios se encuentra *P. petersi* ($= 4.32$ kHz) y *N. personina* ($= 4.26$ kHz) y con frecuencias más bajas *H. almendarizae* ($= 1.49$ kHz), *H. cinerascens* ($= 1.38$ kHz) y *O. cf. verruciger* ($= 0.71$ kHz) (fig. 5).

En las variables temporales *N. personina* presentó cantos de mayor duración de hasta 4,926 ms, seguido de *H. cinerascens* con cantos de hasta 1,520 ms y *O. cf. verruciger* de hasta 1,133 ms; *Ch. mariaelenae* y *H. almendarizae* no alcanzan los 1,000 ms de duración. Los cantos de menor duración se registraron en *P. petersi* de hasta 108 ms (fig. 6).

En cuanto a las características de los cantos, fueron emitidos en series de notas como en *N. personina* con un rango de 4-31 notas y *H. cinerascens* con un rango de 2-8 notas; emitiendo notas constantes, sin variaciones muy grandes en su número tenemos a *Ch. mariaelenae* con 3 notas y *H. almendarizae* con 3-4 notas. *Osteocephalus cf. verruciger* y *P. petersi* generaron una nota.

Las especies de mayor actividad vocal fueron *H. cinerascens* con un rango de 33-37 cantos/minuto, seguida por *N. personina* de 8-23 y *P. petersi* de 19-22 cantos/minuto. El resto de especies no sobrepasaron los 15 cantos, por tal motivo son las de menor

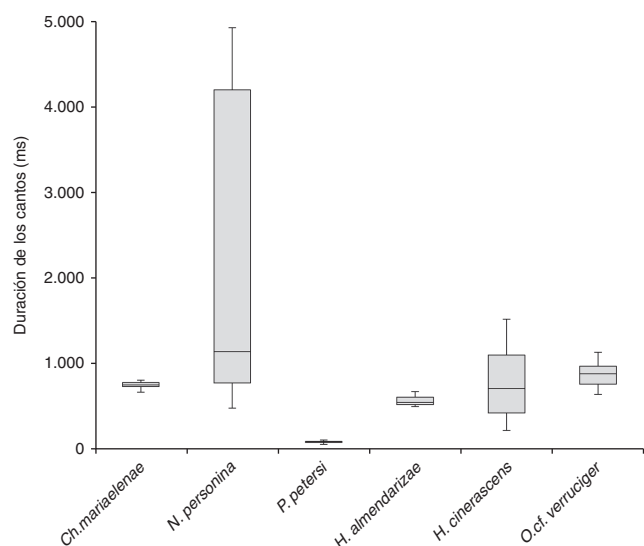


Figura 6. Diseño box-plot comparando la duración de los cantos de las especies que vocalizaron en la laguna Cormorán.

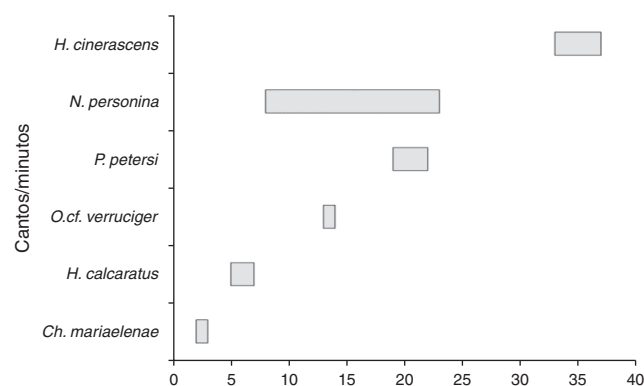


Figura 7. Rangos de la tasa de emisión de los cantos de las especies en un minuto.

actividad vocal; hay que notar que la mayor actividad no está ligada a la dominancia vocal, si bien la tasa de emisión es mayor en *H. cinerascens*, *N. personina* emite cantos en el día y en la noche y abarca una gran cantidad de microhábitats. En el caso de las especies con menor tasa de emisión tampoco implica que sean inactivas, ya que se registraron casos especiales como el de *Ch. mariaelenae*, que presentó una gran dominancia vocal formando coros de grandes agrupaciones en torno a la laguna (fig. 7).

Discusión

Caracterización de los cantos

Las vocalizaciones de los anuros de la laguna Cormorán presentaron un patrón uniforme en sus variables espectrales y temporales; según la clasificación de Bogert (1960) corresponden a cantos de anuncio o advertencia, ya que son los cantos más comunes que emiten las especies, utilizando los mismos para advertir o anunciar receptividad sexual, posición y tamaño (Gerhardt y Huber, 2002).

Comparaciones

Trueb y Duellman (1970) describieron los cantos de *O. verruciger* indicando que sus cantos generan notas pulsadas guturales con una frecuencia de alrededor de 1.4 kHz; estos valores difieren del canto de *O. cf. verruciger*, donde la frecuencia dominante es menor ($=0.71$ kHz). En cuanto a los lugares desde donde vocalizaban, señalan que son emitidos desde arbustos y rocas alrededor de charcas, observación similar en la especie de Sardinayacu, lo cual evidencia la dependencia reproductiva de estas especies a microhábitats acuáticos. La sistemática en torno al grupo *Osteocephalus buckleyi*, donde se encuentra *O. verruciger*, está en proceso de resolución, encontrando dificultades en las delimitaciones de las especies; Ron et al. (2012) mencionan que la genética es una gran herramienta, pero no suficiente para resolver estas dificultades, teniendo la necesidad de integrar datos morfométricos y descripciones de cantos; en este aspecto es evidente la diferencia de frecuencias entre *O. verruciger* descrita por Trueb y Duellman (1970) y la presentada en este estudio, existiendo la posibilidad que las poblaciones de Sardinayacu sean una especie no descrita.

Duellman (1978) describe de manera cualitativa y cuantitativa los cantos de *H. cinerascens*, anteriormente conocida como *Hyla granosa*, describiéndolos como una serie de 2-4 notas, cuyo sonido es parecido a un «boop-boop-boop» con una frecuencia dominante promedio de 1.38 kHz, siendo un valor muy parecido al calculado en este estudio ($=1.39$ kHz).

Caminer y Ron (2014) describen el canto de *H. almendarizae*, señalando que presentan una serie de 3-4 notas y enfatizando que las mismas suenan como un «quack»; así se tuvo un valor cualitativo y cuantitativo muy parecido al de este estudio. En cuanto a las variables espectrales indican que la frecuencia dominante promedio es de 1.95 kHz, siendo ligeramente mayor a la descripción de este estudio ($=1.49$ kHz).

Twomey, Delia y Castroviejo-Fisher (2014) describen el canto de *Chimerella corleone*, señalando que tiene una duración de 390 ms compuesta de 2-3 notas, con periodos de tiempo muy largos entre cantos; *Ch. corleone* se presenta como una nueva especie de un género monotípico, donde solo se ubicaba a *Ch. mariaelenae*. El canto de *Ch. corleone* tiene las frecuencias más altas registradas para la familia Centrolenidae (7.42-7.62 kHz), de esta manera se reafirma con las frecuencias de *Ch. mariaelenae* presentadas en este estudio (6.15-6.63 kHz), una posible sinapomorfia sugerida en Twomey et al. (2014) para el género *Chimerella* a través de este rasgo bioacústico.

Diferencias intra- e interespecíficas

El análisis cualitativo y cuantitativo de las variables espectrales y temporales de los cantos nos indica que presentan frecuencias, duraciones de notas y pulsos diferentes entre las especies (Wells, 2007); estas diferencias interespecíficas permiten que las especies permanezcan aisladas reproductivamente y no existan confusiones por parte de la hembra en la selección del macho para el amplexo (Gerhardt y Huber, 2002). Esta característica evolutiva es notoria al registrar en la laguna Cormorán ensambles vocales, si bien poco estructurados, pero de

patrones específicos como en *Ch. mariaelenae* y *N. personina*, cuyos cantos guardan una sincronización peculiar ante los de *H. cinerascens*, evitando de esta manera ser solapados en sus cantos. Littlejohn (1977) y Gerhardt y Huber (2002) mencionan que esta característica etológica se da ante especies más ruidosas, con la finalidad de evitar que los mensajes que contienen los cantos sean confusos y mal interpretados, ya que estas interferencias pueden llegar a disminuir las oportunidades reproductivas.

A nivel intraespecífico no se evidenciaron variaciones considerables en las vocalizaciones; si bien las características de los cantos presentan patrones distintivos para cada especie, varios autores, e.g., Gerhardt (1978); Lüddecke, Amézquita, Bernal, Guzmán y Agudelo (1999) y Valetti, Salas y Martino (2013) mencionan que pueden variar intraespecíficamente de acuerdo con las condiciones ambientales y contexto social.

Las especies aquí analizadas mayoritariamente cantaron en coros, en especial *Ch. mariaelenae*, donde la distribución espacial abarcó en su totalidad el margen litoral de la laguna, teniendo coros muy ordenados que se activaban bajo el detonante de un posible líder vocal; esta característica se ha registrado en la familia Bufonidae, donde Benson (1966) narra de manera cualitativa el comportamiento de las ranas toro, señalando que los mismos se activan a partir de un líder vocal; este comportamiento ha sido reportado en otras especies de anuros, sin esclarecer si el detonante se da en un mismo macho, o se da con un canto en un macho al azar (Wells, 2007).

Agradecimientos

Nuestros agradecimientos a los funcionarios del Parque Nacional Sangay zona baja, en especial a Víctor León por las facilidades de transporte y demás logísticas brindadas durante el trabajo de campo. A Ana Almendáriz (MEPN), quien apoyó institucionalmente el desarrollo de esta investigación y nos permitió el acceso a la colección bajo su cargo, brindándonos las facilidades durante el trabajo de laboratorio. A Mario Yáñez-Muñoz por sus valiosos aportes y sugerencias en el manuscrito. A Gerardo Cevallos quien elaboró el mapa de ubicación del complejo lacustre de Sardinayacu. A Pablo Ávila, Toyo Álvarez, Cristian Torres y Marcelo Sharup (Churuwía) por su colaboración en el trabajo de campo. A las valiosas y acertadas correcciones y sugerencias de Camila Ferrara y 2 revisores anónimos. Al Ministerio del Ambiente de Morona Santiago quien otorgó el permiso de investigación N.º 04-2010-I-B-DPMS/MAE.

Apéndice 1.

Especímenes grabados: Ecuador. *Provincia de Morona Santiago*. Complejo lacustre de Sardinayacu, Parque Nacional Sangay. *Chimerella mariaelenae*: MEPN 14514–15, 14519; *Noblella personina*: MEPN 14324, 14326–27; *Pristimantis petersi*: MEPN 14413, 14415, 14417; *Hypsiboas almendárizae*: MEPN 14541, 14699; *Hypsiboas cinerascens*: MEPN 14463–65; *Osteocephalus cf. verruciger*: MEPN 14474, 14479.

Referencias

- Albuja, L., Almendáriz, A., Barriga, R., Cáceres, F., Montalvo, L. y Román, J. (2012). *Fauna de vertebrados del Ecuador*. Quito: Escuela Politécnica Nacional.
- Almendáriz, A. y Batallas, D. (2012). Nuevos datos sobre la distribución, historia natural y el canto de *Centrolene condor* Cisneros-Heredia y Morales-Mite, 2008 (Amphibia: Anura: Centrolenidae). *Politécnica*, 30, 42–53.
- Angulo, A. (2006). Fundamentos de bioacústica y aspectos prácticos de grabaciones y análisis de cantos. En A. Angulo, J. V. Rueda-Almonacid, J. V. Rodríguez-Mahecha, y E. Marca (Eds.), *Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la Región Tropical Andina* (pp. 93–134). Bogotá: Conservación Internacional, Serie Manuales de Campo.
- Batallas, D. y Brito, J. (2014a). Descripción del llamado de advertencia de *Noblella lochites* (Anura: Craugastoridae). *Avances en Ciencias e Ingenierías*, 6, B5–B7.
- Batallas, D. y Brito, J. (2014b). Nueva especie de rana del género *Pristimantis* del grupo Lacrimosus (Amphibia: Craugastoridae) del Parque Nacional Sangay, Ecuador. *Papéis Avulsos de Zoología*, 54, 51–62.
- Baugh, A. T. y Ryan, M. J. (2010). The development of sexual behaviour in túngara frogs. *Journal of Comparative Psychology*, 124, 66–80.
- Benson, A. B. (1966). *Peter Kalm's travels in North America* (II) New York: Dover.
- Bernal, M. H., Montealegre, D. P. y Páez, C. A. (2004). Estudio de la vocalización de trece especies de anuros del municipio de Ibagué, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 28, 385–390.
- Bogert, C. M. (1960). The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. En W. E. Lanyon y W. N. Tavolga (Eds.), *Animal sounds and communication* (pp. 137–320). Washington, D.C: AIBS.
- Bolívar, W., Grant, T. y Osorio, L. A. (1999). Behavior in *Centrolene buckleyi* and other centrolenid frogs. *Alytes*, 16, 3–4.
- Brito, J., Almendáriz, A. y Batallas, D. (2014). *Phyllomedusa ecuatoriana* Cannatella 1982 (Amphibia: Hylidae): variación descripción del renacuajo, vocalización y anotaciones sobre la historia natural. *Papéis Avulsos de Zoología*, 54, 419–433.
- Caminer, M. A. y Ron, S. R. (2014). Systematics of treefrogs of the *Hypsiboas calcaratus* and *Hypsiboas fasciatus* species complex (Anura, Hylidae) with the description of four new species. *ZooKeys*, 370, 1–68.
- Cerón, C. (2013). Herbazal lacustre montano bajo del sur de la Cordillera Oriental de los Andes. En R. Galeas, J. E. Guevara, B. Medina-Torres, M. A. Chinchero, y X. Herrera (Eds.), *Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental* (pp. 128–129). Quito: Ministerio del Ambiente del Ecuador.
- Charif, R. A., Waack, A. M. y Strickman, L. M. (2010). *Raven Pro 1.4 User's Manual*. Ithaca: Cornell Lab. of Ornithology.
- Chen, H. M. y Combs, C. A. (1999). An alternative anesthesia for amphibians: ventral application of benzocaine. *Herpetological Review*, 30, 34.
- Cocroft, R. B. y Ryan, M. J. (1995). Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behaviour*, 49, 283–303.
- Coloma, L. A., Carvajal-Endara, S., Dueñas, J. F., Paredes-Recalde, A., Morales-Mite, M., Almeida-Reinoso, D., et al. (2012). Molecular phylogenetics of stream treefrogs of the *Hyloscirtus lariniopygion* group (Anura: Hylidae), and description of two new species from Ecuador. *Zootaxa*, 3364, 1–78.
- Dapper, A. M., Baugh, A. T. y Ryan, M. J. (2011). The sounds of silence as an alarm cue in túngara frogs, *Physalaemus pustulosus*. *Biotropica*, 43, 380–385.
- Dautel, N., Salgado, A. L., Abuza, R., Imba, H., Griffin, K. y Guayasamin, J. M. (2011). Advertisement and combat calls of the glass frog *Centrolene lynchi* (Anura: Centrolenidae), with notes on combat and reproductive behaviors. *Phyllomedusa*, 10, 31–43.
- Díaz, L. M. y Cádiz, L. M. (2007). Guía descriptiva para la identificación de las llamadas de anuncio de las ranas cubanas del género *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetotropicos*, 3, 100–122.
- Duellman, W. E. (1978). The biology of an Equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Miscellaneous Publications of the University of Kansas Museum of Natural History*, 65, 1–352.

- Duellman, W. E. y Pyles, R. A. (1983). Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia*, 3, 639–649.
- Duellman, W. y Trueb, L. (1994). *Biology of amphibians*. New York: Mc Graw Hill.
- Gerhardt, H. C. (1978). Temperature coupling in the vocal communication system of the gray tree frog, *Hyla versicolor*. *Science*, 199, 992–994.
- Gerhardt, H. C. y Huber, F. (2002). *Acoustic communication in insects and anurans*. Chicago: University of Chicago Press.
- Guerra, M. A. y Ron, S. R. (2008). Mate choice and courtship signal differentiation promotes speciation in an amazonian frog. *Behavioral Ecology*, 19, 1128–1135.
- Harvey, M. B., Almendáriz, A., Brito, J. y Batallas, D. (2013). A new species of *Noblella* (Anura: Craugastoridae) from the Amazonian slopes of the Ecuadorian Andes with comments on *Noblella lochites* (Lynch). *Zootaxa*, 3635, 1–14.
- Hutter, C. R., Esobar-Lasso, S., Rojas-Morales, J. A., Gutiérrez-Cárdenas, P. D., Imba, H. y Guayasamin, J. M. (2013). The territoriality, vocalizations and aggressive interactions of the red-spotted glassfrog, *Nymphargus grandisonae*, Cochran and Goin, 1970 (Anura: Centrolenidae). *Journal of Natural History*, 47, 3011–3032.
- Hutter, C. R. y Guayasamin, J. M. (2012). A new cryptic species of glassfrog (Centrolenidae: *Nymphargus*) from Reserva Las Gralarias. *Ecuador. Zootaxa*, 3257, 1–21.
- Lehner, P. (1996). *Handbook of ethological methods* (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Littlejohn, M. J. (1977). Long-range acoustic communication in anurans: an integrated and evolutionary approach. En D. H. Taylor y S. I. Guttman (Eds.), *The reproductive biology of amphibians* (pp. 263–294). New York: Plenum.
- Lüddecke, H., Amézquita, A., Bernal, X., Guzmán, F. y Agudelo, L. (1999). Comparison of environmental conditions and their effects on call characteristics of five frog species in a Colombian highland community. En C. Miaud y R. Guyétant (Eds.), *Current studies in herpetology* (pp. 285–294). Le Bourget de Lac: Societas Europaea Herpetologica (SEH).
- Narins, P. M., Feng, A. S., Fay, R. R. y Popper, A. N. (2007). *Hearing and sound communication in amphibians*. New York: Springer.
- Páez-Vacas, M., Coloma, L. y Santos, J. C. (2010). Systematics of the *Hyloxalus bocagei* complex (Anura: Dendrobatidae), description of two new cryptic species, and recognition of *H. maculosus*. *Zootaxa*, 2711, 1–75.
- Peloso, P. L. V., Sturaro, M. J., Forlani, M. C., Gaucher, P., Motta, A. P. y Wheeler, W. C. (2014). Phylogeny, taxonomic revision, and character evolution of the genera *Chiasmocleis* and *Syncope* (Anura: Microhylidae) in Amazonia, with descriptions of three new species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 386, 1–112.
- Ron, S. R. (2008). The evolution of female mate choice for complex calls in túngara frogs. *Animal Behaviour*, 76, 1783–1794.
- Ron, S. R., Venegas, P. J., Toral, E., Read, M., Ortiz, D. y Manzano, A. L. (2012). Systematics of the *Osteocephalus buckleyi* species complex (Anura, Hylidae) from Ecuador and Peru. *Zookeys*, 229, 1–52.
- Simmons, J. E. (2002). Herpetological collecting and collection management. *Herpetological Circular*, 31, 1–153.
- Sinsch, U. y Juraske, N. (2006). The advertisement calls of hemiphractine marsupial frogs: II. *Gastrotheca plumbea*-group. En M. Vences, J. Kohler, T. Ziegler, y W. Böhme (Eds.), *Herpetologia Bonnensis II. Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europea Herpetologica* (pp. 149–152). Bonn: Societas Europaea Herpetologica.
- Toledo, L. F., Martins, I. A., Bruschi, D. P., Passos, M. A., Alexandre, C. y Haddad, C. F. (2015). The anuran calling repertoire in the light of social context. *Acta Ethologica*, 18, 87–99.
- Trueb, L. y Duellman, W. E. (1970). A systematic status and life history of *Hyla verrucigera* Werner. *Copeia*, 4, 601–610.
- Tubaro, P. L. (1999). Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de poblaciones naturales de aves. *Etología*, 7, 19–32.
- Twomey, E., Delia, J. y Castroviejo-Fisher, S. (2014). A review of Northern Peruvian glassfrogs (Centrolenidae), with the description of four new remarkable species. *Zootaxa*, 3851, 1–87.
- Valetti, J. A., Salas, N. E. y Martino, A. L. (2013). Bioacústica del canto de advertencia de *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Ceratophryidae). *Revista Biología Tropical*, 61, 273–280.
- Yáñez-Muñoz, M. H., Bejarano-Muñoz, P., Brito, J. y Batallas, D. (2014). Ranas terrestres de los Andes Surorientales del Ecuador II: una nueva especie de *Pristimantis* verde espinosa de los bosques montanos del Parque Nacional Sangay (Anura: Craugastoridae). *Avances en Ciencias e Ingenierías*, 6, B63–B77.
- Wells, K. D. (2007). *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: University of Chicago.