



Descripción del canto de anuncio del sapo hojarasquero *Rhaebo haematiticus* (Cope, 1862) del suroccidente del Chocó Biogeográfico

Diego Batallas & Mario H. Yáñez-Muñoz

To cite this article: Diego Batallas & Mario H. Yáñez-Muñoz (2020): Descripción del canto de anuncio del sapo hojarasquero *Rhaebo haematiticus* (Cope, 1862) del suroccidente del Chocó Biogeográfico, Neotropical Biodiversity, DOI: [10.1080/23766808.2019.1706399](https://doi.org/10.1080/23766808.2019.1706399)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/23766808.2019.1706399>



© 2020 The Author(s). Published by Informa UK Limited, trading as Taylor & Francis Group.



Published online: 06 Jan 2020.



Submit your article to this journal [↗](#)



Article views: 777



View related articles [↗](#)



View Crossmark data [↗](#)

Descripción del canto de anuncio del sapo hojarasquero *Rhaebo haematiticus* (Cope, 1862) del suroccidente del Chocó Biogeográfico

Diego Batallas ^{a,b} and Mario H. Yáñez-Muñoz ^b

^aDepartamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución de la Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España; ^bInstituto Nacional de Biodiversidad, Quito, Ecuador

ABSTRACT

This note describes the advertisement calls of *Rhaebo haematiticus*, recorded in Tobar Donoso, province of Carchi–Ecuador, providing for the first time a quantitative analysis of its spectral and temporal variables. The calls of three populations were analyzed and compared with calls of *Rhaebo blombergi* and *Rhaebo guttatus*, two species of the genus *Rhaebo* present in Ecuador for which acoustic descriptions were available. The results indicate unique interspecific features and intraspecific variations in the advertisement calls, which should suggest the revision of the *R. haematiticus* as a complex of cryptic species.

RESUMEN

Esta nota describe los cantos de anuncio de *Rhaebo haematiticus* grabados en Tobar Donoso, provincia del Carchi Ecuador, proporcionando por primera vez un análisis cuantitativo de sus variables espectrales y temporales. Se analizaron los cantos de tres poblaciones y comparó con los cantos de *Rhaebo blombergi* y *Rhaebo guttatus*, dos especies del género *Rhaebo* presentes en Ecuador del que se disponía de una descripción acústica. Los resultados indican rasgos únicos a nivel interespecífico y variaciones intraespecíficas del canto de anuncio, lo que sugeriría la revisión de que *R. haematiticus* como un complejo de especies crípticas.

ARTICLE HISTORY

Received 12 October 2018
Accepted 16 December 2019

KEYWORDS

Calls; behaviour; intraspecific variation; spectral variables; temporal variables

PALABRAS CLAVE

Cantos; comportamiento; variación intraespecífica; variables espectrales; variables temporales

El sapo hojarasquero *Rhaebo haematiticus* (Cope, 1862; Figura 1) es un anuro de hábitos crepusculares y nocturnos [1,2] que se encuentra distribuido desde el este de Honduras hasta el noroccidente de Ecuador, en un rango que va de 0 a 1300 m.s.n.m, pasando por las vertientes del Atlántico, cordilleras del Caribe y vertientes del Pacífico [3,4]. En Ecuador esta especie ha sido registrada en las provincias de Carchi, Esmeraldas, Imbabura, Los Ríos, Manabí, Pichincha y Santo Domingo de los Tsáchilas, en un rango de distribución inferior a los 1300 m [2,5].

La comunicación acústica es el rasgo más conspicuo y representativo de los anuros, siendo clasificado de acuerdo al contexto social y función específica en diferentes tipos de cantos [6]. Uno de los más característicos y representativos es el canto de anuncio, el mismo que es emitido para anunciar receptividad sexual, tamaño de un individuo y posición en un territorio [7]. Actúa como un mecanismo de aislamiento reproductivo, siendo un rasgo de mucha utilidad en la identificación de especies, especialmente complejos crípticos [8,9].

En *Rhaebo haematiticus* se han desarrollado diferentes estudios que han generado información de diferente índole e.g. [10–13]. Sin embargo, no existe una descripción formal de canto. En el presente estudio describimos por primera vez el canto de anuncio de

R. haematiticus, analizando de manera cuantitativa sus variables espectrales y temporales.

Las grabaciones fueron obtenidas el 3 de septiembre del 2009 por Mario H. Yáñez-Muñoz y Luis Oyagata C, en la localidad de Tobar Donoso, (1°05'35.32''N, 78°28'51.66''O; 256 m); parroquia Tobar Donoso, cantón Tulcán, provincia del Carchi–Ecuador. El área pertenece al piso zoogeográfico Tropical Noroccidental [14] y a la formación vegetal de Bosque siempre verde de tierras bajas del Chocó [15].

Los cantos fueron registrados con una grabadora de cassette Sony® Walkman professional WM–D6C conectada a un sistema modular Sennheiser® K6-C, acoplado a un micrófono de cabezal Sennheiser® (ME 66) 40–20000 Hz ±2,5dB, a una distancia de 1m aproximadamente del macho emisor. Las grabaciones se realizaron en horas de la tarde (16:00–18:00 h), utilizando transectos auditivos y localizando el individuo mediante un encuentro visual directo, siguiendo el foco de emisión [16,17]

Previo al análisis, las grabaciones fueron digitalizadas en formato PCM–wav a una frecuencia de muestreo de 44.1 kHz y 16 “bits” de resolución, utilizando una grabadora digital Olympus® LS-100 como sistema de entrada, generando una conexión por medio de un cable estéreo doble jack de 3.5 mm al sistema de salida o casetera. En la edición de los archivos digitales se utilizó el programa



Figura 1. Macho adulto de *Rhaebo haematiticus*, colectado en la localidad de Tobar Donoso Carchi–Ecuador, DHMECN6566. Fotografía: Mario Yáñez-Muñoz.

Adobe Audition® CS6. En los análisis se utilizó el programa Raven Pro®1.4 [18], con una ventana de Hann al 80% de superposición y 512 puntos de resolución de la transformación rápida de Fourier (FFT). Para graficar los oscilogramas y espectrogramas se utilizó el programa R versión 3.5.3 [19], por medio del paquete seewave versión 2.1.3 [20], importando los archivos audio en formato WAV, con la ayuda del paquete tunerR versión 1.3.3 [21]

Se analizó una muestra de 13 cantos *in situ* correspondientes al individuo DHMECN 6567 (LRC 49mm). El bajo tamaño de la muestra se debió a las difíciles condiciones de grabación y principalmente al diseño de la metodología, que fue focalizado hacia el registro de la diversidad y no hacia el estudio de la comunicación acústica. Se analizó los siguientes parámetros acústicos: (1) Frecuencia dominante; (2) Armónicos; (3) Duración de los cantos; (4) Intervalos entre cantos; (5) cantos/minuto; (6) Notas/canto; (7) Duración de las notas; (8) Intervalos entre notas; (9) Notas/segundo. Las definiciones y mediciones realizadas en los parámetros acústicos, se siguieron según los términos de Cocroft & Ryan [22], Angulo et al. [8], Díaz & Cádiz [23], Köhler et al. [24] y Sueur [25]. A más de ello se analizaron y compararon con los cantos de anuncio de *R. haematiticus* correspondientes a la base digital Macaulay Library® (<https://www.macaulaylibrary.org/>), obtenidas por Roy W. McDiarmid© en la localidad de Patricia Pilar, provincia de Pichincha–Ecuador y en Costa Rica, con los códigos ML 201448–21738 respectivamente.

Con las variables analizadas se calcularon medidas de tendencia central (medias) y de dispersión

(máximo, mínimo, y desviación estándar) que se representaron con diagramas de cajas y bigotes. En los diagramas se utilizó la función “boxplot” del programa R versión 3.5.3 [19]

El espécimen de referencia fue sacrificado según las recomendaciones de Chen & Combs [26] y preservado según los protocolos de Simmons [27]. El espécimen colectado se encuentra depositado en la División de Herpetología del Instituto Nacional de Biodiversidad, Quito, Ecuador y los cantos grabados, se encuentran depositados en la en la Fonoteca Zoológica (www.fonozoo.com) del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid, España, bajo el código FZ 11928.

El canto de *Rhaebo haematiticus* es un sonido tonal con frecuencias de modulación ascendente. Tiene una frecuencia dominante (que coincide con la fundamental) de 2.06–2.41 kHz (2.30 ± 0.06 ; $N = 312$), presentando entre 4–6 parciales armónicos, en un rango de frecuencias que va de 3.89–16.44 kHz. Tiene una duración promedio de 496–8262 ms (5097 ± 2485.94 ; $N = 13$) y son emitidos a intervalos de 4636–18298 ms (8726.36 ± 4207.99 ; $N = 13$), con una tasa de 2.84–9.61 cantos/minuto (5.03 ± 2.07 ; $N = 13$). Cada canto está conformado por 3–42 notas (26.92 ± 13.90 ; $N = 13$), con una duración de 53–88 ms (78.49 ± 6.18 ; $N = 350$), con intervalos de 43–1072 ms (118.07 ± 94.99 ; $N = 350$), y una tasa de 0.85–8 notas/segundo (5.87 ± 1.55 ; $N = 350$; **Tabla 1**). La peculiaridad del canto de *R. haematiticus*, radica en la temporalidad de sus notas, debido a intervalos disímiles (141–1072 ms) creando cierta separación de tiempo de un patrón uniforme, dando el aspecto de ser emitidas en series de notas. (**Figura 2**).

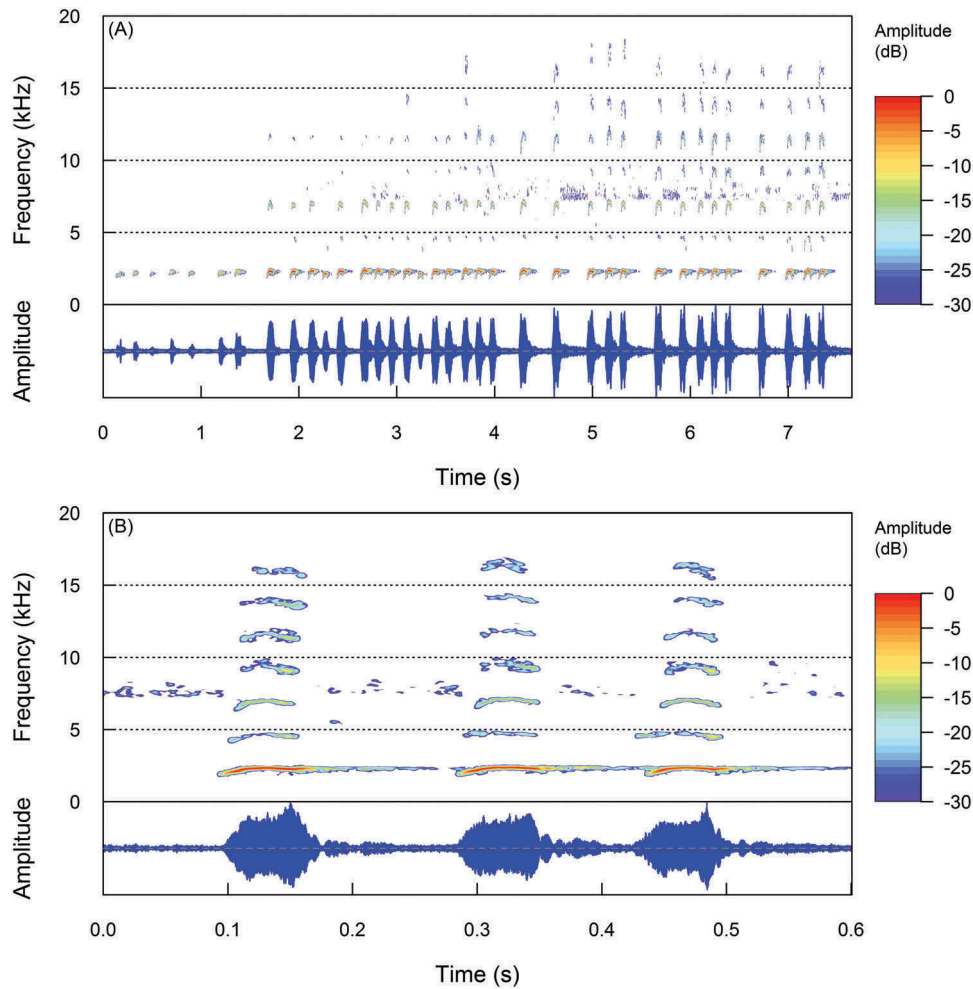


Figura 2. Oscilogramas y espectrogramas del canto de *Rhaebo haematiticus*. A = canto completo. B = detalle de tres notas. Perteneciente al espécimen DHMECN 6567 (localidad Tobar Donoso Carchi–Ecuador, LRC 49mm).

En comparación con los cantos de anuncio de las poblaciones de *R. haematiticus* de Pichincha–Ecuador (ML 201448) y Costa Rica (ML 212738), difieren levemente a nivel de sus valores espectrales, con una frecuencia dominante y rango de parciales armónicos parecidos, siendo mayor en el de Costa Rica y menor en el de Pichincha (Figura 3(a)). A nivel de sus valores temporales, el canto de anuncio de la población de Tobar donoso, Carchi–Ecuador, es de menor duración, de intervalos más largos y menor número de notas (Figura 3(b–d)), con una mayor emisión de cantos y notas en los cantos de anuncio de la población de Costa Rica (Figura 3(e,f)). Las variables

espectrales y temporales de *R. haematiticus* de Pichincha–Ecuador (ML 201448) y Costa Rica (ML 212738) los presentamos en la Tabla 1.

En el presente estudio se da a conocer por primera vez un análisis cuantitativo de los diferentes parámetros del canto de anuncio de *Rhaebo haematiticus*. Con anterioridad se han presentado definiciones cualitativas, mencionando que el canto de anuncio es desconocido y especulando la posibilidad que sean cantos de liberación [3,28]. Sin embargo, los cantos de liberación son emitidos por machos o hembras ante la indisposición del amplexus (en la mayoría de casos, ante un amplexus

Tabla 1. Estadística descriptiva utilizada en los análisis acústicos de los cantos de *Rhaebo haematiticus*. Las abreviaturas utilizadas en los parámetros corresponden a: kHz = Kilohercios, ms = milisegundos. De los valores calculados se detalla la mínima, máxima; promedio y desviación estándar entre paréntesis. En la muestra analizada, se detalla: número de especímenes/cantos/notas.

Parámetro	DHMECN 6567 Carchi N = 1/13/350	ML 201448 Pichincha N = 1/8/468	ML 212738 Costa Rica N = 1/5/359
Frecuencia dominante (kHz)	2.06 2.41 (2.30 ± 0.06)	1.57 2.41 (2.16 ± 0.09)	2.17 2.59 (2.48 ± 0.06)
Parciales armónicos (kHz)	4–6	5–6	5–6
Rango de armónicos (kHz)	3.89–16.44	4.05–15.28	4.83–17.21
Duración de los cantos (ms)	496 8262 (5097 ± 2485.94)	7255 12,570 (9562.63 ± 1859.29)	2883 17,608 (11,087.6 ± 5665.97)
Intervalos entre cantos (ms)	4636–18,298 (8726.36 ± 4207.99)	4674–7575 (5703.28 ± 1015.45)	1744–8229 (3848.25 ± 3001.48)
Cantos/minuto	2.84–9.61 (5.03 ± 2.07)	3.48–4.57 (3.91 ± 0.41)	2.67–12.13 (6.91 ± 4.80)
Notas por Canto	3–42 (26.92 ± 13.90)	39–75 (58.25 ± 12)	19–103 (72.20 ± 35.20)
Duración de las notas (ms)	53–88 (78.49 ± 6.18)	45–120 (73.72 ± 6.51)	35–68 (58.91 ± 3.93)
Intervalos entre notas (ms)	43–1072 (118.07 ± 94.99)	36–695 (94.78 ± 52.04)	60–787 (94.80 ± 42.22)
Notas/segundo	0.85–8 (5.87 ± 1.55)	1.30–8.13 (6.27 ± 0.99)	1.17–8.54 (6.58 ± 0.86)

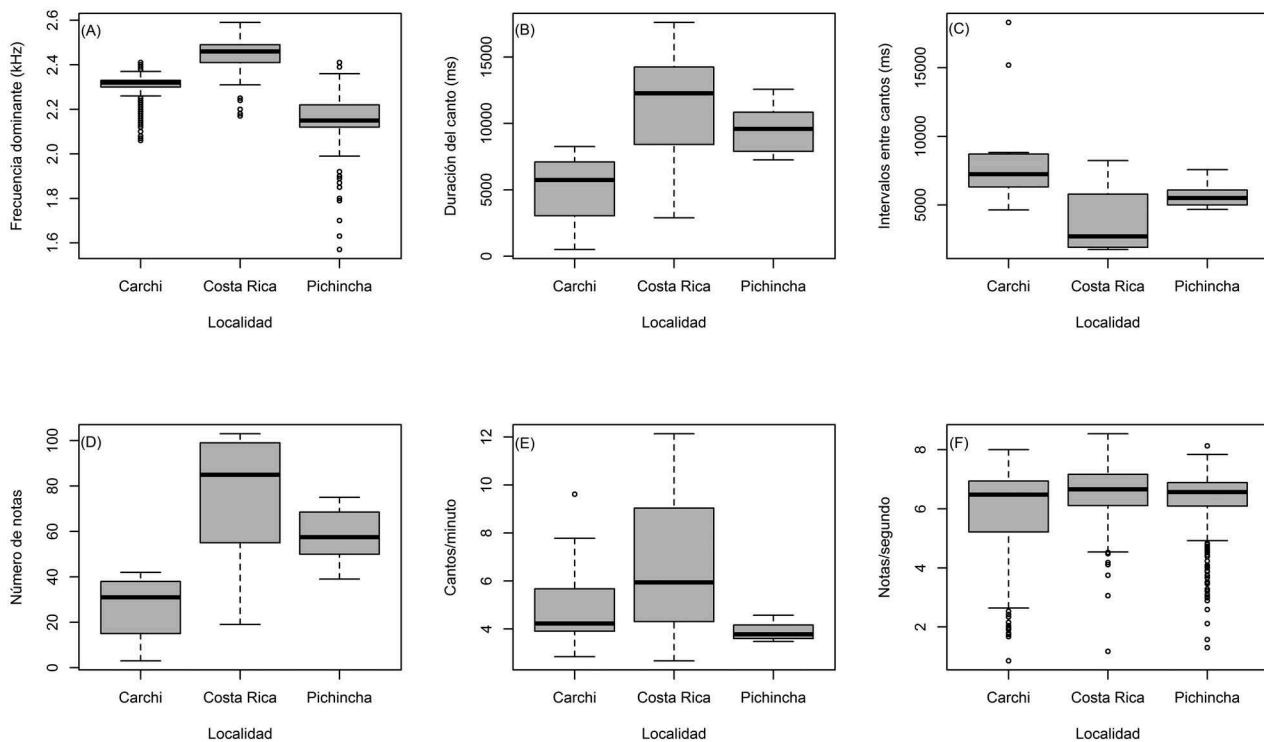


Figura 3. Box plot comparando los cantos de *R. haematiticus* de tres localidades: Tobar Donoso, Carchi–Ecuador; Patricia Pilar, Pichincha–Ecuador y Costa Rica. Las variables acústicas comparadas corresponden: A Frecuencia dominante. B–D variables temporales en relación a la duración, intervalos y número de notas. E y F variables temporales en relación a las tasas de emisión de cantos y notas.

equivocado macho-macho), en contraste con los cantos de anuncio que son emitidos para anunciar receptividad sexual (*i.e.* atraer una hembra conespecífica) [6,24,29,30]. Por lo que corroboramos que los cantos de *Rhaebo haematiticus* analizados en presente estudio corresponden a cantos de anuncio.

Los cantos del género *Rhaebo* (género conformado por 13 especies, cuyo monotipo es *R. haematiticus*), son prácticamente desconocidos, ya que se ha descrito formalmente los cantos de *Rhaebo blombergi* (Myers & Funkhouser, 1951) y *Rhaebo guttatus* (Schneider, 1799) [31,32]. Los cantos de *R. blombergi* fueron grabados en condiciones de laboratorio, sin embargo Brown [31], menciona que no se produjo ninguna alteración para estimular la emisión. Comparativamente el canto de anuncio de *R. haematiticus* presenta una frecuencia dominante mayor que *R. blombergi* (0.31–0.87 kHz) y *R. guttatus* (1.1 kHz). A nivel temporal *R. haematiticus* presenta una mayor duración en sus cantos y notas, con una tasa de emisión de notas menor que *R. blombergi* (15.9–70.0 notas/segundo) y *R. guttatus* (84 notas/segundo). Estas comparaciones nos indican que el canto de anuncio de *R. haematiticus* presenta claras diferencias interespecíficas en su estructura espectral–temporal, teniendo como rasgos únicos la presencia de seis armónicos (3.89–16.44 kHz) y la temporalidad en los intervalos entre notas que genera tonalidades agudas con una peculiaridad en su sonoridad (generando ligeras pausas, entre notas). Ibáñez et al. [28] mencionan que los cantos de *R. haematiticus* rompen el patrón sonoro característico de las especies de anuros

grandes (familia Bufonidae), al generar una serie de píos moderadamente agudos, es decir que el canto de anuncio de *R. haematiticus* es único y fácilmente identificable por sus tonos y timbres.

Los resultados generados en el presente estudio son preliminares y no concluyentes. Sin embargo, los análisis y comparaciones realizados en los cantos de anuncio de *R. haematiticus* de las tres poblaciones, sugeriría una posible diferencia intraespecífica de los cantos en sus valores espectrales y temporales, conservando el patrón repetitivo de notas agudas tipo silbido denotado por Ibáñez et al. [28]. Si bien las diferencias encontradas pueden ser leves (revisar Tabla y Figura 2), se menciona que *R. haematiticus* es un complejo de especies crípticas [1,33]; por ello, exhortamos a seguir avanzando en el estudio de los sistemas comunicativos de esta especie, ampliando localidades e individuos de estudio para complementariamente con la morfometría y genética resolver su sistemática.

Agradecimientos

Este trabajo forma parte de un proceso de recuperación y utilización del patrimonio acústico generado en los proyectos de biodiversidad de la división de herpetología del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (actualmente Instituto Nacional de Biodiversidad) en los años 2000–2010. Los registros utilizados en el presente estudio fueron parte del proyecto “Efectos de la aspersión del glifosato sobre la diversidad biológica en la zona fronteriza con Colombia” con

el permiso de investigación: N: 001-IC-FAU/-DPS/MA, otorgado por el Ministerio del Ambiente de Ecuador. A la librería digital Macaulay Library del laboratorio de ornitología de la Universidad de Cornell, por otorgarnos los permisos de uso de las grabaciones ML 201448–212738 bajo el orden #3012758. DB agradece a Elena Tena y José Luis Tellería del Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución de la Universidad Complutense de Madrid, a Francisco Rivas del Museo Bioacústico de la Reserva Natural El Natri y a Jennifer Guevara y los revisores anónimos por sus valiosos y acertados comentarios al manuscrito.

Conflicto de interés

Los autores no reportan conflictos de intereses.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

ORCID

Diego Batallas  <http://orcid.org/0000-0002-0068-8146>
 Mario H. Yáñez-Muñoz  <http://orcid.org/0000-0003-3224-1987>

References

- Mueses–Cisneros JJ. *Rhaebo haematiticus* (Cope 1862): un complejo de especies con redescritión de *Rhaebo hypomelas* (Boulenger 1913) y descripción de una nueva especie. *Herpetotropicos*. 2009;5(1):29–34.
- Ortega–Andrade HM, Meza–Ramos P, Cisneros–Heredia DF, et al. Los anfibios y reptiles del chocó esmeraldeño. En: Altamirano–Benavides M, Ortega–Andrade HM, editors. Serie herpetofauna del Ecuador: El Chocó Esmeraldeño. Quito: MECN/Prosar (Serie de publicaciones del MECN; 5); 2010. p. 95–213.
- Savage JM. The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas. Chicago: University of Chicago Press; 2002.
- Frost DR Amphibian species of the world: an online reference [Internet]. Version 6.0. New York: American Museum of Natural History; 2019 cited 2019 Feb 18. Available from: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia>
- Coloma LA, Ron SR, Frenkel C. *Rhaebo haematiticus*. En: Ron SR, Merino–Viteri A, Ortiz DA, et al., editors. 2016. Anfibios del Ecuador [Internet]. Version 2018.0. Museo de Zoología: Pontificia Universidad Católica del Ecuador; 2018 cited 2018 Oct 5. Available from: <https://bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb/FichaEspecie/Rhaebo%20haematitius>
- Toledo LF, Martins IA, Bruschi DP, et al. The anuran calling repertoire in the light of social context. *Acta Ethol*. 2015;18:87–99.
- Gerhardt HC. The evolution of vocalization in frogs and toads. *Annu Rev Ecol Syst*. 1994;25:293–324.
- Angulo A Fundamentos de bioacústica y aspectos prácticos de grabaciones y análisis de cantos. En: Angulo A, Rueda–Almondacid JV, Rodríguez–Mahecha JV, et al., editors. Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la Región Tropical Andina. Bogotá: Conservación Internacional; 2006. p. 93–134.
- Wells KD. The ecology and behavior of amphibians. Chicago: University of Chicago Press; 2007.
- Stynoski JL, Castro E, Vargas O. *Rhaebo haematiticus* and *Craugastor fitzingeri* reproductive behavior. *Herpetol Rev*. 2013;44:129–130.
- Arias1 E, Chaves G, García–Rodríguez A. Predation of *Rhaebo haematiticus* (Anura: Bufonidae) by *Leptodeira septentrionalis* (Serpentes: Dipsadidae) in Costa Rica. *Mesoam Herpetol*. 2015;2(4):563–566.
- Monge–Velázquez M, Barrantes–Madrigal J, Seisedos R. First report of limb abnormalities in *Rhaebo haematiticus* (Anura: Bufonidae) at La Selva Biological Station, Sarapiquí, Costa Rica. *Alytes*. 2016;33:16–20.
- Vieira–Fernandes JL, Rojas–Runjaic FJM, Quihua JD, et al. Nuevos registros del sapo hojarasquero *Rhaebo haematiticus* Cope, 1862 (Anura, Bufonidae) y ampliación de su distribución en Venezuela. *Mem Fund La Salle Cien Nat*. 2016;73(179–180):71–77.
- Albuja L, Almendáriz A, Barriga R, et al. Fauna de vertebrados del Ecuador. Escuela Politécnica Nacional. Quito: Editorial Ariel 12; 2012.
- Galeas R, Guevara J, Medina–Torres B, et al., editors. Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental. Quito: Ministerio del Ambiente del Ecuador; 2013.
- Heyer R, Donnelly M, McDiarmid R, et al., editors. Medición y monitoreo de la diversidad Biológica. Métodos estandarizados para anfibios. Argentina: Editorial Universitaria de La Patagonia; 2001.
- Rueda–Almondacid JV, Castro F, Cortez C, et al. Técnicas para el inventario y muestreo de anfibios: Una compilación. En: Angulo A, Rueda–Almondacid JV, Rodríguez–Mahecha JV, editors. Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la Región Tropical Andina. Bogotá: Conservación Internacional; 2006. p. 135–171.
- Bioacoustics Research Program. Raven Pro: interactive sound analysis software (version 1.4). Ithaca (NY): The Cornell Lab of Ornithology; 2011. Available from: <http://www.birds.cornell.edu/raven>
- R Development Core. Team. R: A language and environment for statistical computing (version 3.5.3). Vienna (Austria): R Foundation for Statistical Computing; 2019. Available from: <http://www.R-project.org>
- Sueur J, Aubin T, Simonis C. Seewave, a free modular tool for sound analysis and synthesis. *Bioacoustics*. 2008;18:213–226.
- Ligges U, Krey S, Mersmann O, et al. tuner: analysis of music. R package. 2018. [cited 2019 Jun 14]. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=tuner>
- Cocroft RB, Ryan MJ. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Anim Behav*. 1995;49:283–303.
- Díaz LM, Cádiz LM. Guía descriptiva para la identificación de las llamadas de anuncio de las ranas cubanas del género *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetotropicos*. 2007;3(2):100–122.
- Köhler J, Jansen M, Rodríguez A, et al. The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods and recommendations for best practice. *Zootaxa*. 2017;4251(1):1–124.
- Sueur J. Sound analysis and synthesis with R, User! Cham. Switzerland: Springer International Publishing; 2018. DOI:10.1007/978-3-319-77647-7.

- [26] Chen HM, Combs CA. An alternative anesthesia for amphibians: ventral application of benzocaine. *Herpetol Rev.* 1999;30:34.
- [27] Simmons JE. Herpetological collecting and collection management. *Herpetol Cir.* 2002;31:1–153.
- [28] Ibáñez R, Rand S, Jaramillo CA. Los anfibios del Monumento Natural Barro Colorado, Parque Nacional Soberanía y áreas adyacentes. Santa Fe de Bogotá: Editorial Mizrachi & Pujol; 1999.
- [29] Wells KD. The social behaviour of anuran amphibians. *Anim Behav.* 1977;25:666–693.
- [30] Castellano S, Tonttini L, Giacoma C, et al. The evolution of the release and advertisement calls in the Green Toads (*Bufo viridis* complex). *Biol J Linn Soc.* 2002;77:379–391.
- [31] Brown LE. Variations in vocalizations produced by the giant South American toad, *Bufo blombergi*. *Amer Midl Naturalist.* 1960;81(1):189–197.
- [32] Duellman WE. *Cusco amazonico: the Lives of the reptiles and amphibians in an Amazonian Rainforest.* Ithaca: Cornell University Press; 2005.
- [33] Ron SR, Mueses–Cisneros JJ, Gutierrez–Cardenas PDA, et al. Systematics of the endangered toad genus *Andinophryne* (Anura: Bufonidae): phylogenetic position and synonymy under the genus *Rhaebo*. *Zootaxa.* 2015;3947(3):347–366.