



ARTÍCULO DE REVISIÓN

Progresos en el estudio de las vocalizaciones de anfibios cubanos

Progress in the study of the vocalizations of Cuban amphibians

Roberto Alonso Bosch

Museo Felipe Poey
Facultad de Biología
Universidad de La Habana

.....
* Autor para correspondencia:
ralonso@fbio.uh.cu

En los anfibios anuros, la comunicación acústica (vocalización) juega un papel esencial en disímiles contextos conductuales, particularmente en la conducta reproductiva de muchas especies (Gerhardt y Huber, 2002; Walkowiak, 2007). A través de las vocalizaciones los anuros advierten a otros individuos su identidad específica, sexo, estado reproductivo y localización espacial (Wells, 1977).

La mayoría de las especies tienen un repertorio limitado, mientras otras producen una gran diversidad de sonidos de acuerdo al contexto particular de que se trate. Los primeros estudios sobre la comunicación acústica en anuros estuvieron enfocados en catalogar y clasificar las llamadas sobre la base de su significado funcional (Bogert, 1960; Littlejohn, 1977; Wells, 1988). Las llamadas de anuncio son típicamente producidas por los machos para atraer a las hembras y definir su territorio ante otros machos co-específicos. Las llamadas de cortejo son emitidas por los machos, a más baja intensidad, en encuentros cercanos con las hembras, para conducir las hasta el sitio de ovoposición. Aunque menos común, las hembras de algunas especies pueden producir sonidos en respuesta a las vocalizaciones de los machos, estas han sido denominadas llamadas de reciprocidad. Las llamadas agresivas o de confrontación son producidas durante las interacciones agonísticas entre machos en defensa de un territorio dado, aunque algunos géneros de anuros carecen de este tipo de llamadas (Ej. *Bufo*, *Rhinella*, *Peltophryne*). En algunas especies, ambos sexos pueden producir llamadas de liberación, que son aquellas que se producen por individuos no receptivos al amplexus ante el abrazo de un macho. Señales de alarma o de peligro pueden ser también producidas ante el ataque de un depredador, aunque existe poca evidencia que sugiera la función de esta señal en la comunicación intra-específica (Duellman y Trueb, 1986; Wells y Schwartz, 2007; Ryan, 2009).

Es aceptado que las llamadas de anuncio de los anfibios son especie-específicas, dado que cada especie produce llamadas con parámetros temporales y espectrales característicos, que les facilita a las hembras la correcta identificación y selección de los machos co-específicos para el apareamiento (Ryan y Rand, 1993; Gerhardt, 1994a).

Recibido: 2013-10-17

Aceptado: 2013-11-20

Es por ello que se reconoce el papel que estas señales acústicas desempeñan como mecanismo de aislamiento reproductivo pre-cigótico en áreas de simpatria (Gerhardt, 1994b; Leary, 2001a y b). Si se tiene en cuenta además que por lo general estas señales son repetitivas, relativamente cortas, y sus rasgos pueden ser cuantificables con métodos de análisis de sonido estándar, entonces podemos comprender la utilidad que tienen estas señales para resolver problemas sistemáticos (Cocroft y Ryan, 1995; Ryan, 2001). Schneider y Sinsch (2007) analizaron la utilidad de las llamadas de anuncio en la toma de decisiones taxonómicas en familias de anuros como Hylidae, Ranidae, Bufonidae y Leptodactylidae de varias regiones del planeta. A su vez, destacaron la importancia de estas en la identificación de híbridos naturales en Hílidos, Bufónidos, Ranidos y Miobatraquidos.

Algunos autores se adelantaron a su tiempo y propusieron además utilizar las señales acústicas para contribuir a esclarecer relaciones evolutivas, brindando información taxonómica y filogenética a partir del análisis del diseño de las llamadas (Blair, 1960; Blair, 1963; Porter, 1964; Martin, 1972; Tandy y Keith, 1972). Más recientemente, algunos autores han cartografiado los caracteres acústicos sobre las filogenias moleculares establecidas, o han verificado la correspondencia entre ambos conjuntos de datos (Cocroft 1994; Cherry y Grant, 1994; Cocroft y Ryan 1995; Stöck *et al.*, 2000; Masta *et al.*, 2002; Fontenot *et al.*, 2011). Otros estudios han analizado las propiedades acústicas de las señales para inferir relaciones filogenéticas entre taxa, y en ocasiones han resultado en árboles bien soportados (de Queiroz y Wimberger, 1993; Martins, 1996), lo cual indica que existe información filogenética en estos caracteres. Los análisis de Robillard *et al.* (2006) para hílidos de Norteamérica (géneros *Hyla* y *Pseudacris*) y los de Wollenberg *et al.* (2007) para una radiación endémica de ranas de Madagascar (género *Heterixalus*), recuperaron topologías congruentes entre árboles generados a partir de las llamadas de anuncio y árboles obtenidos considerando datos moleculares.

La presente contribución hace un bosquejo histórico de las principales contribuciones al conocimiento de las vocalizaciones de los anfibios cubanos. Además, brinda una panorámica crítica sobre la Bioacústica como disciplina en los estudios conductuales y evolutivos en este grupo de vertebrados en nuestro país.

Historia del estudio de las vocalizaciones en anfibios cubano: bioacústica y taxonomía

El conocimiento sobre las vocalizaciones de los anfibios cubanos ha venido evolucionando por más de un siglo,

desde las descripciones onomatopéyicas de los cantos de algunas especies ofrecidas por Gundlach (1880), hasta las más recientes contribuciones descriptivas a partir del análisis gráfico y de las propiedades espectro-temporales de las señales. Las primeras alusiones cuantitativas a las características acústicas de las señales producidas por especies cubanas (Figura 1), se corresponden con el trabajo de Blair (1958). Este autor se refirió a las llamadas de anuncio como mecanismo de aislamiento en especies de hílidos y describió brevemente las vocalizaciones de *Osteopilus septentrionalis*, para entonces ya introducida en La Florida. Un año más tarde Schwartz (1959) en la descripción de *Peltophryne cataulaciceps* comparó las señales acústicas y la conducta de vocalización de la nueva especie con las de *P. gundlachi*. Esto lo convierte en uno de los primeros en utilizar la Bioacústica como herramienta taxonómica para el tratamiento de especies cubanas de anfibios, al aportar información gráfica y cuantitativa para comparar los cantos de ambas especies. Sin embargo, los sonogramas de *P. cataulaciceps* y *P. gundlachi* aparecen transpuestos en la figura ofrecida en esa publicación. El autor además parece haber calculado erróneamente la duración y el intervalo entre llamadas para la segunda especie, de acuerdo con los valores ofrecidos y las figuras mostradas en su trabajo.

En la década del 60' se produce un vacío en cuanto al número de contribuciones al estudio de la bioacústica los anfibios cubanos (Figura 1). Más tarde la actividad se retoma por Duellman y Crombie (1970), quienes en el "Catálogo de los anfibios y reptiles americanos", mostraron un sonograma de varias llamadas de *Osteopilus septentrionalis*, grabadas en territorio cubano, pero mantuvieron los mismos datos previamente publicados por Blair (1958). Cuatro años después, en este mismo catálogo, Schwartz (1974) ofreció el sonograma de la llamada de anuncio de *Eleutherodactylus planirostris*, pero también de una población establecida en La Florida (Figura 1).

Casi 20 años tardaron en aparecer las primeras descripciones de las vocalizaciones de anfibios cubanos a partir de registros acústicos obtenidos en territorio nacional (Figura 1). Estrada (1992), aunque no abordó el análisis espectral de las señales, ofreció una caracterización temporal de las llamadas de anuncio de *Eleutherodactylus intermedius*, convirtiéndose así en el primer investigador cubano que aportaba al conocimiento de la bioacústica de anuros. En ese mismo año, aparece publicada la información más completa hasta esa fecha sobre las vocalizaciones de las especies del género *Eleutherodactylus*, la cual fue suministrada por Hedges *et al.* (1992). Estos autores describieron tres nuevas

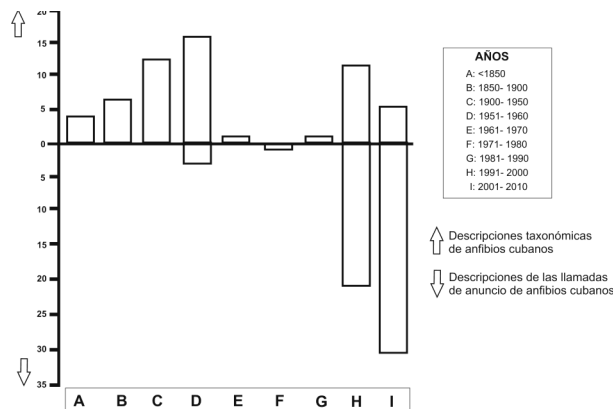


Figura 1. Relación entre el número de descripciones taxonómicas de anfibios cubanos (arriba) y el número de caracterizaciones de las llamadas de anuncio (debajo). Para los fines de esta figura se utilizaron las fechas en las que aparece la primera descripción numérica de las características espectro-temporales de las señales (sea exhaustiva o no) y/o la publicación donde se ilustra por primera vez un oscilograma u espectrograma de la llamada.

Figure 1. Relationship between the number of taxonomic descriptions of Cuban amphibians (top) and the number of acoustic characterizations of their advertisement calls (below). The date of appearance of first numerical description of spectral and temporal features or the first illustration of sonograms or spectrograms of call were used for this figure.

especies y caracterizaron las llamadas de anuncio de las diez especies del género incluidas en el subgénero nominativo (*Eleutherodactylus auriculatus*, *E. bartonsmithi*, *E. eileenae*, *E. guantanamera*, *E. ionthus*, *E. leberi*, *E. mariposa*, *E. melacara*, *E. ronaldi* y *E. varians*), ofreciendo además oscilogramas y espectrogramas para cada una de ellas. Esta caracterización fue basada en parámetros como: número de notas por llamadas, frecuencia dominante, duración de las llamadas y tasas de repetición de estas. Comienza así una década de fructífera colaboración entre científicos cubanos y norteamericanos que dejaría como resultado el descubrimiento y descripción de más de una decena de nuevas especies de anfibios para Cuba y la caracterización de las llamadas de anuncio de estas y de otras previamente conocidas (Figura 1). Hedges *et al.* (1995) documentaron las diferencias entre las llamadas de dos especies simpátricas en una zona altitudinal de la Sierra Maestra; estos autores notaron que las llamadas de estas dos especies (*Eleutherodactylus sierramaestrae* y *E. turquinensis*) coincidían en duración y banda espectral, pero su patrón de modulación de frecuencias y estructura armónica eran diferentes.

Estrada y Hedges (1996a) mientras describían el hasta entonces tetrápodo más pequeño del hemisferio Norte, *Eleutherodactylus iberia*, mostraron la extraordinaria similitud en las características de las llamadas de anuncio de esta con las de otras dos especies del grupo *limbatus* (*Eleutherodactylus limbatus* y *E. orientalis*). Las tres especies exhiben llamadas de anuncio con frecuencias dominantes altas por encima de 5 kHz y un patrón temporal similar, pero las discretas diferencias interespecíficas detectadas deben ser vistas con cautela al considerar el pequeño tamaño de muestra analizado. En ese mismo año, estos autores (Estrada y Hedges, 1996b) describen otra nueva especie para Cuba, *Eleutherodactylus tetajulia*, y comparan sus vocalizaciones de anuncio con las de *E. intermedius*, esta vez considerando además de parámetros temporales, variables espectrales como caracteres distintivos entre ambas especies.

Estrada y Hedges (1997a), al describir a *Eleutherodactylus glamyrus*, una nueva especie del subgénero, caracterizaron nuevamente la llamada de *E. auriculatus* en términos de frecuencia dominante, duración y tasa de repetición de llamadas, pero esta vez emplearon las vocalizaciones de un ejemplar de Pino del Agua, Granma. Poco después los mismos autores utilizaron otros valores de estas mismas variables medidas para un macho de Ojito de Agua, Guantánamo, al describir el nuevo taxón *Eleutherodactylus principalis* (Estrada y Hedges, 1997b). Estos autores también describieron una nueva especie, *Eleutherodactylus tonyi*, restringida a unas pocas localidades en la Meseta de Cabo Cruz, Granma y compararon sus vocalizaciones con las de *Eleutherodactylus planirostris* (Estrada y Hedges, 1997c). En ese mismo año, Estrada *et al.* (1997) describieron otra nueva especie de *Eleutherodactylus*, esta del litoral Norte de La Habana, *Eleutherodactylus blairhedgesi*, caracterizando además su llamada de anuncio. Un año más tarde Estrada y Hedges (1998) describieron *Eleutherodactylus riparius* y sinonimizaron a *E. sierramaestrae* con *E. cuneatus* durante un re-análisis de la sistemática de las ranas ribereñas de Cuba; para ello utilizaron caracteres morfológicos y acústicos, que permitieron además visualizar la variabilidad en estos últimos dentro de la nueva especie descrita.

La bioacústica de anfibios cubanos tuvo su esplendor en la década pasada, cuando las llamadas de anuncio del 95% de las especies cubanas quedaron caracterizadas (Figura 1), aunque fuera de modo parcial (Díaz y Cádiz, 2008). Estas contribuciones se deben en gran medida al aporte de las nuevas generaciones de herpetólogos, discípulos de Alberto R. Estrada. Así las descripciones de nuevas especies vinieron acompañadas de las caracterizaciones de sus vocalizaciones (Díaz y Fong,

2001; Díaz *et al.*, 2001, 2003, 2005, 2007). Nuevas contribuciones permitieron dilucidar la conducta vocal de muchas especies, algunas de ellas consideradas mudas o cuyos cantos habían sido solo descritos onomatopéyicamente; así mismo se dieron a conocer otras llamadas que complementan los repertorios vocales de algunas especies (Díaz y Estrada, 2000; Alonso y Rodríguez, 2001, 2003). Díaz y Cádiz (2007) aportaron una guía para la identificación de las llamadas de anuncio de 49 especies cubanas del género *Eleutherodactylus*, muchas de las cuales no habían sido previamente descritas.

Como fruto del intercambio científico con la Fonoteca Zoológica del Museo de Ciencias Naturales de Madrid (CSIC), España, vio la luz la primera guía sonora para los anfibios de Cuba (Alonso *et al.*, 2007). Esta obra presentó las llamadas de anuncio más frecuentemente emitidas por los machos de 55 de las 62 especies conocidas en nuestro archipiélago y de un taxón no descrito hasta entonces. Los autores ofrecieron además registros acústicos de otras señales del repertorio vocal de algunas especies como las llamadas de liberación (fundamentalmente en bufónidos) y las de agonía (*Eleutherodactylus goini*, *E. zeus* y *Osteopilus septentrionalis*). Adicionalmente, la audio-guía muestra, para algunas especies, la actividad vocal en agregaciones co-específicas o coros, en tanto ilustra la riqueza de especies y diversidad de señales (agregaciones hetero-específicas) en algunas localidades del país, a través de lo que ellos denominan “paisajes sonoros”.

El capítulo ocho de la Guía Taxonómica de los anfibios de Cuba (Díaz y Cádiz, 2008), está dedicado a las emisiones acústicas de las especies de anfibios cubanos. En este capítulo, además de advertir sobre cómo proceder para grabar y procesar cantos de anfibios, describir tipos de llamadas y variables más fáciles y frecuentemente utilizadas, los autores ofrecen las caracterizaciones acústicas de 59 especies. Sin que estas descripciones sean exhaustivas, pretenden contribuir a la identificación de los patrones más comunes de las llamadas de anuncio de los anuros cubanos, que son de valor taxonómico. Según los propios autores, la principal limitación que tienen los datos de la Guía radica en la ausencia de un tamaño de muestra adecuado para varias especies, pero igualmente pueden servir de base para futuras contribuciones que aborden con mayor profundidad la variación intra e inter-específica de las especies (Díaz y Cádiz, 2008).

La joven generación de herpetólogos no solo ha venido enriqueciendo su perfil profesional sino que ha contribuido a la formación de otros que siguen sus pasos interesados en la bioacústica de anuros, ahora con la

motivación de contribuir a responder nuevas preguntas con una visión más integradora. Así en la Universidad de La Habana, varias tesis de Licenciatura, Maestría y Doctorado han utilizado la bioacústica como herramienta básica para dilucidar problemas taxonómicos, analizar variabilidad de caracteres y profundizar en cómo algunos factores afectan la variabilidad de las señales (Tabla 1). Importante impacto tuvo el intercambio entre el Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad (BIOECO) de Santiago de Cuba y el Laboratorio de Ornitología de la Universidad de Cornell, EEUU, que a través de cursos y talleres propició la capacitación en técnicas para la obtención y procesamiento de señales acústicas. Esta colaboración facilitó una parte considerable del equipamiento de grabación del que hoy disponen investigadores de varias instituciones del país, y brindó asesoría para el establecimiento de condiciones de almacenamiento y conservación de colecciones de sonidos.

Más recientemente, las llamadas de anuncio han sido utilizadas no solo como parte de las descripciones de nuevas especies, para discriminar entre estas y las especies relacionadas ya descritas, sino también como herramienta para contribuir al conocimiento de la distribución de algunas de ellas. Apoyados en el registro y reconocimiento de las vocalizaciones de *Eleutherodactylus glamyrus*, Rodríguez y Alonso (2012) informaron tres nuevas localidades en el Macizo de la Sierra del Cobre, que extienden su distribución 53 km al E de la localidad más oriental conocida en el Macizo de La Bayamesa.

La variación: un fenómeno casi olvidado hasta la fecha

Aunque es bien reconocido el carácter especie-específico y el valor taxonómico de las llamadas de anuncio de los anfibios (Schneider y Sinch, 2007), en la mayoría de las especies estudiadas, estas exhiben diferentes grados de variabilidad a nivel individual, poblacional o geográfico. Sin embargo, en Cuba pocos estudios han abordado de manera adecuada la variabilidad intra-específica para comprender mejor los fenómenos de reconocimiento específico y de selección de parejas. Ambos procesos son el resultado de la interacción entre la variación de las señales y las respuestas de las hembras a esta variación (Ryan y Rand 1993, Gerhardt 1994a).

Luego de un análisis de la bibliografía consultada, en particular la referida a la década del 90' del siglo pasado e inicios de este siglo XXI, en múltiples ocasiones el tamaño de la muestra analizada para describir las llamadas de los anfibios cubanos no se define de forma pertinente, mientras en otros casos el tamaño podría parecer insuficiente. Usualmente se han utilizado muy pocas señales de un único individuo de una población, no solo

para caracterizarla sino también con fines comparativos, incluso durante las descripciones de especies. Tradicionalmente no se consideran los contextos conductuales asociados a la producción de sonidos, un macho que concurre al coro durante varias noches consecutivas, no necesariamente mantiene las mismas propiedades acústicas de sus llamadas noche tras noche, pero esto solo es accesible monitoreando sus llamadas para evaluar la variabilidad en el tiempo. La caracterización de las señales a partir de uno o unos pocos individuos de una localidad impide el análisis de la variación intra-específica a nivel poblacional. De igual manera la variación geográfica puede ser un elemento clave para poder explicar procesos evolutivos tales como especiación, hibridación y microevolución; es por ello que se hace necesario disponer de datos acústicos de varias localidades en las especies de amplia distribución, así como en especies con distribución fragmentada o disyunta.

Tampoco han sido evaluados apropiadamente los efectos de la temperatura y la talla sobre las emisiones acústicas en los anfibios cubanos. Los anfibios son vertebrados ectotermos, por lo que la temperatura ambiente condiciona muchas de sus características fisiológicas y conductuales (Gillooly y Ophir, 2010). La temperatura influye sobre las propiedades de las señales acústicas, así como sobre los procesos sensoriales relacionados con la audición. Las propiedades temporales que están controladas por el sistema neuromuscular, tales como la duración y tasas de repetición de pulsos y llamadas, son las más afectadas (Gerhardt y Huber, 2002). Otro aspecto a considerar es la descrita relación entre las propiedades espectrales y la talla del macho emisor. El pequeño tamaño del cuerpo, determina un pequeño tamaño de la laringe y por tanto de las cuerdas vocales y de las masas fibrosas que suspenden a estas, o sea, el tamaño del cuerpo influye sobre la frecuencia de resonancia de las cuerdas vocales por ambos factores, talla y masa. Por otro lado, las dimensiones del saco vocal y la cavidad bucal están también limitadas por la talla corporal (Martin, 1972).

No obstante estudios más recientes en Cuba han intentado conferirle mayor peso al análisis de la variación y han comenzado a dilucidarse algunos aspectos que pueden ser de utilidad para la comprensión de los procesos de selección sexual, conducta territorial, aislamiento reproductivo y especiación. Alonso y Rodríguez (2005) estudiaron la variación intra-poblacional de las propiedades acústicas de la llamada de anuncio de *Bufo fustiger* durante dos noches diferentes en la Sierra del Rosario, Artemisa, Cuba. Para la población estudiada, estos autores obtuvieron que la duración de la llamada y el número total de pulsos por llamada, mostraron una

alta variación, en cambio, la tasa de repetición de pulsos y la frecuencia dominante variaron en menor medida. No se encontraron diferencias significativas cuando se estimó la variación individual entre noches a partir de individuos previamente marcados. Por su parte, Rodríguez *et al.*, (2010) analizaron la variación en las llamadas de anuncio de *Eleutherodactylus glamyus* en especímenes provenientes de tres localidades en las montañas de la Sierra Maestra. La frecuencia dominante y la duración de la llamada fueron las propiedades acústicas más estereotipadas. La temperatura del aire afectó fuertemente la tasa de repetición de llamadas y la duración del grupo de llamadas, mientras la longitud hocico-cloaca influyó sobre la frecuencia dominante y el tiempo de ascenso de la llamada. Estos autores encontraron además diferencias significativas entre las localidades estudiadas en términos de tasa de repetición, duración y tiempo de ascenso de las llamadas, lo cual pudiera ser el resultado de divergencias pasadas producto de los "gaps" en la distribución de esta especie en los dos macizos montañosos estudiados (El Turquino y La Bayamesa). Hernández *et al.*, (2010) caracterizaron las llamadas de anuncio de *Peltophryne florentinoi*, un sapo endémico local de la Ciénaga de Zapata. Previos ajustes a una curva de regresión común para todas las especies para remover los efectos de la longitud hocico-cloaca y la temperatura del aire, los autores compararon las llamadas de *P. florentinoi* con las de las restantes tres especies conocidas de grandes sapos de Cuba. La duración de la llamada y la tasa de repetición de pulsos fueron las propiedades más útiles para discriminar entre las cuatro especies.

La variación acústica como parte de una taxonomía más integradora

La taxonomía moderna necesita de la integración de nuevos métodos y disciplinas que estudien el origen, los límites y la evolución de las especies (Wiens, 2007; Padial *et al.*, 2010). Aún cuando las relaciones filogenéticas y los límites entre las especies parezcan evidentes a la luz de los resultados del análisis de Códigos de barras, decisiones taxonómicas robustas son solo posibles bajo la idea de la integración de varias líneas de evidencias (Padial y De La Riva, 2009). Aproximaciones que han integrado evidencias por ejemplo de caracteres de la morfología externa, llamadas de anuncio y la monofilia recíproca en análisis filogenéticos de secuencias parciales de ADN mitocondrial, han permitido evaluar el estatus taxonómico de especies conocidas y detectar otras taxas no descritas (Wollenberg *et al.*, 2007; Padial *et al.*, 2009; Glaw *et al.*, 2010; Vieites *et al.*, 2009; Vences *et al.*, 2010). En nuestro país, han comenzado a darse los

primeros pasos en la integración de diferentes fuentes de evidencias, incluida la acústica, para contribuir a dilucidar problemas taxonómicos en determinados grupos de anfibios.

Rodríguez (2010) analizó la congruencia entre los resultados bioacústicos y los obtenidos por métodos filogenéticos moleculares, para delimitar especies crípticas. Este autor sugiere la existencia de cuatro linajes dentro de *Eleutherodactylus auriculatus* “*Sensu lato*”. Estos están separados entre sí por niveles de divergencia genética comparables a los observados entre otras especies de anuros y por diferencias en las propiedades acústicas de sus llamadas de anuncio, siendo la frecuencia dominante, la tasa de repetición de llamadas y la duración de los grupos de llamadas, los rasgos más distintivos. De esta manera, Rodríguez para validar el reconocimiento de los cuatro linajes de *Eleutherodactylus auriculatus* como especies candidatas confirmadas, se adhiere al protocolo por pasos propuesto por Vieites *et al.* (2009) y perfeccionado por Padial *et al.*, (2010), mientras reconoce la llamada de anuncio como un carácter que interviene en el aislamiento reproductivo.

Alonso (2011) se propuso analizar la variación de las especies cubanas del género *Peltophryne* (Amphibia: Anura: Bufonidae) mediante la evaluación de caracteres morfométricos de la anatomía externa, propiedades acústicas de sus llamadas de anuncio y marcadores moleculares (genes mitocondriales y nucleares), para lograr un re-análisis de su estatus taxonómico y una mejor comprensión de su historia evolutiva. La conciliación de la información morfométrica, acústica, biogeográfica y filogenética, apoyó el reconocimiento del estatus específico de las ocho especies cubanas de bufónidos, la detección de patrones de estructura geográfica de las variantes genéticas, así como la existencia de diversidad críptica dentro de algunos taxa.

Por último Díaz *et al.* (2012) también emplearon una aproximación multi-carácter para validar la existencia de una especie críptica dentro del ampliamente distribuido *Eleutherodactylus varleyi* “*Sensu lato*”. Reconstrucciones filogenéticas a partir del gen mitocondrial Citocromo B, incluidas secuencias de 18 localidades del país permitieron reconocer dos clados bien soportados, correspondientes a las dos especies en estudio. El tamaño del tímpano y las llamadas de anuncio fueron dos de los caracteres más distintivos entre *E. varleyi* y *E. feichtingeri*, aunque también diferencias cariotípicas fueron detectadas entre estas dos especies, que pueden aparecer incluso en simpatria en algunas localidades del centro del país.

Bioacústica de anuros en Cuba: Perspectivas de trabajo

Más allá de la reconocida utilidad de la Bioacústica como herramienta taxonómica en anfibios cubanos, y los resultados que podrían esperarse por ejemplo en especies del subgénero *Eleutherodactylus* tales como: *E. eileenae*, *E. ronaldi* o *E. varians*, con interesantes patrones de distribución, u otras del subgénero *Euhyas* como: *E. thomasi* o *E. zugii*, con subespecies o razas geográficas descritas; muchos otros proyectos de investigación podrían emprenderse. Existe una extraordinaria diversidad de estructuras y diseños en las señales acústicas de los anfibios cubanos, por lo que se necesita continuar profundizando en el significado funcional de esta enorme gama de variabilidad intra e inter-específica para comprender mejor los procesos y fenómenos subyacentes en la evolución de estas señales. En la Figura 2, tomando como ejemplo el caso de los bufónidos, se muestran algunas de las líneas de investigación que podrían continuarse trabajando para enriquecer el conocimiento sobre las vocalizaciones de anfibios cubanos.

Los machos de muchas especies vocalizan en coros para atraer a las hembras de los alrededores de su hábitat hasta el sitio de apareamiento (Wells, 2007). La interferencia generada en un coro denso representa una fuente de enmascaramiento auditivo que puede restringir la detección, el reconocimiento y la discriminación de las señales (Wells y Schwartz, 2007). Comprender la evolución de los mecanismos de comunicación acústica en ambientes ruidosos generados por la extraordinaria densidad de individuos vocalizando y monitorear el éxito en el apareamiento, podría ser una prominente línea de investigación sobre todo en especies de bufónidos. Futuros experimentos de fonotaxis podrían contribuir a dilucidar cuales son las propiedades acústicas más importantes en las preferencias de las hembras de muchas especies. Así mismo, las señales son emitidas en disímiles escenarios ambientales, donde la física del sonido es sumamente contrastante. Sin embargo, los procesos de comunicación emisor-receptor ocurren de manera acertada, de forma que machos y hembras se encuentran exitosamente para la reproducción. Estudios sobre propagación de sonidos en diferentes ambientes acústicos (hábitats abiertos vs boscosos, ambientes riparinos con caída de agua, etc.) podrían ser otras de las líneas potenciales de investigación.

Algunas investigaciones que podrían parecer sumamente básicas y que al parecer quedaron detenidas en el pasado con los trabajos de Trewavas (1933) y Martin (1972), estuvieron relacionadas con los mecanismos de producción de sonidos y los estudios de estructura-función

en la producción de señales acústicas en anfibios. Alonso (2011) inició la descripción de la estructura del aparato laríngeo en especies cubanas del género *Peltophryne*, con el objetivo de detectar diferencias anatómicas que pudieran estar relacionadas con los patrones diferentes de modulación de amplitud en las señales pulsátiles de las tres especies de sapos involucradas en el estudio.

El empleo de los productos de distorsión de las emisiones otoacústicas, constituye un campo promisorio para estudiar la fisiología del sistema auditivo, mediante una técnica no invasiva. Hasta muy recientemente no existían en nuestro país estudios sobre audibilidad en especies cubanas de anfibios. El Laboratorio de Neuroetología y Bioacústica de la Facultad de Biología de la Universidad de La Habana ha comenzado a dar los primeros pasos, y ya han sido abordadas al menos dos especies *Eleutherodactylus pinarensis* y *E. eileenae* (Tabla 1), en tanto se han obtenido los primeros registros de *Eleutherodactylus limbatus* (Cobo, Com. Pers.).

Transcurrido más de medio siglo de investigaciones bioacústicas de anfibios cubanos, se ha producido un notable salto, desde las descripciones onomatopéyicas realizadas por los primeros autores, hasta las detalladas caracterizaciones numéricas recientes de los rasgos

espectro-temporales de las señales acústicas que conforman los diversos repertorios vocales y el inicio de los estudios fisiológicos relacionados con la audición. Como se ha podido observar la Bioacústica de anuros cubanos ha ido transitando por un período en el cual se ha incrementado la complejidad de las preguntas e hipótesis, proceso que está dirigido a una mejor comprensión de las conductas y la evolución de los patrones de comunicación. De cualquier manera en nuestro país se precisa de una estrategia más acertada para definir mejor las prioridades de investigaciones básicas. Esto podría contribuir a garantizar un mejor aprovechamiento de los recursos y capacidades, aunando esfuerzos y tiempo, que trasciendan en una mejor organización e integración de los resultados. Desde el punto de vista práctico, se necesita además prestar mayor atención al entrenamiento y capacitación del personal en las áreas protegidas, que, mediante técnicas de monitoreo acústico, puedan ayudar a enriquecer el conocimiento sobre el estado de conservación de las poblaciones de anfibios cubanos.

LITERATURA CITADA

Alonso R. (2011): Origen y diversificación del género *Peltophryne* (Anura: Bufonidae) en Cuba. Tesis en Opción al Grado de Doctor

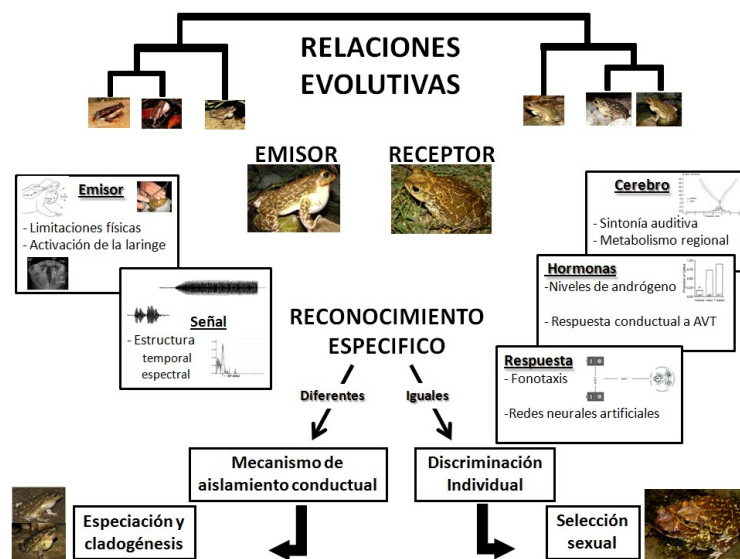


Figura 2. Algunas líneas de investigación que podrían contribuir enriquecer el conocimiento sobre las vocalizaciones de anfibios cubanos (Adaptado de una propuesta de M. J. Ryan. University of Texas, Austin). Nótese que como proceso de comunicación pueden abordarse los estudios tanto desde la perspectiva del emisor como desde los procesos sensoriales relacionados con el receptor.

Figure 2. Some research topics that could contribute to enrich the knowledge about the vocalizations of Cuban amphibians (Adapted from a proposal of M. J. Ryan. University of Texas, Austin). See that at least two approaches can be done to study the communication process, one from emitter's perspective other from sensorial processes related to the receptor.

Tabla 1. Tesis defendidas en los últimos años en la Facultad de Biología de la Universidad de La Habana, que guardan relación con la bioacústica de anfibios cubanos.

Table 1. Thesis related to bioacoustics of Cuban amphibians, presented in the last years in the Faculty of Biology, University of Havana.

AÑO	AUTOR	TÍTULO
Tesis de Diploma		
2004	Antonio Cádiz Díaz	"Comparación de las llamadas de anuncio de cuatro especies de sapos cubanos (Amphibia: Anura: Bufonidae)"
2007	Yaima C. Martínez	"Variación intra-específica de la llamada de anuncio y de liberación de <i>Bufo peltoccephalus</i> (Anura: Bufonidae)"
2007	Maike Hernández Quintana	"Llamadas de anuncio y liberación de <i>Bufo florentinoi</i> (Anura: Bufonidae), un endémico de la Ciénaga de Zapata, Cuba"
2007	Daril de La Nuez	"Variación intraespecífica de la llamada de anuncio y aspectos eto-ecológicos de la conducta vocal de <i>Eleutherodactylus glamyrus</i> "
2011	Fe Fernández Zamora	"Divergencia acústica de la llamada de anuncio de <i>Eleutherodactylus eileenae</i> (Anura: Eleutherodactylidae)."
2011	Paola H. Larramendi Castillo	"Influencia de la temperatura en las emisiones sonoras de cuatro especies del grupo <i>Eleutherodactylus auriculatus</i> (Anura: Eleutherodactylidae) y su importancia en los estudios taxonómicos."
2012	Aylin Rodríguez Pozo	"Caracterización de los productos de distorsión de emisiones otoacústicas en <i>Eleutherodactylus eileenae</i> (Anura: Leptodactylidae)."
Tesis de Maestría		
2008	Antonio Cádiz Díaz	"Patrones de movilidad y actividad vocal nocturna en machos de <i>Eleutherodactylus varleyi</i> en el Jardín Botánico Nacional de Cuba"
2010	Ariadna Cobo Cuan	"Características de los productos de distorsión de las emisiones otoacústicas en <i>Eleutherodactylus Euhys pinarensis</i> (Anura: Eleutherodactylidae)"
Tesis de Doctorado		
2010	Ariel R. Rodríguez Gómez	"Delimitación de especies crípticas en <i>Eleutherodactylus auriculatus</i> (Anura: Eleutherodactylidae) por métodos genéticos y bioacústicos"
2011	Roberto Alonso Bosch	"Origen y diversificación del género <i>Peltophyryne</i> (Amphibia: Anura: Bufonidae) en Cuba"

en Ciencias Biológicas. Universidad de La Habana, Cuba. 100pp + 35pp Anexos.

Alonso R. y A. Rodríguez (2001): Llamadas del repertorio vocal de *Eleutherodactylus eileenae* (Anura: Leptodactylidae) del occidente de Cuba. *Cuad. Herpetol.* 14: 123-130.

Alonso R. y A. Rodríguez (2003): Advertisement calls of Cuban toads of the genus *Bufo* (Anura: Bufonidae). *Phyllomedusa* 2:75-82.

Alonso R. y A. Rodríguez (2005): Intra-populational variation in the advertisement call of the Cuban Giant Toad *Bufo fustiger* (Anura: Bufonidae). *Rev. Biol.* 19 (1-2): 89-93.

Alonso R., A. Rodríguez y R. Márquez (2007): Sound Guide of the Amphibians from Cuba. ALOSA sons de la natura Audio CD & booklet: 46 pp.

Blair W. F. (1958): Call differences as an isolation mechanism in Florida species of hylid frogs. *Quart. J. Florida Acad. Sci.* 21: 32-48.

Blair W. F. (1960): Mating call as evidence of relations in the *Hyla eximia* group. *Southwest Naturalist* 5: 129-135.

Blair W. F. (1963): Evolutionary relationships of North American toads of the Genus *Bufo*: a progress report. *Evolution* 17: 1-16.

Bogert C. M. (1960): The influence of sound on the behaviour of amphibians and reptiles. En: W. W. Lanyon y W. N. Tavoga, Eds. *Animal Sounds and Communication*. Pp.137-320. A.I.B.S. Publ. 7.

Cherry M. I. y W. S. Grant (1994): Phylogenetic relationships and call structure in four African bufonid species. *South African J. Zool.* 29: 1- 9.

Cocroft R. B. (1994): A cladistic analysis of chorus frog phylogeny (Hylidae: *Pseudacris*). *Herpetologica* 50: 420-437.

Cocroft R. B. y M. J. Ryan (1995): Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Anim. Behav.* 49: 283-303

de Queiroz A. y P. H. Wimberger (1993): The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioral and morphological characters. *Evolution* 47: 46-60.

Díaz L. M. y A. Cádiz (2007): Guía descriptiva para la identificación de las llamadas de anuncio de las ranas cubanas del género *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetotropicos* 3: 100-122.

Díaz L. M. y A. Cádiz (2008): Guía taxonómica de los anfibios de Cuba. *ABC Taxa* 4: 1-294.

Díaz L. M. y A. R. Estrada (2000): The male and female vocalizations of the Cuban frog *Eleutherodactylus guanahacabibes* (Anura: Leptodactylidae). *Carib. J. Sci.* 36: 328-331.

Díaz L. M. y A. Fong (2001): A new mottled frog of the genus *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from Eastern Cuba. *So-lenodon* 1: 76-84.

- Díaz L. M., A. R. Estrada, y S. B. Hedges (2001): A new riparian frog of the genus *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from Eastern Cuba. *Carib. J. Sci.* 37: 63-71.
- Díaz L. M., A. Cádiz, y S. B. Hedges (2003): A new grass frog from pine forests of Western Cuba, and description of acoustic and pattern variation in *Eleutherodactylus varleyi* (Amphibia: Leptodactylidae). *Carib. J. Sci.* 39: 176-188.
- Díaz L. M., A. Cádiz, y N. Navarro (2005): A new ground dwelling frog of the genus *Eleutherodactylus* from eastern Cuba, with a redefinition of the *E. dimidiatus* group. *Carib. J. Sci.* 41: 307-318.
- Díaz, L. M., A. Cádiz, y N. Navarro (2007): A new rock dwelling frog of the genus *Eleutherodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae) from eastern Cuba, with comments on other species with similar habits. *Zootaxa* 1435: 51-68.
- Díaz L. M., S. B. Hedges y M. Schmid (2012): A new cryptic species of the genus *Eleutherodactylus* (Amphibia: Anura: Eleutherodactylidae) from Cuba. *Zootaxa* 3220: 44-60.
- Duellman W. E. y R. I. Crombie (1970): *Hyla septentrionalis* Duméril and Bibron. *Cat. Amer. Amphib. Rept.* 92: 1-4.
- Duellman W. E. y L. Trueb (1986): *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill Publishing Company, USA., 670 pp.
- Estrada A. R. (1992): Comentarios sobre *Eleutherodactylus intermedius* (Barbour et Shreve, 1937) de la región oriental de Cuba. *Com. Brev. Zool. Editorial Academia* p. 14.
- Estrada A. R. y S. B. Hedges (1996a): At the lower size limit in the tetrapods: a new diminutive frog from Cuba (Leptodactylidae: *Eleutherodactylus*). *Copeia* 1996: 852-859.
- Estrada A. R. y S. B. Hedges (1996b): A new frog of the genus *Eleutherodactylus* from eastern Cuba (Anura, Leptodactylidae). *Herpetológica* 52: 435-439.
- Estrada A. R. y S. B. Hedges (1997a): A new species of frog from the Sierra Maestra, Cuba (Leptodactylidae, *Eleutherodactylus*). *Carib. J. Sci.* 31: 364-368.
- Estrada A. R. y S. B. Hedges (1997b): Nueva especie de *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) del Macizo Sagua-Baracoa, Cuba. *Carib. J. Sci.* 33: 222-226.
- Estrada A. R. y S. B. Hedges (1997c): A new species of frog from the Meseta de Cabo Cruz, eastern Cuba (Leptodactylidae: *Eleutherodactylus*). *Carib. J. Sci.* 33: 227-231.
- Estrada A. R. y S. B. Hedges (1998): Sistemática de las ranas ribereñas de Cuba (Leptodactylidae: *Eleutherodactylus*) con la descripción de una nueva especie. *Carib. J. Sci.* 34: 218-230.
- Estrada A.R., L.M., Díaz, y A. Rodríguez (1997): Nueva especie de *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) del litoral norte de La Habana. *Rev. Esp. Herpetol.* 11: 19-24.
- Fontenot B. E., R. Makowsky y P. T. Chippindale (2011): Nuclear-mitochondrial discordance and gene flow in a recent radiation of toads. *Molec. Phylogenet. Evol.* 59: 66-80.
- Gerhardt H. C. (1994a): The evolution of vocalization in frogs and toads. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 25: 293-324.
- Gerhardt H. C. (1994b): Reproductive character displacement of female mate choice in the grey treefrogs, *Hyla chrysoscelis*. *Anim. Behav.* 47: 959-969.
- Gerhardt H. C. y F. Huber (2002): *Acoustic Communication in Insects and Anurans: Common problems and diverse solutions*. University of Chicago Press, Chicago y London. 531 pp.
- Gillooly J. F. y A. G. Ophir (2010): The energetic basis of acoustic communication. *Proc. Roy. Soc. B* 19: 1-7.
- Glaw F., J. Köhler, I. De la Riva, D. R. Vieites y M. Vences (2010): Integrative taxonomy of Malagasy treefrogs: combination of molecular genetics, bioacoustics and comparative morphology reveals twelve additional species of *Boophis*. *Zootaxa* 2383: 1-82.
- Gundlach J.C. (1880): Contribución a la herpetología cubana. G. Montiel, La Habana, 98 pp.
- Hedges S.B., A. R. Estrada y R. Thomas (1992): Three new species of *Eleutherodactylus* from eastern Cuba, with notes on vocalizations of other species (Anura: Leptodactylidae). *Herpetol. Monog.* 6: 68-83.
- Hedges S. B., L. González y A. R. Estrada (1995): Rediscovery of the Cuban frogs *Eleutherodactylus cubanus* and *E. turquiniensis* (Anura: Leptodactylidae). *Carib. J. Sci.* 31: 327-332.
- Hernández M., Alonso, R., y A. Rodríguez (2010): Advertisement call of *Peltophryne florentinoi* (Anura: Bufonidae), an endemic toad from Zapata Swamp, Cuba. *Amphibia-Reptilia* 31: 265-272.
- Leary C. J. (2001a) Evidence of character displacement in release vocalizations of *Bufo fowleri* and *Bufo terrestris* (Anura; Bufonidae). *Anim. Behav.* 61: 431-438.
- Leary C. J. (2001b): Investigating opposing patterns of character displacement in release and advertisement vocalizations of *Bufo fowleri* and *Bufo americanus* (Anura: Bufonidae). *Can. J. Zool.* 79: 1577-1585.
- Littlejohn M. J. (1977): Long-range acoustic communication in anurans: an integrated and evolutionary approach. En: Taylor D.H. y S. I. Guttman, Eds. *The reproductive biology of amphibians*. Pp 263-294. Plenum Press, New York.
- Martin W. F. (1972): Evolution of vocalization in the genus *Bufo*. En: Blair, W. F. Ed. *Evolution in the genus Bufo*. Pp. 279-309. Univ. Texas Press, Austin, Texas.
- Martins E. P. (1996) *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behaviour*. Oxford Univ. Press, New York.
- Masta S. E., B. K. Sullivan, T. Lamb y E. J. Routman (2002): Molecular systematics, hybridization and phylogeography of the *Bufo americanus* complex in Eastern North America. *Molec. Phylogenet. Evol.* 24: 302-314.

- Padial J. M. y I. De la Riva (2009): Integrative taxonomy reveals cryptic Amazonian species of *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 155: 97-122.
- Padial J. M., A. Miralles, I. De la Riva y M. Vences (2010): The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology* 7: DOI: 10.1186/1742-9994-1187-1116
- Padial J. M., S. Castroviejo-Fisher, J. Köhler, C. Vilá, et al. (2009): Deciphering the products of evolution at the species level: the need for an integrative taxonomy. *Zool. Script.* 38: 431-447.
- Porter K. R. (1964): Morphological and mating call comparisons in the *Bufo valliceps* complex. *Amer. Midl. Nat.* 71: 232-245.
- Robillard T., G. Höbel, G. y H. C. Gerhardt (2006): Evolution of advertisement signal in North American hylid frogs: vocalizations as end products of calling behavior. *Cladistics* 22: 533-545.
- Rodríguez A. (2010): Delimitación de especies crípticas en *Eleutherodactylus auriculatus* (Anura: Eleutherodactylidae) por métodos genéticos y bioacústicos. Tesis en opción al Grado Científico de Doctor en Ciencias Biológicas. Facultad de Biología. Universidad de La Habana, Cuba. 141 pp.
- Rodríguez A., y R. Alonso (2012): New localities for *Eleutherodactylus glamyus* (Anura: Eleutherodactylidae) in Eastern Cuba. *Herpetol. Notes* 5: 293-295.
- Rodríguez A., De la Nuez, D. y R. Alonso (2010): Intraspecific variation in the advertisement call of the cloud-forest frog *Eleutherodactylus glamyus* (Anura: Eleutherodactylidae). *J. Herpetol.* 44: 457-466
- Ryan M. J. (2001): *Anuran Communication*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Ryan M. J. (2009): Communication in frogs and toads. En: Squire L.R., Ed., *Encyclopedia of Neuroscience*. Pp. 1159-1166 Academic Press, Oxford.
- Ryan M. J. y A. S. Rand (1993): Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. *Evolution* 47: 647-657.
- Schneider H. y U. Sinsch (2007): Contributions of bioacoustics to the taxonomy of the Anura. En: Heatwole H., Ed. *Amphibian Biology*. Pp. 2893-2933. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- Schwartz, A. (1959): A new species of toad, *Bufo cataulaciceps*, from the Isla de Pinos and Western Cuba. *Proc. Biol. Soc. Washington* 72: 109-120.
- Schwartz, A. (1974): *Eleutherodactylus planirostris* (Cope). *Cat. Amer. Amphib. Rept.* 154: 1-4.
- Stöck M., P. Bretschneider y W.R., Grosse (2000): The mating call and male release call of *Bufo raddei* Strauch, 1876 with some phylogenetic implications. *Russ.J. Herpetol.* 7(3): 215-226.
- Tandy M. y R. Keith (1972): *Bufo* of Africa. En: Blair, W. F., Ed. *Evolution in the genus Bufo*. Pp. 119-170. University Texas Press, Austin, Texas.
- Trewavas E. (1933): The hyoid and larynx of the Anura. *Trans. Roy. Philos. Soc. London* 222:401-527.
- Vences M., F. Glaw, J. Köhler y K. C. Wollenberg (2010): Molecular phylogeny, morphology and bioacoustics reveal five additional species of arboreal microhylid frogs of the genus *Anodonthyla* from Madagascar. *Contrib. Zool.* 79: 1-32.
- Vieites D. R., K. C. Wollenberg, F. Andreone, J. Köhler, F. Glaw y M. Vences (2009): Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 8267-8272.
- Walkowiak W. (2007): Call production and neural basis of vocalization. En: Narins, P. M., A. S. Feng, R. R. Fay y A. N. Popper, Eds. *Hearing and sound communication in amphibians*. pp. 87-112. Springer Science+Business Media, LLC. New York, USA.
- Wells K. D. (1977): The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.* 25: 666-693.
- Wells K. D. (1988): The effects of social interactions on anuran vocal behavior. En: Fritzsch, B., M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. E. Hetherington y W. Walkowiak, Eds. *The evolution of the amphibian auditory system*. pp 433-454. John Wiley and Sons, New York.
- Wells K. D. (2007): The ecology and behavior of amphibians. The University of Chicago Press, Chicago and London. 1148pp.
- Wells K. D. y J. J. Schwartz (2007): The behavioral ecology of anuran communication. En: Narins, P. M., A. S. Feng, R. R. Fay y A. N. Popper, Eds. *Hearing and sound communication in amphibians*. Pp. 87-112 Springer Science+Business Media, LLC. New York, USA.
- Wiens J. J. (2007): Species Delimitation: New Approaches for Discovering Diversity. *Syst. Biol.* 56(6):875-878.
- Wollenberg K. C., F. Glaw, A. Meyer y M. Vences (2007): Molecular phylogeny of Malagasy reed frogs, *Heterixalus*, and the relative performance of bioacoustics and color-patterns for resolving their systematics. *Molec. Phylog. Evol.* 45: 14-22.

• • •

Editor para correspondencia: Dr. Alejandro Barro