



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

ESCUELA DE BIOLOGÍA

**Análisis bioacústico del canto de anuncio de *Exerodonta xera*
(Anura: Hylidae) en un ambiente semiárido en la comunidad de
San Pedro y San Pablo Tequixtepec, Oaxaca.**

Tesis que para obtener el título de
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA:
VÍCTOR HUGO AGUILAR REYES

DIRECTORA:
M. En C. MARÍA GUADALUPE GUTIERREZ MAYÉN



DICIEMBRE 2016

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis padres Victor Hugo Aguilar Jiménez y Rosalía Reyes Mendiola, por todo su esfuerzo que pusieron en mi y en mis hermanos, todo lo que soy se lo debo a ustedes, cualquier triunfo alcanzado es un triunfo de ustedes.

Agradezco a mis hermanos, Pablo y David por su paciencia y su comprensión, y también a toda mi familia.

A mi maestra M. En C. María Guadalupe Gutiérrez Mayén por haberme brindado la confianza y por aceptarme como su alumno en el laboratorio de herpetología, porque siempre esta dispuesta a compartir su tiempo y sus conocimientos y también por compartir la admiración y respeto por estos organismos. Gracias maestra por su paciencia y por su confianza.

Agradezco también al M. En C. Héctor Rafael Eliosa León y al M. En C. Ricardo Luria Manzano por las observaciones y comentarios aportados a este trabajo.

A mi querida Katya gracias por tu cariño por tu comprensión y por tu gran apoyo en este trabajo.

A mis amigos Luis Armando, Abigail, César, Yessica, Soledad, por acompañarme y aguantar las desveladas por los ríos de Tequixtepec especialmente a Angélica por todo su apoyo con este trabajo y también a mis amigos que no pudieron acompañarme a las salidas de campo: Helder, César, Sarahí, Beto, Luis Enrique, Edwin, Erwin, Cynthia, David, Ernesto, Maritza, gracias por todo su apoyo mientras realizaba este trabajo.

A mi querido abuelo el señor Pedro Reyes Martínez por todo el trabajo de su vida y por sus conocimientos, a mis tías Amada Reyes Mendiola y Dolores Reyes Mendiola que siempre me han apoyado y por brindarme alojamiento, a las niñas Litzy y Michelle que me ayudaron a encontrar a estas ranas y a la gente de San Pedro y San Pablo Tequixtepec. A mi tía Silvia y mi tía Juana que me reciben siempre en su casa con los brazos abiertos y nos dan de comer, también a mis primas Zulma, Teresa y Zira.

DEDICATORIA

A mi querida madre, Rosalía Liboria Reyes Mendiola

todo se lo debo a ella

*En algún lugar más allá del mar
En algún lugar ella está esperándome
Mi madre está sobre arenas doradas
Y mira los barcos que pasan navegando.*

*En algún lugar más allá del mar
Ella está allí mirándome
Si pudiera volar como los pájaros bien alto
directo a sus brazos iría a navegar*

*Está lejos.. mucho más allá de las estrellas
Está cerca.. más allá de la luna
Yo se, fuera de toda duda
Que mi corazón me guiará hacia allí pronto*

Beyond the Sea

Jack Lawrence

gracias infinitas a mi madre.

ÍNDICE

Resumen.....	5
Introducción.....	6
Antecedentes.....	10
Objetivos.....	18
Descripción del área de estudio.....	19
Métodos.....	24
Resultados.....	27
Discusión.....	47
Conclusiones.....	57
Consideraciones para Estudios Futuros.....	58
Literatura Citada.....	60
Anexos.....	71



RESUMEN

El canto de anuncio es un rasgo conspicuo del comportamiento de atracción de pareja en los anuros que se ve reflejado en su éxito reproductivo, el canto tiene gran importancia en la evolución, sistemática y ecología de estos anfibios. Sin embargo los estudios bioacústicos realizados para los anuros en México son escasos. En la presente investigación se describe el canto de anuncio de una población de *Exerodonta xera* (Anura: Hylidae) que habita en un ambiente semiárido en la localidad de San Pedro y San Pablo Tequixtepec, en el noroeste de Oaxaca. Durante los meses de Junio y Julio de 2013, se realizaron visitas a dicha localidad con una duración de 6-9 días cada una, durante las cuales se obtuvieron grabaciones individuales del canto de anuncio de 47 organismos pertenecientes a esta especie. De cada individuo del que se obtuvo el canto se registró la longitud hocico-cloaca, el peso, y la temperatura corporal, del microhábitat de canto se registró la temperatura ambiental, la temperatura del sustrato y humedad del ambiente. Se analizaron las características temporales y espectrales de las vocalizaciones de anuncio utilizando los programas Sound Ruler y Adobe Audition. Se investigó si existe relación entre los factores ambientales con la estructura acústica del canto y también si existe una relación entre la talla y la condición corporal de los machos con los principales rasgos de las vocalizaciones de anuncio. El canto de anuncio de *E. xera* es un canto con una estructura de dos partes, formado por dos tipos de nota. Uno de los componentes de este canto presenta diferencias significativas en la Frecuencia Dominante y la Frecuencia Fundamental. El Análisis de Componentes Principales mostró que las características más importantes del canto de anuncio de *E. xera* son de naturaleza espectral. Se sugiere que en *E. xera* la temperatura del sustrato es importante para modular los rasgos espectrales del canto de anuncio, mientras que los rasgos temporales como la tasa de pulsos o la duración de los cantos podrían ser dependientes de la condición corporal de los machos, esto podría tener un impacto en la habilidad de los machos para evitar la sobreposición acústica y para competir por una pareja.

Este trabajo contribuye notablemente al conocimiento de la historia natural de esta especie endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

INTRODUCCIÓN

Los anfibios fueron los primeros vertebrados en salir del agua a la tierra, este grupo está fuertemente vinculado al agua, son un retrato de la historia evolutiva de los vertebrados en su camino gradual del medio acuático al terrestre, pero a veces su importancia es subestimada en comparación con otros vertebrados.

En los anuros el tipo de reproducción está relacionado con la historia de vida, pueden ser considerados como de reproducción explosiva o de reproducción prolongada. El inicio de la temporada reproductiva y la variación en los patrones de reproducción están relacionados con patrones abióticos, como la distribución de la temporada lluviosa y la duración o permanencia de los cuerpos de agua usados para la reproducción, además de la temperatura y la humedad del ambiente (Rand y Ryan, 1981), aunque los factores bióticos como la depredación, la competencia y las oportunidades de forrajeo también son importantes (Lucas *et al.*, 1996; McCauley *et al.*, 2000).

Dentro de las características más llamativas de la biología de los anfibios anuros se encuentran los cantos o vocalizaciones que pueden ser escuchadas durante la temporada reproductiva de estos organismos. Las vocalizaciones o cantos son un rasgo muy característico del comportamiento de la mayoría de ranas y sapos, aunque algunas funciones del canto no han sido comprendidas completamente, la mayoría están asociadas con la reproducción y sirven para atraer a una pareja, es decir, juegan un papel integral y dominante en la reproducción, cada especie tiene un canto propio con frecuencias, amplitud y duración distintas (Blair, 1956; Wells, 1988), y los individuos de cada especie pueden reconocer sólo el canto de los miembros de su propia especie (reconocimiento intraespecífico). Es por esta razón que las características acústicas de las vocalizaciones son muy importantes para la reproducción ya que gracias a estas se minimizan las equivocaciones y los cantos de anuncio representan mecanismos de aislamiento prereproductivo entre especies simpátricas, por lo que también son de importancia taxonómica (Duellman y Pyles, 1983).

Existen diferentes tipos de vocalizaciones que los anfibios anuros pueden emitir, las cuales se han clasificado según el contexto en el que ocurren, de esta forma podemos tener cantos de anuncio, de agresión, de cortejo, de liberación y de alarma o defensa (Wells, 1977).

Las vocalizaciones que son emitidas por los machos durante la temporada reproductiva son generalmente denominadas como cantos de anuncio (Wells, 1977) ya que por lo general cumplen con mas de una función o contienen más de un mensaje (Gerhardt, 1992) y son muy importantes para la atracción de pareja ya que su efecto se ve reflejado en el éxito reproductivo de estos organismos.

Los tipos de vocalizaciones varían enormemente entre los anuros, y su estructura puede estar formada por silbidos, trinos o notas simples, también pueden estar formados por dos notas que se repiten varias veces o dos o más tipos de notas llegando a existir cantos muy complejos.

En los ensambles multiespecies de anuros con reproducción sincronizada, los niveles de los ruidos de fondo a menudo son muy altos, impidiendo la comunicación específica (Wells, 1988). Si los rasgos espectrales de diferentes especies son similares, tanto los rasgos conoespecíficos como los rasgos heteroespecíficos pueden ser una fuente significativa de interferencia acústica, la cual puede enmascarar las vocalizaciones de las ranas macho (Littlejohn, 1977; Ehret y Gerhardt, 1980; Gerhardt, 1982). Para contrarrestar la interferencia acústica, los anuros emplean diferentes estrategias de comportamiento para evitar una interferencia con los cantos de organismos de su misma especie y los cantos de otras especies (Schwartz y Wells, 1983, 1984; Zelick y Narins, 1983, 1985). Dentro de estas estrategias, Littlejohn (1959) y Narins (1982) propusieron la hipótesis de que los anuros pueden maximizar su éxito reproductivo y la defensa territorial al evitar la interferencia acústica, con una o más de las siguientes conductas:

1) *Separación temporal*: (A) en una escala de tiempo estacional algunas especies pueden preferir cantar al inicio de la temporada reproductiva mientras que otras comienzan su actividad vocal tardíamente en la temporada (Heyer, 1971, 1994); (B) En una escala de tiempo de horas los miembros de cada especie se mueven durante la noche y cada especie concentra su canto durante ciertas horas (Drwery, 1970; Kuramoto, 1980; Drwery y Rand, 1983; Given, 1987; Shimoyama, 1989); (C) En una escala de tiempo de minutos-segundos en la que los cantos de una especie pueden inhibir a los de otra especie; o (D) En una escala de tiempo de milisegundos los machos evitan la interferencia acústica para incrementar la probabilidad de atraer a una pareja (Awbrey, 1978; Zelick y Narins, 1983; Moore *et al.*, 1989; Schwartz, 1991).

2) *Separación Espectral*: Los anuros pueden utilizar diferentes frecuencias o combinaciones de frecuencias en sus cantos para facilitar la diferenciación del canto de aquellas especies simpátricas (Narins y Capranica, 1976; Narins, 1982; Drwery y Rand, 1983; Duellman y Pyles, 1983).

3) *Separación Espacial*: Las ranas se agregan en diferentes regiones de un sitio o escogen microhábitats separados dentro del sitio. Este comportamiento puede reducir la posibilidad de interferencia acústica (Höld, 1977; Drwery y Rand, 1983; Arak, 1984; Ptacek, 1992) y minimizar los apareamientos entre especies (Höld, 1977; Ptacek, 1992).

Efectos del hábitat

El hábitat es una fuerza selectiva importante en la evolución de los cantos de anuncio en los anuros, aunque hay pocos estudios que revisan esta situación (Ryan, 1988). El principio central de la atenuación medioambiental es que el sonido al viajar a través del medio ambiente disminuye su intensidad y su fidelidad en función de la distancia (Richards y Wiley, 1982). Atenuación es la disminución en intensidad, y degradación es la disminución en fidelidad (Michelson, 1978; Gerhardt, 1983; Brenowitz, 1986).

Atenuación: disminución de intensidad

La hipótesis de la atenuación medioambiental predice que las señales usadas en una comunicación de tasa-alta deberían estar estructuradas para disminuir estos efectos ya que el medio ambiente tiene efectos sobre los componentes espectrales y temporales de las señales. La presión y la intensidad del sonido decrecen con el incremento en distancia de la fuente. Por otra parte, el exceso de atenuación es dependiente de la frecuencia. Las obstrucciones físicas, como la vegetación y las perturbaciones atmosféricas reflejan, refractan y difractan las longitudes de onda. Todos estos factores incrementan la atenuación del sonido (Ryan, 1988). Por ejemplo, a alturas de 1-2 m, las frecuencias debajo de 1 kHz son atenuadas más drásticamente, entre mayor es la altura más baja es la atenuación. Por lo tanto al cantar a una altura suficiente, el macho puede evitar el exceso de atenuación a distancias considerables (Brenowitz, 1986).

Degradacion: efectos en la fidelidad

Para la atracción efectiva de una hembra, el canto no solamente debe ser lo suficientemente intenso para alcanzar al receptor, también debe ser discernible como un canto conespecífico. El hábitat puede afectar aspectos temporales de los cantos debido a la reflexión de las ondas de sonido por las estructuras en el medio ambiente. Por ejemplo, la rápida tasa de trinídos de un sapo pequeño será percibida como un sonido continuo después de ser suficientemente degradada (Richards y Wiley, 1982).

ANTECEDENTES

Con el advenimiento de los equipos de grabación portátil ha sido posible analizar cuantitativamente las vocalizaciones, medir parámetros temporales y las frecuencias de las vocalizaciones y realizar experimentos controlados para investigar las funciones de los cantos en los anuros (Rand, 2001). Así, Allen y Kellog (1948) produjeron el primer álbum de cantos de ranas. Posteriormente, Bogert (1958) realizó un álbum de grabaciones y también una revisión de la comunicación acústica en anfibios y reptiles. Como resultado, este autor clasificó los cantos de los anuros en seis categorías basado en el contexto en que ocurren: (1) cantos de apareamiento, (2) cantos territoriales, (3) cantos de liberación de machos, (4) cantos de liberación de hembras, (5) cantos de estrés, y (6) cantos de advertencia. La clasificación de Bogert ha sido de gran importancia en la investigación de la diversidad de los tipos de canto y en sintetizar la información disponible de sus funciones. Recientemente esta clasificación ha sido modificada. En esta investigación se utiliza la clasificación derivada de los trabajos realizados por Littlejohn (1977) y Wells (1977, 1988).

Cantos de Anuncio

Bogert (1960) utilizó el término canto de apareamiento para describir las principales señales utilizadas por los machos durante la época reproductiva, aunque ahora se conocen como cantos de anuncio (Wells, 1977) ya que a menudo estas vocalizaciones sirven para más de una función o contienen más de un tipo de mensaje (Gerhardt, 1982).

En algunas especies los machos pueden utilizar los rasgos de cantos de otros machos para saber la talla de los oponentes potenciales en encuentros agonísticos por las hembras o sitios de canto (Davies y Halliday, 1978; Arak, 1984; Robertson, 1984; Given, 1987). El reconocimiento individual probablemente es común en ranas territoriales que mantienen relaciones espaciales estables dentro de una charca por ejemplo *Rana dalmatina* (Lesbarrères y Lodé, 2002).

Aunque los cantos de anuncio de muchos anuros se componen de una sola nota, algunos tienen cantos de anuncio complejos con más de un tipo de nota (Littlejohn, 1977; Wells, 1977, 1988). Las funciones de los diferentes tipos de nota en especies con cantos complejos no han sido completamente entendidas, pero al menos algunos componentes

parecen ser usados en interacciones agresivas entre los machos (Narins *et al.*, 2000; Feng *et al.*, 2002).

Cantos de Cortejo de Machos

Los machos a veces modifican su comportamiento vocal y producen cantos que hacen más conspicuo al macho dentro del coro (Wells, 1977). A menudo consisten en un alargamiento del canto de anuncio como en *Pseudacris crucifer* los cuales alargan su canto cuando una hembra se encuentra cerca (Rosen y Lemon, 1974). Los machos de *Hyla versicolor* responden a las hembras que se aproximan produciendo trinos largos que pueden ser más largos que el canto de anuncio normal (Klump y Gerhardt, 1987; Ptacek, 1992). En otras especies como en *Mannophryne trinitatis* (Wells, 1980) los machos combinan dos notas de su canto de anuncio, para formar un trino largo. En otras especies los machos responden a las hembras aumentando la tasa de pulsos (Anderson, 1954; Coe, 1974; Wells, 1977; Fellers, 1979), mientras que otras producen cantos con una tasa de pulsos más lenta que los cantos de anuncio. Los cantos de cortejo probablemente están bien representados en los anuros; sin embargo, no están bien documentados debido a que hay una carencia de observaciones en el campo respecto al comportamiento de cortejo.

Cantos de Cortejo de las Hembras

En algunas especies las ranas hembra llegan a responder a los cantos de los machos, emitiendo sonidos que se conocen también como cantos de reciprocidad (Littlejohn, 1977; Schlaepfer y Figueroa-Sandí, 1998; Emerson y Boyd, 1999) estos cantos son poco comunes aunque están poco documentados debido a que son producidos a una intensidad muy baja y son difíciles de escuchar. El mejor ejemplo es el sapo partero *Alytes obstetricans* en el cual las hembras producen un canto de respuesta al canto de los machos y hacen que los machos emitan un canto más suave (Heinzmann, 1970; Márquez y Verrell, 1991; Bosch y Márquez, 2001). Los cantos emitidos por las hembras probablemente aumentan las oportunidades de que ocurra un encuentro y en algunos casos la hembra del sapo partero canta para avisar su presencia a los machos.

Se han documentado cantos de cortejo emitidos por las hembras en *Lithobates virgatipes*, cuando esta se aproxima a los machos, con ello provoca que el macho

incremente su canto (Given, 1987) y también hay casos similares en la rana toro *Lithobates catesbeianus* (Judge *et al.*, 2000) y en las hembras de *Pelophylax ridibundus* (Frazer, 1983). Se han propuesto varias funciones para estos cantos entre ellas facilitar la localización de las parejas potenciales y la localización de los machos satélite aunque no se han comprobado estas hipótesis.

Cantos de Agresión

En muchas especies los machos defienden sus sitios de canto de los individuos conespecíficos emitiendo vocalizaciones agresivas. Se han propuesto varios términos para este tipo de cantos. Bogert (1960) los nombró como cantos territoriales y Salthe y Mecham (1974) los nombraron como cantos territoriales para las interacciones de rango largo y como cantos agresivos para los encuentros de rango corto. Mc Diarmid y Adler (1974) y Wells (1977) utilizan el término canto de encuentro. Littlejohn (1977) retoma el término de canto territorial de Bogert para cantos de rango largo, y utiliza el término de canto de encuentro para los cantos de rango corto. Por lo general se utiliza el término canto de agresión, se les llama así porque se producen durante un encuentro agresivo o de ataque. Estos cantos se pueden dividir en cantos de rango largo y rango corto, sus funciones son diferentes pero están combinadas en un solo canto, aunque no siempre tienen una función territorial.

En muchas especies de anuros los cantos de agresión tienen las mismas frecuencias que los cantos de anuncio pero difieren en sus parámetros temporales, a menudo los cantos de agresión son modificaciones de los cantos de anuncio.

Cantos de Liberación

Muchos anuros macho llegan a emitir cantos de liberación cuando son abrazados por otro macho cuando se encuentra solo o si está en amplexo. Las hembras que no son receptivas o que han completado una ovoposición también emiten cantos similares. Usualmente estos cantos consisten en una repetición de notas rápidas de espectro amplio y se han descrito para discoglosidos, pípidos, pelobátidos, leptodactílidos, bufónidos, hílidos y ránidos (Eibl-Eibesfeldt, 1950; Bogert, 1960; Capranica, 1968; Pierce y Ralin, 1972; Salthe y Mecham, 1974; Brzoska *et al.*, 1977; Schneider, 1977; Wells, 1978; Cei, 1980; Picker, 1980). Se ha sugerido que los cantos de anuncio

originalmente evolucionaron de cantos simples de liberación (Schmidt 1966, 1968; Rand, 1988) aunque no hay algún análisis filogenético que respalde esta hipótesis.

Cantos de Estrés, de Alarma y Cantos de Defensa.

Bogert (1960) utilizó el término de canto de estrés para describir las vocalizaciones emitidas por las ranas que son atacadas por depredadores usualmente descritas como gritos fuertes emitidos con el hocico abierto (Heinzmann, 1970; Kluge, 1981; Hödl y Gollmann, 1986; Penna y Veloso, 1981; Tuttle y Ryan, 1981), aunque su función es poco conocida. Posiblemente sirven para alertar a los vecinos del peligro o asustar a los depredadores, permitiendo a la víctima escapar, aunque hay pocos estudios acerca de estos cantos. Algunas ranas amenazan o atacan al depredador mientras producen siseos y estas vocalizaciones (Barrio, 1963; Villa, 1969; Vaz-Ferreira y Gehrau, 1974; Veloso, 1977). Aunque algunos autores se han referido a estos como cantos de agresión, el término canto defensivo es más apropiado para distinguirlos de los cantos usados en encuentros agresivos intraespecíficos. La efectividad de estos cantos para evadir a los depredadores es desconocida.

La mayoría de los trabajos pioneros sobre bioacústica de anuros documentan las diferencias en la estructura del canto de especies cercanas filogenéticamente y demuestran que estas diferencias representan una barrera importante para el intercambio genético entre especies (Blair, 1941, 1955; Littlejohn, 1959; Bogert, 1960; Martof, 1961; Mecham, 1961).

Duellman y Pyles (1983) demostraron que en una comunidad del Amazonas, las especies cercanamente relacionadas tienen cantos similares solo cuando son alopátricas, mientras que cuando son simpátricas los cantos difieren para evitar la competencia interespecífica por el espacio acústico. Drwery y Rand (1983) examinaron comunidades de *Eleutherodactylus* en Puerto Rico sobre un gradiente altitudinal. Sus datos sugieren un reparto temporal y de frecuencia del medio ambiente acústico. Las frecuencias de muchas especies son disyuntas, y cuando son similares estas especies tienden a cantar a diferentes horas durante la noche.

Littlejohn (1977) realizó una revisión evolutiva de la comunicación en anuros, en donde considera esta como un biosistema de comunicación integrado por cuatro elementos: el repertorio común (tipos de señales), la fuente (el emisor o transmisor), el canal de comunicación y ruido asociado y el destino o receptor. También establece que puede haber cantos simples formados por un solo tipo de nota que se puede repetir múltiples veces y cantos complejos que pueden estar formados por dos o más tipos de notas. Algunas publicaciones realizan descripciones y comparaciones estadísticas de los cantos de anuncio en especies de anuros (Blair 1958, Bogert 1960; Littlejohn 1959; Fouquette 1960), así como también se encuentran documentados repertorios vocales (Rand y Ryan, 1981). También hay ejemplos de especies crípticas o morfológicamente similares que se distinguen principalmente por las diferencias en los rasgos de sus cantos o que fueron identificadas principalmente por las diferencias presentes en sus cantos (Hillis 1988, Narins *et al.*, 1998).

Los estudios bioacústicos con las especies de anuros de México, son muy escasos, por tal razón, se hace necesario desarrollar estudios que permitan obtener información sobre la estructura de los diferentes tipos de cantos y su relación con las características de los organismos, así como con las del medio ambiente, para posteriormente investigar otros aspectos más específicos en la organización de los cantos en las comunidades de anuros.

Los estudios bioacústicos son una herramienta importante en los estudios taxonómicos en anuros, los cantos de anuncio representan un mecanismo de aislamiento pre-zigótico entre especies (Duellman y Pyles, 1983), debido a que cada especie tiene un canto distintivo (Fouquette 1960, Lignau *et al.*, 2008, Caldart *et al.*, 2011). Además, la estructura del canto de anuncio ha sido utilizada para resolver problemas taxonómicos (Eliosa-León, 2002; Elepfandt, 1993).

Dentro de los estudios de bioacústica realizados con anuros de México se encuentra el de Eliosa-León (2002) en el cual se encontraron diferencias en los cantos de anuncio de cuatro poblaciones de la especie *Hyla eximia*, reconociendo a *Hyla arboricola* en base a las diferencias encontradas en la estructura del canto.

Juárez-Ortiz *et al.* (2016) realizó un análisis bioacústico de cinco especies de anuros presentes en una selva mediana perennifolia en el municipio de Tlacotepec de Porfirio

Díaz, ubicada en la Sierra Negra en el estado de Puebla. Encontró un efecto de algunas variables ambientales sobre las características acústicas de los cantos de anuncio.

Morales Mota (2014) realizó un análisis de la estructura del canto de anuncio de dos especies de anuros *Hyla eximia* y *Eleutherodactylus nitidus* y el efecto que tienen las variables morfométricas y las condiciones ambientales sobre el canto. En su trabajo ella encontró que en ambas especies la longitud hocico cloaca está relacionada de manera inversa con la frecuencia dominante del canto, las variables ambientales no mostraron efecto para los cantos de anuncio de estas especies, su organización espacial les permite coexistir ya que no ocupan los mismos hábitat de vocalización.

Rodríguez-Tejeda *et al.*, (2014) investigaron si la variación del canto de anuncio de *Hyla eximia* está vinculada a su distribución geográfica con respecto a las principales cuencas pluviales (Panuco, Lerma, Balsas y Magdalena) o a su coexistencia con *Hyla arenicolor* y *Tlalocohyla smithii*. Encontraron una divergencia de los cantos de anuncio de *H. eximia* en dos cuencas en donde esta especie coexiste con *T. smithii* y además los individuos de estas dos cuencas son diferentes del resto en la filogenia obtenida a partir de secuencias mitocondriales. Ellos explican que esto puede ser el resultado de dos eventos de radiación presumiblemente como resultado de la interferencia acústica en los coros de las dos especies, sin embargo mencionan que hacen falta más trabajos de investigación para confirmar esta posibilidad.

En este trabajo se describe el canto de anuncio de una población de *E. xera* en la comunidad de San Pedro y San Pablo Tequixtepec, Oaxaca. Así como su relación con datos morfológicos y las condiciones ambientales de vocalización, también se aportan algunos detalles sobre su historia natural e información bioacústica importante sobre su repertorio vocal ya que en los anuros es importante para la identificación, el monitoreo y para los estudios taxonómicos. Por tal motivo, se hace necesario continuar desarrollando estudios bioacústicos para este género y para todos los anuros, debido a que en nuestro país hay escasa información al respecto. De esta forma se puede contribuir a la conservación y la difusión del conocimiento para enfrentar la crisis que enfrentan los anfibios debido a enfermedades y la fragmentación o desaparición de su hábitat.

***Exerodonta xera* (Mendelson y Campbell, 1994)**

Esta especie ha sido descrita recientemente en 1994 por Mendelson y Campbell para el valle de Zapotitlán Salinas, Puebla y está taxonómicamente situada dentro del género *Exerodonta*. Es endémica para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Canseco-Márquez *et al.*, 2002).

Estas ranas son de talla pequeña, los machos son más pequeños que las hembras, estos alcanzan una longitud hocico-cloaca de 25.3 mm y las hembras de 31.2 mm, la coloración dorsal es verde, las extremidades anteriores y posteriores del mismo color del cuerpo. La región ventral es de color crema immaculado (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010, Fig. 1). El género *Exerodonta* también incluye a las especies *E. sumichrasti*, *E. smaragdina*, *E. chimalapa* y a *E. xera* (Mendelson y Campbell, 1994; Duellman, 2001). *E. xera* se distribuye en los estados de Puebla y Oaxaca, específicamente en el Valle de Tehuacán – Cuicatlán del que es endémica y en donde se ha registrado en varias localidades: Zapotitlán Salinas, Santa María Texcatitlán, San Esteban Necoxcalco, Concepción Pápalo, Caltepec, San Juan Raya, Santiago Chazumba y Los Reyes Metzontla (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010).

Canseco-Márquez *et al.*, (2002) describen el renacuajo de *E. xera* y aportan información valiosa con respecto a la distribución e historia natural de la especie en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Exerodonta xera habita en la vegetación árida y semiárida en un rango altitudinal de 1,440 a 2,020 m. Los adultos se reproducen durante la temporada lluviosa en los meses de Mayo a Agosto. Canseco-Márquez *et al.*, (2002) mencionan que en el río Zapotitlán los machos emiten cantos después de las 20:00 hrs., de Junio a Agosto, el hábitat elegido para las vocalizaciones son las rocas a lo largo del arroyo y en San Esteban Necoxcalco, se escucharon cantos de *E. xera* en las hojas de las bromelias durante el ocaso cerca de las 19:00 hrs.

Con respecto al canto de anuncio, Canseco-Márquez *et al.* (2002) mencionan que consiste en 3 o 4 notas repetidas. Duellman (1970) menciona que se encuentra formado por una breve nota que se repite. Sin embargo, en la actualidad no se ha descrito de manera cuantitativa el canto de anuncio de ninguna especie del género *Exerodonta*, por

lo que se hace necesario un estudio bioacústico que proporcione una descripción más precisa de su estructura acústica.



Fig 1. *Exerodonta xera* (adulto). San Pedro y San Pablo Tequixtepec.

OBJETIVOS

GENERAL: Contribuir al conocimiento bioacústico del canto de anuncio en una población de *Exerodonta xera* en el municipio de San Pedro y San Pablo Tequixtepec, Oaxaca.

PARTICULARES:

1. Describir las características temporales y espectrales del canto de anuncio de *Exerodonta xera*.
2. Determinar los patrones de actividad acústica para *Exerodonta xera*
3. Determinar la relación de la longitud hocico-cloaca, el peso y el índice de condición corporal de los machos con los rasgos espectrales y temporales del canto de anuncio de *Exerodonta xera*.
4. Determinar la relación de la temperatura y la humedad del ambiente con los rasgos espectrales y temporales del canto de anuncio de *Exerodonta xera*.

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Ubicación

La localidad de San Pedro y San Pablo Tequixtepec se localiza en el municipio del mismo nombre, ubicado al noroeste del estado de Oaxaca, entre los paralelos $18^{\circ} 01'$ y $18^{\circ} 11'$ de latitud Norte, los meridianos $97^{\circ} 33'$ y $97^{\circ} 52'$ de longitud Oeste; tiene un rango de altitud de 1 400 a 2 600 m. Colinda al norte con los municipios de Cosoltepec, Santiago Chazumba y el estado de Puebla; al este con el estado de Puebla y el municipio de Santa Catarina Zapoquila, al sur con el municipio de Santa Catarina Zapoquila, San Juan Bautista Suchitepec, Santiago Miltepec, municipio de Huajuapán de León y el estado de Puebla; al oeste con el estado de Puebla y el municipio de Cosoltepec (INEGI 1993, 2005; Fig. 2).

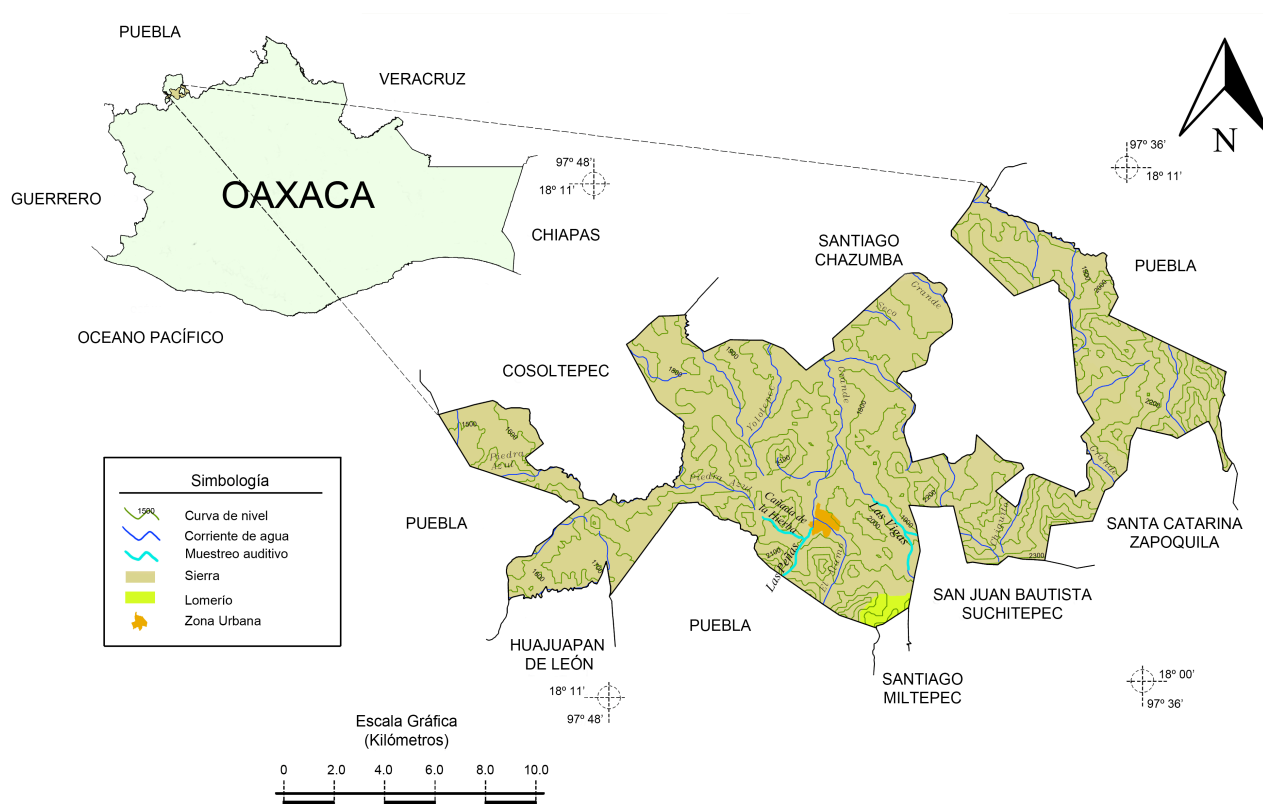


Fig. 2.- Ubicación del municipio y la localidad de San Pedro y San Pablo Tequixtepec, Oaxaca. (INEGI, 2005; INEGI-CONAGUA. 2007).

Orografía

El municipio de San Pedro y San Pablo Tequixtepec se encuentra en el límite de la provincia fisiográfica del Eje Neovolcánico (73%) aunque otra parte pertenece a la Sierra Madre del Sur (27%). En cuanto a las subprovincias fisiográficas una parte corresponde a las Sierras del Sur de Puebla (72.99%), Sierras centrales de Oaxaca (26.06%) y Mixteca Alta (0.95%). El sistema de topoformas presente en el municipio se clasifica como Sierra Compleja (72.99%), Sierra de Laderas Tendidas (26.06%) y Lomerío con Cañadas (0.95%). El paisaje del municipio se encuentra dominado por cerros y hondonadas que forman parte de una cordillera que incluye al cerro de las Nubes al oriente, la cordillera continua al sur con los cerros de Tequixtepec, el cerro de la Trampa, el cerro de las Flores, el Cerro del Zacate Amarillo, el Cerro Yucucué y el Cerro de la Caja (INEGI, 2005).

Hidrografía

El municipio pertenece a la región hidrológica del Balsas, a la cuenca del Río Atoyac y la subcuenca del Río Acatlán (98.53 %) y la subcuenca del Río Mixteco (1.47%). En la localidad de San Pedro y San Pablo Tequixtepec, se presentan corrientes de agua intermitentes: el arroyo Grande, arroyo Seco, arroyo Las Manzanas, arroyo Yolotepec, arroyo Piedra Azul, arroyo Mezquital, arroyo Chiquito, el arroyo El Álamo, el arroyo de la Poza honda, el arroyo de las Peñas, la cañada de la Hierba, el arroyo de las Vigas, que son afluentes del río Mixteco y son utilizados con fines de abastecimiento y para riego por parte de la comunidad (INEGI-CONAGUA, 2007).

Clima

En el municipio de San Pedro y San Pablo Tequixtepec se presentan un rango de temperaturas de 16 a 24 ° C, con un rango de precipitación de 600 a 900 mm; los climas presentes en el municipio son los siguientes: Semicálido subhúmedo con lluvias en verano, menos húmedo (77.07%), Templado subhúmedo con lluvias en verano, menos húmedo (20.52%), Cálido subhúmedo con lluvias en verano, menos húmedo (2.22%) y Semiseco templado (0.19%) (INEGI, 2005).

Vegetación

La localidad presenta una vegetación de Selva Baja Caducifolia (11.06%), Bosque de Encino (25.41%), Matorral (14.33%) y Pastizal Inducido (43.41%), aunque también en las cañadas se encuentra el Bosque de Galería (INEGI, 2005).

Selva Baja Caducifolia

La Selva Baja Caducifolia (SBC) (Miranda y Hernández, 1963) o bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978) es un tipo de vegetación que se distingue por su marcada estacionalidad climática, que se caracteriza por una época de lluvias (junio-septiembre) en la cual la vegetación es exuberantemente verde y que contrasta con la época de secas (octubre-mayo) durante la cual la mayor parte de las especies vegetales pierden sus hojas (Fig 3). A pesar de este contraste, contiene una riqueza biológica excepcional, ya que contiene un gran porcentaje (40%) de plantas endémicas de México (Rzedowski, 1978).



Fig 3. Selva baja caducifolia presente en el municipio de San Pedro y San Pablo Tequixtepec, Oaxaca.

Bosque de Encino

Los bosques de *Quercus* o encinares son comunidades vegetales muy características de las zonas montañosas de México, también penetran en regiones de clima caliente, en regiones húmedas y aún en las regiones semiáridas. Se reconocen para México más de 150 especies (quizá cerca de 200), esta comunidad vegetal cuenta con una gran diversidad florística, fisonómica y ecológica (Rzedowski, 1978). En la comunidad de San Pedro y San Pablo Tequixtepec, el bosque de encino se encuentra distribuido en la cara noroeste del cerro Yucucué por donde discurre el río de las Peñas, así como en el lado norte del cerro de las Nubes al pie del cual fluye el río de las Vigas.

Grandes extensiones de encinares mexicanos se han consumido debido a la explotación desmedida para la obtención de carbón vegetal, sobre todo en el siglo pasado y aunque parece que en las últimas décadas la demanda ha disminuído debido al uso más frecuente de otros combustibles, en algunas regiones la devastación sigue en auge. Es tarea urgente buscar la conservación de estas comunidades vegetales ya que su presencia es necesaria para preservar el equilibrio ecológico (Rzedowski, 1978).

Bosque de Galería

Con el nombre de “bosques de galería” se conocen las agrupaciones arbóreas que se desarrollan a lo largo de corrientes de agua. Es un grupo muy heterogéneo, su altura varía de 4 a 40 m y comprende árboles de hoja perenne, decidua o parcialmente decidua. Puede incluir numerosas trepadoras y epífitas o carecer por completo de ellas. A veces forma una gran espesura o también puede estar constituido por árboles muy espaciados e irregularmente distribuidos. En México estos bosques se presentan en altitudes de 0 a 2800 m (Rzedowski, 1978).

El bosque de galería se encuentra presente en el municipio de San Pedro y San Pablo Tequixtepec, la especie dominante más característica es *Taxodium mucronatum*, comúnmente conocido como ahuehuete o sabino, esta especie tiene una alta tolerancia ecológica y está ampliamente distribuida en México. Son árboles de fronda perenne y sub-perenne con troncos con diámetros de 2 y 14 metros y alturas de hasta 40 metros y son árboles muy longevos. Los sabinos se encuentran en las cañadas a lo largo de las

corrientes de agua, formando galerías y están sumergidos durante la temporada lluviosa en las orillas de los arroyos de Las Peñas, el arrollo de la Poza Honda y en la Cañada de la hierba así como en el arroyo de Las Vigas y el río Mixteco (Fig. 4), los cuales tienen corriente durante la mayor parte del año.



Fig. 4 Bosque de Galería presente en el arrollo de las Peñas

MÉTODOS

Trabajo en Campo

Se efectuó un programa de monitoreo en tres lugares de la localidad de San Pedro y San Pablo Tequixtepec: El Río de las Peñas, la Cañada de la Hierba y el Río de las Vigas. Los tres lugares fueron visitados equitativamente. El programa consistió de 5 salidas a la localidad durante la temporada lluviosa (Junio a Agosto) de 2013. Cada visita tuvo una duración de 6 días, los muestreos auditivos nocturnos comenzaron a las 20:00 horas y terminaron a las 3:00 horas, abarcando 7 horas de muestreo.

Durante cada visita a la localidad se realizaron grabaciones individuales de vocalizaciones de machos adultos. Las grabaciones de los cantos fueron realizadas con una grabadora digital marca Sony modelo ICD-UX81 con un micrófono bidireccional (tasa de muestreo de 44.1 kHz, resolución de 32-bit-320 kbps). Los periodos de grabación fueron de 10 a 20 minutos para tener al menos 5 vocalizaciones por individuo. Cada grabación se etiquetó y se enumeró. Los cantos fueron grabados a una distancia de 10 a 20 cm del organismo. Al terminar cada sesión de grabación se localizó y se capturó al organismo, inmediatamente se registró su temperatura corporal con un termómetro cloacal, se midió la longitud hocico-cloaca (LHC) con un vernier (al 0.1 mm más cercano), se pesó con un dinamómetro con una capacidad de 10 g (al 0.05 g más cercano), adicionalmente se tomaron datos como la temperatura del sustrato en el sitio de canto que se midió con un termómetro digital tipo paleta (Marca Control Company, Modelo 4371), la temperatura y humedad del sitio de canto se registró con un termohigrómetro (estación meteorológica digital portátil Kestrel 3000), se anotó la posición geográfica y altitud con ayuda de un GPS, fecha y hora de la captura, se anotó el microhábitat donde se encontró vocalizando la rana, se fotografió y posteriormente se liberó en el mismo lugar de la captura. En este estudio no se realizó marcaje de los individuos por lo que se evitó visitar exactamente los mismos lugares de los arroyos más de una vez para no tener réplicas.

Análisis de las grabaciones

Se realizaron análisis de los cantos de anuncio de *E. xera* a partir de una muestra de cinco cantos para cada organismo. Para cuantificar las características espectrales y temporales de las vocalizaciones de anuncio se generaron espectrogramas, oscilogramas

y espectros de poder utilizando el programa Adobe Audition 6 para medir los rasgos temporales del canto y el programa SoundRuler 0.9.6.0. para cuantificar las características espectrales del canto (Frecuencia Fundamental y Frecuencia Dominante).

Para la descripción del canto de anuncio de *E. xera* se utilizó la siguiente terminología (Duellman y Pyles, 1983):

- 1) Duración del canto. Tiempo transcurrido desde el inicio de un canto individual hasta su fin, se midió en escala de milisegundos.
- 2) Duración de la nota. Tiempo transcurrido desde el inicio de una nota individual hasta su fin, se midió en escala de milisegundos.
- 3) Tasa de Pulsos. Numero de pulsos emitidos durante un minuto.
- 4) Número de notas por canto. Número de notas largas y cortas combinadas en un canto individual completo.
- 5) Frecuencia fundamental. La frecuencia armónica más baja, medida en Hz.
- 6) Frecuencia dominante. La frecuencia armónica más alta, medida en Hz.
- 7) Intervalo intercanto. Tiempo transcurrido entre el final de un canto y el inicio de otro, medido en milisegundos.

De acuerdo a la terminología de Klymus *et. al.* (2012) se midió:

- 8) Periodo Sub-Pulso: Medido desde el comienzo de un periodo sub-pulso al comienzo del siguiente periodo sub-pulso, medido en milisegundos.

Base de datos

A partir del análisis y cuantificación de los rasgos del canto de cada organismo de estudio, se construyó una base de datos con las variables morfométricas, las variables ambientales y las variables del canto de cada organismo. Todos los cantos, excepto los cantos agresivos, fueron clasificados como cantos de anuncio debido al contexto social en el que fueron grabados.

Análisis de datos

Todos los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el software STATISTICA 8. Se verificó la normalidad para cada una de las variables morfométricas, ambientales y del canto de anuncio de los organismos de *Exerodonta xera* utilizando la prueba de Shapiro-Wilk. Para las variables que no presentaron normalidad se utilizó la transformación logarítmica (Logaritmo Natural) para normalizarlas.

Para comparar los atributos espectrales de los componentes del canto de anuncio se realizaron pruebas de ANOVA de un factor, posteriormente se realizó una prueba de Scheffé para saber que componentes presentan diferencias significativas.

Para reducir el número de variables del canto de anuncio se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) y se conservaron las variables más importantes del canto de anuncio, aquellas características del canto que contribuyen más a la variabilidad de los cantos. Posteriormente se realizaron pruebas de correlación de Pearson para explorar la relación entre las condiciones ambientales del microhábitat de vocalización (temperatura y precipitación) y morfométricas (peso y LHC) con las variables más importantes del canto de anuncio obtenidas a partir del Análisis de Componentes Principales.

Relaciones entre los rasgos del canto y el índice de condición corporal

De acuerdo al método seguido por Baker (1992), se calculó un índice de condición corporal (masa corporal independiente de la talla) a partir de los residuales de la regresión lineal de la raíz cuadrada de la masa con la Longitud Hocico-Cloaca, divididos entre la Longitud Hocico-Cloaca. Para cada rasgo del canto, se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson para describir la relación entre cada propiedad del canto con la talla del cuerpo (peso y LHC) y con el índice de condición corporal.

RESULTADOS

Durante este estudio se obtuvieron 47 grabaciones utilizables de vocalizaciones de anuncio de *Exerodonta xera* y también 3 grabaciones de vocalizaciones de agresión o territoriales.

En este estudio no se consideraron las grabaciones que presentaban contaminación de ruido ambiental, o donde existe sobreposición de cantos con otras especies, tampoco se consideraron aquellas en las que no se pudo capturar el organismo.

Características del Canto de Anuncio de *Exerodonta xera*

Para realizar la descripción del canto de anuncio se obtuvieron un total de 225 cantos pertenecientes a las grabaciones de 47 organismos. En la Fig. 5 A, B y C se aprecian los oscilogramas de la estructura del canto de anuncio a diferentes escalas de tiempo.

El canto de *Exerodonta xera* se caracteriza por estar formado por dos partes, la primera parte es corta y está compuesta de notas individuales breves; la segunda parte es más larga y se distingue de la primera porque está compuesta por notas pares, es decir, notas de dos pulsos (Fig. 5B). Este canto tiene un rango de duración que va desde 0.21 a 38.48 segundos, se observó mucha variación en los cantos de un organismo y entre los individuos grabados. La duración promedio del canto de anuncio es de 10.96 segundos. En los oscilogramas de las Figs. 5B y 5C se pueden distinguir dos notas, una nota introductoria de 124.99 ms y una segunda nota más larga con una duración de 266.83 ms (Fig. 5C), sin embargo, es importante mencionar que esta segunda nota está formada a su vez de dos partes, la primera de 123.2 ms y la segunda de 117.06 ms, entre las dos partes existe una pequeña pausa de alrededor de 25.25 ms, esta pausa es diferente del periodo entre notas el cual dura un promedio de 442.04 ms, ambos intervalos tienen una duración muy distinta. El periodo de silencio entre los cantos presentó una duración promedio de 20.71 segundos. El número promedio de pulsos por canto es de 29.54 pulsos, con un promedio de 9.51 pulsos simples y 12.33 pulsos secundarios por canto, el 13 % de los individuos grabados para este estudio emitieron un tercer pulso en la segunda nota, sin embargo no se logró grabar estos componentes del canto. En el cuadro 1 se presentan las características del canto de anuncio de *E. xera*.

De esta forma, en el canto de anuncio de *E. xera* podemos distinguir tres componentes: la nota introductoria con frecuencias promedio de 2.33 kHz y 1.16 kHz; la primera parte de la nota secundaria con frecuencias de 2.43 kHz y 1.21 kHz y la segunda parte de la nota secundaria con frecuencias de 2.65 kHz y 1.33 kHz, en frecuencia dominante y frecuencia fundamental respectivamente. En la Fig. 5 D se aprecia la estructura espectral de las notas a través del tiempo en un periodo de 2 segundos, se puede comprobar que en efecto hay un ligero incremento de las frecuencias a través del tiempo, el espectro de poder muestra que el mensaje presenta un patrón espectral bimodal, con dos picos de frecuencias (Fig. 5 E).

En cuanto a las diferencias temporales y espectrales de los tres componentes del canto de anuncio, temporalmente no existen diferencias significativas entre los componentes del canto, es decir ambas notas tienen una duración semejante $F(2, 133) = 1.2451$, $p = 0.29124$ (Fig. 6). En cuanto a las frecuencias, el tercer componente, es decir la segunda parte de la nota secundaria presenta diferencias en Frecuencia Fundamental $F(2, 135) = 7.1575$, $p = 0.0011$ y en Frecuencia Dominante $F(2, 135) = 6.8693$, $p = 0.00144$ con respecto a los otros dos componentes (Fig. 7 y 8).

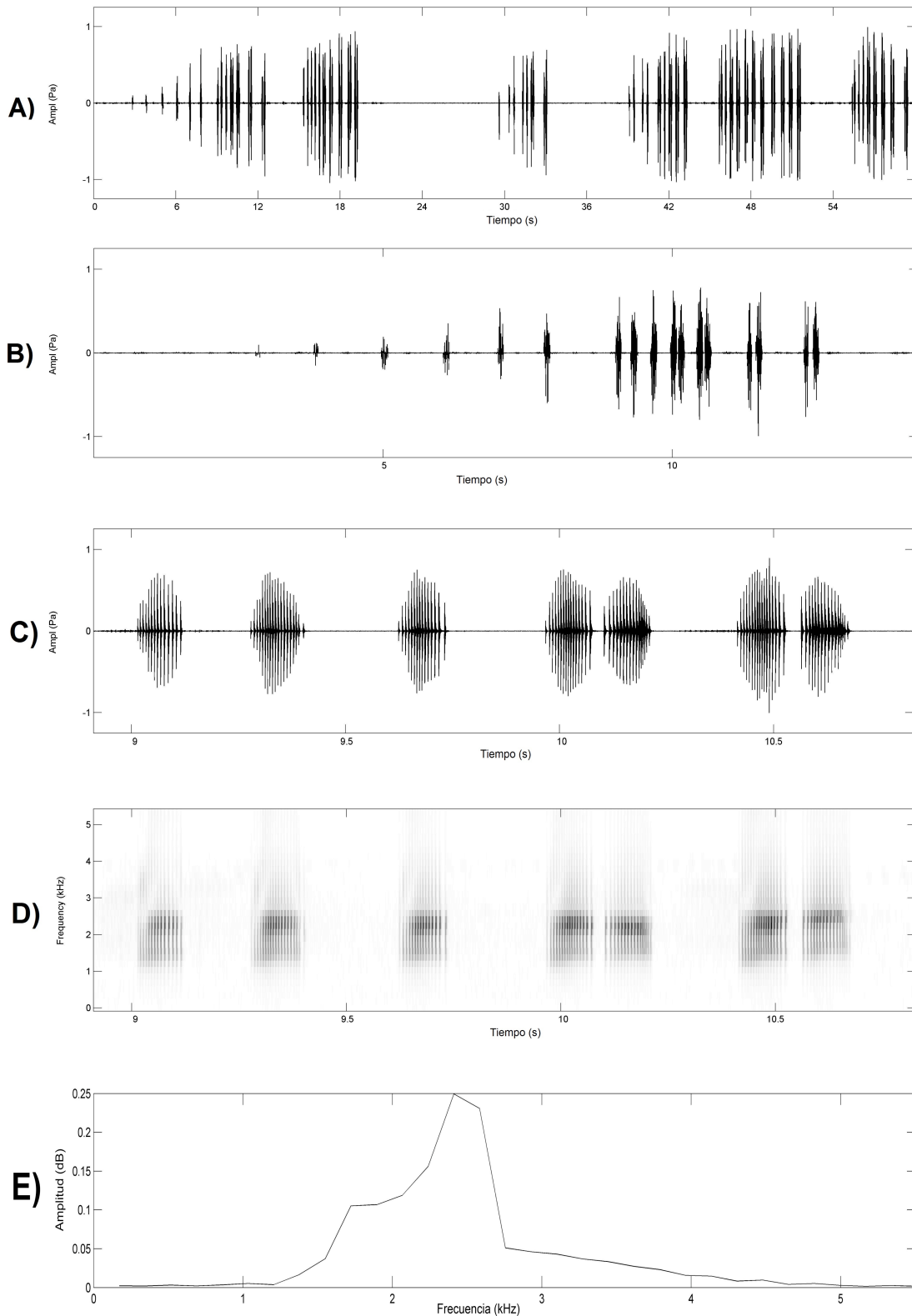


Fig. 5 A) Oscilograma que muestra la estructura del canto de *Exerodonta xera* en un periodo de 1 minuto. B) Oscilograma de un canto en un periodo aproximado de 13 segundos, en donde se puede observar que está compuesto por notas simples y notas dobles. C) Espectrograma de una sección del mismo canto en donde se puede observar la estructura de las notas en una escala de 2 segundos. D) Espectrograma (frecuencia relativa vs tiempo) de la misma sección del canto, se observa un ligero aumento en las frecuencias armónicas a través del tiempo. E) Espectro de poder, el cual grafica la distribución de las frecuencias contenidas en el mensaje y la amplitud de dichas frecuencias.

Cuadro 1. Características de las vocalizaciones de Anuncio de *Exerodonta xera*. Los valores se expresan como media y DS. A y B indican diferencias significativas.

Rasgo del Canto	$\bar{x} \pm DS$	Rango
Duración del Canto (s)	10.96 \pm 7.5	0.21 – 38.48
Periodo Intercanto (s)	17.48 \pm 20.71	0.82 - 183.08
Periodo de Canto (s)	27.82 \pm 23.06	3.14 - 19.82
Número de Notas Sencillas	9.5 \pm 6.6	1 - 41
Número de Notas Secundarias	12.25 \pm 8.25	1 - 38
Número de Notas por Canto	29.54 \pm 18.89	3 - 92
Duración del Periodo Subpulso (ms)	7.36 \pm 1.36	4.05 - 13
Duración del Intervalo entre Notas (ms)	442.04 \pm 438.24	174 - 6476
Periodo de Pausa (ms)	25.25 \pm 20.12	0 - 205
Duración de la Nota Introductoria (ms) ^A	124.99 \pm 56.66	38 - 865
Duración Parte 1 Nota Secundaria (ms) ^A	123.2 \pm 49.24	73.14 - 724
Duración Parte 2 Nota Secundaria (ms) ^A	117.06 \pm 50.38	20 - 722
Duración de la Nota Secundaria (ms)	266.83 \pm 108.42	117.23 - 1651
Frec. Dominante Nota Introductoria (kHz) ^A	2.33 \pm 0.521	1.11 - 3.5
Frec. Dominante Parte 1 Nota Secundaria (kHz) ^A	2.43 \pm 0.48	1.26 - 3.27
Frec. Dominante Parte 2 Nota Secundaria (kHz) ^B	2.65 \pm 0.528	1.24 - 3.63
Frec. Fundamental Nota Introductoria (kHz) ^A	1.16 \pm 0.26	0.55 - 1.75
Frec. Fundamental Parte 1 Nota Secundaria (kHz) ^A	1.21 \pm 0.24	0.63 - 1.63
Frec. Fundamental Parte 2 Nota Secundaria (kHz) ^B	1.33 \pm 0.26	0.62 - 1.81

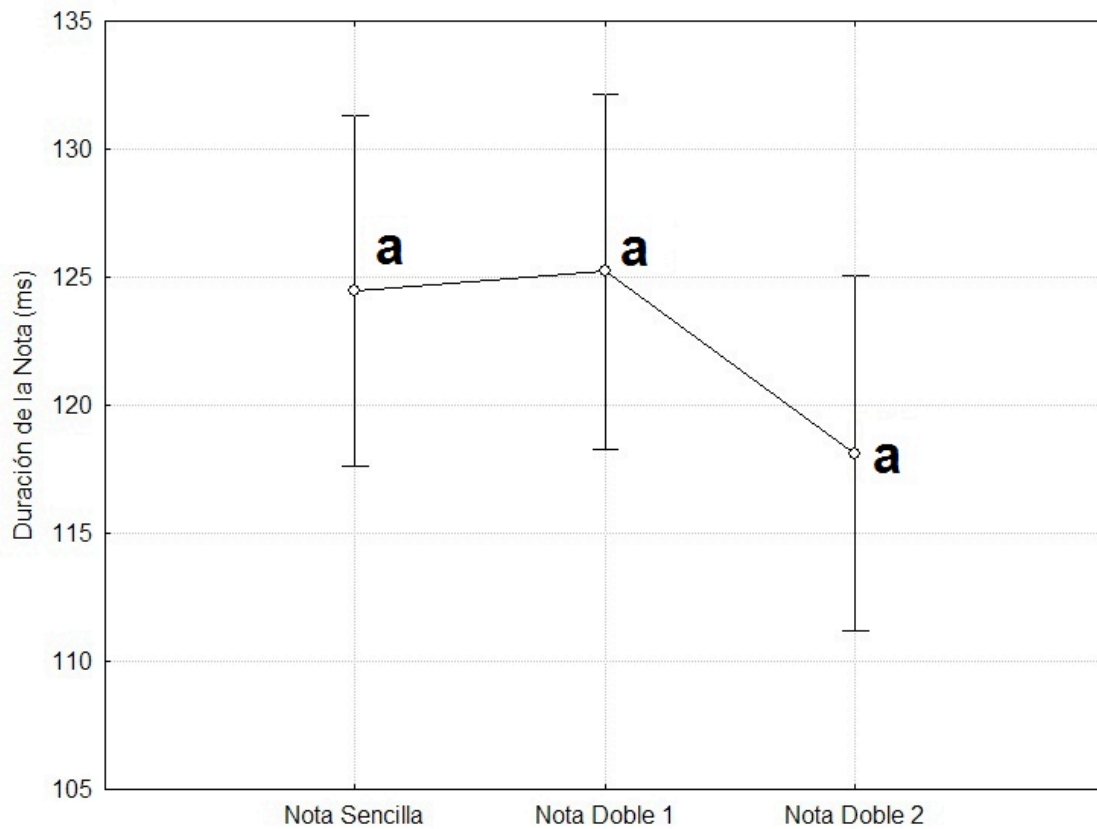


Fig. 6 Comparación de la Duración $F_{(2, 133)} = 1.2451$, $p = 0.29124$ de los componentes del canto de anuncio de *Exerodonta xera*.

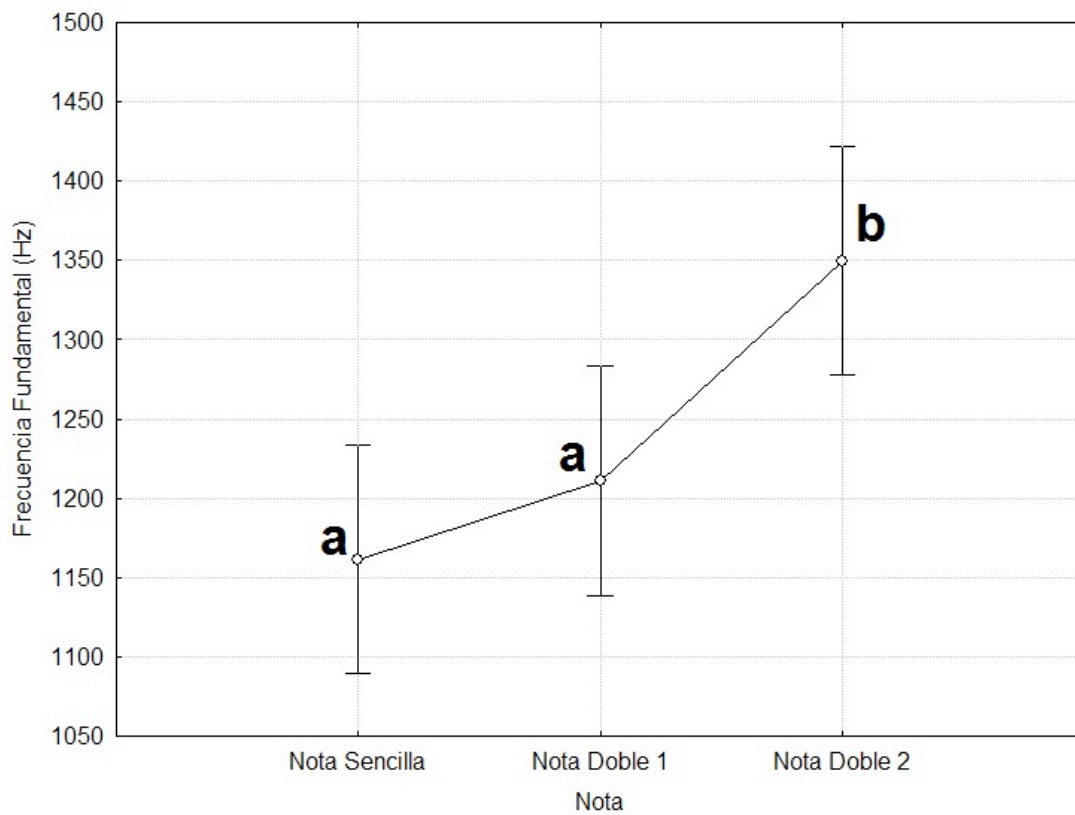


Fig. 7 Diferencias en la Frecuencia Fundamental $F_{(2,135)} = 7.1575$, $p = 0.0011$) entre los componentes del canto de anuncio de *Exerodonta xera*.

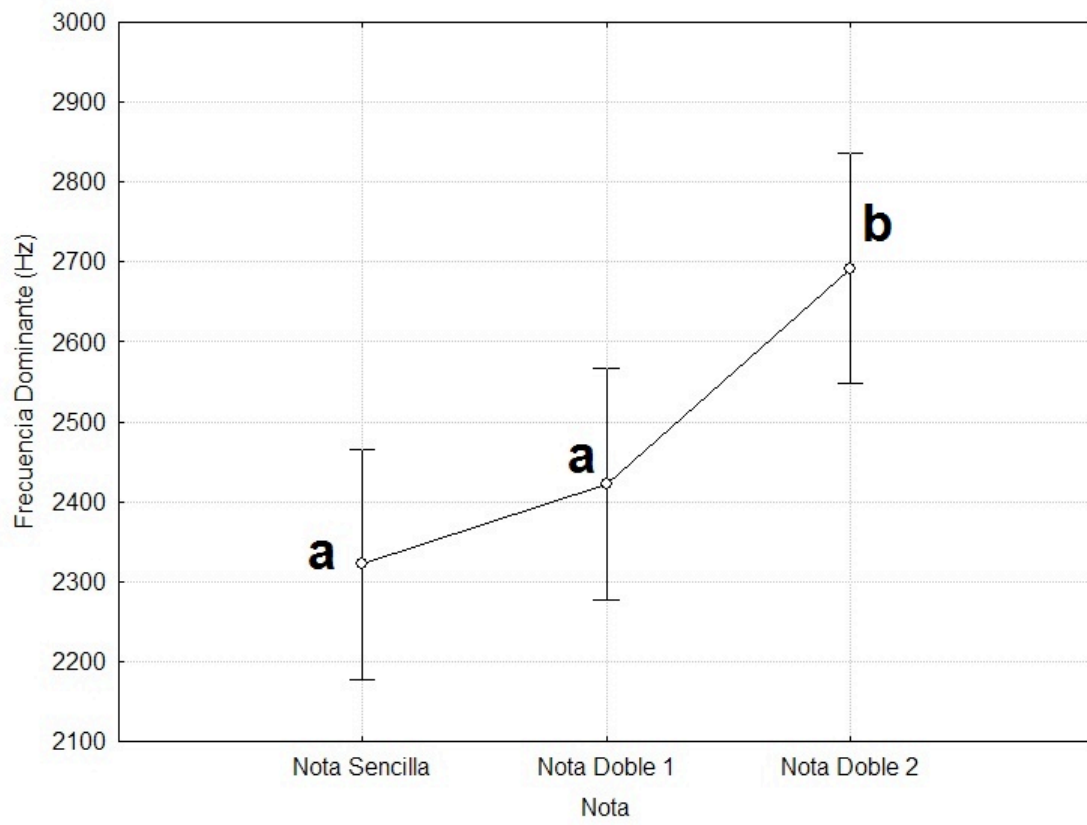


Fig. 8 Diferencias espectrales en la Frecuencia Dominante $F_{(2, 135)} = 6.8693$, $p = 0.00144$ entre los componentes del canto de aviso de *Exerodonta xera*.

Microhábitat de vocalización

En este trabajo también se registraron los microhábitats de vocalización de *Exerodonta xera* (Fig. 9), 10.63% de los organismos fueron registrados sobre la superficie de la pared rocosa en los bordes de los arroyos o escondidos dentro de grietas en la roca, 19.14 % fueron localizados sobre rocas pequeñas con un tamaño que varía de 3 a 14 cm localizadas en medio de la corriente pero sobresaliendo fuera del agua, un 2.12 % vocalizó sobre la hojarasca mojada en la orilla de los cuerpos de agua, 14.89% vocalizaron sobre bancos de arena en las orillas de la corriente, 10.63% vocalizaron dentro de la vegetación y las raíces en los bordes de la corriente, 2.12 % vocalizó sobre una superficie con musgo, 2.12 % vocalizó en una percha en la vegetación y el 38.29 % fueron localizados vocalizando con el cuerpo parcialmente sumergido dentro del agua en el interior de galerías de diversos tamaños formadas por rocas que iban desde 3 cm a rocas de 60 cm. No se escucharon individuos vocalizando desde bromelias como fue mencionado por Canseco-Márquez *et al.* (2002).

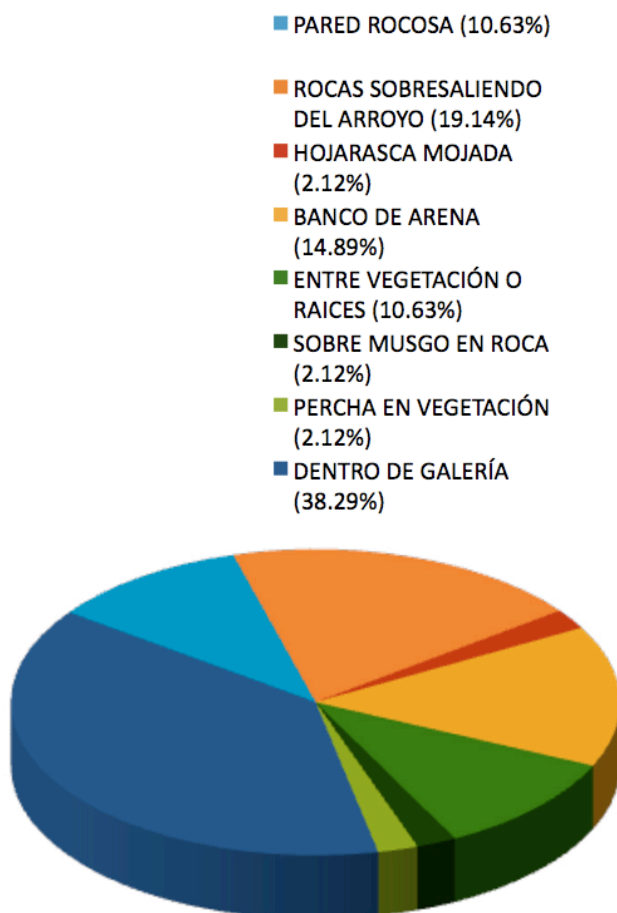


Fig. 9 Microhábitats de canto que fueron registrados para *Exerodonta xera*.

Patrón de Actividad del canto de anuncio de *Exerodonta xera*.

El monitoreo de la actividad acústica de *E. xera* mostró que esta especie comienza su actividad vocal a partir de las 20:00 hrs. en los tres ríos visitados, a esa hora se escuchan de dos a tres individuos pero al avanzar la noche el número de individuos en coro aumenta, la actividad acústica de esta población consiste en emisiones repentinas de vocalizaciones por parte de los machos organizados en coros que van desde tres o cuatro individuos a quince o más organismos en donde estos organismos vocalizan durante un periodo promedio de 17 minutos, este periodo de actividad es seguido de un periodo de silencio el cual dura un promedio de 9 minutos. Esta actividad de coro compuesta por intervalos de canto e intervalos de silencio se prolonga durante varias horas, aumentando los periodos de canto hacia las 00:00 hrs y 00:30 hrs, con el descenso de la temperatura durante la madrugada los periodos de silencio se hacen mas prolongados y los periodos de canto disminuyen en duración e intensidad, los coros también disminuyen en número de individuos hacia las 3:00 hrs. Después de esta hora los individuos activos son muy escasos, vocalizando de dos a tres organismos, aunque en el Río de las Vigas se escucharon cantos de anuncio después de las 3:00 hrs (Fig. 10).

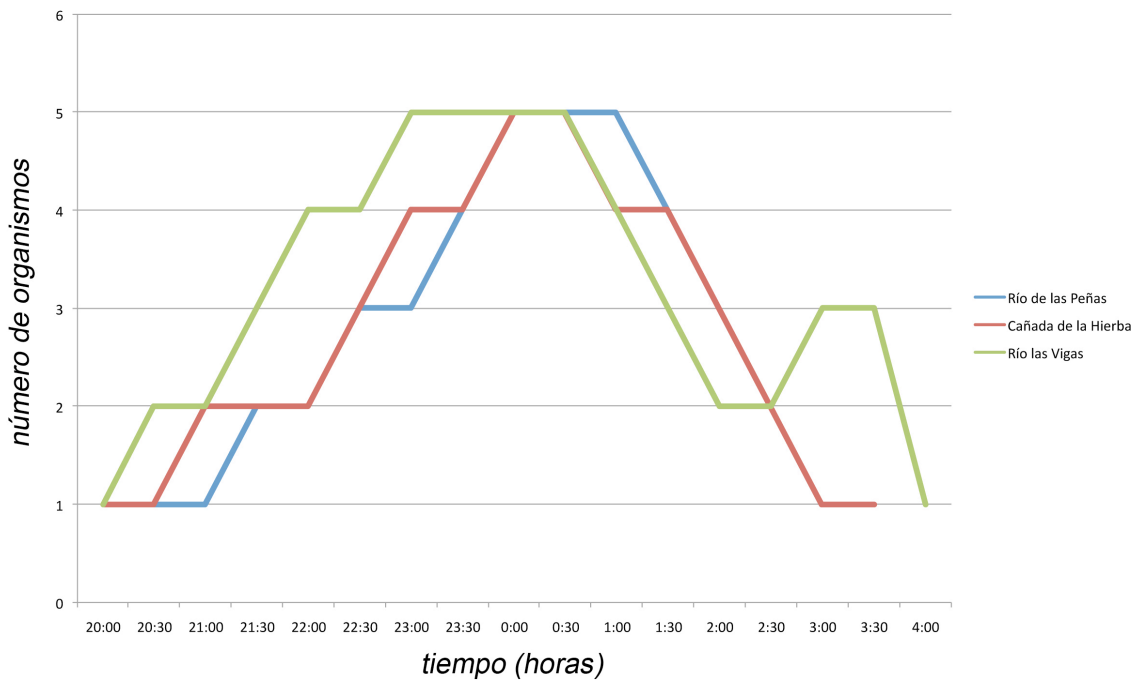


Fig 10. Patrón de actividad acústica de *Exerodonta xera* en tres corrientes intermitentes en la comunidad de San Pedro y San Pablo Tequixtepec.

Análisis de componentes principales

El Análisis de Componentes Principales de los rasgos del canto dió como resultado 3 factores que representan el 70.85 % de la variación total de los datos (Cuadro 2). Representando los dos primeros componentes en una gráfica de dos dimensiones, se distingue una agrupación de las propiedades espectrales del canto de anuncio (Fig. 11). El primer componente, que explica el 30.85 % de la variación total, presenta un carácter espectral ya que los atributos de Frecuencia Fundamental y Frecuencia Dominante son los que se distinguen entre los demás rasgos del canto (Fig. 11). El segundo componente explica un 23.54 % de variación total y está fuertemente determinado por una característica temporal: la duración de la parte 2 de la nota secundaria. El tercer componente explica un 16.45 % de variación adicional y esta ligado con rasgos de carácter temporal del canto: la Tasa de pulsos por canto, Periodo de Canto y el número de notas dobles (Cuadro 2).

De las 19 variables analizadas del canto de anuncio de *Exerodonta xera*, 10 de ellas se encuentran repartidas en los 3 componentes principales y explican la mayor cantidad de variación del canto de anuncio, observando que el canto de *E. xera* presenta mayor variación en sus atributos espectrales que en sus atributos temporales (Cuadro 2). Los rasgos del canto que presentan mayor variación son: Frecuencia Dominante de la Nota Sencilla (Hz), Frecuencia Fundamental de la Nota Sencilla (Hz), Frecuencia Dominante de la Parte 1 de la Nota Secundaria (Hz), Frecuencia Fundamental de la Parte 1 de la Nota Secundaria (Hz), Frecuencia Dominante de la Parte 2 de la Nota Secundaria (Hz), Frecuencia Fundamental de la Parte 2 de la Nota Secundaria (Hz), Duración de la Parte 2 de la Nota Secundaria (ms), Periodo de Canto (ms), Número de Notas Dobles y la Tasa de Pulsos por Canto.

Cuadro 2. Varianza acumulada de los tres componentes principales correspondientes a las características del canto de anuncio de *E. xera*, y la contribución de cada variable a cada uno de los componentes.

Rasgo del Canto	Variable	CP 1	CP 2	CP 3
Duración del Canto (s)	a	0.536	0.45	0.571
LN Periodo Intercanto (ms)	b	0.385	0.025	0.507
Periodo de Canto (ms)	c	0.375	0.244	0.659
Número de Notas Sencillas	d	0.269	0.07	0.079
Cantidad de Notas Dobles	e	0.183	0.527	0.672
LN Tasa de pulsos X canto	f	0.308	0.46	0.692
Duración de los Pulsos (ms)	g	0.493	0.3	-0.428
LN Periodo Interpulso (ms)	h	0.569	0.591	-0.486
Duración de la nota Secundaria (ms)	i	0.569	0.591	-0.487
Duración Nota Secundaria parte 1 (ms)	j	0.659	0.556	-0.402
Periodo de Pausa Nota Secundaria (ms)	k	-0.19	-0.03	-0.49
Duración Nota Secundaria Parte 2 (ms)	l	0.603	0.662	-0.331
Periodo Subpulso (ms)	m	0.48	0.443	-0.35
Frecuencia Dominante Nota 1 (Hz)	n	0.749	-0.548	0.046
Frecuencia Fundamental Nota 1 (Hz)	o	0.748	-0.549	0.046
Frecuencia Dominante Nota Sec Parte 1 (Hz)	p	0.677	-0.677	-0.062
Frecuencia Fundamental Nota Sec Parte 1 (Hz)	q	0.677	-0.677	-0.062
Frecuencia Dominante Nota Sec Parte 2 (Hz)	r	0.741	-0.45	0.016
Frecuencia Fundamental Nota Sec Parte 2 (Hz)	s	0.743	-0.443	0.027
Varianza (%)		30.85	23.54	16.45
Varianza acumulada (%)		30.85	54.4	70.85

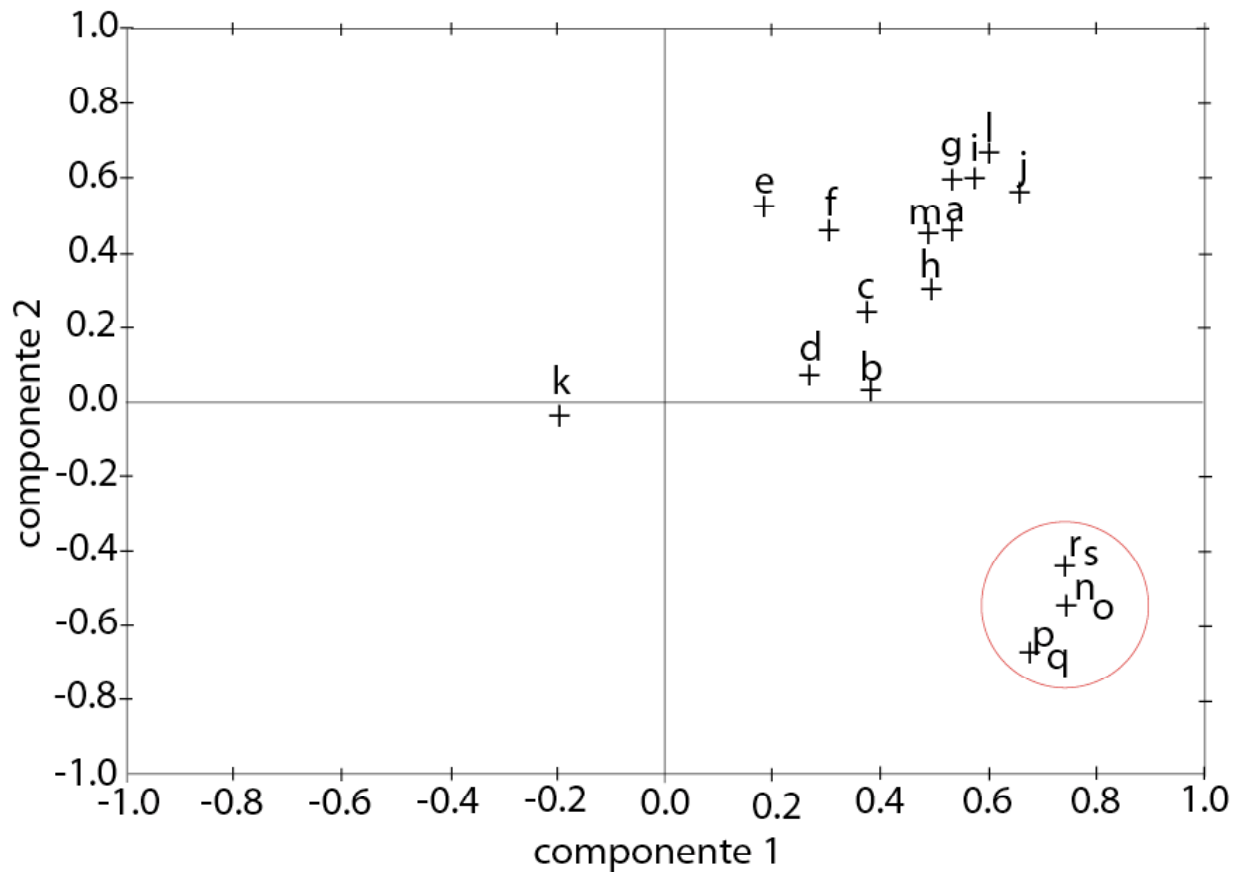


Fig 11. Gráfico de los dos primeros Componentes Principales para cada rasgo del canto de anuncio de *Exerodonta xera*.

Parámetros ambientales y mediciones de Talla

Además de las mediciones de los atributos del canto de anuncio, también se obtuvieron mediciones de las condiciones ambientales del microhábitat de canto y de la talla de los individuos las cuales se resumen en el cuadro 3.

Cuadro 3. Variables ambientales del microhábitat de canto y mediciones de la talla

Variable Ambiental/Talla	$\bar{X} \pm DS$	Rango
Longitud Hocico Cloaca (mm)	25.15 \pm 1.97	19.2 - 28.5
LN Peso (g)	0.21 \pm 0.31	-0.51 - 1.02
Índice de Condición Corporal	0.00001 \pm 0.007	-0.014 - 0.021
Temperatura Corporal (C°)	20.7 \pm 1.75	16.3 - 25.2
Temperatura de Aire (C°)	18.62 \pm 2.015	14.4 - 22.1
Temperatura de Sustrato (C°)	18.9 \pm 2.03	14.6 - 26.3
Humedad Relativa (%)	79.65 \pm 15.01	11 - 100

Relación entre las condiciones ambientales y las mediciones de talla con los rasgos del canto de anuncio.

Se realizaron correlaciones de Pearson entre las mediciones de las condiciones ambientales del microhábitat de canto y de las mediciones de talla solo con aquellos rasgos del canto que presentaron mayor variabilidad de acuerdo al Análisis de Componentes Principales.

La temperatura del cuerpo tiene un efecto negativo sobre la frecuencia dominante y sobre la frecuencia fundamental de la segunda parte de la nota secundaria: $r = -0.3131$ $p = 0.034$ y $r = -0.2933$ $p = 0.0478$ respectivamente. Es decir cuando la temperatura del cuerpo aumenta, estas frecuencias disminuyen para este atributo del canto (Figs. 12 y 13).

La temperatura del sustrato es la variable ambiental que tiene mayor efecto sobre la estructura del canto de anuncio, tiene una relación negativa con las frecuencias de la nota sencilla: para la Frecuencia Dominante: $r = -0.3493$, $p = 0.0173$ (Fig. 14) y para la Frecuencia Fundamental: $r = -0.3481$, $p = 0.0177$ (Fig. 15) y también se registró un efecto negativo de esta variable sobre las frecuencias de la segunda parte de la nota secundaria: para la Frecuencia Dominante: $r = -0.5307$, $p = 0.0001$ (Fig. 16) y para la Frecuencia Fundamental: $r = -0.5434$, $p = 0.00009$ (Fig. 17).

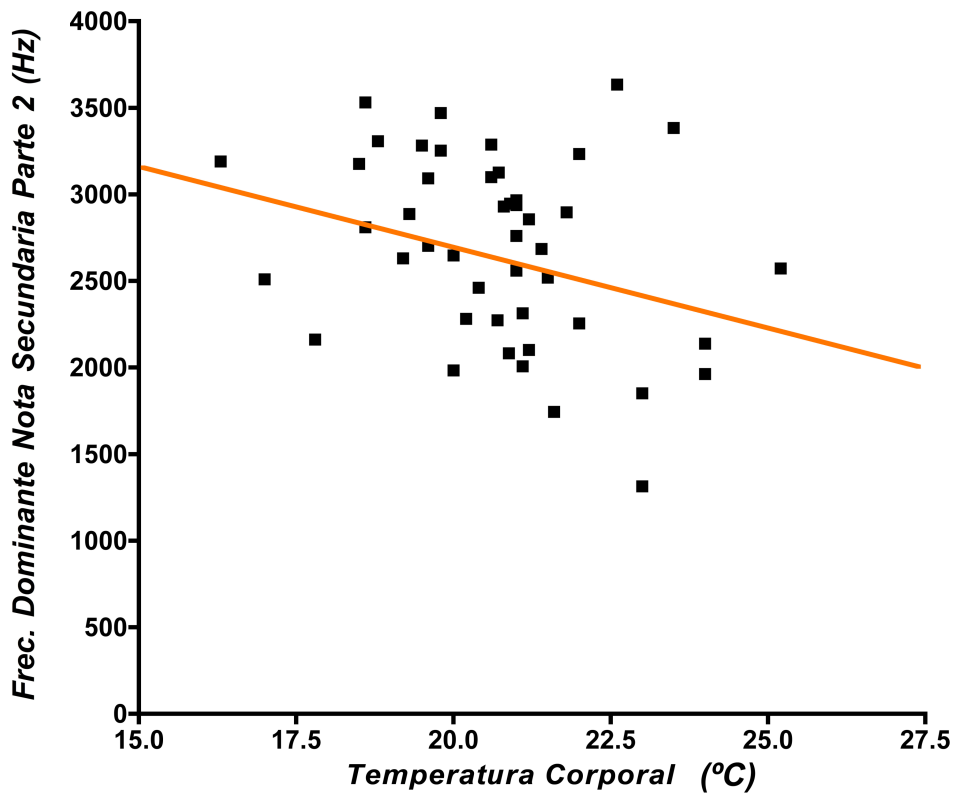


Fig 12. Relación negativa entre la Temperatura del Cuerpo y la Frecuencia Dominante de la segunda parte de la nota secundaria ($r = -0.3131$ $p = 0.034$)

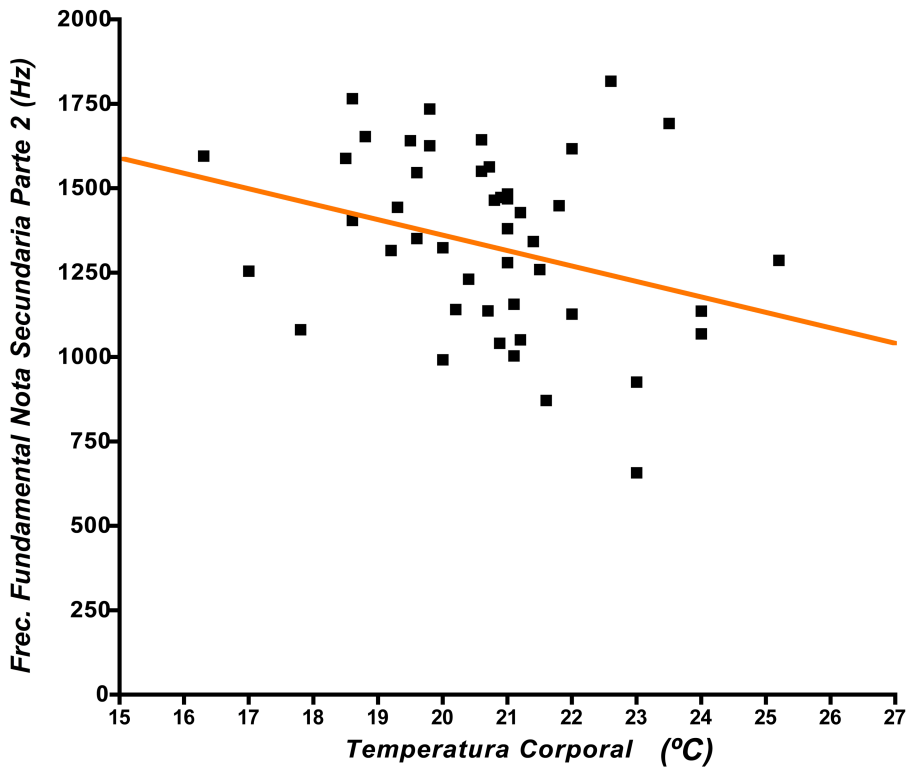


Fig 13. Relación negativa entre la Temperatura del Cuerpo y la Frecuencia Fundamental de la segunda parte de la nota secundaria ($r = -0.2933$ $p = 0.0478$)

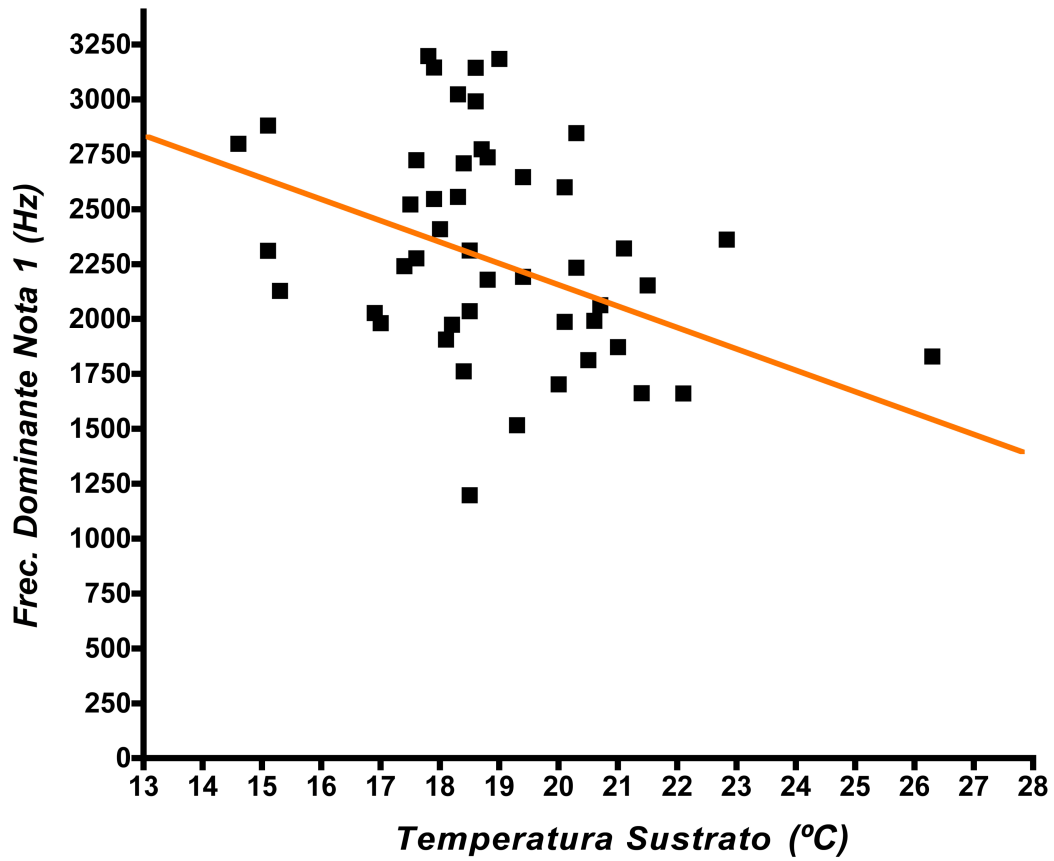


Fig 14. Relación negativa entre la Temperatura del Sustrato y Frecuencia Dominante de la nota sencilla ($r = -0.3493$, $p = 0.0173$)

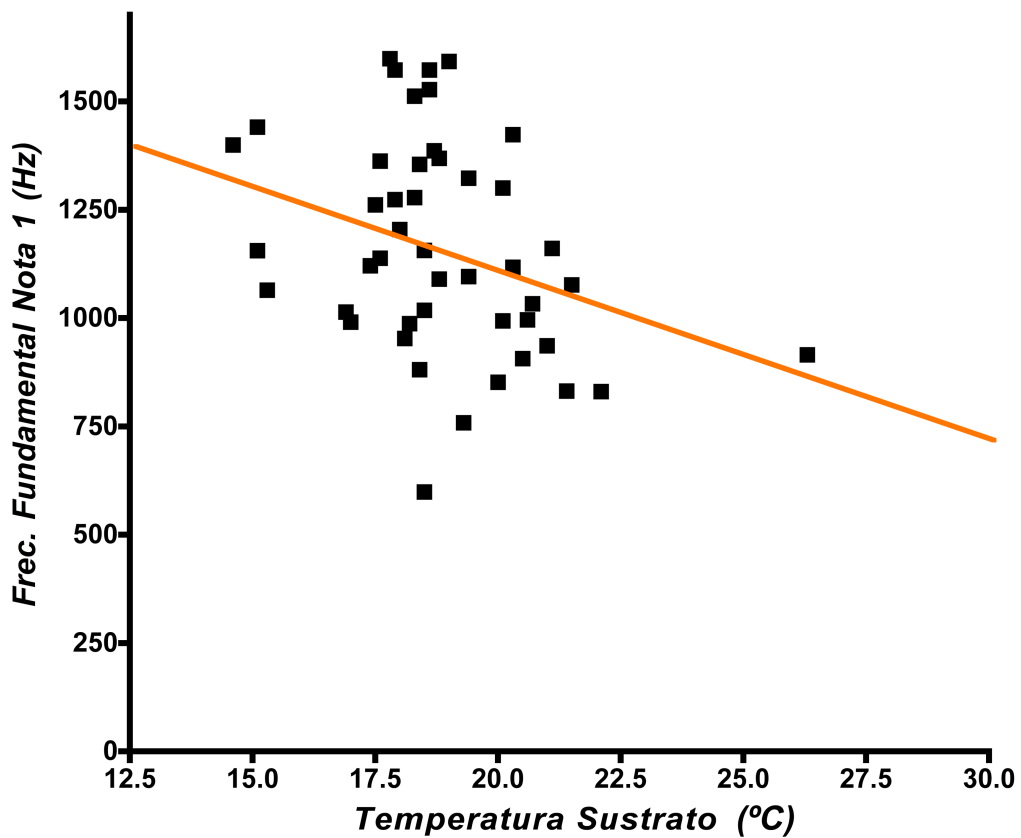


Fig 15. Relación negativa entre la Temperatura del Sustrato y la Frecuencia Fundamental de la nota sencilla (Hz) ($r = -0.3481$, $p = 0.0177$)

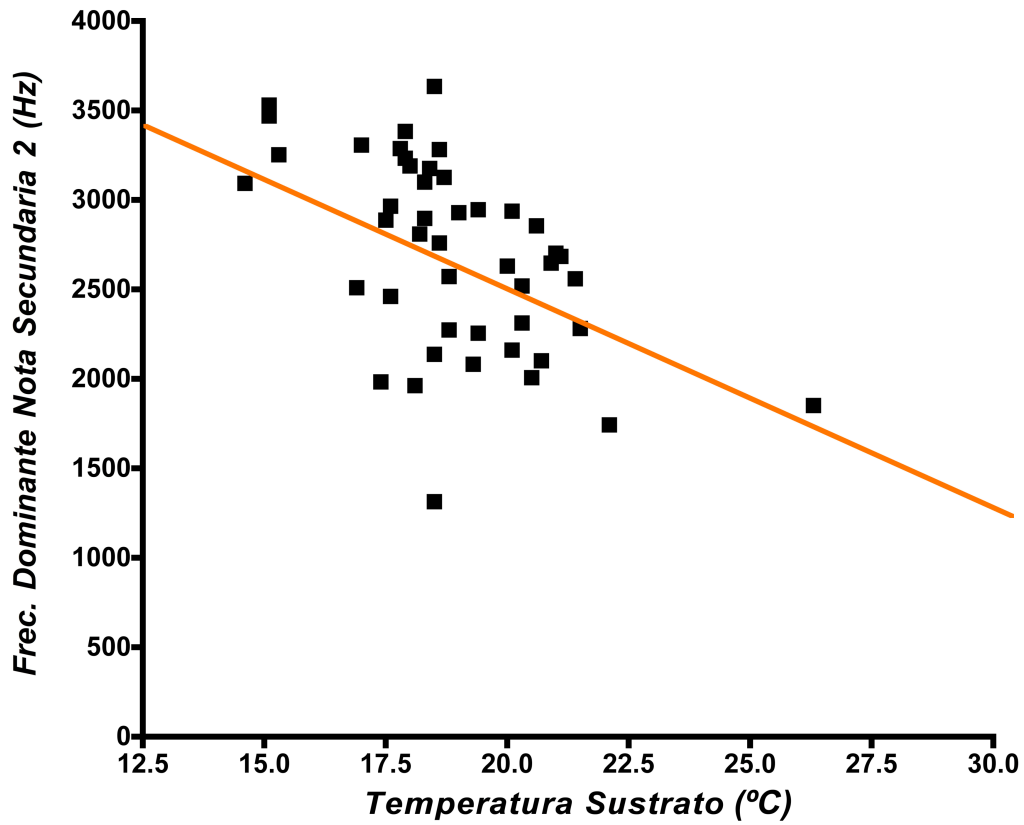


Fig 16. Relación negativa entre la Temperatura del Sustrato (° C) y la Frecuencia Dominante de la segunda parte de la Nota Secundaria (Hz) ($r = -0.5308$ $p = .0001$)

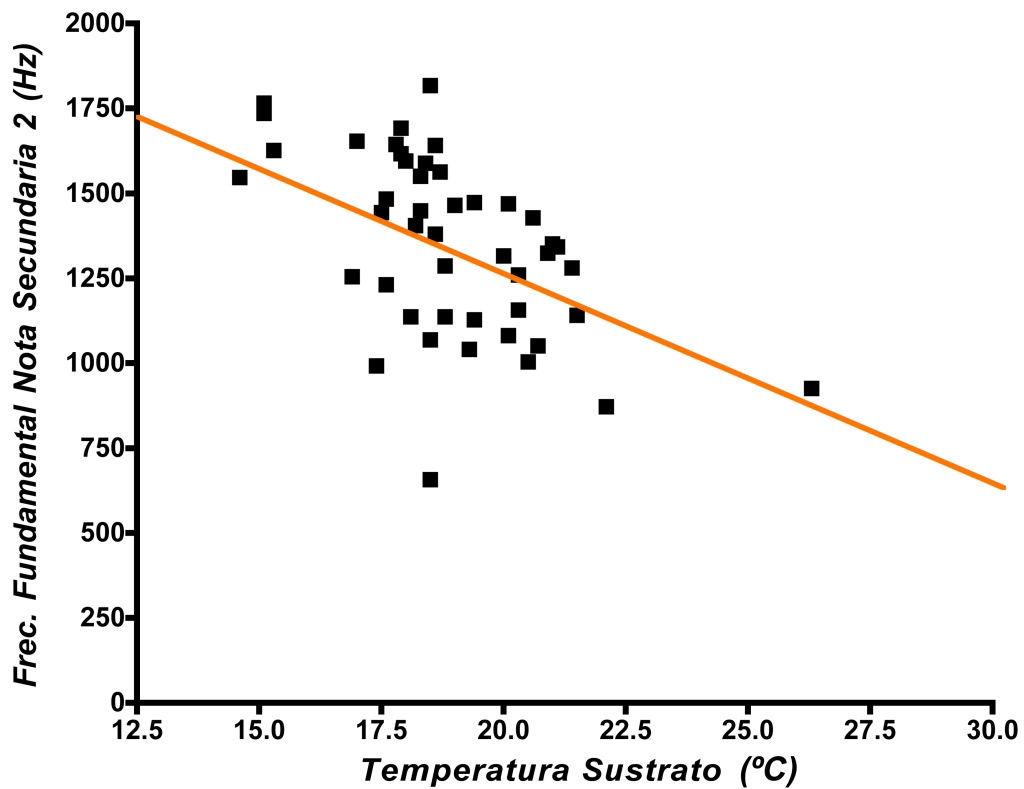


Fig 17. Relación negativa entre la Temperatura del Sustrato (° C) y la Frecuencia Fundamental de la segunda parte de la Nota Secundaria (Hz) ($r = -0.5434$, $p = 0.00009$)

Relaciones entre los rasgos individuales del canto con la talla y el índice de condición corporal.

No se encontraron relaciones significativas entre los atributos del canto de anuncio y las mediciones de talla (LHC) ni masa (g) en esta población de *Exerodonta xera*. Solo dos propiedades del canto tienen una relación significativa con el índice de condición corporal independiente de la talla: la duración del canto $r = -0.38$, $p = 0.009$ (Fig. 18) y la duración de los periodos subpulso $r = -0.311$, $p = 0.032$ (Fig. 19). Aquellos machos que presentaron un índice de condición corporal más alto emitieron cantos más cortos.

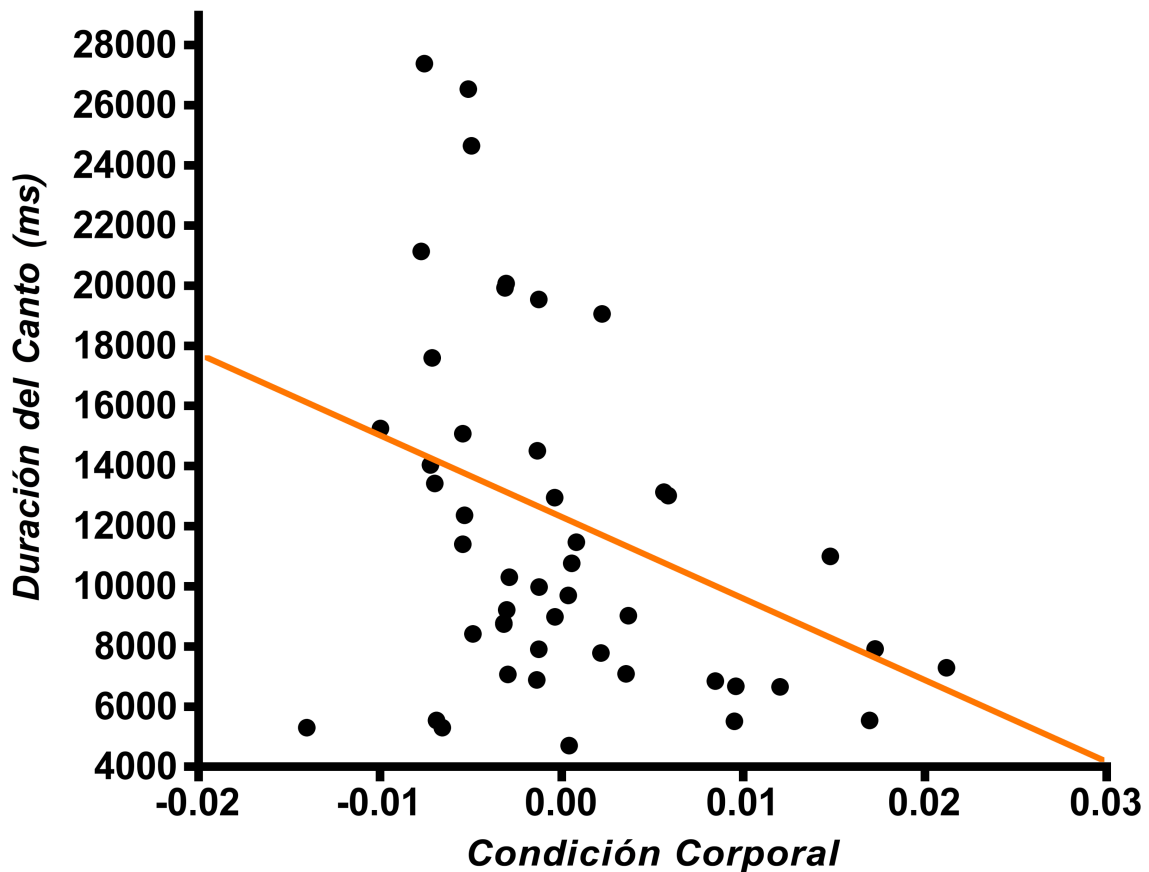


Fig 18. Relación negativa entre el índice de condición corporal y la duración de los cantos (ms) ($r = -0.38$ $p = 0.009$)

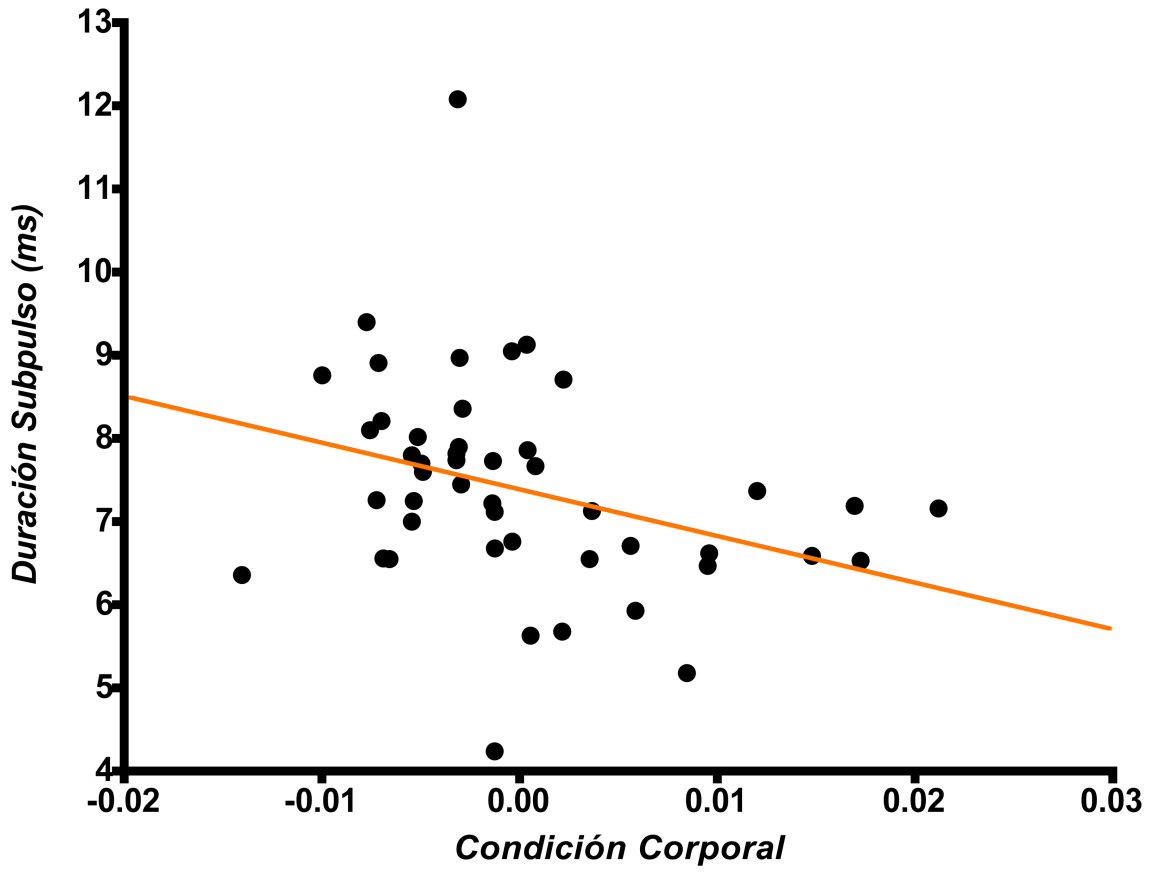


Fig 19. Relación negativa entre el índice de condición corporal y la duración de los periodos subpulso (ms) ($r = -0.311$ $p = 0.032$)

Vocalizaciones de Agresión o Territorialidad

Durante la grabación en coros de dos o más ranas se registró una vocalización diferente que se presenta cuando un organismo se encuentra vocalizando cerca de otro, por lo que puede ser considerado como un canto con un mensaje territorial o de advertencia. Este canto tiene una estructura similar al canto de anuncio pero su duración es mayor aunque su amplitud es más baja. En la Fig. 20 se observa un canto de anuncio seguido por la emisión de este canto (A), en el oscilograma B) se observa la estructura de este canto en una escala de un segundo, la figura C) es un espectrograma el cual muestra que hay un aumento en la frecuencia de las notas. Esta vocalización tiene dos componentes, una nota muy breve y otra muy larga pero con subpulsos más breves que los de la primera nota. La duración de la primera nota es muy breve (74.75 ms), a continuación tiene un periodo de pausa (48 ms) y el segundo componente es muy largo (873 ms), la duración del canto completo es de 996 ms.

Las frecuencias de la primera nota son 0.947 kHz para la Frecuencia Fundamental y 1.894 kHz para la Frecuencia Dominante. El segundo componente tiene una Frecuencia Fundamental de 1.399 kHz y una Frecuencia Dominante de 2.799 kHz .

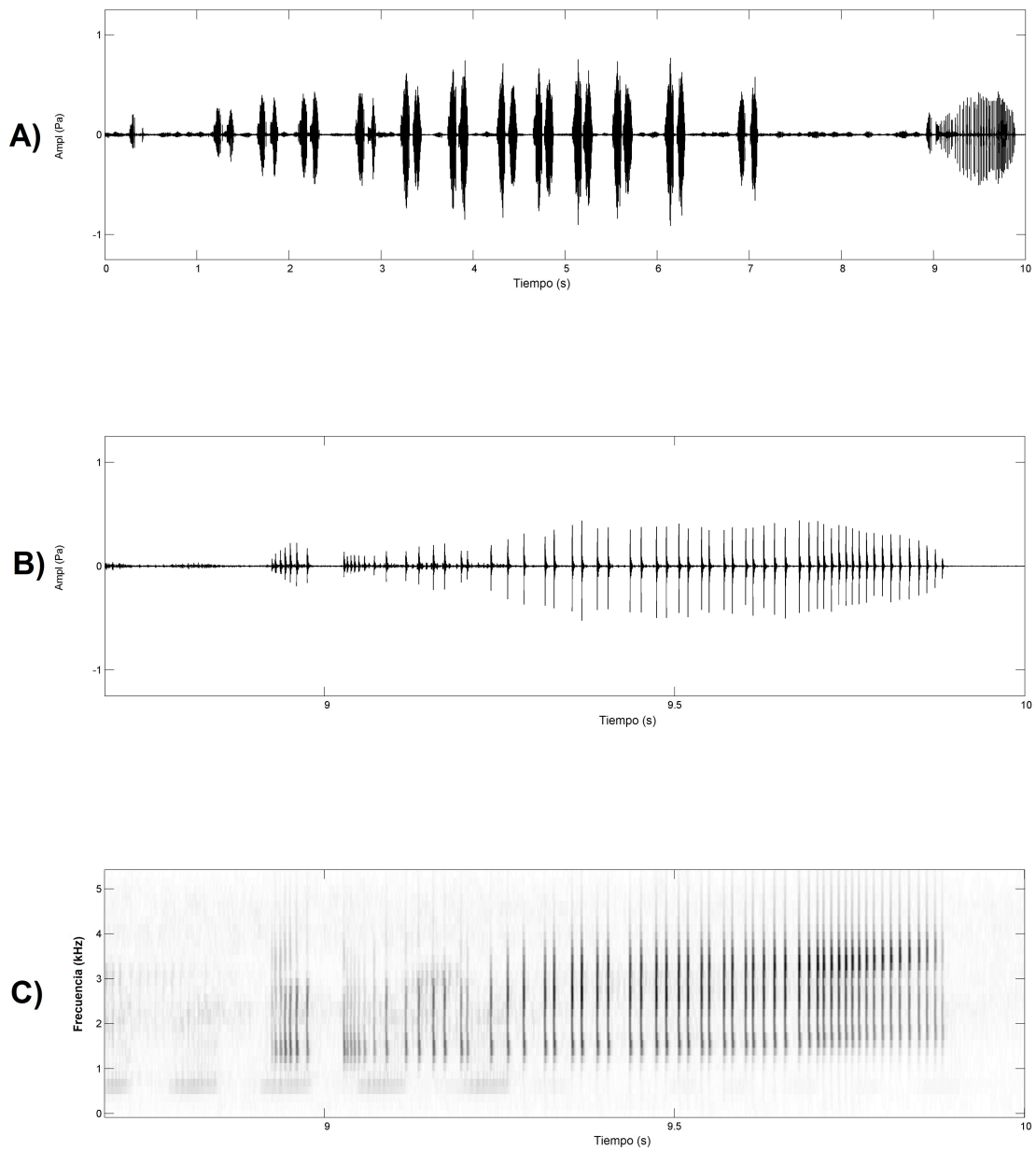


Fig. 20 Estructura de una nota diferente de *Exerodonta xera*, el cual se emite después del canto de anuncio y se sugiere es un canto de Agresión o Territorialidad. **A)** Oscilograma en un periodo de 10 segundos. **B)** Oscilograma en un periodo aproximado de 1 segundo, en donde se puede observar que está compuesto por una nota introductoria muy breve y una nota larga. **C)** Espectrograma del mismo canto en donde se puede observar la distribución de las frecuencias de los breves periodos subpulso, nótese que este canto tiene un ligero cambio en las frecuencias conforme progresa en el tiempo.

Alternancia de notas en los cantos de anuncio de *Exerodonta xera*.

En este trabajo se presenta evidencia de que en *Exerodonta xera* los machos evitan la sobreposición de cantos al observar los tiempos de canto en grupos de dos o tres machos.

Al menos en un 60% de los oscilogramas individuales registrados en el campo se advierte la presencia de otros individuos de *Exerodonta xera*, en estos casos se observó interacción entre el organismo registrado y el individuo adyacente que también se encontraba vocalizando en ese momento. Los oscilogramas muestran claramente un comportamiento de alternancia de cantos (Fig. 21), es decir, durante los coros o encuentros entre los machos pertenecientes a la especie *Exerodonta xera* algunos individuos vocalizan durante los intervalos de silencio de los machos vecinos, en los individuos en los que se registró este comportamiento los pulsos o notas presentaron muy poca o ninguna sobreposición.

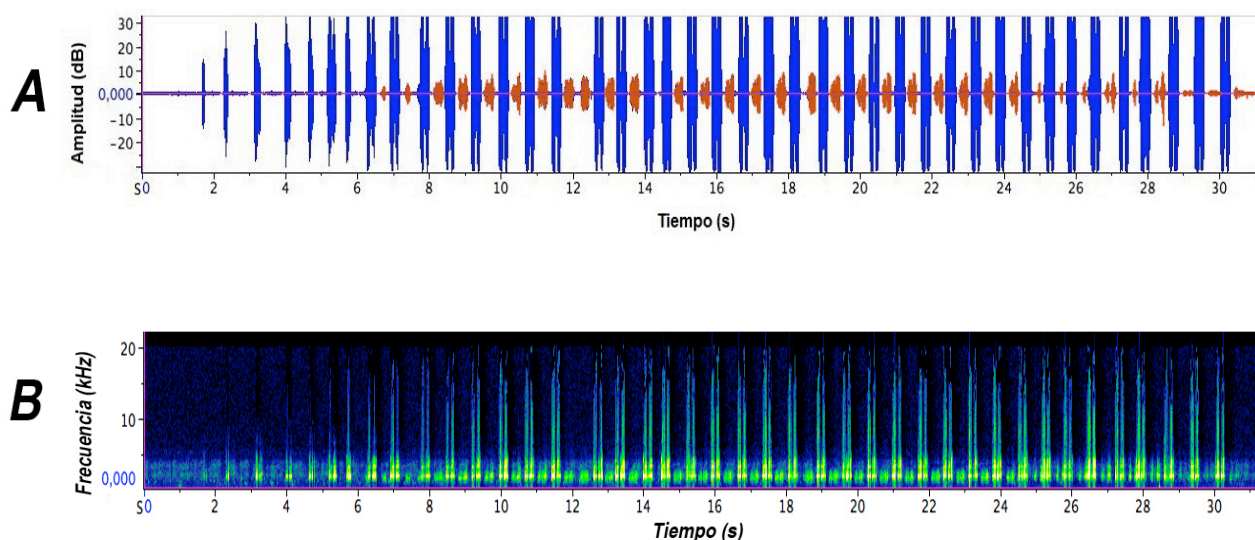


Fig. 21 A) Oscilograma en una escala de 30 segundos, se observan dos cantos de anuncio pertenecientes a dos machos distintos de *Exerodonta xera*, el oscilograma de color azul • pertenece a un organismo grabado a una distancia de 10 cm. El oscilograma color rojo • pertenece a un macho vecino. Se puede observar que el segundo macho comienza a cantar después y que vocaliza las notas durante los intervalos de silencio del primero. B) Espectrograma de la misma grabación.

DISCUSIÓN

La estructura del canto de anuncio de *Exerodonta xera* se encuentra formada por dos tipos de nota de diferentes frecuencias, estas se repiten un promedio de 9.5 veces para la primera nota y 12.3 veces para la nota par o nota secundaria lo cual coincide con lo reportado por Canseco-Márquez *et al.* (2002) quienes observaron que el canto de esta especie se encuentra formado por 3 o 4 notas rápidas que se repiten. De acuerdo a dicho trabajo llevado a cabo de 1996 a 2001 en las comunidades de Zapotitlán Salinas y San Esteban Necoxtcalco, esta especie presenta un patrón de actividad nocturno, comenzando la actividad de canto desde las 17:00 hrs. El patrón de canto de *Exerodonta xera* no es continuo, alternándose periodos de mucha actividad acústica con pausas de silencio en la actividad de un coro, lo cual concuerda para especies en las cuales se reúnen coros con una densidad alta de individuos (Rosen y Lemon, 1974; Schwartz y Wells, 1983).

En algunas especies de la familia Hylidae los mensajes del canto son emitidos en una sola señal con una estructura simple (mensaje monofásico), por ejemplo el canto de *Hyla eximia* (Rodríguez-Tejeda, 2014) está formado por una sola nota que se repite, el canto de *Ptychohyla zophodes* (Juárez-Ortiz *et al.*, 2016) es largo pero con un solo tipo de nota, las vocalizaciones de anuncio de *Agalychnis callidryas* (Juárez-Ortiz *et al.*, 2016) son cortas y solo tienen un solo tipo de nota que se repite dos veces y también el canto de *Hyla arenicolor* (Klymus, 2012) consiste en pulsos largos y de gran amplitud. Sin embargo, en otras especies como es el caso de *Exerodonta xera* el mensaje suele estar formado por dos tipos de nota (mensaje difásico), de esta forma el mensaje es particionado en dos o más componentes formando un canto más complejo (Littlejohn, 1977). Un repertorio vocal similar se ha observado en el canto de anuncio de *Tlalocohyla smithii* (Rodríguez-Tejeda, 2014), en el cual la estructura del canto está formada por dos elementos, una nota larga seguida de otra extremadamente corta, mostrando además mucha variabilidad y también puede presentar un tercer tipo de nota que es diferente en estructura y duración a las otras dos notas, aunque se desconoce que función desempeña en el canto de anuncio o si podría tratarse de un canto de agresión. Juárez-Ortiz *et al.* (2016) describe el canto de *Dendropsophus microcephalus* y menciona que está compuesto de dos tipos de nota, una nota introductoria seguida de una serie de notas secundarias, el autor menciona que el componente introductorio se

produce en presencia de otros machos, por lo que podría tener un carácter territorial aunque no está clara su función en el canto.

En el mensaje de *Exerodonta xera* se observa una estructura de canto particionada temporal y espectralmente en dos partes, se tiene un componente introductorio y un segundo mensaje que es más alto en frecuencia. Gerhardt (1992) menciona que este tipo de cantos pueden tener dos funciones: un mensaje de atracción para las hembras con específicas y otro mensaje de advertencia para los machos competidores. Algunos ejemplos de este tipo de estructura con dos mensajes son los cantos de *Eleutherodactylus coqui* (Narins y Capranica 1976; Bendix *et al.*, 1999), *Geocrinia victoriana* (Littlejohn y Harrison, 1985) y *Afrixalus brachycnemis* (Backwell, 1988) por mencionar algunos.

Si bien el mensaje de *Exerodonta xera* se encuentra dividido en tres componentes, el tercer componente es diferente espectralmente. Los tres componentes tienen la misma duración, sin embargo las frecuencias dominante y fundamental de la segunda parte de la nota secundaria son diferentes, así cuando el canto progresa en el tiempo hay un incremento de la frecuencia, complementando estos resultados con lo observado en los gráficos de la distribución de frecuencias y el espectrograma, el mensaje de anuncio de *E. xera* coincide con un espectro de frecuencias bimodal.

Este canto presenta un espectro de frecuencias bimodal, lo cual tiene implicaciones anatómicas y neurobiológicas. En la familia Hylidae algunas especies producen cantos que aunque son diferentes al de *E. xera*, también tienen un patrón espectral bimodal: *Hyla chrysoscelis*, *H. versicolor*, *H. arenicolor* (Gerhardt *et al.*, 2007) en donde las hembras prefieren mensajes con este tipo de patrón bimodal a señales con un solo pico de frecuencias. Por otro lado, también hay especies en donde los machos producen señales acústicas unimodales como en *Hyla avivoca* (Gerhardt *et al.*, 2007). Los anuros tienen dos órganos del oído interno que están sintonizados en diferentes rangos de frecuencias y que tienen diferentes propiedades fisiológicas (Feng y Schellart, 1999). Capranica (1965), señala que existe una correspondencia de la sintonización de los dos órganos con las dos bandas de frecuencias presentes en los cantos de anuncio en varias especies de anuros, a esto se le denomina la hipótesis del filtro acoplado. Esta hipótesis explica que los sistemas auditivos de los anuros se encuentran sintonizados a las

frecuencias de los cantos conespecíficos y que son menos sensitivos a los cantos de otras especies y al ruido abiótico. Bajo esta hipótesis, considerando el canto de *Exerodonta xera* como un sistema de filtro acoplado, el espectro de frecuencias bimodal que presenta esta especie podría entonces facilitar la comunicación y el reconocimiento de señales acústicas conespecíficas en un ambiente ruidoso como los arroyos en donde se reproduce y en donde coexiste con otras especies. Es importante mencionar que otras especies utilizan el mismo espacio acústico para vocalizar, los cantos de anuncio de *Hyla arenicolor*, *Eleutherodactylus nitidus* y *Plectrohyla bistincta* podrían representar una fuente de interferencia para los mensajes de *E. xera*, aunque se trata de cantos con propiedades distintas sería interesante analizar en que grado las vocalizaciones de estas especies interfieren con el canto de *E. xera* y si existe algún tipo de interacción vocal. Un patrón de canto bimodal puede facilitar la comunicación intraespecífica en *E. xera*. Además Capranica (1965) añade que las señales con una frecuencia bimodal son más efectivas que los mensajes con un solo pico espectral. Esto se ha podido comprobar en *Hyla cinerea* (Mudry y Capranica, 1987; Höbel y Gerhardt, 2003) y en *Hyla versicolor* (Endepols *et al.*, 2003) en donde la estimulación con cantos de dos componentes, tiene una mejor respuesta neural que un mensaje con solo un componente espectral el cual no tiene efecto o tiene muy poco. Sin embargo antes de poder afirmar que esto ocurra en *E. xera* se requiere realizar estudios posteriores en donde se mida la preferencia de las hembras por los cantos con un patrón espectral bimodal sobre los de un solo pico espectral.

Relaciones entre los rasgos del canto con la talla y el índice de condición corporal

Los resultados sobre el canto de anuncio de *E. xera* indican que existe una correlación negativa de dos rasgos del canto con el índice de condición corporal independiente de la talla: la duración del canto y la duración de los periodos subpulso, a su vez estos parámetros están correlacionados positivamente entre sí, los resultados indican que los machos con un índice de condición corporal más alto emitieron cantos más cortos y con periodos subpulso más cortos.

Comúnmente las propiedades de los cantos varían dentro de una población o especie en función de la morfología o la condición (Gerhardt y Huber, 2002; Ramer *et al.*, 1983). En los anuros, en donde la competencia sexual se presenta por medio de señales

acústicas, la capacidad de producir cantos atractivos depende de las características físicas como edad, fuerza, talla, peso o condición corporal (Humfeld, 2013; Rodríguez *et al.*, 2014). Un organismo con un índice de condición corporal más alto puede ser capaz de modular las frecuencias o la duración de sus vocalizaciones (Given, 1999). Los resultados de este estudio sugieren que existe una relación inversa entre la duración del canto y la condición corporal de los organismos, este índice estima la adecuación o el estado fisiológico de un organismo (Jakob *et al.*, 1996), resultando afectada la duración del canto, esto podría explicarse como una modulación de este rasgo en particular, como ha sido observado en otros estudios (Humfeld, 2013; Rodríguez *et al.*, 2014), es decir, que los machos pueden alterar algunas propiedades de su canto en función de su condición corporal, este índice se utiliza como un estimador de las reservas relativas o éxito de forrajeo (Jakob *et al.*, 1996), la modulación de alguna propiedad del canto también puede ocurrir en respuesta a los cambios en la organización social dentro del coro. La variación en la duración del canto de *E. xera* es similar a la observada en *Dendropsophus ebraccatus*, *D. phlebodes*, *D. microcephalus* (Schwartz y Wells, 1984; Wells y Schwartz, 1984), *Tlalocohyla smithii*, *Dendropsophus sanborni* (Martins y Jim, 2003), *Hyla versicolor* (Schwartz *et al.*, 2001; Wells y Taigen, 1984). De acuerdo a estos autores, los machos invierten poca energía en vocalizar cuando hay pocos individuos o cuando se encuentran aislados de un coro, pero la intensidad de las vocalizaciones aumenta conforme la competencia entre los machos se incrementa. Algunos atributos del canto suelen cambiar con el aumento de actividad como son la duración del canto y las tasas de emisión como en *Hyla arenicolor* (Klymus, 2012). De acuerdo a estos autores, las variaciones en el ritmo y duración de los cantos durante la actividad acústica son importantes en la organización social de un coro. En *E. xera* los machos con una mejor condición corporal y en un mejor estado nutricional de acuerdo a Jakob *et al.* (1996) podrían emitir vocalizaciones más breves y a un ritmo más rápido conforme el coro crece y el número de competidores aumenta, además este comportamiento puede facilitar las interacciones vocales entre los machos cercanos y las parejas potenciales ya que estos atributos podrían ser características informativas de la condición. En los anuros, las señales acústicas contienen información del emisor acerca de su especie, talla, sexo, el estado de apareamiento, su tamaño y su condición corporal (Pettitt, *et al.*, 2012). Por medio de estos rasgos del canto en particular, los machos de *E. xera* podrían discriminar entre los cantos vecinos, al detectar la duración de los cantos y la duración de los periodos subpulsos. Esta información contenida en el mensaje podría ser

relevante tanto para machos como para hembras, ya que los competidores podrían saber la condición de los vecinos a través de la duración del canto, y mantener espacios adecuados dentro del coro. Así mismo la información contenida en el mensaje sobre la condición corporal de los emisores puede ser útil para hembras al discriminar entre las potenciales parejas, conociendo la calidad de los machos emisores. Si bien Rodríguez - Tejada *et al.*, (2014) mencionan que muchos rasgos de las señales acústicas (incluidas las agresivas), no son indicativos de la talla o condición corporal para las parejas potenciales o los rivales, admiten que su estudio sufre de algunas limitaciones potenciales ya que analizan señales acústicas de una gran variedad de invertebrados y aves incluyendo solamente tres especies de ranas de dos géneros, por lo tanto sus resultados no son concluyentes para los anuros. Realizar análisis más robustos considerando una mayor diversidad de cantos de anuncio de más especies de ranas ayudará a esclarecer de que forma los rasgos del canto están relacionados con la talla y condición corporal de los machos.

Los cambios en la temporalidad de los cantos de anuncio estarían reduciendo la sobreposición con los vecinos, esta relación es congruente con lo observado en coros muy densos, en donde los anuros modulan la tasa, la duración y la complejidad de los cantos como en *Dendropsophus microcephalus* (Schwartz y Wells, 1985). Además esta relación entre condición y duración del canto coincide con la capacidad observada en campo de algunos individuos de *E. xera* para alternar sus notas con los cantos de los vecinos. Los individuos con una mejor condición podrían reducir la duración de sus vocalizaciones para ajustarlas a los intervalos de descanso de los vecinos, y de esta forma evitar la sobreposición y la degradación de su mensaje. Los emisores con una mejor condición podrían ser capaces de evitar la sobreposición mejor que sus vecinos, aunque esto también tendría que comprobarse con información adicional de más estudios.

Para especies que presentan comportamientos de apareamiento energéticamente caros como son los cantos de anuncio de los anuros los cuales se pueden prolongar por varios días o semanas, las reservas energéticas son determinantes en la habilidad para competir por las hembras. De acuerdo con Halliday (1987) y Castellano (2009), los machos pueden destinar su energía para la adquisición de una pareja a tres escalas de tiempo: 1) La tasa o intensidad instantánea; 2) La cantidad de tiempo en un día; 3) el número de

días. A corto plazo la condición corporal es un parámetro más determinante que la talla absoluta, recientemente en un estudio de campo con *Hyla cinerea* (Humfeld, 2013), se reportó el efecto de la variación en la condición corporal sobre las características del canto de anuncio, específicamente sobre las frecuencias del segundo componente del canto de esta especie, la autora considera que las fluctuaciones en la talla y condición corporal tienen un efecto a corto plazo sobre la habilidad para competir acústicamente por el acceso a las hembras. En grupos como anfibios, mamíferos y aves las fluctuaciones en la condición corporal son fuentes de variación a corto plazo en la variación del comportamiento de vocalización, son comunes pérdidas del 20% en peso corporal, limitando la proporción de la temporada reproductiva en la que un macho puede competir por las hembras (Anderson, 1994). De acuerdo a Humfeld (2013), los cambios en el peso corporal durante la actividad acústica de los anuros se deben a dos causas fisiológicas y tienen consecuencias en la producción de las señales. La primera es la deshidratación ya que se incrementan los índices de ventilación durante el canto vigoroso (Wells, 2007) y la segunda es la oxidación de los sustratos de energía. Las fuentes de energía en los machos cantores son las reservas de carbohidratos y lípidos de los músculos involucrados en la producción del sonido (Schwartz *et al.*, 1995; Wells, 2001).

Relación entre la estructura del canto de anuncio y Temperatura del Sustrato

Se ha asumido que generalmente los rasgos del canto como la frecuencia dominante o fundamental son poco afectados por la temperatura, mientras que aquellos que involucran la contracción activa de los músculos son altamente dependientes de la temperatura (Zweifel, 1968). Sin embargo, este estudio sugiere que no necesariamente se cumple esta teoría. Los resultados obtenidos indican que la temperatura del sustrato tiene un fuerte efecto negativo sobre las características espectrales del canto de anuncio de *E. xera*, las frecuencias del primer y tercer componentes.

Esto se puede explicar considerando que en los anfibios casi todos los aspectos de su fisiología y comportamiento son afectados por la temperatura. La dependencia térmica es una consecuencia que enfrentan los organismos ectotermos como los anfibios (Navas, 1996). Las variaciones de temperatura tienen muchas implicaciones ecológicas en la vida de los anfibios, se debe tomar en cuenta que la temperatura es un factor que

afecta el funcionamiento de estos organismos a nivel fisiológico y también a nivel etológico (Hochachka, 1991; Bosch y De la Riva, 2004). En estos animales la temperatura ambiental tiende a modular la temperatura corporal, los índices de pérdida de agua por evaporación, la digestión, el intercambio de oxígeno, también la velocidad de contracción de los músculos y otras variables ecológicamente importantes (Navas *et al.*, 2008). La locomoción y la vocalización son comportamientos dependientes de la temperatura que afectan el éxito reproductivo de los anuros machos (Navas y Bevier, 2001). Las señales de comunicación de los anfibios son producidas por acción muscular y son fuertemente dependientes de la temperatura (Wells, 2007). Hay diferentes rasgos de las señales que son afectados en grados variables por los cambios en la temperatura (Wells, 2007). Algunos de los rasgos del canto como las frecuencias dominante y fundamental que involucran la contracción muscular de las cuerdas bucales pueden ser afectados por la temperatura (Wells, 2007), algunos autores (Wells y Taigen, 1984; Ryan, 1988; Kiss *et al.*, 2009) han señalado que en los anuros tropicales y de zonas templadas la variación en las características del canto se encuentran correlacionadas con el índice metabólico, pero esto puede variar dependiendo del rango de temperaturas de cada especie (Wells, 2007). El rango de temperaturas de canto de una especie es importante para el buen desempeño fisiológico y vocal (Huey y Stevenson, 1979). De este modo podemos sugerir como explicación que el canto de anuncio es un comportamiento que tiene un costo metabólico (McLister, 2001) y en el caso de *Exerodonta xera* se ve fuertemente afectado por un rango de temperaturas, para esta población esto se ve reflejado en los rasgos espectrales, como las frecuencias, aunque en otras especies como en *Hyla versicolor* (McLister, 2001) es común que se vea reflejado en la tasa de canto, McLister (2001) propone que la temperatura afecta la eficiencia de producción de cantos (al convertir la energía metabólica en energía sonora). En *E. xera* la relación observada de temperatura-frecuencia es negativa, aunque las razones de que la relación sea negativa es poco clara, una explicación puede estar relacionada con el exceso de atenuación de las señales acústicas. La degradación y la atenuación tienden a distorsionar los rasgos temporales de los cantos durante la transmisión de los mensajes, ambas son más severas en hábitats de vegetación densa (Wells, 2007; Wiley y Richards, 1978).

Los mensajes con frecuencias bajas están mejor adaptados para la propagación en distancias largas y son más resistentes al exceso de atenuación (Wells, 2007; Wiley y

Richards, 1978; Gerhardt, 1983). De esta forma, para los machos de *E. xera* puede resultar ventajoso emitir señales con frecuencias bajas ya que de esta forma los mensajes pueden alcanzar a más receptores y llegarán con mayor fidelidad, además la transmisión de mensajes acústicos a través del suelo proveen un canal o medio libre de ruido de fondo (Lewis y Lombard, 1988) esto puede aumentar sus oportunidades de apareamiento y también su éxito reproductivo. Adicionalmente, otra fuente de ruido ambiental es el ruido continuo del agua (Schwartz y Gerhardt, 1989). Un canto como el de *E. xera*, el cual es un canto discontinuo y repetitivo puede aumentar el contraste con el ruido de fondo del agua, como lo señala Dubois (1977); Wells (1977) propone que una fuente de ruido ambiental como el agua podría haber favorecido la evolución de este tipo de cantos.

En este trabajo se sugiere que los individuos de *E. xera* que cantan sobre el suelo o parcialmente sumergidos dentro de galerías podrían estar utilizando dos canales para transmitir su mensaje. Al igual que en el trabajo de Mendelson y Campbell (1994) los machos de *E. xera* fueron encontrados ocultos bajo las rocas de los arroyos, es en dicho microhábitat donde mayormente fueron encontradas vocalizando (38.29 %). Existen especies que cantan completamente ocultas dentro de agujeros o pequeñas galerías o sobre la superficie del suelo (Heyer, 1971; Lee, 1967; Zweifel, 1985; Bailey y Roberts, 1981). Esto puede tener desventajas para la transmisión del sonido, sin embargo la transmisión de las señales acústicas a través de las vibraciones del suelo proveen de un canal libre de ruido de fondo (Lardner y Lakim, 2002, 2004; Lewis y Lombard, 1988). La transmisión de las señales acústicas por más de un canal tiene ciertas ventajas ya que se contrarresta el efecto de la atenuación y la degradación atmosférica. Las ranas que cantan sobre el suelo tienen el potencial de comunicarse por dos canales, el canal del aire y a través de las vibraciones del suelo o el agua (Lewis y Lombard, 1988). En *E. xera* se presenta una gran variedad de microhábitats de canto, Canseco-Márquez *et al.* (2002) mencionan que las bromelias también son un microhábitat a considerar, aunque en este estudio no se registraron individuos vocalizando en este sustrato para esta población.

Observaciones sobre el comportamiento de alternancia de notas.

En muchas especies de ranas los cantos emitidos por ranas vecinas se alternan precisamente, en otras especies los cantos de la segunda rana son emitidos exactamente después de los cantos de la primera, algunos otros producen cantos largos pero las notas individuales se alternan, minimizando la interferencia en los tres casos (Wells, 1981; Greenfield, 1994; Klump y Gerhardt, 1992).

El comportamiento observado en *Exerodonta xera* es un claro ejemplo de un caso de sincronización entre las notas de cantos de machos vecinos (Fig. 21). *E. xera* puede emitir sus notas introductorias y sus notas dobles de 124 y 266 milisegundos en intervalos de silencio de 442 milisegundos correspondientes a los periodos de silencio del canto de una rana vecina (Fig. 21). Aunque los machos emiten sus cantos aproximadamente durante el mismo periodo de tiempo, hay una interferencia acústica mínima y un acoplamiento relativamente preciso entre las notas de los cantos, disminuyendo la sobreposición y la interferencia entre los machos vecinos. Estas interacciones involucran cambios en algunos rasgos temporales de los cantos como la tasa de pulsos, la duración y la complejidad de las notas y de los cantos (Schwartz, 1987).

Estos cambios ocurren principalmente en especies en donde la densidad de los coros es alta y a menudo incluye a un macho y a sus vecinos más cercanos, los individuos más lejanos solo contribuyen al ruido ambiental (Narins, 1990, 1992; Grafe, 1996). En estas interacciones los machos solo responden a uno o a dos de sus vecinos ignorando los cantos de los machos más distantes (Brush y Narins, 1989; Greenfield y Rand, 2000). Dentro de la familia Hylidae la alternancia también se ha reportado en *Dendropsophus microcephalus* (Schwartz, 1993), los individuos de esta especie solo interactúan con aquellos machos que interfieren acústicamente y que son los competidores más inmediatos por las hembras. Por otra parte, las pausas en la actividad acústica también son importantes ya que las ranas macho tienen que detener su actividad de canto periódicamente para reducir el alto costo de la producción de cantos (Schwartz, 2001), las pausas periódicas permiten a la rana conservar su energía y prolongar su periodo de canto durante más tiempo (Schwartz y Rand, 1991), los periodos o ventanas de silencio permiten al macho monitorear o percibir el tamaño y la actividad de sus vecinos competidores (Greenfield, 1990), también estimar la distancia a la cual se encuentran

(López *et al.*, 1988; Narins, 1990) especialmente en coros con densidad alta. Una de las hipótesis para explicar el comportamiento de la alternancia de cantos es que las hembras prefieren cantos alternados a aquellos que se emiten sobrepuestos, ya que representa una ventaja para los machos permitiendo preservar la información temporal de la señal acústica (Schwartz, 1987; Schwartz *et al.*, 2001).

De acuerdo a lo expuesto por Humfeld (2008). Este comportamiento podría ser también dependiente de la condición. Los machos en mejor condición podrían acoplar sus vocalizaciones con los vecinos y evitar la sobreposición, mientras que los machos con un índice de condición bajo no podrían acoplar sus notas y estarían emitiendo cantos menos atractivos, restringiendo así el espacio acústico o el microhábitat en el cual pueden cantar y su capacidad para reproducirse.

La cuantificación de los atributos más importantes del canto de anuncio de *Exerodonta xera* ha permitido en este estudio contribuir notablemente al conocimiento de la historia natural de esta especie. El comportamiento vocal de *Exerodonta xera* es muy complejo y está relacionado con su ecología, su reproducción y su historia evolutiva. Probablemente el canto de anuncio de *Exerodonta xera* contiene mensajes separados para hembras y para machos, ambos componentes son importantes evolutivamente.

Se deben de llevar a cabo más estudios para obtener más datos de otras poblaciones conocidas en la distribución de *E. xera*, esto permitirá la comparación de las propiedades del canto de anuncio de esta población con los de otras poblaciones, sería interesante ya que podría existir una variación geográfica en el canto de anuncio de esta especie. Así mismo permitiría realizar estudios taxonómicos en el género *Exerodonta* utilizando los caracteres del canto de anuncio y con otras poblaciones de *E. xera* dentro del Valle de Tehuacán Cuicatlán.

CONCLUSIONES

Exerodonta xera presenta un patrón de actividad nocturno y discontinuo, alternándose periodos de mucha actividad acústica con pausas de silencio. Comienza su actividad vocal a partir de las 20:00 hrs, aumenta entre las 00:00 hrs y 00:30 hrs y disminuye hacia las 3:00 hrs.

El canto de anuncio de *E. xera* es un canto largo (10.96 segundos) y discontinuo, su estructura esta formada por una etapa introductoria y una etapa secundaria, más acentuada.

El canto de anuncio de *E. xera* se encuentra formado por dos tipos de nota de diferentes frecuencias, una nota sencilla y una nota doble, ambas se repiten múltiples veces.

La nota doble de *E. xera* está formada de dos partes, la primera de 123.2 ms y la segunda de 117.06 ms, incluyendo una pausa de 25.25 ms.

La segunda parte de la nota doble del canto de anuncio de *E. xera* presenta diferencias significativas en Frecuencia Fundamental y en Frecuencia Dominante con respecto a los demás componentes.

El canto de anuncio de *E. xera* presenta mayor variabilidad en sus atributos espectrales que en los atributos temporales.

La condición corporal que presentan los individuos de *Exerodonta xera* tiene un efecto negativo sobre la duración del canto de anuncio.

La temperatura ambiental del microhábitat de canto presenta relación negativa con respecto a los atributos espectrales de su canto de anuncio.

E. xera presenta un canto de agresión y un comportamiento vocal de alternancia de notas.

Este trabajo contribuye al conocimiento de la historia natural de esta especie y de su repertorio vocal.

La información obtenida en este estudio será útil en la identificación y monitoreo de esta especie y en análisis taxonómicos del género *Exerodonta*.

CONSIDERACIONES PARA ESTUDIOS FUTUROS

Es importante mencionar que en este trabajo no se evaluaron otras características del canto de *E. xera*, pero que pueden ser importantes en el comportamiento vocal de esta especie, a continuación se mencionan algunos aspectos a considerar en estudios posteriores a este.

Una de las principales interrogantes surgidas de este estudio es con respecto al contexto social y la competencia, es decir, como es que cambia la estructura de las vocalizaciones durante los cambios en el tamaño del coro, por lo que sería interesante medir cuales son los principales cambios en los rasgos del canto que ocurren a lo largo del periodo de actividad acústica.

La adopción de el comportamiento de macho satélite comúnmente es dependiente de la condición o talla del macho, los machos que cantan se encuentran en mejor condición y tienen más peso que los machos satélite (Leary *et al.*, 2004; Wells, 2007; Zamudio y Chan, 2008; Humfeld, 2008). En este trabajo se observaron ranas que no vocalizaban y que no se consideraron para este estudio, no se descarta la presencia de machos satélite en *Exerodonta xera*, se puede estudiar la relación que tiene esta estrategia del comportamiento con la condición corporal. El desempeño de algunos rasgos del canto pueden variar más que otros, mientras que otros rasgos pueden reflejar fatiga (Castellano y Gamba, 2011).

Otro punto a considerar es la relación de las oportunidades de forrajeo y el estado nutricional que un macho tenga con la adopción de este comportamiento y con la estructura del canto, lo cual puede estar relacionado con la dieta (Humfeld, 2013).

En estudios posteriores con *Exerodonta xera* sería importante investigar si la información contenida en las señales acústicas podría ser indicativa de la talla y la calidad del macho como lo señala Bee, (2002) y Bee y Perrill (1996). Así como medir la preferencia de las hembras por los componentes del canto, utilizando estímulos que varíen en intensidad, frecuencia, tipos de nota, etc.

También sería de gran provecho evaluar en detalle la relación de la estructura del canto con la estructura del hábitat a través de una caracterización más detallada del microhábitat de vocalización.

Sería valioso estudiar la función que tiene la de la alternancia de notas, analizar que tanto los machos evitan la sobreposición al utilizar esta interacción y cuales son las presiones de selección que pueden provocar este comportamiento y que tan atractivos son para las hembras.

Es importante mencionar que en este estudio se documenta la presencia de un posible canto de agresividad o territorialidad en *E. xera*, sería interesante hacer una comparación entre ambas vocalizaciones, así como conocer la naturaleza y la función de esta vocalización y que tan atractivo es el mensaje para las hembras.

Es importante también seguir explorando la relación que guarda la talla y la condición sobre otros rasgos del canto, no solo en cantos de anuncio si no también en cantos de cortejo y en cantos de agresión.

LITERATURA CITADA

- Allen, A. A. y P. P. Kellogg. 1948. *Voices of the night*. Cornell. Ithaca NY.
- Anderson M. 1994. *Sexual selection*. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Anderson, P. K. 1954. Studies on the ecology of the narrowmouthed frog, *Microhyla carolinensis*. *Tulane Studies in Zoology*. 2:15–46.
- Arak, A. 1984. Sex and song in Malasyan frogs and toads. *Malasyan Naturalist*. 20-24.
- Awbrey, F. T. 1978. Social interaction among chorusing Pacific tree frog, *Hyla regilla*. *Copeia* 1978: 208-214.
- Backwell, P. R. Y. 1988. Functional partitioning in the two-part call of the leaf-folding frog *Afraxalus brachycnemis*. *Herpetologica* 44:1–7.
- Bailey, W. J., y J. D. Roberts. 1981. The bioacoustics of the burrowing frog *Heleioporus* (Leptodactylidae). *Journal of Natural History* 15:693–702.
- Baker, J. M. R. 1992. “Body condition and tail height in great crested newts, *Triturus cristatus*” *Animal Behaviour* 43, 157-159.
- Barrio, A. 1963. Consideraciones sobre comportamiento y “grito agresivo” propio de algunas especies de Ceratophrynidae (Anura). *Physis* (Buenos Aires) 24:143–48.
- Bee, M. A. 2002. Territorial male bullfrogs (*Rana catesbeiana*) do not assess fighting ability based on size-related variation in acoustic signals. *Behavioral ecology* 13:109–24.
- Bee, M. A., y S. A. Perrill. 1996. Responses to conspecific advertisement calls in the green frog (*Rana clamitans*) and their role in male-male communication. *Behaviour* 133:283–301.
- Bendix, J. H., Jr., y P. M. Narins. 1999. Competitive calling behavior by male treefrogs, *Eleutherodactylus coqui* (Anura: Leptodactylidae). *Copeia* 1999:1118–22.
- Blair, A. P. 1941. Isolating mechanisms in tree frogs. *Proceedings of Natural Academy of Science USA* 27:14–17.
- Blair, W. F. 1955. Mating call and stage of speciation in the *Microhyla olivaceous-M. carolinensis* complex. *Evolution* 9:469–80.
- Blair, W. F. 1956. Call difference as an isolating mechanism in southwestern toads (genus *Bufo*). *Texas Journal of Science* 8: 87-106.
- Blair, W. F. 1958. Call difference as an isolation mechanism in Florida species of hylid frogs. *The National Academy of Sciences*. 21:32–48.
- Bogert, C. M. 1958. *Sounds of North American frogs*. The biological significance of voice in frogs. Folkways Records. New York.
- Bogert, C. M. 1960. The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. In *Animal sounds and communication*, ed. W. E. Lanyon and W. N. Tavolga, 137–320. Washington, DC.
- Bosch J. y I. De la Riva 2004. Are frog calls modulated by the environment? An analysis with anuran species from Bolivia. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 880-888.

- Bosch, J., y R. Márquez. 2001. Female courtship call of the Iberian midwife toad (*Alytes cisternasii*). *Journal of Herpetology*. 35:647–52.
- Brenowitz, E. A. 1986. Environmental influences on acoustic and electric animal communication. *Brain Behavior and Evolution* 28: 32-42.
- Brush, J. S., y P. M. Narins. 1989. Chorus dynamics of a Neotropical amphibian assemblage: comparison of computer simulation and natural behaviour. *Animal Behaviour* 37:33–44.
- Brzoska, J., W. Walkowiak, y H. Schneider. 1977. Acoustic communication in the grass frog (*Rana t. temporaria* L.): Calls, auditory thresholds and behavioral responses. *Journal of Comparative Physiology* 118:173–86.
- Caldart, V.M., S. Iop, S.Z. Cechin, 2011. Vocalizations of *Crossodactylus schmidti* Gallardo, 1961 (Anura, Hylodidae): advertisement call and aggressive call. *North-Western Journal of Zoology* 7(1): 118-124.
- Canseco-Márquez, L. y M. G. Gutiérrez-Mayén. 2010. Anfíbios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fundación para la Reserva de la Biosfera Cuicatlán A. C, y Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Canseco-Márquez, L. , Mayén G. G. y Mendelson J. R. 2002 Distribution and natural history of the Hylid Frog *Hyla xera* in The Tehuacán-Cuicatlán Valley, México, with a description of the Tadpole. *The Sothwestern Naturalist*, 48(4):670-675.
- Capranica, R. R. 1965. The evoked vocal response of the bullfrog: A study of communication by sound. Cambridge, MA: MIT Press.
- Capranica, R. R. 1968. The vocal repertoire of the bullfrog (*Rana catesbeiana*). *Behaviour* 31:302–25.
- Castellano, S. 2009. Unreliable preferences, reliable choice and sexual selection in leks. *Animal Behaviour* 77:225–232.
- Castellano, S. y M. Gamba, 2011. Marathon callers: acoustic variation during sustained calling in treefrogs. *Ethology, Ecology & Evolution*. 23:329–342.
- Cei, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano*. (N. S.) Monogr. 2:1–609.
- Coe, M. J. 1974. Observations on the ecology and breeding biology of the genus *Chiromantis* (Amphibia: Rhacophoridae). *J. Zool., London* 172:13–34.
- Davies, N. B. y T. R. Halliday. 1978. Deep croaks and fighting assessment in toads, *Bufo bufo*. *Nature* 274:683–85.
- Drewry, G. E. 1970. The role of amphibians in the ecology of Puerto Rican rain forest. Pp. 16-63. En: Puerto Rico Nuclear Center Rain Forest Project Annual Report for 1970. Puerto Rico Nuclear Center, San Juan Puerto Rico.
- Drewry, G. E. y A. S. Rand. 1983. Characteristics of an anuran community: Puerto Rican frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Copeia* 1983: 941-953.
- Dubois, A. 1977. Chants et écologie chez les Amphibiens du Nepal. *Colloques Centre National Recherche Scientifique* (268):109–18.
- Duellman, W. E. 1970. The hylid frogs of Middle America, volume 1. *Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas* 1:xi 1427.

Duellman, W. E. 2001. The hylid Frogs of Middle America, volume 2. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Contributions in Herpetology, Ithaca, New York.

Duellman, W. E. y R. A. Pyles. 1983. Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia* 1983: 639-649.

Ehret, G. y H. C. Gerhardt. 1980. Auditory masking and effects of noise on responses of the green treefrog (*Hyla cinerea*). *Journal of Comparative Physiology* 141: 13-18.

Eibl-Eibesfeldt, I. 1950. Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte (*Bufo bufo*). *Behaviour* 2:217-36.

Elepfandt R. D. A. 1993. Bioacoustic analysis of frog calls from northeast India. *J. Biosci.*, 18: 381-393

Eliosa León, H. R. 2002. Variación geográfica en *Hyla eximia* (Anura: Hylidae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM D.F. pp. 26-43

Emerson, S. B., y S. K. Boyd. 1999. Mating vocalizations of female frogs: control and evolutionary mechanisms. *Brain Behavior and Evolution*. 53:187-97.

Endepols, H., Feng, A. S., Gerhardt, H. C., Schul, J. y Walkowiak, W. (2003). Roles of the auditory midbrain and thalamus in selective phonotaxis in female gray treefrogs (*Hyla versicolor*). *Behavioural Brain Research* 145, 63-77.

Fellers, G. M. 1979. Aggression, territoriality, and mating behaviour in North American treefrogs. *Animal Behaviour*. 27:107-19.

Feng, A. S., P. M. Narins y C. H. Xu. 2002. Vocal acrobatics in a Chinese frog, *Amolops tormotus*. *Naturwissenschaften* 89: 352-356.

Feng, A. S. y Schellart, N. A. M. 1999. Central auditory processing in fish and amphibians. Pp. 218-268. En *Comparative Hearing: Fish and Amphibians*. Fay R. R. y A. N. Popper (Eds.). New York: Springer-Verlag.

Fouquette, M. J. 1960. Isolating mechanisms in three sympatric treefrogs in the Canal Zone. *Evolution* 14:484-97.

Frazer, D. 1983. Reptiles and amphibians in Britain. London: Collins.

Gerhardt, H. C. 1982. Sound pattern recognition in some North American treefrogs (Anura: Hylidae) implications for mate choice. *American Zoology* 22: 581-595.

Gerhardt, H. C. 1983. Communication and the environment. Pp 82-113 En *Communication*, T. R. Halliday y P. J. B. Slater (Eds.) San Francisco: Freeman.

Gerhardt, H. C. 1992. Multiple messages in acoustic signals. *Seminars in Neuroscience*. 4:391-400.

Gerhardt, H. C., y F. Huber. 2002. Acoustic communication in insects and frogs: Common problems and diverse solutions Chicago: University of Chicago Press.

Gerhardt, H. C., Martínez R. C. C., Schwartz J. J., Marshall V. T. y Murphy C. G. 2007 Preferences based on spectral differences in acoustic signals in four species of treefrogs (Anura: Hylidae). *The Journal of Experimental Biology* 210:2990-2998

Given, M. F. 1987. Vocalizations and acoustic interactions of the carpenter frog, *Rana virgatipes*. *Herpetologica* 43: 467-481.

Given, M. F. 1999. Frequency alteration of the advertisement call in the carpenter frog, *Rana virgatipes*. *Herpetologica* 55:304-17.

Grafe, T. U. 1996. The function of call alternation in the African reed frog (*Hyperolius marmoratus*): Precise call timing prevents auditory masking. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38:149-58.

Greenfield, M. D. 1990. Evolution of acoustic communication in the genus *Neoconocephalus*: Discontinuous songs, synchrony, and interspecific interactions. Pp. 71-97. En *The tettigoniidae: Biology, systematics and evolution*, W. J. Bailey y D. C. F. Rentz (Eds.), Publisher New York: Springer-Verlag.

Greenfield, M. D. 1994. Synchronous and alternating choruses in insects and anurans: Common mechanisms and diverse functions. *American Zoologist* 34:605-15.

Greenfield, M. D., y A. S. Rand. 2000. Frogs have rules: Selective attention algorithms regulate chorusing in *Physalaemus pustulosus* (Leptodactylidae). *Ethology* 106:331-47.

Halliday, T.R. 1987. Physiological constraints on sexual selection. Pp. 247-264 En: Bradbury J.W. y Andersson M.B (Eds.). *Sexual selection: testing the alternatives*. Chichester (UK): John Wiley y Sons.

Heinzmann, U. 1970. Untersuchungen zur Bio-Akustik und Ökologie der Geburtshelferkröte, *Alytes obstetricans* (Laur.). *Oecologia* 5:19-55.

Heyer, W. R. 1971. Mating calls of some frogs from Thailand. *Fieldiana Zoology* 58: 61-82.

Heyer, W. R. 1994. Recording frog calls. Pp. 285- 287. En: Heyer, W. R., M. A. Donnelly, R. M. McDiarmid, L. A. C. Heyek y M. S. Foster (Eds). *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press. United States.

Hillis, D. M. 1988. Systematics of the *Rana pipiens* complex: puzzle and paradigm. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 19:39-63.

Höbel, G. y H.C. Gerhardt 2003. Reproductive character displacement in the acoustic communication system of green tree frogs (*Hyla cinerea*). *Evolution*, 57:894-904.

Hochachka, P.W. 1991. Temperature: the ectothermy option. Pp. 313-321 En: Hochachka, P.W., Mommsen, T.P. (Eds.), *Biochemistry and molecular biology of fishes*, vol. 1. Elsevier Science.

Hödl, W. 1977. Call differences and calling site segregation in anuran species from Central Amazonian floating meadows. *Oecologia (Berlin)* 28: 351-363.

Hödl, W., y G. Gollmann. 1986. Distress calls in Neotropical frogs. *Amphibia-Reptilia* 7:11-21.

Huey, R. B. y R. D. Stevenson. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist* 19:357-366.

Humfeld, S.C. 2008. Intersexual dynamics mediate the expression of satellite mating tactics: unattractive males and parallel preferences. *Animal Behaviour*. 75:205

215.

Humfeld S. C. 2013 Condition-dependent signaling and adoption of mating tactics in an amphibian with energetic displays. Behavioral Ecology. Advance Access published April 1, 2013.

INEGI, 1993. Cuaderno estadístico municipal San Pedro y San Pablo Tequixtepec estado de Oaxaca.

INEGI. Marco Geoestadístico Municipal 2005, versión 3.1.

INEGI. Información Topográfica Digital Escala 1:250 000 serie III. 2005

INEGI. Continuo Nacional del Conjunto de Datos Geográficos de las Cartas de Climas y Temperatura Media Anual 1:1 000 000, serie I. 2005

INEGI. Conjunto de Datos Vectoriales de Uso del Suelo y Vegetación Serie III Escala 1:250 000. 2005

INEGI-CONAGUA. 2007. Mapa de la Red Hidrográfica Digital de México escala 1:250 000. México.

Jakob E. M., S. D. Marshall y G. W. Uetz. Estimating Fitness: A Comparison of Body Condition Indices. behalf of Nordic Society Oikos Vol. 77, No. 1 (Oct., 1996), pp. 61-67

Janzen , D. 1988. Tropical dry forests, the most endangered major tropical ecosystem. Pp. 130-137 En: E.O.Wilson y F. M. Peter (Eds.). Biodiversity. National Academy Press, Washington, D. C.

Juárez Ortiz, J. J., H. R. Eliosa León, M. G. Gutiérrez Mayén 2016. Actividad acústica y efecto de la tala y factores ambientales sobre el canto nupcial de una comunidad de Anuros de la Sierra Negra de Puebla. Pp. 131-148. En Ecología y Conservación de Anfibios y Reptiles de México., Sociedad Herpetológica Mexicana A.C. Publicación Especial No. 4. Gutiérrez- Mayén. M. G., A. Ramírez Bautista, E. Pineda Arredondo (Editores).

Judge, K. A., S. J. Swanson, y R. J. Brooks. 2000. *Rana catesbeiana* (Bullfrog). Female vocalization. Herpetological Review. 31:236–37.

Kiss, A.C., J.E. De Carvalho, C. A. Navas y F.R. Gomes. 2009. Seasonal metabolic changes in a year-round reproductively active subtropical tree-frog (*Hypsiboas prasinus*) Comparative Biochemistry and Physiology A. 152:182-188

Kluge, A. G. 1981. The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. The Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology University of Michigan (160):1–170.

Klump, G. M., y H. C. Gerhardt. 1987. Use of non-arbitrary acoustic criteria in mate choice by female gray tree frogs. Nature 326:286–88.

Klump, G. M., y H. C. Gerhardt. 1992. Mechanisms and function of call-timing in male-male interactions in frogs. P.p. 153–74. En Playback and studies of animal communication, ed. P. K. McGregor (Ed.). New York: Plenum.

Klymus K. E. 2012 Geographical variation in male advertisement calls and female preference of the wide-ranging canyon treefrog *Hyla arenicolor*. Biological Journal of the Linnean Society, 107, 219–232.

- Kuramoto, M. 1980. Mating calls of treefrogs (genus *Hyla*) in the far east, with description of a new species from Korea. *Copeia* 1980: 100-108.
- Lardner, B., y M. B. Lakim. 2002. Tree-hole frogs exploit resonante effects. *Nature* 420:475.
- Lardner, B., y M. B. Lakim. 2004. Female call preferences in tree-hole frogs: Why are there so many unattractive males? *Animal Behaviour* . 68:265–72.
- Lee, A. K., y E. H. Mercer. 1967. Cocoon surrounding desertydwelling frogs. *Science* 157:87–88.
- Leary, C.J., T. S. Jessop, A. M. Garcia, R. Knapp. 2004. Steroid hormone profiles and relative body condition of calling and satellite toads: implications for proximate regulation of behavior in anurans. *Behavioral Ecology*. 15:313–320.
- Lesbarrères, D. y T. Lodé. 2002. Variations in male calls and response to an unfamiliar advertisement call in a tropical breeding anuran, *Rana dalmantina*: evidence for the “dear enemy” effect. *Ecology, Evolution* 14: 287.295.
- Lewis, E. R., y R. E. Lombard. 1988. The amphibian inner ear. P.p. 93–123. En *The evolution of the amphibian auditory system*, Fritsch B., M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. E. Hetherington, y W. Walkowiak (Eds.) New York: Wiley.
- Lingnau, R., M. Solé, F. Dallacorte, A. Kwet. 2008: Description of the advertisement call of *Cycloramphus bolitoglossus* (Werner, 1897), with comments on other species in the genus from Santa Catarina, south Brazil (Amphibia, Cycloramphidae). *North Western Journal of Zoology* 4(2): 224-235.
- Littlejohn, M. J. 1959. Call differentiation in a complex of seven species of *Crinia* (Anura: Leptodactylidae). *Evolution* 13: 452- 468.
- Littlejohn, M. J. 1977. Long-range acoustic communication in anurans: an integrated and evolutionary approach. Pp. 263-294. En: Taylor D. H. y S. I. Guttman. (Eds). *The reproductive biology of amphibians*. Plenum. New York.
- Littlejohn, M. J., y P. A. Harrison. 1985. The functional significance of the diphasic advertisement call of *Geocrinia victoriana* (Anura: Leptodactylidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16:363–73.
- Lopez, P. T., P. M. Narins, E. R. Lewis, and S. W. Moore. 1988. Acoustically induced call modification in the white-lipped frog, *Leptodactylus albilabris*. *Animal Behaviour*. Londres 36:1295–1308.
- Lucas, J. R., R. D. Howard, y J. G. Palmer. 1996. Callers and satellites: Chorus behaviour in anurans as a stochastic dynamic game. *Animal Behaviour*. 51:501–18.
- Márquez, R., y P. A. Verrell. 1991. The courtship and mating of the Iberian midwife toad *Alytes cisternasii* (Amphibia: Anura: Discoglossidae). *Journal of Zoology* 225:125–39.
- Martins, I. A., y Jim J. 2003. Bioacoustic analysis of advertisement call in *Hyla nana* and *Hyla sanborni* (Anura; Hylidae) in Botucantu, Sao Paulo, Brazil, *Brazilian Journal of Biology* 63(3): 507-516
- Martof, B. S. 1961. Vocalization as an isolating mechanism in frogs. *The American Midland Naturalist*. 65:118–26.

McCauley, S. J., S. S. Bouchard, B. J. Farina, K. Isvaran, S. Quader, D. W. Wood, y C. M. St. Mary. 2000. Energetic dynamics and anuran breeding phenology: Insights from a dynamic game. *Behavioral Ecology*. 11:429–36.

McDiarmid, R. W., and K. Adler. 1974. Notes on territorial and vocal behavior of Neotropical frogs of the genus *Centrolenella*. *Herpetologica* 30:75–78.

McLister, J.D. 2001. Physical factors affecting the cost and efficiency of sound production in the treefrog *Hyla versicolor*. *Journal of Experimental Biology*. 204:69-80)

Mecham, J. S. 1961. Isolating mechanisms in anuran amphibians. P.p. 24–61. En *Vertebrate speciation*, W. F. Blair (Ed.). Austin: University of Texas Press.

Mendelson, J. R., III, Y J. A. Campbell. 1994. Two new species of the *Hyla sumichrasti* group (Amphibia: Anura: Hylidae) from Mexico. *Proceedings Biological Society Washington* 107:398–409.

Michelson, A. 1978. Sound reception in different environments. Pp. 345-373. En: Ali, M. (Ed). *Sensory ecology, review and perspectives*. Plenum Press. New York.

Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. (No. 04; CP, QK211 M5.). Colegio de Postgraduados, Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos.

Moore, S. W., E. R. Lewis, P. M. Narins y P. T. Lopez. 1989. The call-timing algorithm of the white-lipped frog, *Leptodactylus albilabris*. *Jornal of Comparative Physiology* 164: 309-319.

Morales Mota, A. 2014. Estudio de la actividad acústica de dos especies de anuros del parque estatal Lázaro Cárdenas “Flor del Bosque” Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, BUAP.

Mudry, K. M. y Capranica, R. R. 1987. Correlation between auditory thalamic area evoked responses and species-specific call characteristics. II. *Hyla cinerea* (Anura: Hylidae). *Journal of Comparative Physiology A* 161, 407-416.

Narins, P. M. 1982. Behavioral refractory period in Neotropical treefrogs. *Journal of Comparative Physiology* 148: 337- 344.

Narins, P. M. 1990. Seismic communication in anuran amphibians. *BioScience* 40:268–74.

Narins, P. M. 1992. Evolution of anuran chorus behavior: Neural and behavioral constraints. *American Naturalist* 139:S90–S104.

Narins, P. M., A. S. Feng, H.S. Yong, y J. Christensen-Dalsgaard. 1998. Morphological, behavioral, and genetic divergente of sympatric morphotypes of the treefrog *Polypedates leucomystax* in Peninsular Malaysia. *Herpetologica* 54:129–42.

Narins, P. M., E. R. Lewis y B. E. McClelland. 2000. Hyperextended call note repertoire of the endemic Madagascar treefrog *Boophis madagascariensis* (Rhacophoridae). *Journal of Zoology*. London 250: 283-298.

Narins, P. M. y R. R. Capranica. 1976. Sexual differences in the auditory system of the treefrog *Eleutherodactylus coqui*. *Science* 192: 378-380.

Navas, C.A., 1996. Thermal dependency of field locomotor and vocal performance of high elevation anurans in the tropical Andes. *Journal of Herpetology*. 30, 478–487.

Navas, C.A. y C. R. Bevier, 2001. Thermal dependency of calling performance in theurythermic frog *Colostethus subpunctatus*. *Herpetologica* 57, 384–395.

Navas, C.A., F.R. Gomes y J. E. Carvalho, 2008. Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 151, 344–362.

Penna, M., y A. Veloso. 1981. Acoustical signals related to reproduction in the *spinulosus* species group of *Bufo* (Amphibia, Bufonidae). *Canadian Journal of Zoology* 59:54–60. Pettitt B.A., Bourne G.R., Bee M.A. 2012. Quantitative acoustic analysis of the vocal repertoire of the golden rocket frog (*Anomaloglossus beebei*). *Journal of the Acoustical Society of America* 131 (6): 4811-4820.

Pettitt, B. M., G. R. Bourne y M. A. Bee. 2012 Quantitative Acoustic Analysis of the Vocal Repertoire of the Golden Rocket Frog (*Anomaloglossus beebei*). *Journal of the Acoustical Society of America* 131 (6): 4811-4820

Picker, M. D. 1980. *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae) mating systems a preliminary synthesis with some data on the female phonoresponse. *South African Journal Of Zoology*. 15:150–58.

Pierce, J. R., y D. B. Ralin. 1972. Vocalizations and behavior of the males of three species in the *Hyla versicolor* complex. *Herpetologica* 28:329–37.

Ptacek, M. B. 1992. Calling sites used by male gray-treefrogs, *Hyla versicolor* and *Hyla chrysoscellis*, in sympatry and allopatry in Missouri. *Herpetologica*. 48: 373-382

Rand, A. S. 1988. An overview of anuran acoustic communication. P.p. 415–31 En *The evolution of the amphibian auditory system*. B. Fritsch, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. E. Hetherington, y W. Walkowiak (Eds.) New York: Wiley.

Rand, A. S. 2001. A history of frog call studies 405 B. C. To 1980. Pp. 8-19. En: Ryan, M. J. (Ed). *Anuran communication*. Smithsonian Institution press. Washington, DC.

Rand, A. S., y M. J. Ryan. 1981. The adaptive significance of a References 1019 complex vocal repertoire in a Neotropical frog. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 57:209-14.

Ramer, J. D., T. A. Jenssen, y C. J. Hurst. 1983. Size-related variation in the advertisement call of *Rana clamitans* (Anura: Ranidae), and its effect on conspecific males. *Copeia* 1983:141–55.

Rand, A. S., y M. J. Ryan. 1981. The adaptive significance of a References 1019 complex vocal repertoire in a Neotropical frog. *Zeitschrift für Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology* 57:209–14.

Richards, D. G. y R. H. Wiley. 1982. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *American Naturalist* 115: 381-391.

Robertson, J. G. M. 1984. Acoustic spacing by breeding males of *Uperoleia rugosa* (Anura: Leptodactylidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 64: 283-297.

Robertson J. 1986. Male territoriality, fighting and assessment of fighting ability in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Animal Behaviour*. 34:763–772.

Rodríguez, R. L., Salas M. A., Gray D. A., Reichert M. S., Symes L. B., Wilkins

M. R., Safran R. J., y Höbela G., 2014, How acoustic signals scale with individual body size: common trends across diverse taxa. *Behavioral ecology Advance Access* published October, 2014.

Rodríguez-Tejeda R. E., Méndez-Cárdenas M. G., Islas-Villanueva V., Macías García C. (2014), Geographic variation in the advertisement calls of *Hyla eximia* and its possible explanations. PeerJ 2:e420; <https://doi.org/10.7717/peerj.420>

Rosen, M., y R. E. Lemon. 1974. The vocal behavior of spring peepers, *Hyla crucifer*. *Copeia* 1974:940–50.

Ryan, M. J. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. Pp. 637- 677. En: Fritzsch, B., M. J. Ryan, W. Wilczynski y W. Walkowiak (Eds). The evolution of the amphibian auditory system. John Wiley and sons. New York.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México.

Salthe, S. N., y J. S. Mecham. 1974. Reproduction and courtship patterns. P.p. 309–521. En *Physiology of the Amphibia*, vol. 2, B. Lofts (Eds.), New York: Academic Press.

Schlaepfer, M. A., y R. Figueroa-Sandí. 1998. Female reciprocal calling in a Costa Rican leaf-litter frog, *Eleutherodactylus podiciferus*. *Copeia* 1998:1076–80.

Schmidt, R. S. 1966. Central mechanisms of frog calling. *Behaviour* 26:251–85.

Schmidt, R. S. 1968. Chuckle calls of the leopard frog (*Rana pipiens*). *Copeia* 1968:561–69.

Schneider, H. 1977. Acoustic behavior and physiology of vocalization in the European tree frog *Hyla arborea*. P.p. 295-335 En *The reproductive biology of the amphibians*, D. H. Taylor, S. I. Guttman (Eds.)

Schwartz, J. J. 1987 The function of call alternation in anuran amphibians: A test of three hypotheses. *Evolution* 41:461–471.

Schwartz, J. J. 1991. Why stop calling? A study of unison bout singing in a neotropical treefrog. *Animal Behavior* 42: 565-577.

Schwartz, J. J. 1993. Male calling behavior, female discrimination and acoustic interference in the Neotropical treefrog *Hyla microcephala* under realistic acoustic conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 32:401–14.

Schwartz, J. J. 2001. Call monitoring and interactive playback Systems in the study of acoustic interactions among male anurans. P.p. 183–204. En *Anuran communication*, M. J. Ryan (Ed). Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Schwartz, J. J., y A. S. Rand. 1991. The consequences for communications of call overlap in the túngara frog, a Neotropical anuran with a frequency-modulated call. *Ethology* 89:73–83

Schwartz, J. J., B. Buchanan, y H. C. Gerhardt. 2001. Female mate choice in gray treefrogs (*Hyla versicolor*) in three experimental environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 49:443–55.

Schwartz, J. J., y H. C. Gerhardt. 1989. Spatially mediated release from auditory masking in an anuran amphibian. *Journal of Comparative Physiology* 166:37–41.

Schwartz, J. J. y K. D. Wells. 1983. An experimental study of acoustic interference between two species of neotropical treefrogs. *Animal Behavior* 31: 181-190.

Schwartz, J. J. y K. D. Wells. 1984. Interspecific acoustic interactions of the neotropical treefrog *Hyla ebraccata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14: 211-224.

Schwartz, J. J., y K. D. Wells. 1985. Intra- and interspecific vocal behavior of the Neotropical treefrog *Hyla microcephala*. *Copeia* 1985:27-38.

Schwartz, J. J., S. J. Ressel, y C. R. Bevier. 1995. Carbohydrates and calling: depletion of muscle glycogen and the chorusing dynamics of the Neotropical treefrog *Hyla microcephala*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37:125-35.

Shimoyama, R. 1989. Breeding ecology of Japanese pond frog, *Rana p. porosa*. Pp. 323-331. En: Matsui, M., T. Hikada y R. C. Goris (Eds). *Current Herpetology in East Asia*. Herpetological Society of Japan, Kyoto. Japan.

Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation in seasonally dry tropical forests : A national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94:133-142.

Tuttle, M. D, y M. J. Ryan. 1981. Bat predation and the evolution of frog vocalizations in the Neotropics. *Science* 214:677-78.

Vaz-Ferreira, R., y A. Gehrau. 1974. Protección de la prole en leptodactylidos. *Revista de Biología del Uruguay* 2:59-62.

Velázquez, A. , J. F. Mas, R. Mayorga Saucedo, J.R. Díaz, C. Alcántara, R. Castro, E. Fernández, J.L. Palacio, G. Bocco, G. Gómez-Rodríguez, L. Luna - González, I. Trejo, J. López-García, M. Palma, A. Peralta, J. Prado-Molina y F. González-Medrano. 2002. Estado actual y dinámica de los recursos forestales de México. *Biodiversitas* 41:8-15.

Veloso, A. 1977. Aggressive behavior and the generic relationships of *Caudiverbera caudiverbera* (Amphibia: Leptodactylidae). *Herpetologica* 33:434-42.

Villa, J. 1969. Comportamiento defensivo de la "Rana Ternero," *Leptodactylus pentadactylus*. *Revista de Biología Tropical, Universidad de Costa Rica*, 15:323-29.

Wells, K. D. 1977. The social behavior of anuran amphibians. *Animal Behavior* 25: 666-693.

Wells, K. D. 1978. Territoriality in the green frog (*Rana clamitans*): Vocalizations and aggressive behaviour. *Animal Behaviour* 26:1051-63.

Wells, K. D. 1980. Social behavior and communication of a dendrobatid frog (*Colostethus trinitatis*). *Herpetologica* 36:189-99.

Wells, K. D. 1988. The effect of social interactions on anuran vocal behavior. Pp. 433-454. En: Fritzsch, B., M. J. Ryan, W. Wilczynski y W. Walkowiak (Eds). *The evolution of the amphibian auditory system*. John Wiley and sons. New York.

Wells, K. D. 2001. The energetics of calling in frogs. In *Anuran communication*, ed. M. J. Ryan, 45-60. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Wells, K. D. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press Pp. 268-337

Wells, K. D., y B. J. Greer. 1981. Vocal responses to conspecific calls in a Neotropical hylid frog, *Hyla ebraccata*. *Copeia* 1981:615-24.

Wiley, R. H., y D. G. Richards. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3:69–94.

Wells, K. D., y J. J. Schwartz. 1984 Vocal communication in a Neotropical treefrog, *Hyla ebraccata*: Advertisement calls. *Animal Behaviour*. 32:405–20.

Wells, K. D., y T. L. Taigen. 1984. Reproductive behavior and aerobic capacities of male American toads (*Bufo americanus*): Is behavior constrained by physiology? *Herpetologica* 40:292–98.

Zamudio, K.R. y L. M. Chan, 2008. Alternative reproductive tactics in amphibians. P.p. 300–331 En: Oliveira, R.F., Taborsky M, Brockmann HJ, (Eds). *Alternative reproductive tactics*. Cambridge: Cambridge University Press.

Zelick, R. D. y P. M. Narins. 1983. Intensity discrimination and the precision of call timing in two species of neotropical treefrogs. *Journal of Comparative Physiology* 153: 404-412.

Zelick, R. D. y P. M. Narins. 1985. Characterization of the advertisement call oscillator in the frog *Eleutherodactylus coqui*. *Journal of Comparative Physiology* 156: 223-229.

Ziegler, L., M. Arim, P. M. Narins, (2011). Linking amphibian call structure to the environment: the interplay between phenotypic flexibility and individual attributes. *Behavioral Ecology* 22(3): 520-526

Zweifel, R. G. 1968. Effects of temperature, body size, and hybridization on mating calls of toads, *Bufo a. americanus* and *Bufo woodhousii fowleri*. *Copeia* 1968:269–85.

Zweifel, R. G. 1985. Australian frogs of the family Microhylidae. *Bulletin of the American Museum*

Anexo 1. Resultados para las pruebas de correlación para longitud hocico-cloaca (mm)
con los rasgos del canto de anuncio de *Exerodonta xera*

Variable	LHC	
	r	valor p
Duración del Canto (ms)	-0.1528	0.3048
Intervalo Intercanto (ms)	-0.0227	0.8795
Periodo de Canto (ms)	-0.0619	0.6792
No. De Notas Sencillas	-0.1263	0.4028
No. De Notas Dobles	-0.2231	0.136
Tasa de Pulsos por Canto	-0.1399	0.3479
Duración de los Pulsos (ms)	-0.0742	0.6239
Intervalo Interpulso (ms)	-0.0702	0.6391
Pulso Secundario (ms)	0.0473	0.7547
Duración Parte 1 (ms)	-0.0379	0.8046
Duración Pausa (ms)	0.027	0.8585
Duración Parte 2 (ms)	-0.0306	0.8415
Periodo Subpulso (ms)	-0.088	0.5563
Frecuencia Dominante Nota 1 (Hz)	0.1413	0.3487
Frecuencia Fundamental Nota 1 (Hz)	0.1423	0.3453
Frecuencia Dominante Parte 1 (Hz)	0.078	0.606
Frecuencia Fundamental Parte 1 (Hz)	0.0775	0.6084
Frecuencia Dominante Parte 2 (Hz)	0.1261	0.4035
Frecuencia Fundamental Parte 2 (Hz)	0.1302	0.388

Anexo 2. Resultados para las pruebas de correlación para peso (g) con los rasgos del canto de anuncio de *Exerodonta xera*

Variable	Peso g	
	r	valor p
Duración del Canto (ms)	-0.3641	0.0118
Intervalo Intercanto (ms)	-0.1448	0.3311
Periodo de Canto (ms)	-0.2304	0.119
No. De Notas Sencillas	0.0316	0.8345
No. De Notas Dobles	-0.2694	0.0702
Tasa de Pulsos por Canto	-0.2525	0.0867
Duración de los Pulsos (ms)	0.1829	0.2235
Intervalo Interpulso (ms)	0.1326	0.3740
Pulso Secundario (ms)	-0.2078	0.1657
Duración Parte 1 (ms)	0.1615	0.2889
Duración Pausa (ms)	0.2503	0.0933
Duración Parte 2 (ms)	0.1201	0.4317
Periodo Subpulso (ms)	-0.3055	0.0367
Frecuencia Dominante Nota 1 (Hz)	-0.1645	0.2744
Frecuencia Fundamental Nota 1 (Hz)	-0.1578	0.2947
Frecuencia Dominante Parte 1 (Hz)	-0.1351	0.3704
Frecuencia Fundamental Parte 1 (Hz)	-0.1352	0.3699
Frecuencia Dominante Parte 2 (Hz)	-0.1561	0.3002
Frecuencia Fundamental Parte 2 (Hz)	0.1697	0.2592

Anexo 3. Resultados para las pruebas de correlación para temperatura corporal (° C) con los rasgos del canto de anuncio de *Exerodonta xera*

Variable	Temperatura corporal (°C)	
	r	valor p
Duración del Canto (ms)	0.144	0.3339
Intervalo Intercanto (ms)	-0.1627	0.2743
Periodo de Canto (ms)	-0.0656	0.6612
No. De Notas Sencillas	-0.1052	0.4864
No. De Notas Dobles	0.2313	0.1217
Tasa de Pulsos por Canto	0.2987	0.0413
Duración de los Pulsos (ms)	-0.0335	0.8249
Intervalo Interpulso (ms)	-0.1572	0.2911
Pulso Secundario (ms)	-0.0839	0.5791
Duración Parte 1 (ms)	-0.0786	0.6075
Duración Pausa (ms)	0.0091	0.952
Duración Parte 2 (ms)	-0.0022	0.9884
Periodo Subpulso (ms)	-0.0758	0.6122
Frecuencia Dominante Nota 1 (Hz)	0.004	0.9785
Frecuencia Fundamental Nota 1 (Hz)	0.0045	0.976
Frecuencia Dominante Parte 1 (Hz)	-0.0493	0.7445
Frecuencia Fundamental Parte 1 (Hz)	-0.0495	0.7438
Frecuencia Dominante Parte 2 (Hz)	-0.3131	0.034
Frecuencia Fundamental Parte 2 (Hz)	-0.2933	0.0478

Anexo 4. Resultados para las pruebas de correlación para temperatura ambiental (° C) con los rasgos del canto de anuncio de *Exerodonta xera*

Variable	Temperatura Ambiental (°C)	
	r	valor p
Duración del Canto (ms)	-0.0036	0.9807
Intervalo Intercanto (ms)	0.1504	0.3126
Periodo de Canto (ms)	0.1393	0.3503
No. De Notas Sencillas	-0.1636	0.2771
No. De Notas Dobles	-0.0004	0.9976
Tasa de Pulsos por Canto	0.0654	0.662
Duración de los Pulsos (ms)	-0.2556	0.0863
Intervalo Interpulso (ms)	-0.2697	0.0667
Pulso Secundario (ms)	-0.3793	0.0093
Duración Parte 1 (ms)	-0.2302	0.1281
Duración Pausa (ms)	-0.1281	0.2355
Duración Parte 2 (ms)	-0.2861	0.0567
Periodo Subpulso (ms)	-0.0883	0.5546
Frecuencia Dominante Nota 1 (Hz)	0.0621	0.6816
Frecuencia Fundamental Nota 1 (Hz)	0.0614	0.6852
Frecuencia Dominante Parte 1 (Hz)	0.0363	0.8104
Frecuencia Fundamental Parte 1 (Hz)	0.0359	0.8126
Frecuencia Dominante Parte 2 (Hz)	-0.0961	0.5251
Frecuencia Fundamental Parte 2 (Hz)	-0.0875	0.5626

Anexo 5. Resultados para las pruebas de correlación para temperatura del sustrato (° C) con los rasgos del canto de anuncio de *Exerodonta xera*

Variable	Temperatura del Sustrato (°C)	
	r	valor p
Duración del Canto (ms)	-0.1469	0.3244
Intervalo Intercanto (ms)	-0.2294	0.1208
Periodo de Canto (ms)	-0.2097	0.157
No. De Notas Sencillas	-0.2282	0.1271
No. De Notas Dobles	0.1637	0.2769
Tasa de Pulsos por Canto	0.1265	0.3965
Duración de los Pulsos (ms)	-0.3128	0.0342
Intervalo Interpulso (ms)	-0.176	0.2366
Pulso Secundario (ms)	-0.2371	0.1125
Duración Parte 1 (ms)	-0.3375	0.0233
Duración Pausa (ms)	0.2847	0.0551
Duración Parte 2 (ms)	-0.2405	0.1114
Periodo Subpulso (ms)	-0.4737	0.0007
Frecuencia Dominante Nota 1 (Hz)	-0.3493	0.0173
Frecuencia Fundamental Nota 1 (Hz)	-0.3481	0.0177
Frecuencia Dominante Parte 1 (Hz)	-0.2628	0.0775
Frecuencia Fundamental Parte 1 (Hz)	-0.2631	0.0771
Frecuencia Dominante Parte 2 (Hz)	-0.5307	0.0001
Frecuencia Fundamental Parte 2 (Hz)	-0.5434	0.00009

Anexo 6. Resultados para las pruebas de correlación para humedad relativa (%) con los rasgos del canto de anuncio de *Exerodonta xera*

Variable	Humedad Relativa	
	r	valor p
Duración del Canto (ms)	-0.067	0.6543
Intervalo Intercanto (ms)	-0.0808	0.589
Periodo de Canto (ms)	-0.093	0.5336
No. De Notas Sencillas	0.1051	0.4865
No. De Notas Dobles	-0.0278	0.8542
Tasa de Pulsos por Canto	-0.0976	0.5138
Duración de los Pulsos (ms)	0.1719	0.2531
Intervalo Interpulso (ms)	0.1299	0.3839
Pulso Secundario (ms)	0.1843	0.22
Duración Parte 1 (ms)	0.1049	0.4926
Duración Pausa (ms)	0.1214	0.4213
Duración Parte 2 (ms)	0.2059	0.1746
Periodo Subpulso (ms)	0.0095	0.9491
Frecuencia Dominante Nota 1 (Hz)	-0.0307	0.8392
Frecuencia Fundamental Nota 1 (Hz)	-0.0314	0.8357
Frecuencia Dominante Parte 1 (Hz)	-0.0238	0.8749
Frecuencia Fundamental Parte 1 (Hz)	-0.0246	0.871
Frecuencia Dominante Parte 2 (Hz)	0.0032	0.983
Frecuencia Fundamental Parte 2 (Hz)	0.0003	0.9983

Anexo 7. Resultados para las pruebas del índice de condición corporal con los rasgos del canto de anuncio de *Exerodonta xera*

Variable	Índice de Condición Corporal	
	r	valor p
Duración del Canto (ms)	-0.375579	0.009
Intervalo Intercanto (ms)	-0.230378	0.3244
Periodo de Canto (ms)	-0.239235	0.4213
No. De Notas Sencillas	0.030800	0.1746
No. De Notas Dobles	-0.280378	0.8126
Tasa de Pulsos por Canto	-0.253081	0.1208
Duración de los Pulsos (ms)	0.161626	0.6852
Intervalo Interpulso (ms)	-0.007519	0.952
Pulso Secundario (ms)	0.163062	0.157
Duración Parte 1 (ms)	0.141943	0.6075
Duración Pausa (ms)	0.175926	0.6075
Duración Parte 2 (ms)	0.091697	0.9884
Periodo Subpulso (ms)	-0.311649	0.032
Frecuencia Dominante Nota 1 (Hz)	-0.171271	0.4926
Frecuencia Fundamental Nota 1 (Hz)	-0.165054	0.6122
Frecuencia Dominante Parte 1 (Hz)	-0.127214	0.3704
Frecuencia Fundamental Parte 1 (Hz)	-0.127394	0.9491
Frecuencia Dominante Parte 2 (Hz)	-0.133112	0.2947
Frecuencia Fundamental Parte 2 (Hz)	-0.147478	0.8104