

Vocalización y biología reproductiva de las ranas de cristal *Hyalinobatrachium pallidum* y *Centrolene daidaleum* (Anura, Centrolenidae) en la sierra de Perijá, Venezuela

Arlene Cardozo-Urdaneta y J. Celsa Señaris

Resumen. La familia Centrolenidae está constituida por anuros Neotropicales con una elevada riqueza, complejidad morfológica, ecológica y conductual, demandando estudios que complementen los conocimientos actuales en taxonomía (tradicional y molecular) para una adecuada caracterización. Las observaciones sobre la biología reproductiva de *Hyalinobatrachium pallidum* y *Centrolene daidaleum* provienen de muestreos nocturnos en una transecta de 300x3 metros en una quebrada de la Sierra de Perijá entre marzo-junio de 2009. *H. pallidum* utilizó preferencialmente el envés de hojas de la familia Cyclanthaceae, ubicadas entre los 1,5 y 3 m de altura, mientras que *C. daidaleum* se registró asociada al haz de hojas del phylum Pteridophyta, entre los 0,5 y 1 m de altura al cuerpo de agua. *H. pallidum* posee una vocalización pulsada compuesta por una nota con frecuencia dominante entre los 2900-3500 Hz y 106-225 ms de duración. En contraste la vocalización de *C. daidaleum* está compuesta por una o dos notas tonales, con frecuencia dominante entre 5699-6466 Hz y duración promedio de 839 ms. Las puestas de ambas especies poseen arreglo laminar, de estructura aplanada, con promedio de 22 huevos por nidada. Este estudio constituye un punto de partida para futuros estudios de la biología reproductiva de estas especies, información necesaria para la adecuada caracterización e identificación de centrolénidos además su importancia en el monitoreo de las dinámicas poblacionales.

Palabras clave. Amphibia. Centrolenidae. Biología reproductiva. Vocalización. Sierra de Perijá.

Advertisement calls and reproductive biology of the glass frogs *Hyalinobatrachium pallidum* y *Centrolene daidaleum* (Anura, Centrolenidae) in Sierra de Perijá, Venezuela

Abstract. The family Centrolenidae is a specious clade of Neotropical frogs with a high morphological, ecological and behavioral complexity, demanding studies that complement current knowledge on phylogenetics and taxonomy (traditional and molecular). To describe the reproductive biology of *Centrolene daidaleum* and *Hyalinobatrachium pallidum*, we did night time monitoring transects (300x3 meters) in a ravine creek in the Sierra de Perija during the period from March to June 2009. *Hyalinobatrachium pallidum* preferentially used the underside of leaves of plants of family Cyclanthaceae located between 1.5 and 3 m above the substrate. *Centrolene daidaleum* was mainly associated to the upperside of ferns (Phylum Pteridophyta) leaves, between 0.5 and 1 m. The advertisement call of *H. pallidum* is a single pulsed note with a dominant frequency between 2900-3500 Hz lasting 106-225 ms. On the other hand, the advertisement call of *C. daidaleum* has one or two tonal notes with a dominant frequency between 5699-6466 Hz and lasting 839 ms. Each spawning of both species have laminar array, both with average of 22 eggs per clutch. This study is a benchmark for understand the reproductive biology of these species, suggesting monitoring this centrolenid community in future.

Key words. Amphibia. Centrolenidae. Reproduction. Advertisement calls. Perijá.

Introducción

Las ranas de cristal de la familia Centrolenidae constituyen un grupo monofilético de anuros Neotropicales distribuidos desde el sur de México, Centroamérica, Andes tropicales suramericanos hasta Bolivia, cordilleras Andina y de La Costa en Venezuela, Escudo Guayanés y norte de la cuenca Amazónica, con un grupo aislado de especies en el bosque Atlántico de Brasil (Guayasamin *et al.* 2009, Kok y Castroviejo-Fisher 2008, Señaris y Ayarzagüena 2005). Son especialmente interesantes debido a su elevada riqueza (actualmente unas 150 especies, www.amphibiaweb.org), características morfológicas, ecológicas y conductuales, así como por la complejidad de sus relaciones filogenéticas y biogeografía.

Recientemente la familia Centrolenidae y su taxón hermano *Allophryne ruthveni* fueron estudiados desde la perspectiva de la filogenia molecular proponiéndose una nueva clasificación y taxonomía (Guayasamin *et al.* 2008, 2009). Según estos trabajos, y tras evaluar el 54% de las especies, la familia fue dividida en dos subfamilias: Centroleninae con nueve géneros (*Centrolene*, *Chimerella*, *Cochranella*, *Espadarana*, *Nymphargus*, *Rulyrana*, *Sachatonia*, *Teratohyla* y *Vitreorana*) e Hyalinobatrachinae con dos (*Celsiella* e *Hyalinobatrachium*); el género monotípico *Ikakogi* conocido de la Sierra Nevada de Santa Marta en Colombia quedó en estatus incierto. Adicionalmente, la identidad taxonómica de varias especies de ranas de cristal y/o poblaciones de difícil identificación han sido evaluadas aprovechando la base de datos moleculares que se generaron en los trabajos anteriores (p. j. Kok y Castroviejo-Fisher 2008, Castroviejo-Fisher *et al.* 2008, 2009a, 2011). La creciente tendencia a identificar poblaciones de centrolénidos sobre la base de la genética debería combinarse y ser respaldada por aspectos morfológicos, ecológicos y de historia de vida para así validar y caracterizar adecuadamente las especies, en lo que ha sido llamado como “Taxonomía Integrativa” (Padiál *et al.* 2009, Castroviejo-Fisher *et al.* 2009 a, b).

Actualmente en Venezuela se reconocen 25 especies de ranas de cristal incluyendo el reciente registro de *Centrolene daidaleum* para la vertiente venezolana de la Sierra de Perijá (Barrio-Amorós 2009, Rojas-Runjaic *et al.* 2010b). Cerca de la mitad son exclusivas de nuestro país y, en muchos casos, el conocimiento de su biología y ecología es muy escaso o inexistente (Señaris y Ayarzagüena 2005). En este trabajo se aporta información novedosa sobre la biología reproductiva de *Hyalinobatrachium pallidum* y *Centrolene daidaleum* en la Sierra de Perijá, no solo para la adecuada caracterización de estos taxones sino también como base para futuros estudios de monitoreo de las comunidades de anfibios en los sistemas montañosos andinos.

Materiales y Métodos

Área de estudio

Los cantos y observaciones sobre la biología reproductiva de *Centrolene daidaleum* e *Hyalinobatrachium pallidum* fueron obtenidos en una quebrada de

montaña en el Cerro Las Antenas, cuenca del río Lajas, en la vertiente venezolana de la Sierra de Perijá ($10^{\circ}20'37''\text{N}$ - $72^{\circ}33'41''\text{O}$, ca. 1430 m s.n.m.) (Figura 1). En el área se desarrolla un bosque muy húmedo montano; la temperatura media anual es de 20°C con una precipitación anual promedio de 1188 mm^3 exhibiendo un patrón bimodal con dos períodos de concentración de lluvias: uno de abril a junio y otro de agosto a octubre, y dos períodos secos de los cuales el más intenso se extiende de noviembre a febrero y un “veranillo” entre julio a agosto (INAMEH 2009).

Los muestreos se concentraron en una transecta fija establecida a lo largo del curso de una quebrada encajonada, de fondo rocoso-arenoso y de poco caudal, que atraviesa el bosque. La cobertura arbórea es continua, con abundante vegetación en sus márgenes. El sotobosque asociado a la quebrada está dominado por helechos (Pteridophyta, 46,9%), seguido por *Arecaceae* (15,3%), *Cyclanthaceae* (12,5%), *Acanthaceae* (5,7%) y *Araceae* (4,4%), con contribuciones menores al 3% en otras 11 familias vegetales (Figura 2).

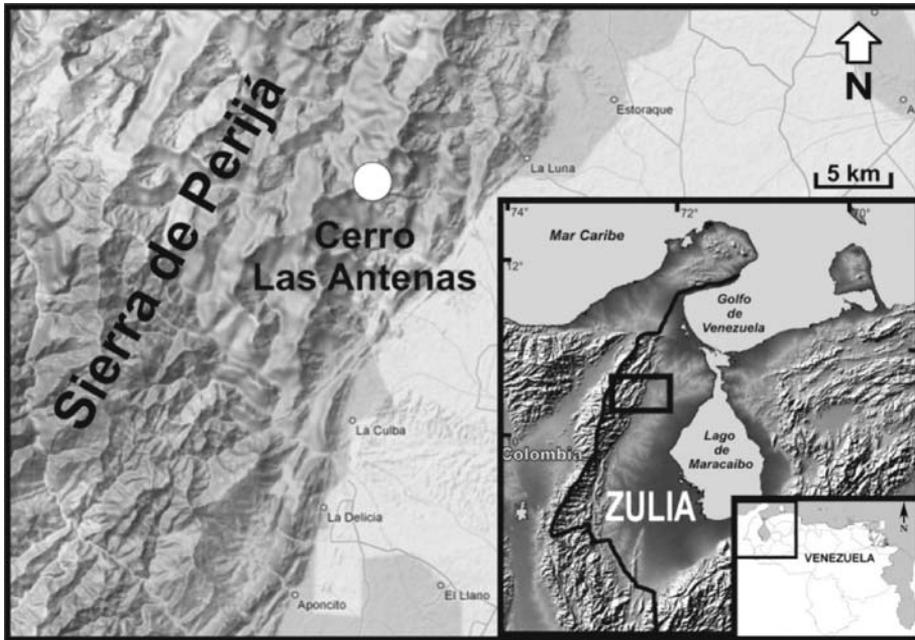


Figura 1. Ubicación geográfica del Cerro Las Antenas en la Sierra de Perijá, estado Zulia, Venezuela.

Metodología de campo y laboratorio

Los muestreos en la transecta (300 m longitud x 3 m de ancho) fueron realizados mensualmente, entre marzo a junio del 2009, utilizando la metodología de Rele-

vamiento por Encuentro Visual (REV) combinada con el método de transecta de banda auditiva (Rueda *et al.* 2006) para ubicar y contabilizar los ejemplares adultos en actividad reproductiva y caracterizar el microhábitat de canto y anidación de las especies consideradas en este estudio. Los días seleccionados para estos muestreos correspondieron, en todos los meses, a la fase lunar “menguante” debido a los mayores índices de actividad reproductiva en noches de menor luminosidad (McDiarmid 1975).

A cada ejemplar observado vocalizando se le asignó un número de campo bajo el cual se anotó su posición en el sustrato vegetal (haz o envés de la hoja) y su posición horizontal y vertical sobre el agua de la quebrada. Adicionalmente se anotó las características de los sustratos donde se encontraron puestas de huevos –identificación del grupo vegetal, posición haz-envés y posición horizontal y vertical sobre el agua– así como el número de huevos por puesta, diámetro de la misma, estadio de desarrollo larval y la presencia o no de adulto custodiando la nidada. Cada una de las puestas de huevos fue fotografiada, y junto a las anotaciones de campo, se determinó la “calidad” de la nidada tomando en cuenta la apariencia del vitelo (turbio o limpio) (Restrepo y Naranjo 1999) y las posibles causas de mortalidad según la clasificación de Hawley (2006): 1) huevos no fertilizados o no viables, 2) depredación por artrópodos, 3) desecación, o 4) inundación.

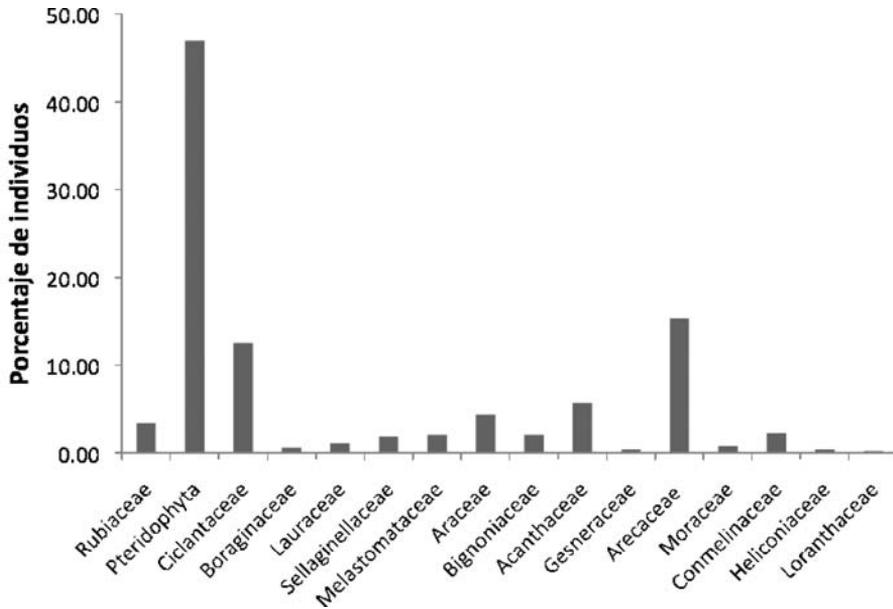


Figura 2. Porcentaje de dominancia de las especies vegetales que conforman el sotobosque en los márgenes de la quebrada en el Cerro Las Antenas, Sierra de Perijá, estado Zulia, Venezuela (marzo-junio 2009).

Los cantos fueron grabados entre las 19:00 y 22:00 horas de los días 28 de marzo y 22 de abril del 2009 utilizando un grabador SONY WMD6C y un micrófono estéreo direccional SONY ECM-909. Inmediatamente después de la grabación se midió la temperatura del aire y la humedad relativa local. Las grabaciones de las vocalizaciones obtenidas en el campo fueron digitalizadas y editadas a 44.1 kHz y 16 bit de resolución y analizadas mediante el programa Raven Lite 1.0 para Windows Vista 2007, usado para obtener la información numérica y generar los audioespectrogramas y oscilogramas de cada especie. La información de frecuencias fue obtenida mediante Transformaciones Rápidas de Fourier (FFT, por sus siglas en inglés) (ancho 1042 puntos). Las características estudiadas en el sonido así como la terminología general usada en la descripción de los cantos siguen a Señaris y Ayarzagüena (2005).

Resultados

La tabla 1 resume el número de registros de individuos cantando por mes de muestreo contabilizados por las metodologías de transecta auditiva y por REV. Las observaciones directas de machos vocalizando representan, en general, el 31% del total de individuos de *C. daidaleum* en actividad reproductiva registrados a través de la transecta auditiva y el 24% de los *H. pallidum*.

Durante todo el periodo de muestreo (marzo-junio del 2009) se escucharon cantando activamente machos de *Centrolene daidaleum* e *Hyalinobatrachium pallidum*, siendo esta última la especie más abundante en la localidad de estudio. Como se ilustra en la figura 3 el mayor número de machos vocalizando, de ambas especies, se concentró en marzo (inicio de lluvias), ocurriendo una disminución progresiva a medida que transcurrió la época de lluvias.

Así mismo, durante todo el período de estudio se observaron masas de huevos de estas dos especies –un total de 24 de *C. daidaleum* y 101 de *H. pallidum*– con la mayoría de los registros para abril y mayo (mitad de la época de lluvia) (Figura 4).

A continuación se detallan algunos aspectos sobre la biología reproductiva de estas especies y se describen sus cantos.

Centrolene daidaleum (Ruiz-Carranza y Lynch 1991)

Todos los machos observados en actividad de vocalización (n=27) se encontraban en el haz de hojas, principalmente de helechos -phyllum Pteridophyta- (59,3%), seguido de Cyclanthaceae (14,8%), Melastomataceae (11,3%), Araceae (7,4%) y Arecaceae (7,4%). Casi la mitad de los individuos (n=13; 48%) estaban en el tercio posterior de las hojas (cerca de su base), el 30% en la porción media de la superficie foliar y un 22% (n=6) en el tercio anterior (ápice). Cantaban a alturas entre 4 y 160 cm ($\bar{X}= 93\pm 38,4$; n= 27) (Figura 5) y, en el 52% de los casos, estos sustratos vegetales estaban ubicados directamente sobre el agua, mientras que el 26% se encontraba sobre el suelo y un 12% sobre rocas y/o troncos en los albardones de la quebrada.

Tabla 1. Número mensual de registros de ejemplares vocalizando de *Centrolene daidaleum* e *Hyalinobatrachium pallidum* a través de la metodología de REV y de transecta auditiva.

Fecha	N° machos vocalizando			
	<i>Centrolene daidaleum</i>		<i>Hyalinobatrachium pallidum</i>	
	Transecta auditiva	Observados	Transecta auditiva	Observados
Marzo 2009	43	6	155	41
Abril 2009	24	14	87	35
Mayo 2009	16	4	96	10
Junio 2009	4	3	16	0
N° total de registros	87	27	354	86

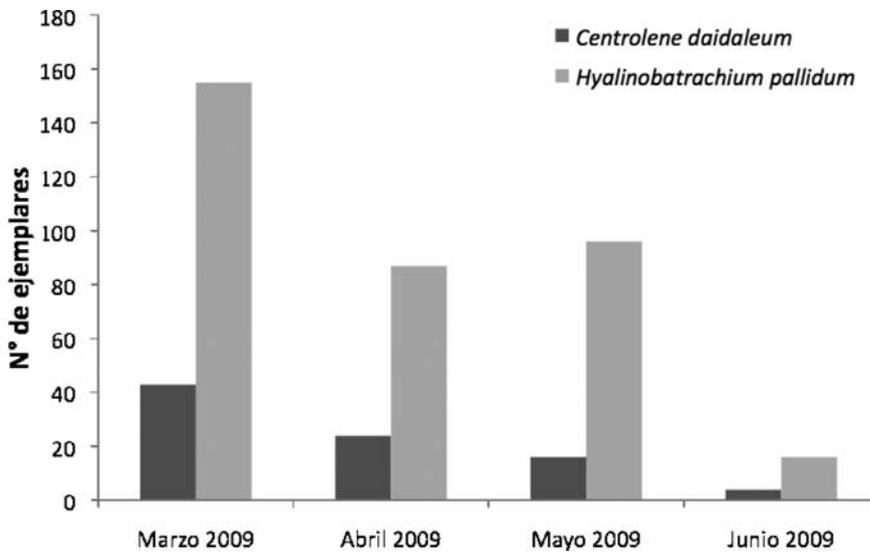


Figura 3. Número mensual de machos de *Centrolene daidaleum* e *Hyalinobatrachium pallidum* registrados vocalizando durante el período de muestreo.

Con base en el análisis de 122 cantos de siete ejemplares grabados (no colectados) de *Centrolene daidaleum* se identificaron dos tipos de cantos que difieren entre sí en el número de notas que lo integran. En el 50% de las vocalizaciones estudiadas el canto está conformado por dos notas tonales (Figura 6a), cuya duración total varía entre 587 y 7629 ms ($\bar{X}=839\pm 0,97$; $n=61$); la primera nota es ligeramente más corta en tiempo, con una duración promedio de 26 ms (17-38; $\pm 0,005$) en comparación con la segunda que tiene una duración promedio de 46 ms (15-1038; $\pm 0,13$). En estos cantos de dos

notas, el tiempo entre ellas varía de 519 a 910 ms ($\bar{X}=620\pm 0,07$). La otra mitad de los cantos analizados corresponde a una sola nota tonal (Figura 6b) cuya duración total – equivalente a la duración de la nota – varió entre 19 y 43 ms ($\bar{X}=27,1 \pm 0,006$; $n=61$). En ambos casos, la frecuencia dominante del canto de *Centrolene daidaleum* está entre los 5699 y 6466 Hz ($\bar{X}=6120 \pm 0,17$) con una variación de energía promedio de 1310 Hz (808-2010; $\pm 0,26$). Aparece otra frecuencia secundaria (armónico) sustancial entre los 11294 y 13077 Hz ($\bar{X}= 12354 \pm 0,4$).

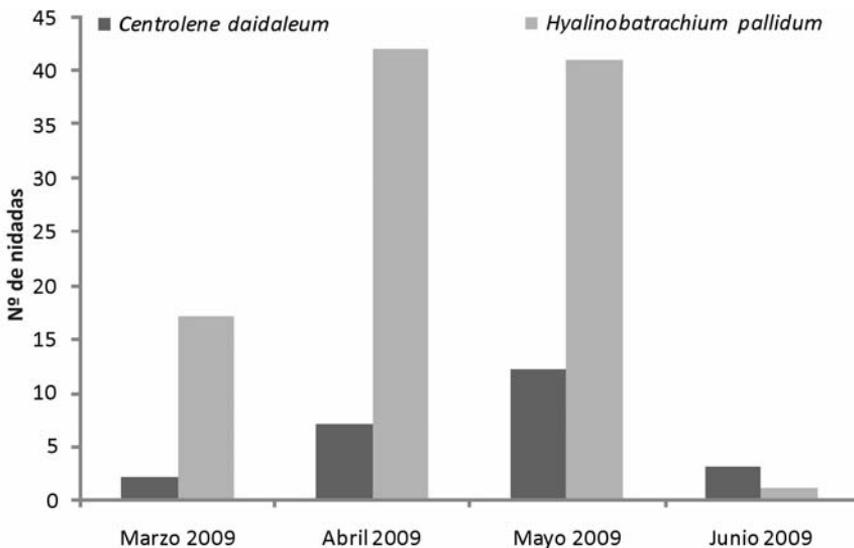


Figura 4. Número mensual de masas de huevos de *Centrolene daidaleum* e *Hyalinobatrachium pallidum* observadas durante el período de muestreo.

En las secuencias de grabación se estimó una emisión de 4 a 11 cantos por minuto ($\bar{X}=6 \pm 2,65$) con un intervalo de tiempo entre cantos de 4,2 y 40,5 segundos ($\bar{X}=10,385 \pm 5,3$; $n=122$) (Tabla 2).

Todas las masas de huevos de *Centrolene daidaleum* ($n=24$) encontradas en la quebrada Las Antenas descansaban sobre el haz de hojas, principalmente de helechos (67%) y luego de Arecaceae (21%) y Cyclanthaceae (12%). Algo más de la mitad de estos nidos estaban ubicados en el tercio posterior de la hoja (cerca del pecíolo) (58,3% de los casos), seguido por el tercio medio (25%) y, finalmente, unos pocos ocupando el tercio anterior próximo al ápice (16%). Estas masas de huevos estaban a alturas entre 4 a 142 cm ($\bar{X}=66,7 \pm 33,5$; $n=24$), la mayoría de ellas en hojas directamente sobre el agua de la quebrada (92%) y solo un 8% sobre sustrato rocoso.

X̄

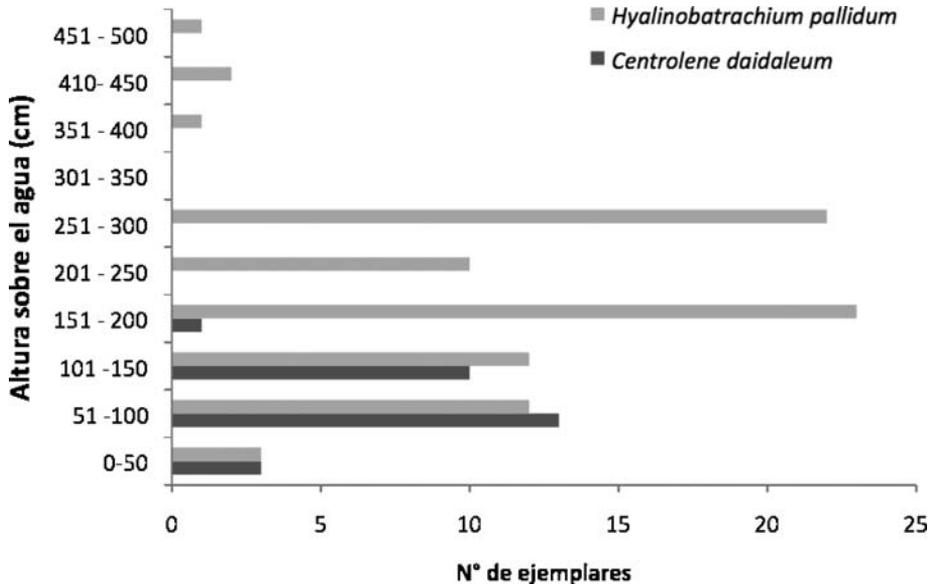


Figura 5. Número de individuos de *Centrolene daidaleum* e *Hyalinobatrachium pallidum* vocalizando a diferentes rangos de alturas sobre la quebrada del Cerro Las Antenas, Sierra de Perijá, Venezuela.

Las nidadas de *C. daidaleum* reunían un promedio de 21,8 huevos/nido (3-32; \pm 6,7). El 58% de los nidos se encontraban atendidos por el macho, quien cubría totalmente los huevos con su cuerpo, manteniéndose sobre ellos tanto de día como de noche (figura 7); en el 42% de las nidadas no se observó cuidado parental.

De las 24 masas de huevos estudiadas el 12% fueron clasificadas como “no sanas”, de las cuales la mayoría mostraban remoción de una porción de la puesta en forma repentina, posiblemente a causa del aumento del caudal de la quebrada o por fuertes lluvias. Otra fracción (33% de las nidadas no sanas) mostraba eliminación irregular de huevos, quizás resultado de depredación.

Hyalinobatrachium pallidum (Rivero, 1985)

La presencia de *Hyalinobatrachium pallidum* en la quebrada La Antenas en la Sierra de Perijá representa una importante ampliación de la distribución de esta especie, cuya localidad típica es la quebrada Guacharaquita en el estado Táchira en Venezuela a 1768 m de elevación (Rivero 1985, Señaris y Ayarzagüena 2005).

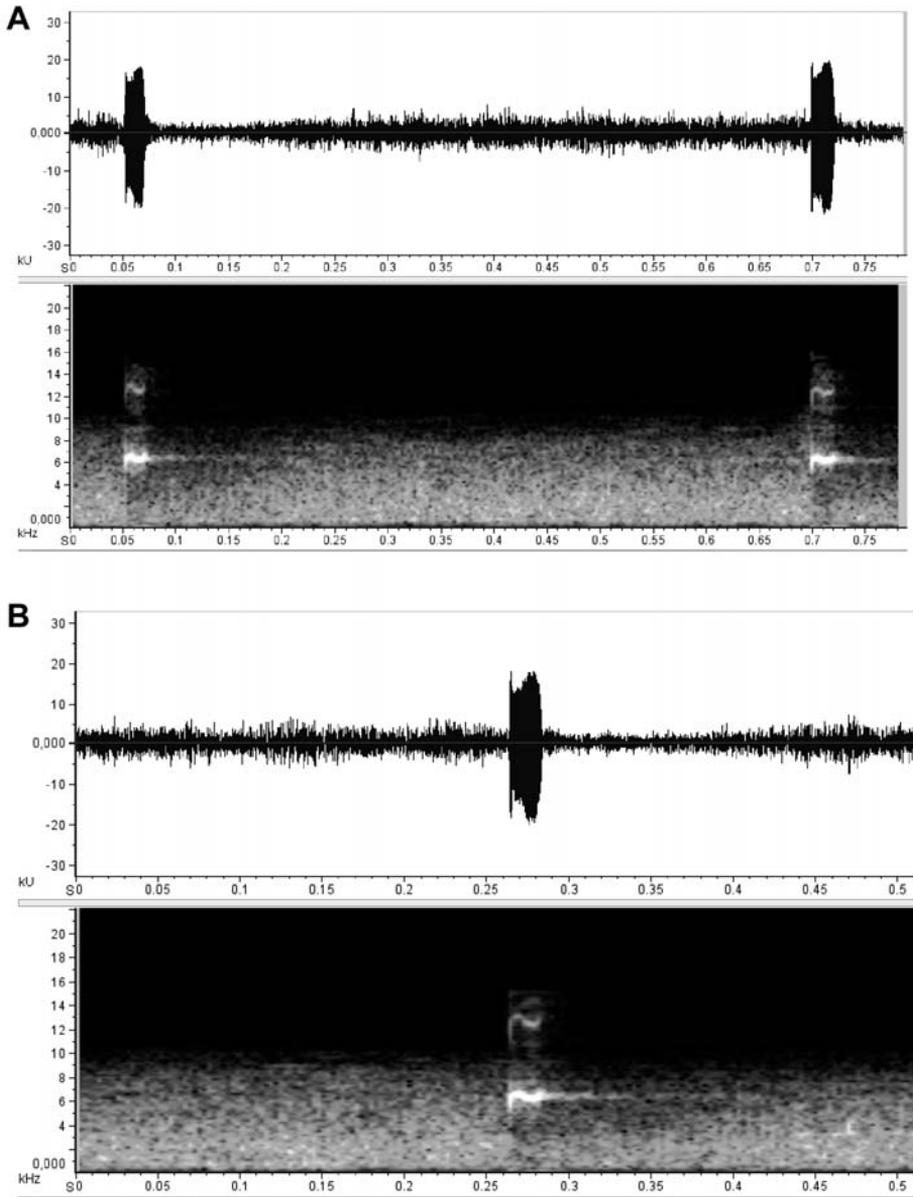


Figura 6. Oscilogramas y espectrogramas del canto de *Centrolene daidaleum* compuesto por dos notas (A) y por una nota (B), en la quebrada del Cerro Las Antenas, estado Zulia, Venezuela. Temperatura del aire 20 °C y humedad relativa 87%.

Tabla 2. Parámetros acústicos obtenidos a partir del análisis de 122 cantos de siete individuos de *Centrolene daidaleum* en la quebrada del Cerro Las Antenas, estado Zulia, Venezuela. Temperatura del aire 20 °C y humedad relativa 87%.

<i>Centrolene daidaleum</i> (n=7)					
N° notas	Parámetros numéricos	Valor	Valor	Media	DE
		Mínimo	Máximo		
1	Duración del canto (ms)	19	43	27,08	0,006
2	Duración del canto (ms)	587	7629	839	0,966
	Tiempo entre notas (ms)	519	910	620	0,068
	Duración primera nota (ms)	17	38	26	0,005
	Duración segunda nota (ms)	15	1038	46	0,129
	Frecuencia dominante (Hz)	5699	6466	6120	0,171
	Frecuencia secundaria (Hz)	11294	13077	12354	0,391
	Variación de energía (Hz)	808	2010	1316	0,26
	Tiempo entre cantos (seg)	4,23	40,48	10,385	5,297
	Cantos/minuto	3,75	10,77	6,204	2,648

1: Cantos de una nota; 2: Cantos compuestos por dos notas.

Durante el período de muestreo fueron observados 87 machos de *Hyalinobatrachium pallidum* cantando, la mayoría (83%) ubicados en la cara inferior o envés de hojas y el resto (17%) posados en el haz o cara superior de los sustratos vegetales. En orden decreciente estos individuos fueron registrados en hojas de las familias Cyclanthaceae (47,1%), Araceae (19,5%), Arecaceae (13,8%), Rubiaceae (10,3%), helechos (8%) y, finalmente, Maranthaceae (1,1%). Los machos que vocalizaban desde el envés de las hojas se encontraban, principalmente, en el tercio anterior de la hoja (63%), seguido por la parte media de la superficie foliar (31%) y en menor proporción en el tercio posterior (6%). En contraste, la mayoría de los machos que cantaban en el haz (60%) lo hacían cerca de la base de las hojas, un 33% en el tercio medio y el 7% cerca del ápice. Estos sustratos estaban ubicados desde 17 a 500 cm de altura ($\bar{X}=197\pm 88,6$), mayoritariamente sobre la lámina de agua de la quebrada (65,5%), pero también sobre el suelo (29%) o sobre troncos y rocas (5,5%) en los albardones (figura 5).

Con base a las grabaciones de nueve ejemplares de *Hyalinobatrachium pallidum* (no colectados) para un total de 96 cantos analizados fueron identificadas dos vocalizaciones estructuralmente diferentes. El 82% de los cantos estudiados correspondió a una única nota pulsada, relativamente corta, de 106 a 225 ms de duración ($\bar{X}=172,2\pm 22,94$; n= 79), conformada por 5 - 9 pulsos ($\bar{X}=7,43\pm 0,96$; n= 79) (Figura 8a), con una frecuencia dominante entre 2961 y 3642 Hz ($\bar{X}=3257\pm 0,151$) y una variación energética desde el inicio hasta el fin de la frecuencia dominante entre los 709 y 1333 Hz ($\bar{X}=984\pm 0,147$). Aparecen otras frecuencias secundarias de energía substancial (armónicos) entre los 6084 y 10385 Hz ($\bar{X}=7094\pm 1,02$) y 9200 y 10610 Hz ($\bar{X}=9999\pm 0,35$).



Figura 7. Macho adulto de *Centrolene daidaleum* cuidando una masa de huevos (Cerro Las Antenas, marzo 2009; foto F. Rojas-Runjaic).

El 18% de los cantos analizados de *H. pallidum* corresponden también a una nota única pero es mitad pulsada y mitad modulada, de 90 a 203 ms de duración ($\bar{X}=137,06 \pm 25,8$; $n= 17$). La primera porción está formada por una secuencia de 3 a 7 pulsos ($\bar{X}=3,7 \pm 1,16$) de 50 a 155 ms de duración ($\bar{X}=85,8 \pm 0,02$), a la que le sigue otra porción modulada, más corta que la anterior, de 32 a 67 ms de duración ($\bar{X}=47 \pm 0,01$) (Figura 8b). En estos casos la frecuencia dominante está entre 3083 y 3505 Hz ($\bar{X}=3566 \pm 0,1$) con una variación energética desde el inicio hasta el fin de la entre los 794 y 1232 Hz ($\bar{X}=1062; \pm 0,15$); las frecuencias secundarias aparecen entre los 6462 y 6811 Hz ($\bar{X}=6595 \pm 0,11$) y 9270 y 11057 Hz ($\bar{X}= 9891 \pm 0,4$).

En las grabaciones de la vocalización de *Hyalinobatrachium pallidum* se estimó una tasa de cantos de 3 a 7 cantos por minuto ($\bar{X}=4,66 \pm 1,26$), con un intervalo entre ellos de 0,16 y 31,53 s ($\bar{X}=14,02 \pm 5,8$; $n= 96$) (Tabla 3).

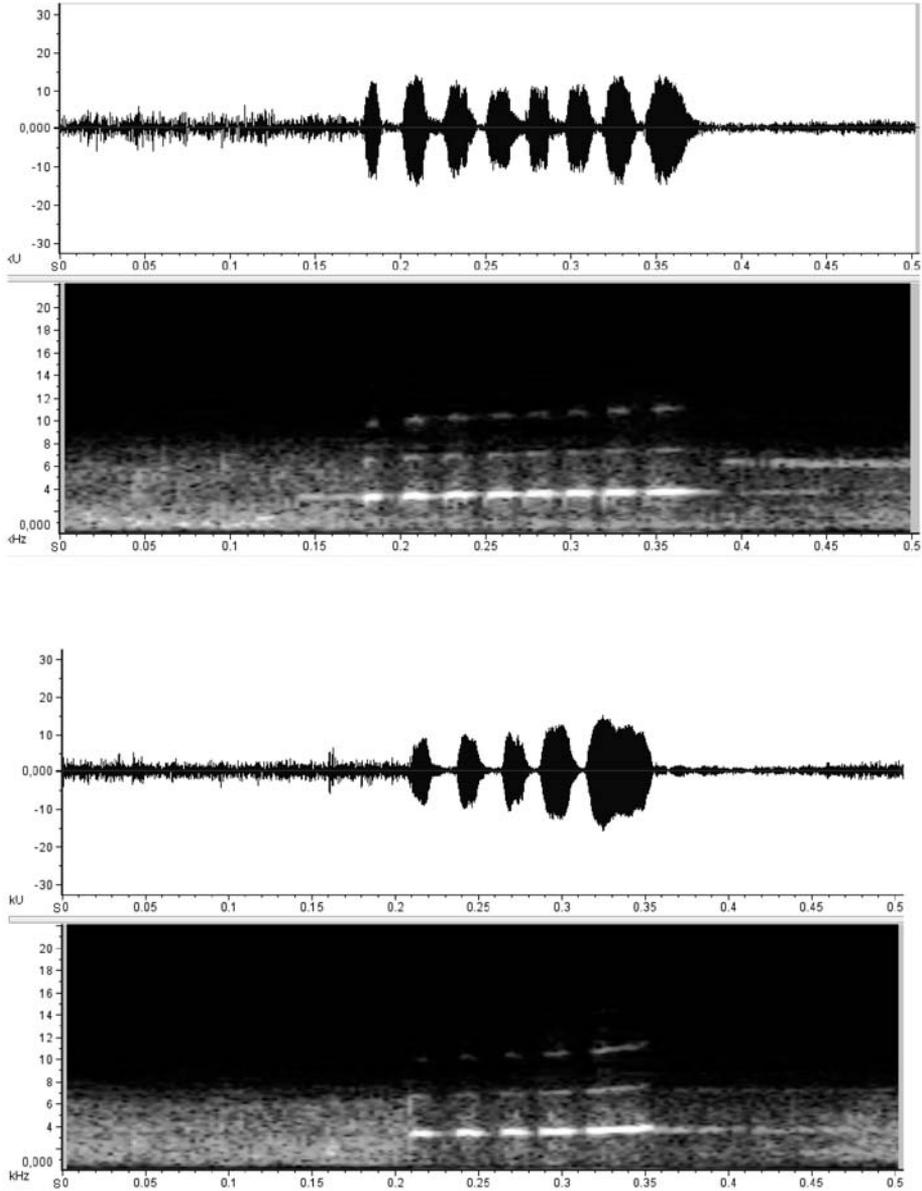


Figura 8. Oscilogramas y espectrogramas del canto pulsado (A) y pulsado-modulado (B) de *Hyalinobatrachium pallidum* en la quebrada del Cerro Las Antenas, estado Zulia, Venezuela. Temperatura del aire 20 °C y humedad relativa 87%.

Tabla 3. Parámetros acústicos de 96 cantos de nueve individuos de *Hyalinobatrachium pallidum* en la quebrada del Cerro Las Antenas, Estado Zulia, Venezuela. Temperatura del aire 20 °C y humedad relativa 87%. P= cantos pulsados; P-M= cantos pulsado-modulado.

<i>Hyalinobatrachium pallidum</i> (n=9)					
	Parámetros numéricos	Valor Mín.	Valor Máx.	Media	DE
P	Duración del canto (ms)	106	225	172,19	22,93
	# Pulsos/ nota	5	9	7,43	0,957
	Variación de energía (Hz)	709	1333	984	0,147
	Frecuencia dominante (Hz)	2961	3642	3257	0,151
	Frecuencia secundaria (Hz)	6084	10385	7094	1,015
	Frecuencia terciaria (Hz)	9200	10610	9999	0,351
P-M	Duración del canto (ms)	90	203	137,06	25,83
	# Pulsos/ nota	3	7	3,71	1,16
	Duración serie de pulsos (ms)	50	155	85,82	0,021
	Duración serie modulada (ms)	32	67	47	0,009
	Variación de energía (Hz)	794	1232	1062	0,148
	Frecuencia dominante (Hz)	3083	3505	3266	0,102
	Frecuencia secundaria (Hz)	6462	6811	6595	0,114
	Frecuencia terciaria (Hz)	9270	11057	9891	0,402
	Tiempo entre cantos (seg)	0,16	31,53	14,02	5,745
	Cantos/minuto	2,85	6,54	4,66	1,255

Las masas de huevos de *Hyalinobatrachium pallidum* se encontraron en la cara inferior o envés de hojas (100 nidadas), y solo una puesta fue observada en el haz. Estaban principalmente en hojas de Cyclanthaceae (56%), seguido de Araceae (17%), Arecaceae (16%), Rubiaceae (6%) y, finalmente, helechos (5%). La mayoría de estos nidos se disponían en el tercio anterior de la hoja próxima al ápice (47% de las masas de huevos), luego en el tercio medio de la superficie foliar (37%) y, unas pocas cerca de la base de la hoja. Colgaban desde 30 a 500 cm de altura ($\bar{X}=191,4 \pm 81,5$; n= 101), la mayoría directamente sobre el agua (55% de los casos), pero también sobre el suelo (37%) o rocas y troncos (8%) en los albardones de la quebrada.

Las nidadas de *Hyalinobatrachium pallidum* reunían un promedio de 22,3 huevos/nido (1-33; ± 6). El 56% están custodiadas por el macho, cubriéndolas total o parcialmente con su cuerpo durante la noche (figura 9) y permaneciendo en zonas cercanas del follaje en horas diurnas. El 75% de los nidos cuidados correspondían a una única masa de huevos, mientras que en el 25% restante el macho protegía dos o tres nidadas.

El 13% de las masas de huevos de *H. pallidum* presentaban signos de depredación, parasitismo y/o desecación. En la mitad de estas nidadas “no sanas” se observó remoción de huevos en patrones irregulares, posiblemente por depredación de artrópodos (parasitismo con larvas y adultos del orden Diptera); las otras mostraban huevos con irregularidades en el desarrollo o notable disminución del vitelo aparentemente por desecación o condiciones poco húmedas.



Figura 9. Macho adulto de *Hyalinobatrachium pallidum* cuidando una masa de huevos (Cerro Las Antenas, Abril 2009; foto F. Rojas-Runjaic).

Discusión

La biología y comportamiento reproductivo de los centrolénidos son rasgos particularmente llamativos e interesantes de este grupo de anuros neotropicales. Algunos de sus atributos (p. j. vocalizaciones, sitios de canto y puesta de nidadas, cuido parental, comportamiento de combate) no solo han sido utilizados en la caracterización de las especies o grupos, sino también en la diagnosis de jerarquías taxonómicas superiores (Bolívar *et al.* 1999, Cisneros-Heredia y McDiarmid 2007, Guayasamin *et al.* 2009, Señaris y Ayarzagüena 2005). Más allá de observaciones puntuales o anecdóticas, menos de un tercio del total de especies de ranas de cristal posee alguna información sobre su biología reproductiva mostrando, sin embargo, una variedad y combinaciones de características quizás tan elevada como la propia riqueza de la familia. Así, por ejemplo, la propuesta de considerar el comportamiento de combate como un carácter en la discriminación intergenérica (Bolívar *et al.* 1999) o a nivel sub familiar (Guayasamin *et al.* 2009) queda comprometido por recientes observaciones sobre interacciones más elaboradas y mixtas –que incluyen tanto lucha en posición tipo amplexo como lucha vientre a vientre– en especies como *Hyalinobatrachium fleischmanni* (Delia *et al.* 2010), *Espadarana prosoblepon*, *Sachatamia ilex* y

Centrolene daidaleum (Rojas-Runjaic y Cabello 2011). Igual podría decirse de la utilización de caracteres estructurales y espectrales de los cantos para conformar grupos de especies (Señaris y Ayarzagüena 2005) a la luz de los recientes aportes en la diversidad y variación de vocalizaciones en centrolénidos (Castroviejo-Fisher *et al.* 2007, Catenazzi *et al.* 2009, Dautel *et al.* 2011, Kubicki 2007).

Los machos de los centrolénidos vocalizan desde la vegetación, musgo o rocas adyacentes a cuerpos de agua lóticos, pero unas pocas especies también lo hacen en ambientes lénticos (charcas, pequeñas lagunas, bromelias terrestres); por lo general las masas de huevos son depositadas en estos mismos sitios de canto (Cisneros-Heredia y McDiarmid 2007, Guayasamin *et al.* 2009, Señaris y Ayarzagüena 2005, Kubicki 2007). La mayoría de las observaciones muestran que los miembros de la subfamilia Centroleninae cantan y depositan sus huevos en el haz de las hojas (ver excepciones en Guayasamin *et al.* 2009), mientras que los Hyalinobatrachinae lo hacen usualmente desde el envés. Sin embargo este patrón general presenta importantes variaciones y los *Hyalinobatrachium* pueden alternar el sitio de canto (haz-envés de hojas) como lo muestran los resultados obtenidos en este estudio para *Hyalinobatrachium pallidum* y otras observaciones en *H. chirripoi*, *H. colymbiphyllum*, *H. fleischmanni*, *H. guairepanensis*, *H. talamancae*, *H. valeroi* y *H. virovittatum* (Delia *et al.* 2010, Kubicki 2004, 2007; Señaris y Ayarzagüena 2005, Starrett y Savage 1973, Vockenhuber *et al.* 2008). Por su parte *Hyalinobatrachium taylori* vocaliza desde el haz de las hojas y coloca las masas de huevos en ambas caras de la lámina foliar (Kok y Castroviejo-Fisher 2008, Señaris y Ayarzagüena 2005). Delia *et al.* (2010) presentan una interesante variación geográfica del comportamiento reproductivo en diferentes poblaciones de *Hyalinobatrachium fleischmanni*, aparentemente ligada a condiciones climáticas y presencia del murciélago depredador de ranas *Trachops cirrhosus*. Consiguen que en localidades de bosques secos con una estacionalidad bien marcada (vs. bosques húmedos) los machos de *H. fleischmanni* vocalizan equitativamente desde el haz o el envés de las hojas y presentan, así mismo, tasas de cuidado parental significativamente más altas; en las regiones donde *H. fleischmanni* y el murciélago ocurren en simpatria, tanto los machos en vocalización como las masas de huevos fueron más frecuentes en el envés de las hojas, suponiendo un menor riesgo de depredación.

Las observaciones de la comunidad de centrolénidos en el Cerro Las Antenas - *Centrolene daidaleum* y *H. pallidum* - muestran diferenciación entre las características estructurales y temporales de sus vocalizaciones, los lugares de canto y oviposición (haz o envés de hojas) incluyendo selección del sustrato vegetal (taxa y superficie foliar), además de cierta segregación vertical en la altura de los lugares de vocalización. De modo general estas diferencias acústicas y espaciales han sido mencionadas en otras comunidades sencillas de ranas de cristal (2 ó 3 especies) en la Cordillera Andina y la Guayana de Venezuela (Señaris y Ayarzagüena 2005), Guayana Francesa (Lescure y Marty 2000), Guyana (Kok y Castroviejo-Fisher 2008), Ecuador (Catenazzi *et al.* 2009) y Bolivia (Márquez *et al.* 1996). Es posible que en comunidades más diversas la diferenciación sea aún más marcada (p. j. segregación vertical, temporal) o incluya

comportamientos reproductivos más complejos (p. j. vocalización desde diferentes sitios –en movimiento–, coros múltiples, colocación de nidadas en sitios diferentes al del canto, etc.).

Son escasas las descripciones detalladas de las vocalizaciones reproductivas de la familia Centrolenidae, alrededor del 25% del total de especies conocidas, y más aún las variaciones o modificaciones del canto relacionadas con la presencia de machos y hembras coespecíficas, depredadores, condiciones ambientales o de combate (ver síntesis en Señaris y Ayarzagüena 2005, Castroviejo-Fisher *et al.* 2007, Catenazzi *et al.* 2009, Kok y Kalamandeen 2008, Dautel *et al.* 2011). En nuestras observaciones las variaciones en el número de notas en los cantos de *Centrolene daidaleum* parecen deberse a la molestia de la luz de las linternas o cercanía del observador durante el momento de la grabación, quedando solo una nota y sin variación en los atributos espectrales. Parece haber otra emisión de cantos en esta especie, pues Rojas-Runjaic y Cabello (2011) mencionan que durante el combate entre machos coespecíficos, *C. daidaleum* emite un “preep” de tono bajo diferenciable a simple oído del típico canto reproductivo de una o dos notas “peep” más corto y de mayor tono.

Las vocalizaciones reproductivas del grupo *Hyalinobatrachium fleischmanni* son de una sola nota (salvo la inusual vocalización de *H. taylori* que tiene 5-8 notas) (Señaris y Ayarzagüena 2005, Castroviejo-Fisher *et al.* 2007), desde moduladas en amplitud y/o frecuencia hasta modulada-pulsada con o sin incrementos y descensos en la frecuencia. Dentro de este grupo de especies afines, el canto de *H. pallidum* del Cerro Las Antenas (1430 msnm) se diferencia del de *H. tatayoi* –también presente en la Sierra de Perijá– por ser totalmente pulsado y de mayor duración además de tener, en general, una frecuencia dominante menor; la variación observada en el 18% de los cantos estudiados en *H. pallidum* (una nota mitad pulsada y mitad modulada) se parece estructuralmente al de *H. tatayoi* salvo por su menor frecuencia fundamental. Las características generales del canto de una nota pulsada de *H. pallidum* del Cerro Las Antenas se asemejan a las descritas por Señaris y Ayarzagüena (2005) para la localidad tipo de la especie, identificación confirmada por las comparaciones en las características morfológicas y morfométricas externas con material de la localidad tipo, así como por análisis moleculares (Castroviejo-Fisher comun. pers.). Es así como el reconocimiento específico de los cantos de las ranas de cristal resulta ideal no solo en la identificación de los taxones, sino también para estudios poblacionales y de monitoreo de estas especies arborícolas y de difícil observación debido a su pequeño tamaño y coloración críptica; la información básica para estimar abundancias relativas o densidades pueden ser registrada más fácil y efectivamente como lo demuestran nuestros resultados comparativos entre el REV y la transecta auditiva.

Otro aspecto relativo a la biología reproductiva de los centrolénidos especialmente interesante es la frecuencia, tipo y combinación de comportamientos en el cuidado de las masas de huevos. Guayasamin *et al.* (2009) consideraron el cuidado paterno de las masas de huevos como una homología primaria de los Hyalinobatrachinae. Es posible que, en algunos casos, la presencia cercana del macho a las masas de huevos no se deba

más que a la fidelidad territorial a sitios de alta calidad para el canto/oviposición; en contraste este comportamiento pudiera servir para incrementar la sobrevivencia de la progenie ya bien por la defensa activa contra posibles depredadores y/o por la hidratación de los huevos evitando la mortalidad asociada a la desecación como ha sido señalado para *Hyalinobatrachium colymbiphylum*, *H. fleischmanni* y *H. valeroi* (Delia *et al.* 2010, Drake y Ranvestel 2005, Vockenhuber *et al.* 2008, 2009). Algo más de la mitad de las masas de huevos de *Centrolene daidaleum* e *Hyalinobatrachium pallidum* observadas en nuestro estudio eran atendidas total o parcialmente por machos; *C. daidaleum* custodiaba sus puestas tanto de día como de noche, tapándolas totalmente con su cuerpo (aparentemente hidratándolos) mientras que *H. pallidum* solo fue observado exhibiendo este comportamiento durante la noche. En ambos casos entre el 12-13% de las nidadas fueron clasificadas como “no sanas”, aún cuando la depredación apareció como de menor importancia en el caso de *C. daidaleum* (mayor pérdida por remoción de huevos por lluvias o aumento del caudal de la quebrada) en contraste con las puestas depredadas y/o deshidratadas de *H. pallidum*. Este estudio no permitió evaluar el beneficio de este comportamiento en la sobrevivencia de los huevos de ambas especies, por lo cual sugerimos continuar el monitoreo de esta comunidad de centrolénidos, además de explorar las variaciones en sitios de cantos y puestas en relación a parámetros climáticos e interacciones depredador/presas.

Agradecimientos. Agradecemos a Alfonso Prisco (LUZ), Luissyneth Negrette (LUZ), Pedro Cabello (MHNLS), Kipsy Herrera (MHNLS), Fernando Rojas-Runjaic (MHNLS) y Paúl Granado (IVIC-Zulia) por su colaboración y gran ayuda en los trabajos de campo en la Sierra de Perijá durante el período 2008 - 2009. Al Museo de Historia Natural de La Salle, Laboratorio de Ecología General de La Universidad del Zulia y el Museo de Biología de La Universidad del Zulia por facilitar sus instalaciones durante el análisis y procesamiento de datos. A Santiago Castroviejo-Fisher y Fernando Rojas-Runjaic por sus comentarios y aportes al manuscrito.

Bibliografía.

- BOLÍVAR, W., T. GRANT, T. Y L. A. OSORIO. 1999. Combat behavior in *Centrolene buckleyi* and other centrolenid frogs. *Alytes* 16: 77-83.
- CASTROVIEJO-FISHER, S., J. AYARZAGÜENA Y C. VILÀ. 2007. A new species of *Hyalinobatrachium* (Centrolenidae: Anura) from Serranía de Perijá, Venezuela. *Zootaxa* 1441: 51-62.
- CASTROVIEJO-FISHER, S., J. C. SEÑARIS, J. AYARZAGÜENA Y C. VILÀ. 2008. Resurrection of *Hyalinobatrachium orocostale* and notes on the *Hyalinobatrachium orientale* species complex (Anura: Centrolenidae). *Herpetologica* 64: 472-484.
- CASTROVIEJO-FISHER, S., J. M. GUAYASAMIN Y P. KOK. 2009a. Species status of *Centrolene lema* Duellman and Señaris, 2003 (Amphibia: Centrolenidae) revealed by Integrative Taxonomy. *Zootaxa* 1980: 16-28.
- CASTROVIEJO-FISHER, S., J. M. PADIAL, J. C. CHAPARRO, R. AGUAYO E I. DE LA RIVA. 2009b. A new species of *Hyalinobatrachium* (Anura: Centrolenidae) from the Amazonian slopes of the central Andes with comments on the diversity of the genus in the area. *Zootaxa* 2143: 24-44.

- CASTROVIEJO-FISHER, S., J. MORAVEC, J. APARICIO, M. GUERRERO-REINHARD Y G. CALDERÓN. 2011. DNA taxonomy reveals two new species records of *Hyalinobatrachium* (Anura: Centrolenidae) for Bolivia. *Zootaxa* 2798: 64-68.
- CATENAZZI, A., L. O. RODRIGUEZ Y M. A. DONNELLY. 2009. The advertisement calls of four species of glassfrogs (Centrolenidae) from southeastern Peru. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 44(2): 83-91.
- CISNEROS-HEREDIA, D. F. Y R. W. MCDIARMID. 2007. Revision of the characters of Centrolenidae (Amphibia: Anura: Athesphatanura), with comments on its taxonomy and the description of new taxa of glassfrogs. *Zootaxa* 1572: 1-82.
- DELIA, J., D. F. CISNEROS-HEREDIA, J. WHITNEY Y R. MURRIETA-GALINDO. 2010. Observations on the reproductive behavior of a Neotropical Glassfrog, *Hyalinobatrachium fleischmanni* (Anura: Centrolenidae). *South American Journal of Herpetology* 5: 1-12.
- DAUTEL, N., A. L. SALGADO MALDONADO, R. ABUZA, H. IMBA, K. GRIFFIN Y J. M. GUAYASAMIN. 2011. Advertisement and combat calls of the glass frog *Centrolene lynchi* (Anura: Centrolenidae), with notes on combat and reproductive behaviors. *Phyllomedusa* 10(1): 31-43.
- DRAKE, D. L. Y A. W. RANVESTEL. 2005. *Hyalinobatrachium colymbiphyllum* (glass frog). Egg mass defense. *Herpetological Review* 36: 434.
- GUAYASAMIN, J. M., S. CASTROVIEJO-FISHER, L. TRUEB, J. AYARZAGÜENA, M. RADA Y C. VILÁ. 2008. Phylogenetic relationships of glassfrogs (Centrolenidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 574-595.
- GUAYASAMIN, J. M., S. CASTROVIEJO-FISHER, L. TRUEB, J. AYARZAGÜENA, M. RADA Y C. VILÁ. 2009. Phylogenetic systematic of glassfrogs (Amphibia: Centrolenidae) and their sister taxon *Allophryne ruthveni*. *Zootaxa*. 2100: 1-97.
- HAWLEY, T. 2006. Embryonic development and mortality in *Hyalinobatrachium pulveratum* (Anura: Centrolenidae) of south-western Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 22:731-734.
- INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGÍA E HIDROLOGÍA. 2009. Registro de precipitaciones de La estación Lajas-El Ranchón (1997-2005). [On-line]. Disponible en: <http://www.inameh.gob.ve/> (Descargado el 12 de junio de 2009).
- KOK, P. J. R. Y S. CASTROVIEJO-FISHER. 2008. Glassfrogs (Anura: Centrolenidae) of Kaieteur National Park, Guyana, with notes on the distribution and taxonomy of some species of the family in the Guiana Shield. *Zootaxa* 1680: 25-53.
- KOK, P. J. R. Y M. KALAMANDEEN. 2008. *Introduction to the Taxonomy of the Amphibians of Kaieteur National Park, Guyana*. Abc Taxa Volumen 5, Brussels. 278 pp.
- KUBICKI, B. 2007. *Ranas de vidrio de Costa Rica / Glass frogs of Costa Rica*. Editorial INBio, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 304 pp.
- LESCURE, J. Y C. MARTY. 2001 "2000". *Atlas des Amphibiens de Guyane*. SPN/MNHN, Paris, Patrimoines Naturels 45. 388 pp.
- MÁRQUEZ, R., I. DE LA RIVA Y J. BOSCH. 1996. Advertisement calls of three glass frogs from the Andean forest (Amphibia: Centrolenidae). *Journal of Herpetology* 6: 97-99.
- MCDIARMID, R. 1975. Glass frog romance along a tropical stream. *Terra. Los Angeles County Museum*. 13:14-18.
- PADIAL, J. M., S. CASTROVIEJO-FISHER, J. KÖHLER, C. VILÁ, C., J. C. CHAPARRO e I. DE LA RIVA. 2009. Deciphering the products of evolution at the species level: the need for an integrative taxonomy. *Zoologica Scripta* 38: 431-447.

- RESTREPO, J. Y L. NARANJO. 1999. Ecología reproductiva de una población de *Cochranella ignota* (Anura: Centrolenidae). *Revista de la Academia de Ciencias Naturales de Colombia* 86: 49.
- ROJAS-RUNJAIC, F. J. M. Y P. CABELLO. 2011. *Centrolene daidaleum* (Ruiz-Carranza & Lynch, 1991) (Anura, Centrolenidae): A glassfrog with primitive and derived combat. *Zootaxa* 2833: 60-64.
- ROJAS-RUNJAIC, F., E. INFANTE-RIVERO, J. C. SEÑARIS Y P. CABELLO. 2010. Amphibia, Anura, Centrolenidae, *Centrolene daidaleum* (Ruiz-Carranza and Lynch, 1991): First record for Venezuela, new altitudinal record, and distribution map. *Ckeck List: Journal of species lists and distribution* 6(3): 460-462.
- RUEDA, J. V., F. CASTRO Y C. CORTÉS. 2006. Técnicas para el inventario y muestreo de anfibios: Una compilación. Pp. 135-172. *En*: Angulo, A., J. V. Rueda-Almonacid, J. V. Rodríguez-Mahecha, y E. La Marca (Eds.), *Técnicas de Inventario y Monitoreo para los Anfibios de la Región Tropical Andina*. Conservación Internacional: Serie Manuales de Campo. Bogotá-Colombia.
- SEÑARIS, J. C Y J. AYARZAGÜENA. 2005. Revisión taxonómica de la familia Centrolenidae (Amphibia: Anura) de Venezuela. Publicaciones del Comité Español del Programa Hombre y Biosfera – Red IberoMab de la UNESCO, Sevilla, España. 337p.
- STARRETT, P. Y J. M. SAVAGE. 1973. The systematic status and distribution of Costa Rican glassfrogs, genus *Centrolenella* (Family Centrolenidae), with description of a new species. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 72: 57-78.
- VOCKENHUBER, E. A., W. HÖDL Y U. KARPFEN. 2008. Reproductive behavior of the glass frog *Hyalinobatrachium valeroi* (Anura: Centrolenidae) at the tropical stream Quebrada Negra (La Gamba, Costa Rica). *Stapfia* 88: 335-348.
- VOCKENHUBER, E. A., W. HÖDL Y A. AMÉZQUITA. 2009. Glassy fathers do matter: egg attendance embryonic survivorship in the glass frog *Hyalinobatrachium valeroi*. *Journal of Herpetology* 43(2): 340-344.

Recibido: septiembre 2011

Aceptado: diciembre 2011

Arlene Cardozo Urdaneta¹ y J. Celsa Señaris²

¹ Dirección de Investigación. Asociación civil sin fines de lucro Vida y Mar. Maracaibo, Edo Zulia, Venezuela. arlenecardozo@gmail.com

² Museo de Historia Natural La Salle. Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Caracas, Venezuela. celsisenaris@gmail.com. Dirección actual: Laboratorio de Ecología y Genética de poblaciones, Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Apartado 21827, Caracas, 1010-A, Venezuela. jsenaris@ivic.gob.ve

