

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA

TESIS DE GRADO

Observaciones de campo del
comportamiento reproductivo de
Atelopus senex (Anura: Bufonidae)

Uriel Barrantes Cartin

Requisito parcial presentado a la
Escuela de Biología para optar al
grado de LICENCIADO EN BIOLOGIA

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio"

Marzo, 1986

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

Dr. Douglas Robinson

D. Robinson

Dr. F. Gary Stiles

F. Stiles

Dr. Carlos Villalobos S.

C. Villalobos

Dr. Carlos Valerio

C. Valerio

M.Sc. María Isabel Morales, Sub-Directora de Escuela María Isabel Morales Z.

DEDICATORIA

Al Dr. Douglas C. Robinson la persona, según el autor, que más ha hecho en los últimos años para que los costarricenses aprendamos a conocer nuestra herpetofauna.

AGRADECIMIENTOS

El autor desea dejar constancia de su agradecimiento a quienes hicieron posible este trabajo, pero en especial a las siguientes personas e Instituciones: a Franklin Chaves, el amigo de siempre; a mi esposa Elizabeth Alan Fonseca; a Alfredo Araya y Gerardo Villegas por su ayuda de campo, a los profesores asesores y sobre todo, al Instituto Tecnológico de Costa Rica, Sede Regional en San Carlos, por la constante oportunidad para mi superación profesional.

CONTENIDO

	PAGINA
1. INTRODUCCION	1
2. REVISION DE LITERATURA	3
2.1. Información sobre la Familia Bufonidae	3
2.2. Información sobre el Género <u>Atelopus</u>	4
2.2.1. Sinopsis sistemática	4
2.2.2. Aspectos ecológicos	5
2.2.3. Comportamiento reproductivo	7
2.3. La especie <u>Atelopus senex</u>	9
3. MATERIALES Y METODOS	12
3.1. El sitio de estudio	12
3.2. Técnicas de campo	14
4. RESULTADOS	22
5. DISCUSION	37
6. CONCLUSIONES	45
7. RESUMEN	46
8. LITERATURA CITADA	47
9. ANEXOS	53

LISTA DE CUADROS

Cuadro Nº		PAGINA
1	Fecha de las visitas realizadas al Cerro Chompipe	15
2	Número de machos y hembras solitarios, parejas en amplexo estado de gravidez de las hembras (valor entre paréntesis), y relación de sexos por mes en el área del Río Las Vueltas y el área del Bosque Secundario	23
3	Número de machos solitarios en el área del Río Las Vueltas en un periodo de dos meses. Para cada fecha se da el número de individuos que aparecen por primera vez, el número y porcentaje de los que ya habían sido marcados y el número total (1978)	28
4	Número de parejas en amplexo halladas en el Río Las Vueltas. Para cada fecha se da el número de parejas que aparecen por primera vez, el número y porcentaje de las que ya habían sido marcadas y el número total (1978)	29
5	Tiempos de residencia observados en machos solitarios en el área del Río Las Vueltas	34
6	Periodos de amplexo observados en el área del Río Las Vueltas (1978)	36

LISTA DE FIGURAS

FIG. Nº		PAGINA
1	Diagrama esquemático de la ubicación de las áreas de estudio y lugares adyacentes	13
2	Modelo esquemático de la vista dorsal de un individuo de <u>Atelopus</u> indicando la simbología asignada a las extremidades y sus apéndices (dedos)	17
3	Guía para distinguir las categorías de presencia de huevos visibles a través del peritoneo de las hembras....	19
4	Parejas en amplexo halladas por mes en el Río Las Vueltas y el Bosque Secundario	24
5	Machos y hembras solitarias hallados por mes en el área del Río Las Vueltas	25
6	Machos y hembras solitarios hallados por mes en el área del Bosque Secundario	26
7	Hembras halladas por mes según estado de gravidez en el área del Bosque Secundario	30
8	Recorridos estimados de machos y hembras solitarios y en amplexo en el área del Bosque Secundario (en los puntos inicial y final de cada recorrido se indica la fecha de cada observación)	32
9	Frecuencia de las distancias aproximadas recorridas por sexo en el área del Bosque Secundario	33

1. INTRODUCCION

El anuro Atelopus senex (Bufonidae) es una especie endémica de Costa Rica (Savage, 1972) descrita por Taylor (1952) con base en un espécimen encontrado en las faldas de la Vertiente Atlántica del Volcán Barba.

Esta especie pertenece a un género con 44 especies reconocidas, la mayoría de ellas en las tierras altas y de alturas medias de Centro y Sur América. En Costa Rica A. senex es simpátrica con A. varius y alopatrica con A. chiriquiensis.

La información sobre la historia natural en general y el comportamiento reproductivo en particular de este género es muy restringida, aunque la taxonomía y sistemática del grupo de los atelopodidos es relativamente bien conocida.

Lo estudiado de las especies de Atelopus indica que utilizan ríos de corriente rápida para su reproducción y hay aparentes desplazamientos de ambos sexos desde lugares cercanos a los ríos para su oviposición; se supone que los huevos no pigmentados los depositan a cierta profundidad pegados a las superficies ocultas de las rocas (Starrett, 1967).

La información existente no es clara sobre la duración de sus actividades reproductivas, aunque se sospecha que lo hacen a lo largo de todo el año, con algunos momentos de mayor intensidad. Aparentemente usan el reconocimiento visual para localizar individuos de su misma especie, así como tampoco está claro si el canto juega algún papel en la atracción sexual.

Para A. senex en particular, no existe ninguna referencia que discuta su comportamiento reproductivo, aunque observaciones de campo del autor,

no publicados, y la información de otros autores (Savage, 1972; Taylor, 1952) permiten señalar que es una especie de actividad diurna, terrestres y fosoriales, de movimientos lentos, con dimorfismo y dicromatismo sexual acentuado, de amplexo axilar y con una aparente separación espacial de los sexos. No existe una observación sistemática sobre la mayoría de esos aspectos, ni acerca de la duración de su actividad sexual, sus posibles depredadores, los hábitos alimenticios, o cualquier otro aspecto particular de esta especie de distribución geográfica tan restringida.

El propósito del trabajo que aquí se presenta busca documentar el comportamiento reproductivo de A. senex en condiciones naturales, enfocando el interés básicamente en:

- a) Las características del amplexo
- b) La actividad sexual anual
- c) Los hábitos de los sexos en términos de desplazamientos, atracción sexual, la residencia y el dimorfismo.

Se estima que por sí mismo el trabajo tiene relevancia, porque amplía el conocimiento de la autoecología de las especies nativas de nuestro país, pero que además contribuye con información científica referente a una especie de distribución geográfica muy local, ahora protegida por el Parque Nacional Braulio Carrillo y su zona protectora, y que quizás aporte elementos que contribuyan aún más a justificar los esfuerzos conservacionistas que pretenden proteger especies y ecosistemas en peligro de extinción.

2. REVISION DE LITERATURA

2.1. Información sobre la Familia Bufonidae

Los atelopódidos pertenecen a la familia Bufonidae y según algunos (Reig, 1972) esta familia puede considerarse una Superfamilia con cuatro familias (Bufonidae, Atelopodidae, Ceratophrynidae y el género Macrogenioglottus), pero en general se acepta que es una familia (Bufonidae) de 20 géneros: siete en Centro y Sur América (Atelopus, Crepidophryne, Dendrophyniscus, Melanophryniscus, Oreophrynella, Ranphophryne (Dowling y Duellman, 1978, Starrett, 1967) y Osornophryne (Ruiz y Hernández 1976); siete en Africa Tropical (Didinampus, Laurentophryne, Mertensophryne, Nectophryne, Nectophrynoides, Werneria y Wolterstorffina (Dowling y Duellman, 1978) y cinco en Asia (Ansonia, Pedostipes, Pelophryne, Pseudobufo y Cacophryne (Dowling y Duellman, 1978).

El género Bufo es el más cosmopolita de todos los bufónidos y solamente no se le halla en las regiones Australiana y Pacífica y en Madagascar (en donde fue introducido Bufo marinus).

Los bufónidos son los sapos típicos y grupos relacionados; generalmente tienen una piel glandulosa con o sin verrugas postulares y presentan glándulas parótidas en algunos géneros, entre ellos Bufo (Dowling y Duellman, 1978).

La mayoría de las especies son terrestres, muchas fosoriales y la presencia uniforme de un Organo de Bidder en algún momento de su desarrollo se considera una característica distintiva del complejo de especies de bufónidos (Griffiths, 1959, 1963; Dowling y Duellman, 1978).

Aunque no hay registros fósiles de muchos de sus grupos (entre

ellos los atelopódidos), se estima que los bufónidos son una línea a partir de un tronco común de leptodactílidos (Dowling y duellman, 1978) y que los atelopódidos a su vez derivaron de los bufónidos (Reigh, 1972).

Griffiths (1959, 1963) ha sugerido que los atelopódidos podrían ser una rama que acentuó algunas tendencias pseudomórficas de los bufónidos que los llevaron a diferenciarse como grupo.

Este proceso es aún pobremente entendido, aunque un punto de partida es el que presenta Tihen (1960), que sugiere que la radiación de los bufónidos ocurre a partir del género Bufo y su centro geográfico de origen es la América del Sur. Este mismo autor menciona a los atelopódidos como un grupo típicamente representativo de este hecho, apreciación con la que coincide Savage (1966), quien además establece que la radiación de Atelopus debe haber ocurrido durante el Eoceno-Plioceno, a partir de un ancestro Bufo.

De acuerdo con Lynch (1973), los bufónidos se reproducen a través de huevos numerosos, pequeños (cerca de 1 mm de diámetro) y pigmentados que se depositan en el agua, donde ocurre la secuencia completa del desarrollo. Sin embargo, los atelopódidos exhiben un menor número de huevos que no son pigmentados pero también son puestos en el agua en donde completan el desarrollo.

2.2. Información pertinente, al Género Atelopus

2.2.1. Sinopsis sistemática

Los géneros Atelopus, Dendrophryniscus, Oreophrynella y Brachycephalus, endémicos de América Central y del Sur, y la especie asiática Cacophryne borbonica, fueron reunidos por Davis (1936) en la familia Atelopodidae. Más tarde, Griffiths (1954, 1959),

trasladó C. borbonica, Dendrophryniscus y Oreophrynella a la familia Bufonidae, dejando Atelopodidae restringida a los géneros Atelopus y Brachycephalus.

En un estudio restringido al Brasil, Cochran (1955) a su vez pone a Atelopus, Dendrophryniscus y Brachycephalidae en la familia Brachycephalidae, a la que Gallardo (1961) agrega el género Melanophryniscus. Este punto de vista, en líneas generales fue seguido por Cochran (1961), Going y Going (1962) y Cochran y Going (1970).

McDiarmid (1971) basado en criterios osteológicos establece las relaciones entre los géneros Atelopus, Melanophryniscus, Dendrophryniscus y Oreophrynella y entre éstos y los bufónidos, y parece dejar fuera de toda duda que todos pertenecen a la familia Bufonidae, criterio que es compartido por otros autores (Lynch, 1971, Trueb, 1971; Peters, 1973; Starrett, 1973).

Trueb (1971) propone el género Ranphophryne dentro del grupo de los atelopódidos y más recientemente Ruiz y Hernández (1976) proponen el género Osornophryne dentro de Bufonidae. El género Atelopus tiene 44 especies reconocidas (Anexo Nº 1).

2.2.2. Aspectos ecológicos

Las especies de Atelopus que se han estudiado son diurnas y se les encuentran en las cercanías de los ríos (Ruthven, 1922; Dunn, 1933; Sexton, 1958; Starrett, 1967; McDiarmid, 1971; Peters, 1973; Dole y Durant, 1974; Durant y Dole, 1974; Ruiz y Hernández, 1976; Jaslow, 1979), aunque Dunn (1933), Taylor (1952), McDiarmid (1971) y Cannatella (1981) informan de colectas durante la noche; son ante todo terrestres y fosoriales, aunque se les ha visto escalar hasta las hojas

de los árboles (Sexton, 1958; McDiarmid, 1971).

Atelopus es un género neotropical con una distribución que va desde Costa Rica hasta Bolivia por las regiones andinas y las áreas montañosas del Norte de Venezuela (McDiarmid, 1973). Se les puede hallar desde la faja basal del Trópico Húmedo, como A. spurrelli (a 44 n.s.n.m.), hasta las tierras altas de montaña, como A. carrikeri (a 4.412 n.s.n.m.) (Rivero, 1963)

Durant y Dole (1974) han informado que la dieta de machos y hembras amplexados y sin amplexar consiste básicamente en coleópteros, himenópteros, lepidópteros, dípteros y acarinos en la especie A. oxyrhynchus. Toft (1981) establece que la dieta principal de A. varius (individuos solitarios) son las hormigas y las larvas de artrópodos.

Algunos autores (Ruiz y Hernández, 1976; Echternacht, 1977) le atribuyen a los vivos colores variegados de A. varius una función aposemática, aún cuando en algunas especies pueda ser mimética (Ruiz y Hernández, 1976).

A este respecto, en varias especies de Atelopus se ha comunicado la presencia de sustancias altamente tóxicas en su piel. Así, Fuhman et al (1969) comunican el aislamiento de batracotoxinas en A. varius; Kim (1975) informa que éstas caen en el grupo de tetrodoxinas (propias de los peces tetrodóntidos).

Bingham et al (1977) a su vez, han informado que la chiriquitoxina de A. chiriquiensis es un hidroxicaroteno y Brown et al (1977) sugieren que la zetekidoxina de A. zeteki es de diferente naturaleza a las tetrodoxinas y las chiriquitoxinas aunque igualmente tóxica. Pavelka et al (1977) también han informado de sustancias semejantes, pero no en la piel sino en huevos de A. chiriquiensis.

Sáez (1939) con A. stelneri y Ruiz y Hernández (1976) con A. walkeri y A. ignecens han establecido que el número cromosómico haploide es de 11 y el diploide de 22 y Salthe y Crump (1978) sugieren que la razón longitud del tarso: longitud hocico-ano de Atelopus es una característica que ha estado primariamente bajo la influencia de la deriva genética.

La constancia de un determinado patrón de coloración en poblaciones de lugares distintos de machos de A. varius como la que reporta Savage (1972) en Costa Rica, podría implicar un aislamiento genético en las poblaciones locales de la especie.

Toft (1980), en un estudio en el Trópico Húmedo de Panamá sugiere que la distribución local de lo que llama "anuros del sotobosque", entre ellos A. varius, se debe a los factores metereológicos y a la heterogeneidad topográfica que puede aislar las poblaciones. De acuerdo con Taylor (1952), Sexton (1958), McDiarmid (1973), Dole y Durant (1974) y Jalow (1979) los movimientos de los individuos son más bien lentos.

2.2.3. Comportamiento reproductivo

Lo conocido sobre aspectos reproductivos se basa en los trabajos de Sexton (1958), Starrett (1967), Duellman y Lynch (1969), McDiarmid (1971), Peters (1973), Dole y Durant (1974), Ruiz y Hernández (1976), Jaslow (1979) y Mebs (1980).

De acuerdo con estos autores, las especies estudiadas de Atelopus utilizan ríos de corriente rápida para su reproducción y todas las especies del género tienen supuestamente etapa larval y se cree que depositan sus huevos a cierta profundidad, pegados a las rocas.

Starrett (1967) reporta diagramas de huevos de A. varius obtenidos en condiciones de laboratorio y Mebs (1980) de A. cruciger, y lo

informado coincide con el reporte de Duellman y Lynch (1969) de A. certus, A. ignecens, A. spumarius y A. varius en que estos son alargados y sin pigmentación.

El desarrollo incluye estados larvales libres como Starrett (1967) señaló en A. varius y Mebs (1980), en A. cruciger. Ambos autores describen los renacuajos así como Duellman y Lynch (1969) lo hacen para A. certus, A. ignecens y A. spumarius, en tanto que McDiarmid (1971) hace un resumen descriptivo de las características larvales de los renacuajos conocidos.

Según esto, las larvas presentan un gran disco suctorial, ventral y posterior a la boca que se supone es una adaptación para las aguas rápidas de montaña; donde ponen sus huevos.

Sexton (1958), McDiarmid (1971) y Dole y Durant (1974) sugieren que los machos de Atelopus pasan algún tiempo durante la época de apareamiento en las orillas de los ríos, mientras las hembras se hallan en el piso del bosque a cierta distancia del río.

Sexton (1958) y Dole y Durant (1974) han comunicado acerca del desplazamiento de machos y hembras en amplexo y sin amplexar en ciertas épocas del año de A. cruciger y A. oxyrynchus, respectivamente, desde y hacia el bosque y el río.

McDiarmid (1969) sugiere que A. vermiculatus tienen una época reproductiva que coincide con la estación seca de la Guyana Francesa porque, según él, durante este período las aguas de los ríos están más bajas y tranquilas con lo que el riesgo de inundaciones es mucho menor ocurriendo una disminución en la mortalidad de huevos y larvas.

Dole y Durant (1974) también sugieren que la actividad misma de los individuos de A. oxyrynchusa en el piso del bosque depende de la

humedad ambiental.

En el género Atelopus hay una clara diferenciación sexual respecto al tamaño: en A. vermiculatus (McDiarmid, 1973) los machos miden $\bar{X} = 21,2$ mm y las hembras $\bar{X} = 28,9$ mm; en A. cruciger (Sexton, 1958) los machos $\bar{X} = 44$ mm, las hembras $\bar{X} = 50,8$ mm; en A. oxyrynchus (Dole y Durant, 1974), machos $\bar{X} = 31,0$ mm y hembras $\bar{X} = 40,0$ mm).

Además, McDiarmid (1973) se interesa en el hecho de que en A. vermiculatus la relación hembras-machos en el piso del bosque es 4:1 y Dole y Durant (1974) informan de cambios en la proporción de sexos a lo largo del año en A. oxyrynchus.

Las especies conocidas de Atelopus tienen amplexo axilar (Ruiz y Hernández, 1976) y esto le permite a estos autores, conjeturar que este tipo de amplexo sea extensivo a todas las especies del género.

Sexton (1958) indica que en A. cruciger el amplexo se puede prolongar hasta por 19 días y Dole y Durant (1974) informan periodos de hasta 125 días en A. oxyrynchus.

Sexton (1958), Dunn (1933), Starrett (1967) y McDiarmid (1971) reportan cantos débiles de machos a lo largo de las orillas de los ríos y Jaslow (1979), trabajando con A. chiriquiensis, sugiere que el canto parece desempeñar algún papel en la atracción sexual y en el territorialismo, expresado este como ataques agonísticos entre machos que cantan uno muy cerca del otro.

2.3. La especie Atelopus senex

Taylor (1952) encontró el holotipo de Atelopus senex "near pass between Volcan Poas and Volcan Barba, western slope Volcan Poas,

Pacific drainage, elev. aprox. 6800 ft". Savage (1972) señala que Taylor (1952) confundió los nombres y erróneamente se refirió a "western slope Volcan Poas" cuando en realidad se trataba del Volcán Barba.

Según Taylor (1952), A. senex es una especie de tamaño moderado con sexos en estado adulto bien diferenciados por su tamaño (machos de 28-32 mm; hembras de 30-43 mm) y de acuerdo con Savage (1972) su distribución geográfica en el país es muy restringida: las faldas del Atlántico del Volcán Barba (1960-2040 m.s.n.m.), el Macizo del Cedral, al sur de San José (2115 m.s.n.m. y las márgenes del Río Reventazón en su cuenca superior, al sur de Cartago (1280-1320 m.s.n.m.).

Taylor (1955) también informa de especímenes del Monte Palomo y de Navarro, ambas localidades de la Provincia de Cartago.

La diferencia entre sus poblaciones parece ser su coloración (Savage, 1972) con machos con un patrón de coloración de tonos desde gris azulado hasta verde oscuro y con hembras con un patrón más diverso que va desde tonos monocromáticos hasta patrones variegados, que incluyen el amarillo limón, el rojo, el negro y algunos otros.

Según Savage (1972) A. senex es muy similar a A. chiriquiensis (presente en la Cordillera de Talamanca, Costa Rica y la región occidental de Panamá, sobre los 1500 m.s.n.m.), pero difieren en que A. senex tiene un mayor desarrollo de las glándulas parótidas, el dorso y las extremidades.

Respecto a A. varius, la otra especie de Atelopus en Costa Rica, A. senex se distingue porque tiene un desarrollo glandular definido, sus dedos romos y anchos, su coloración menos variable y tiene una membrana extendida entre los dedos de las patas.

También de acuerdo con Savage (1972) A. senex es simpátrica con A. varius en las tres localidades de Costa Rica que informa y alopátrico con A. chiriquiensis.

Starrett (1967) aunque describe un renacuajo que atribuye a A. varius, señala que quizás por la localidad en que se obtuvo (Los Cartagos, Provincia de Heredia, 1960 m.s.n.m.), puede tratarse de uno de A. senex y en tal caso considera difícil distinguir unos de otros. Duellman y Lynch (1969) refiriéndose a huevos obtenidos de hembras grávidas, reportan que los de A. senex son "alargados y sin pigmentación". Taylor (1952), refiriéndose al individuo que colectó, señala que "it was found walking slowly near a small rivulet late in the afternoon".

3. MATERIALES Y METODOS

3.1. El sitio de estudio

El trabajo de campo se realizó en el sitio llamado Cerro Chompipe (lat. 10°5' Norte, long. 84°5' Oeste) en las faldas suroeste del Volcán Barba, a una altura aproximada a los 2000-2100 m.s.n.m.

El lugar cae en la Zona de Vida de Bosque Pluvial Montano Bajo (Holdridge, 1974) y es la misma área donde Novak y Robinson (1975) realizaron estudios sobre reproducción y ecología de Bufo holdridgei.

De acuerdo con estos autores, el ambiente "can be described as very humid, with frequent strong winds bringing moist air masses during night from the Atlantic slopes. The locality is on the Atlantic versant and the local streams form part of the headwaters of the Río Chirripó".

Después de dos visitas preliminares realizadas en agosto y setiembre de 1975, se eligieron como áreas de trabajo, un sector del Río Las Vueltas comprendido entre el puente peatonal del camino público y la primera bifurcación que sufre aguas arriba (una distancia aproximada a 90 metros en línea recta) en dirección noreste, y el otro sector a orillas de la Quebrada Sangüijuela que cae directamente al Río Las Vueltas (Fig. 1)

Este último sector es un bosque secundario en avanzado estado sucesional que exhibe un aspecto muy semejante al de los bosques vírgenes de los alrededores.

Las márgenes del Río Las Vueltas presentaban una cortina de vegetación de 3 a 7 metros de espesor, seguidas de pastizales abandonados en los que en una ocasión se observó ganado vacuno.

El área de bosque secundario tiene al norte como límite natural

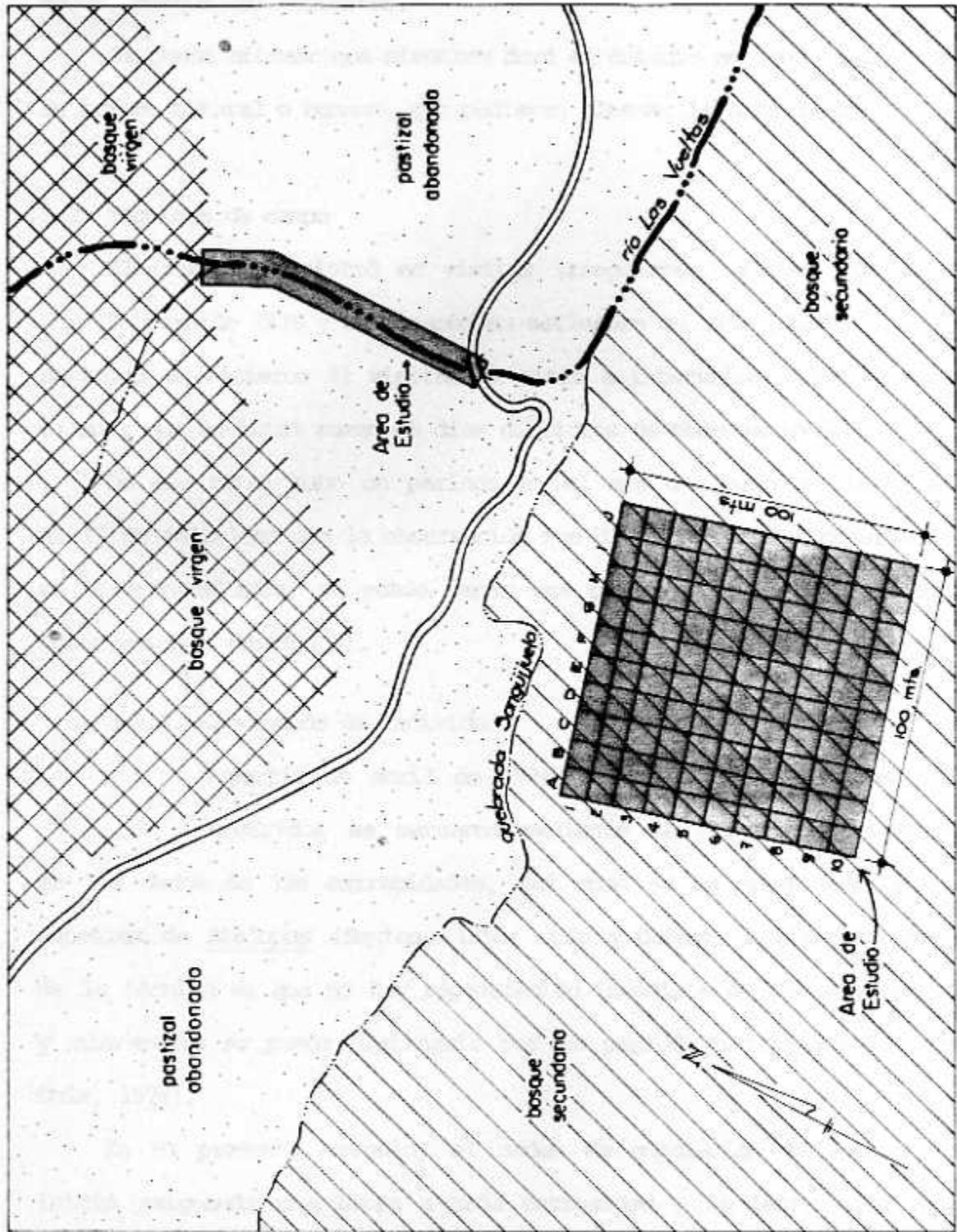


Fig. 1 Diagrama esquemático de la ubicación de las áreas de estudio y lugares adyacentes

a la Quebrada Sangüijuela que le separaba de pastizales también abandonados, aunque más recientes.

Se puede afirmar que mientras duró el estudio no ocurrieron eventos de origen natural o humano, que pudieran alterar la toma de datos.

3.2. Técnicas de campo

El trabajo consistió en visitas irregulares, que se iniciaron en febrero de 1976 y culminaron en setiembre de 1980 (Cuadro 1).

En total se hicieron 31 visitas al sitio a intervalos diferentes entre ellas y que en total suman 48 días distintos de observaciones.

De ese total hubo un período en el mes de julio de 1978 (del 6 al 15 de julio) en que la observación fue diaria. Con las observaciones en diferentes años, se puede tener una perspectiva de todo un año de observaciones (Cuadro 1).

3.2.1. El marcado de individuos

A partir de abril de 1976, los individuos hallados en los recorridos se marcaron mediante la técnica de amputación de los dedos de las extremidades, tal como se ha practicado en otras especies de Atelopus (Sexton, 1958; Dole y Durant, 1974). La ventaja de la técnica es que no hay regeneración inmediata de la parte removida y claramente se puede distinguir por un período prolongado (Durant y Dole, 1974).

En el presente estudio, el orden de amputación de apéndices se inició asignando una letra a cada extremidad y la letra A se asignó a la extremidad anterior izquierda, la B a la anterior derecha, la C a la posterior izquierda y la D a la posterior derecha. En cada

Cuadro Nº 1. Fechas de las visitas realizadas al Cerro Chompipe.

Mes	AÑO			
	1976	1977	1978	1980
Enero			19	
Febrero	27, 28	19	4	
Marzo	13, 19		4	
Abril	4, 9, 27, 28		8, 15	
Mayo	4, 15, 16		13, 27	
Junio	9, 10		17, 24	
Julio	16, 17		1, 4-17, 29	16, 17
Agosto	20			
Setiembre	9, 18			
Octubre	4			
Noviembre	23			
Diciembre	10			

extremidad los dedos se numeraron de 1 a 3 de afuera hacia adentro (Fig. 2).

A cada arreglo distinto de apéndices removidos simultáneamente se les asignó un número que en adelante identificaba al individuo. Se tuvo como norma que ningún arreglo suspusiera remover más de dos dedos por extremidad y que tampoco esto ocurriera en más de dos extremidades a la vez. En el estudio se marcaron correctamente 621 individuos que representan un 51,62% del total visto (1203 individuos) y de esos se volvieron a encontrar en al menos una ocasión 114 (18, 35 %).

Cada vez que se halló un individuo se anotaba el lugar donde se encontró, el sexo, el color, si estaba en amplexo o no y, cuando era hembra, se tomaba nota del estado de gravidez. Finalmente se marcaban y, si se trató de individuos en amplexo, la remoción de dedos del macho se realizó sin desalojarlo de su posición.

Si los individuos hallados ya tenían número de identificación, entonces se tomó nota de éste y una vez finalizada la toma de datos, el animal se soltó en el mismo lugar donde se le encontró.

3.2.2. Determinación del desplazamiento

En marzo de 1978 en el sector del bosque secundario y con el interés de obtener información más precisa del desplazamiento de los individuos, se marcó con la ayuda de un topógrafo profesional, una hectárea ($10\ 000\ m^2$) que se subdividió en 100 cuadrados de 10×10 metros cada uno.

En cada cuadrado, identificado con rótulo de 2 metros de altura ubicado en el centro del cuadrado, se realizaron recorridos sistemáticos en busca de individuos.

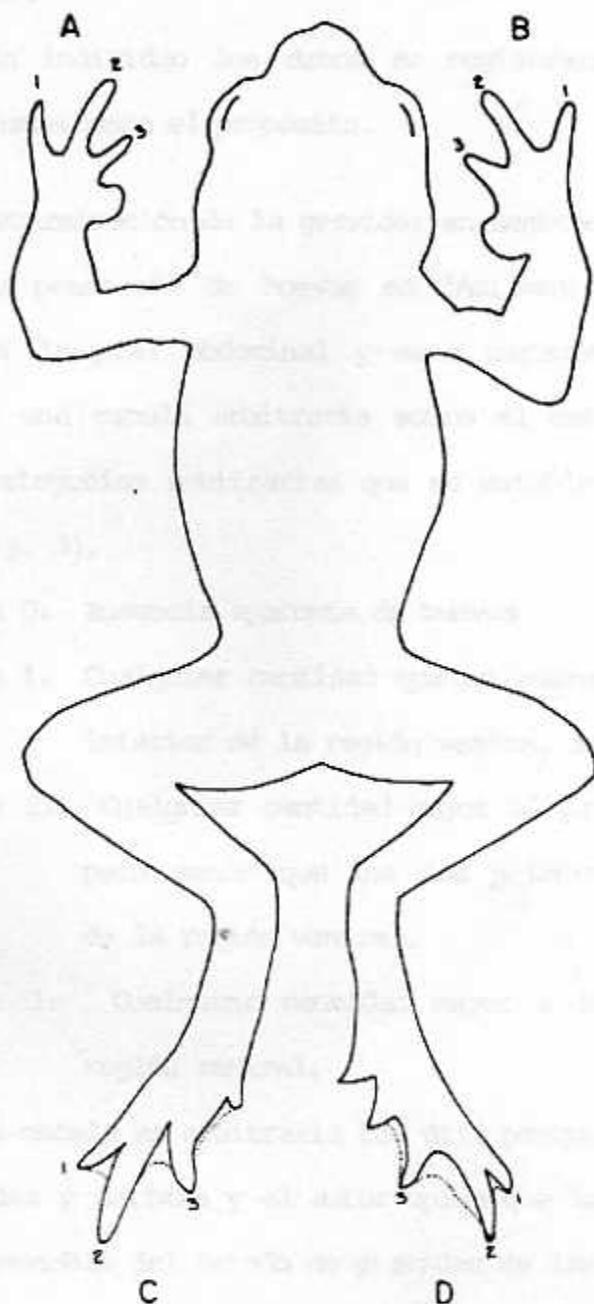


Fig 2 Modelo esquemático de la vista dorsal de un individuo de Atelopus indicando la simbología asignada a las extremidades y sus apéndices (dedos)

Los recorridos se realizaron en diagonal (dos por cuadrado) y en la siguiente oportunidad se iniciaban en sentido contrario al practicado la vez anterior.

Para cada individuo los datos se registraron individualmente en fórmulas diseñadas para el propósito.

3.2.3. Determinación de la gravidez en hembras

La presencia de huevos es fácilmente observable a través de la piel abdominal y esta característica se aprovechó para elaborar una escala arbitraria sobre el estado de desarrollo de estos. Las categorías arbitrarias que se establecieron fueron las siguientes: (Fig. 3).

Categoría 0: Ausencia aparente de huevos

Categoría 1: Cualquier cantidad que no sobrepase el primer tercio inferior de la región ventral del individuo.

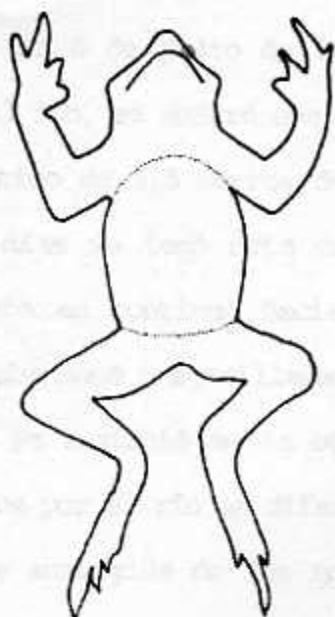
Categoría 2: Cualquier cantidad mayor al primer tercio inferior, pero menor que los dos primeros tercios inferiores de la región ventral.

Categoría 3: Cualquier cantidad mayor a los dos tercios de la región ventral.

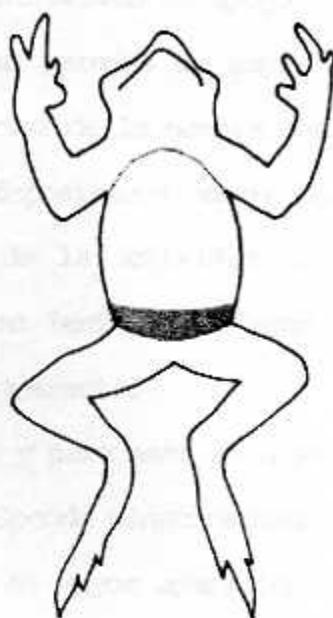
Aunque la escala es arbitraria fue útil porque se aprendió a emplearla con rapidez y certeza y el autor opina que la información obtenida da una idea razonable del estado de gravidez de las hembras.

3.2.4. Otras actividades

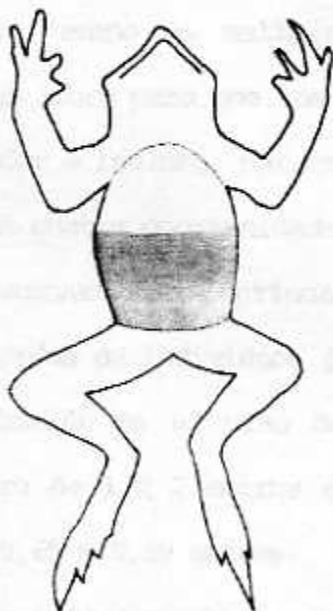
Con el interés de obtener elementos de juicio acerca de



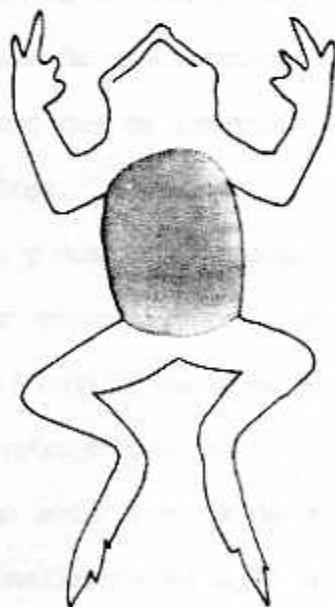
Categoría 0



Categoría 1



Categoría 2



Categoría 3

Fig. 3 Guía para distinguir las categorías de presencia de huevos visibles a través del peritoneo de las hembras

aspectos considerados claves, se realizaron otras actividades no sistemáticas, pero que pueden tener valor como información de apoyo.

El 8 de julio de 1978, a seis de las parejas en amplexo halladas en el Río, se amarró una extremidad posterior de la hembra con un cordel plástico de 1,5 metros de longitud y se depositaron en el agua. Todos los días se tomó nota durante una hora de la actividad de la pareja y esto se continuó haciendo hasta que las hembras murieron, el macho las abandonó o sencillamente la pareja desapareció.

Se insistió en la búsqueda de huevos y para esto se hizo dos recorridos por el río en diferentes fechas, palpando minuciosamente la superficie sumergida de las rocas en la época de mayor aparición de parejas en amplexo. En una oportunidad se intentó la búsqueda con una mascarilla de buceo y un "snorkel". Además, con la misma intención se construyeron dos jaulas rústicas que consistieron en envolver una piedra de río de regular tamaño en malla plástica, tratando de que hubiese suficiente espacio libre para que las parejas en amplexo que se introdujeron pudieran nadar e incluso, pararse sobre las piedras.

En cuatro oportunidades (dos en el río y dos en el bosque) se hicieron observaciones continuas de dos a tres horas de los movimientos y actividades de individuos (machos y hembras) solitarios y en amplexo.

También en el piso del bosque se construyó con malla plástica un encierro de 1 x 2 metros que se dividió en seis apartos de aproximadamente 0,65 x 0,50 metros. La altura de la malla era de 0,30 metros.

En estos apartos se pusieron hembras de las cuatro categorías de gravidez con machos obtenidos del río y del bosque mismo y se observó la respuesta al amplexo.

El 4 de marzo y el 8 de abril de 1978, se contrató dos ayudantes por jornada de trabajo para buscar con pico y pala individuos en las áreas adyacentes al Río Las Vueltas. Del 6 al 9 de julio se hicieron recorridos por el río para observar la actividad nocturna de los individuos.

El 11 de julio de 1978 se midió la longitud hocico-ano de seis machos solitarios del río y seis del bosque.

4. RESULTADOS

Las parejas en amplexo en el área del Río Las Vueltas comienzan a ser notadas en el mes de abril y desaparecen en el mes de agosto (Cuadro 1, Figura 4).

En los meses de junio y julio es cuando aparecen números cuantiosos de parejas amplexadas (61 y 131, respectivamente), comparado con abril y mayo, cuando se encontraron 2 y 3 parejas. Al total de 197 parejas marcadas, hay que sumarle 33 parejas observadas en más de una ocasión. En el resto del año no se vieron parejas en esta área (Cuadro 2, Fig. 4). En el área del Bosque Secundario se halló únicamente 1 pareja en febrero, 8 en abril, 7 en mayo, 1 en junio y 2 en diciembre. Una de las parejas encontradas en abril de 1978, fue vista de nuevo en junio del mismo año; el resto de las parejas no se volvieron a ver, (Cuadro 2, Figura 4).

Machos solitarios y hembras sin amplexar en el área del río se observaron en mayo, junio y julio y solamente machos, también en abril, agosto y setiembre. La proporción de sexos en este lugar fue desde 6 a 28, 5 machos por hembra (Cuadro 2, Figura 5).

En el área del Bosque, los machos solitarios se encontraron a través del año, excepto en enero y marzo. Igual ocurrió con las hembras sin amplexar y la proporción de sexos varió a lo largo del año. Así, en los meses de febrero, abril, mayo, setiembre, octubre, noviembre y diciembre, los machos fueron más abundantes que las hembras (de 1,06 a 2,3 machos por hembra), mientras en junio, julio y agosto las más abundantes fueron las hembras (de 0,31 a 0,71 machos por hembra) (Cuadro 2, Figura 6).

Cuadro 2. Número de machos y hembras solitarios, parejas en amplexo, estado de gravidez de las hembras (valor entre paréntesis) y relación de sexos por mes en el área del Río Las Vueltas y el área del Bosque Secundario.

Mes	Río Las Vueltas				Bosque Secundario				
	0	0	0/0	Amplexos 0	0	0	0	0	Amplexos
Enero	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Febrero	-	-	-	-	23	7(0), 3(1)	2, 3	1	
Marzo	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Abril	6	-	6	2	42	10(0), 3(1), 1(3)	3	8	
Mayo	26	1(3)	26	3	53	25(0), 10(1), 4(2)	1, 35	7	
Junio	74	2(0), 2(3), 24, 6	61	24	23(0), 9(1), 4(2) 2(3)	0, 63	1		
Julio	228	6(0), 2(3) 20, 5	130	10	24(0), 4(1), 4(2)	0, 31	-		
Agosto	1	-	-	-	5	7(0)	0, 71	-	
Setiembre	2	-	-	-	32	19(0), 6(1), 4(2), 1(3)	1, 06	-	
Octubre	-	-	-	-	1-	1(2)	10	-	
Noviembre	-	-	-	-	23	5(0), 3(1) 7(2), 2(3)	1, 35	-	
Diciembre	-	-	-	-	10	5(1), 1(2)	1, 66	2	

□ AREA RIO LAS VUELTAS
▨ AREA BOSQUE SECUNDARIO

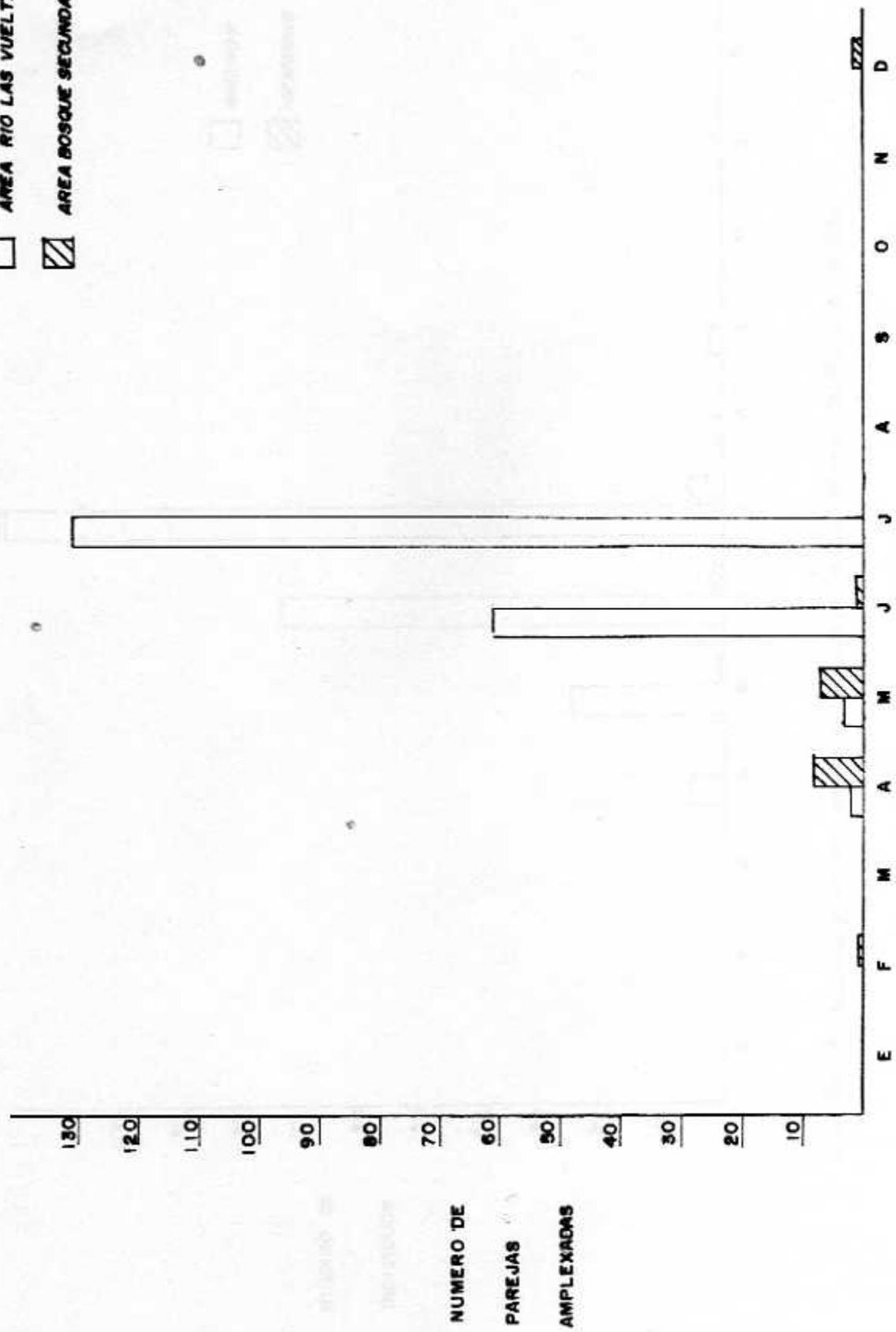


FIGURA 4: Parejas amplexadas halladas por mes en el Rio Las Vueltas y el Bosque Secundario.

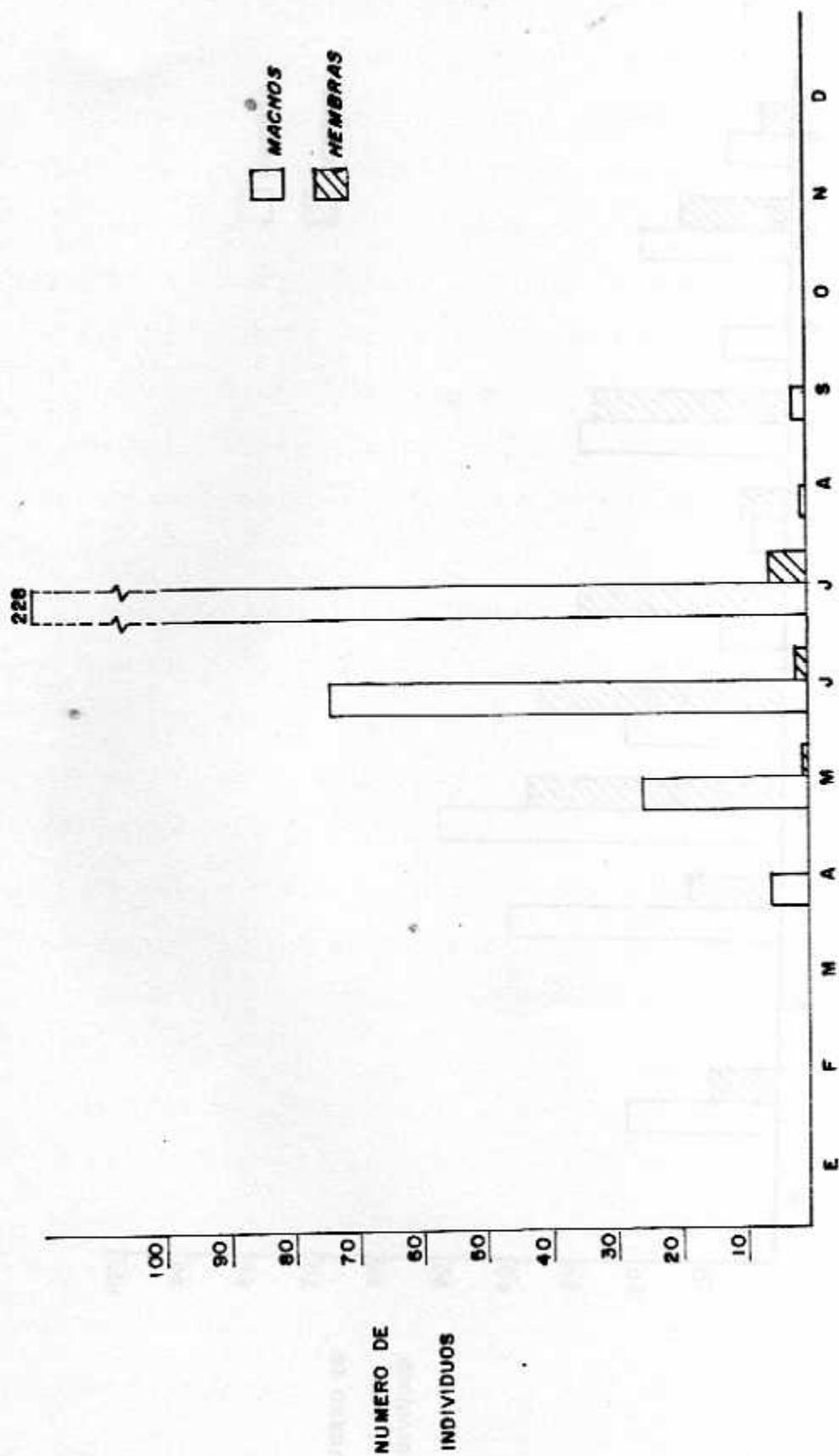


FIGURA 5 Machos y hembras solitarios hallados por mes en el area del Rio Las Vueltas.

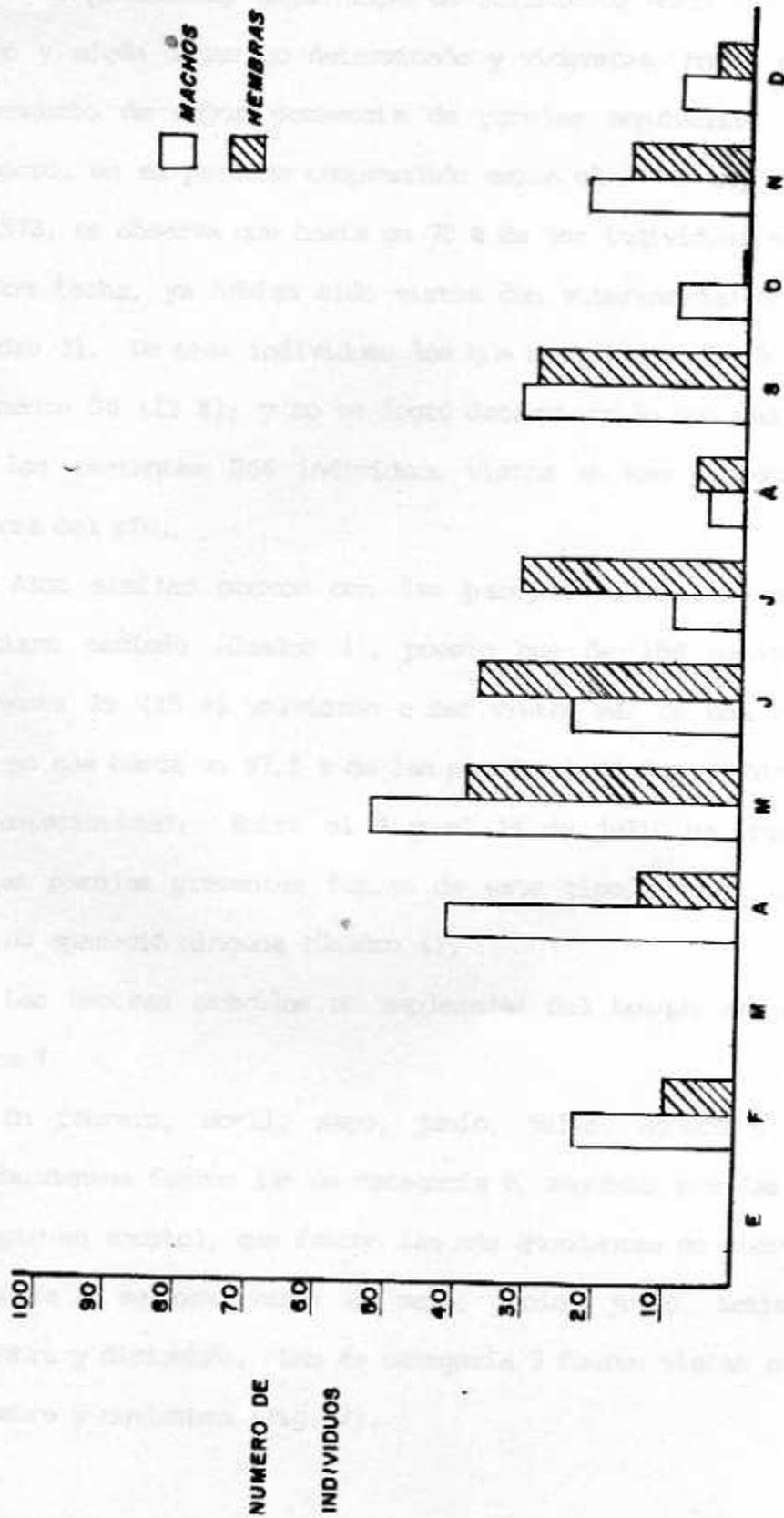


FIGURA 6 : Machos y hembras solitarios hallados por mes en el area del Bosque Secundario.

Los machos solitarios en el área del río muestran en la época de su mayor presencia, algún tipo de movimiento entre el río propiamente dicho y algún lugar no determinado y viceversa, hecho que coincide con el momento de mayor presencia de parejas amplexadas (Cuadro 2). Al respecto, en el período comprendido entre el 27 de mayo y el 29 de junio de 1978, se observa que hasta un 70 % de los individuos solitarios hallados en una fecha, ya habían sido vistos con anterioridad en el mismo lugar (Cuadro 3). De esos individuos los que estuvieron más de dos días fueron solamente 36 (12 %); y no se logró determinar lo que pudo haber ocurrido con los restantes 266 individuos vistos en ese período específico en el área del río.

Algo similar ocurre con las parejas en amplexo de esta área en el mismo período (Cuadro 4), puesto que de 188 parejas encontradas, solamente 29 (15 %) volvieron a ser vistas más de una vez, aunque hubo días en que hasta un 87,5 % de las parejas halladas, habían sido marcadas con anterioridad. Entre el 9 y el 14 de julio un promedio de 34,4 % de las parejas presentes fueron de este tipo, aunque el resto de los días no apareció ninguna (Cuadro 4).

Las hembras grávidas no amplexadas del bosque se presentan en la figura 7.

En febrero, abril, mayo, junio, julio, agosto y setiembre, las más abundantes fueron las de categoría 0, seguidas por las de categoría 1 (excepto en agosto), que fueron las más abundantes en diciembre). Las de categoría 2 se observaron en mayo, junio, julio, setiembre, octubre, noviembre y diciembre. Las de categoría 3 fueron vistas en abril, junio, setiembre y noviembre (Fig. 7).

Cuadro 3. Número de machos solitarios en el área del Río Las Vueltas, en un periodo de dos meses. Para cada fecha se da el número de individuos que aparecen por primera vez, el número y porcentaje de los que ya habían sido marcados y el número total (1978).

Fecha	Número de individuos nuevos	Número de individuos recapturados (5)	Número total
27 mayo	7	0 (0)	7
17 junio	33	0 (0)	34
24 junio	36	4 (10)	40
1 julio	14	1 (6,6)	15
6 julio	3	0 (0)	3
7 julio	22	3 (12)	25
8 julio	12	4 (25)	16
9 julio	20	11 (35,5)	31
10 julio	25	4 (13,8)	29
11 julio	25	10 (28,6)	35
12	3	7 (70)	10
13 julio	13	30 (69,8)	43
14 julio	3	10 (76,9)	13
15 julio	0	1 (100)	1
29 julio	0	0 (0)	0

Cuadro 4. Número de parejas en amplexo halladas en el Río Las Vueltas, en un período de dos meses. Para cada fecha se da el número de parejas que aparecen por primera vez, el número y porcentaje de las que ya habían sido marcadas y el número total (1978).

Fecha	Número amplexos nuevos	Número amplexos recapturados	Número total
27 mayo	0	0 (0)	0
17 junio	38	0 (0)	38
24 junio	23	0 (0)	23
1 julio	3	0 (0)	23
6 julio	0	0 (0)	0
7 julio	2	0 (0)	2
8 julio	8	0 (0)	8
9 julio	44	4 (8,3)	48
10 julio	28	3 (9,7)	31
11 julio	33	4 (10,8)	37
12 julio	4	4 (50)	8
13 julio	2	14 (87,5)	16
14 julio	6	4 (40)	10
15 julio	0	0 (0)	0
29 julio	0	0 (0)	0

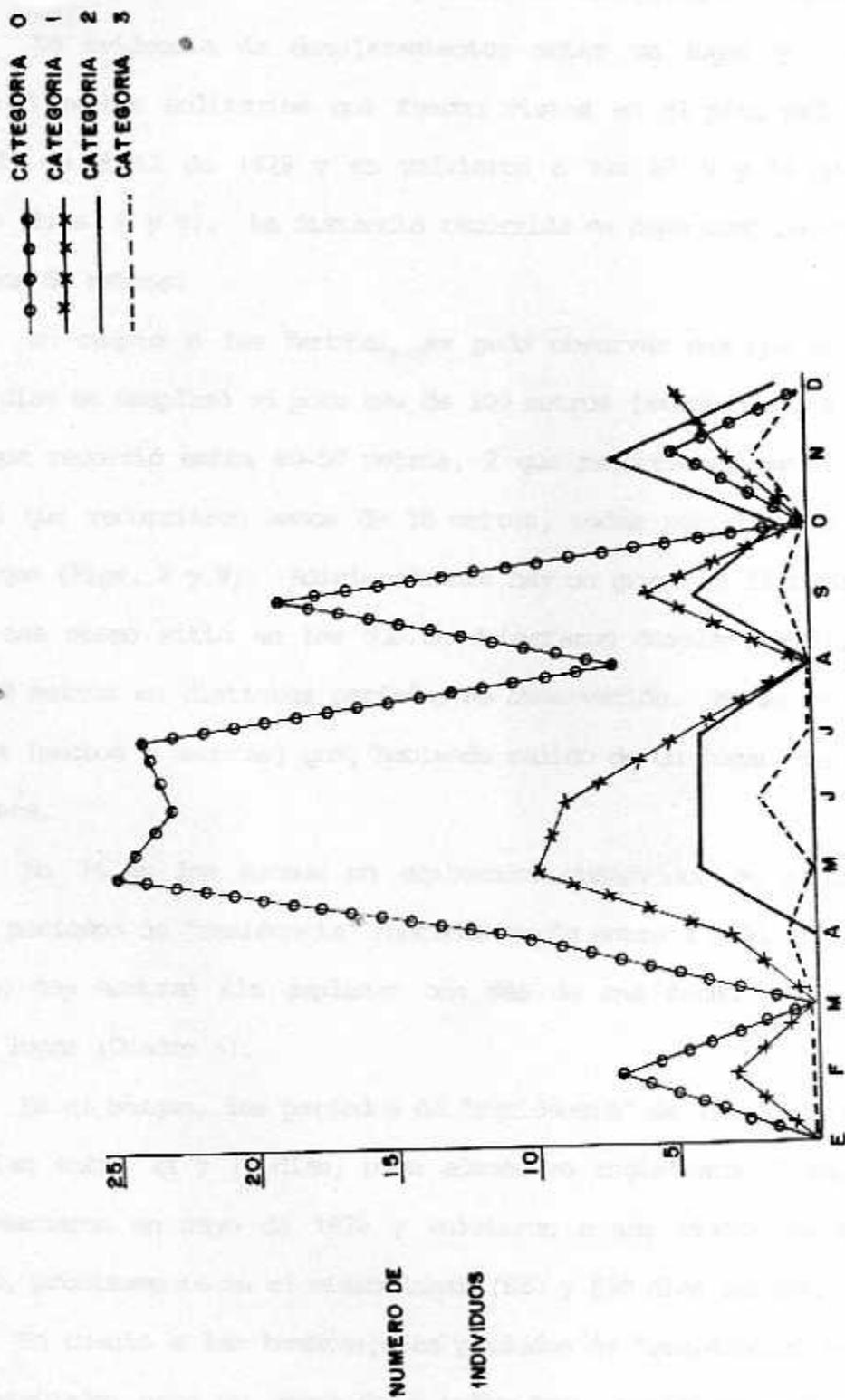


FIGURA 7f: Hembras halladas por mes segun estado de gravidez en el area del Bosque Secundario. (se excluyen las hembras en anexo).

En el área del río de las 13 hembras sin amplexarse halladas, solamente 5 (38 %) mostraron huevos, todas en categoría 3 (Cuadro 2).

La evidencia de desplazamientos entre un lugar y otro se obtuvo con 3 machos solitarios que fueron vistos en el piso del bosque el 15 y 17 de abril de 1978 y se volvieron a ver el 9 y 14 de julio en el río (Figs. 8 y 9). La distancia recorrida en cada caso se estima superior a los 50 metros.

En cuanto a las hembras, se pudo observar una que en un lapso de 68 días se desplazó un poco más de 100 metros (asumiendo una línea recta), 1 que recorrió entre 40-50 metros, 2 que recorrieron entre 10-20 metros y 4 que recorrieron menos de 10 metros, todas restringidas al piso del bosque (Figs. 8 y 9). Adicionalmente hay un grupo de 11 machos solitarios en ese mismo sitio en los que se detectaron desplazamientos no mayores a 20 metros en distintos periodos de observación. No se detectó individuos (machos o hembras) que, habiendo salido de un lugar, hayan regresado a éste.

En 36 de los machos no amplexados observados en el área del río los periodos de "residencia" anotados varía entre 1 y 90 días ($\bar{X} = 20, 1$) y no hay hembras sin amplexar con más de una fecha de observación en ese lugar (Cuadro 5).

En el bosque, los periodos de "residencia" de 10 machos no amplexados varían entre 14 y 70 días, pero además se registraron 2 machos más que se marcaron en mayo de 1978 y volvieron a ser vistos en setiembre de 1980, precisamente en el mismo lugar (820 y 850 días después).

En cuanto a las hembras, los periodos de "residencia" en el bosque, determinados para un grupo de 6 individuos, varía entre 3 y 60, aunque

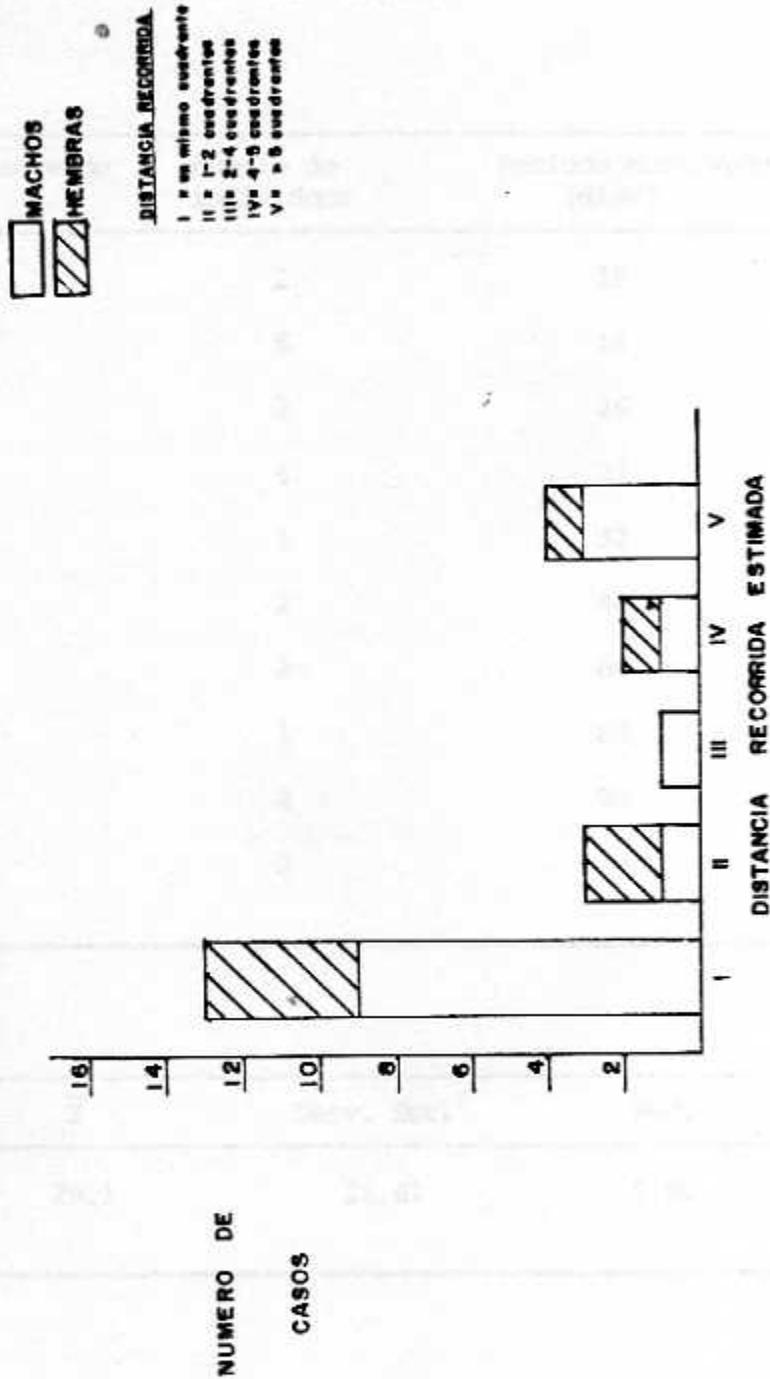


FIGURA 9: Frecuencia de las distancias aproximadas recorridas por sexo en el area del Bosque Secundario.

Cuadro 5. Tiempos de residencia observados en machos solitarios en el
 Área del Río Las Vueltas.

Periodo observado (días)	Número de individuos	Periodo observado (días)	Número de individuos
1	2	18	1
2	5	19	3
3	2	26	2
4	4	27	1
5	1	32	1
6	2	44	1
7	2	86	1
12	1	89	1
15	2	90	2
17	2	-	-

N	\bar{X}	Desv. Est.	Med.	Ambito
36	20.1	26,61	9,50	89 (1-90)

también se logró registrar dos casos más que fueron marcados en junio de 1978 y reencontrados en setiembre de 1980 (790 días después) en lugares muy cercanos al original.

En el río, el amplexo más prolongado que se observó fue de 77 días (Cuadro 6), aunque el promedio de días observados es de 1982 y el ámbito es de 1 a 77 días (Cuadro 6). En el bosque el período de amplexo más prolongado fue de 29 días.

No fue posible encontrar u obtener huevos o renacuajos en el río ni se logró observar alguna pareja ovipositando.

La máxima distancia recorrida por un macho solitario en un período de dos a tres horas nunca fue mayor de 2 metros y en las hembras no amplexadas de 5 metros. Sus movimientos son muy lentos y pausados y circunstancialmente se les observó alimentarse, aunque nunca a los machos en amplexo.

La actividad de canto se pudo notar tanto en el bosque como en el río y en este último lugar hubo días en que fue intenso. No se detectó ningún hecho concluyente referente a la agresividad o el territorialismo en los machos.

De los intentos por provocar amplexos queda la impresión de que hay una marcada preferencia en los machos por las hembras en algún estado de gravidez.

Queda además la impresión de que la actividad de los individuos es menor en la noche que en el día, excepto cuando hay números masivos de parejas en amplexo.

La longitud hocico-ano promedio de los machos del río fue de 27,73mm y la de los del bosque 28,9 mm y no hay diferencia significativa entre ellos ($t_t = 2,57$; $t_c = 1,85$; $p = 0,05, 5 gl$).

Quadro 6. Períodos de amplexo observados en el área del Río Las Vueltas
(año 1978).

Período observado (días)	Número de parejas	Período observado (días)	Número de Parejas
1	6	15	2
2	2	16	1
3	4	18	1
4	4	20	6
6	1	77	1
9	1		

N	\bar{X}	Desv. Est.	Med.	Arbitio
29	10,82	14,86	4	76 (1-77)

5. DISCUSION

5.1. Época reproductiva

Para otras especies de Atelopus se ha observado que la época reproductiva está bien definida, aproximadamente entre los meses de mayo y junio (Sexton, 1958); McDiarmid (1973); Dole y Durant, 1974; Jaslow, 1979). La presencia de ambos sexos solitarios y en amplexo en los ríos, y los desplazamientos entre el bosque y el río y viceversa, ha sido criterio básico para estas conclusiones, e incluso McDiarmid (1973) sugiere que la actividad reproductiva está en correspondencia con la distribución estacional de las lluvias.

En A. senex aparentemente se confirma esta apreciación porque la presencia de amplexos parece estar concentrada en los meses de mayo a julio, cuando en el río se han hallado hasta 48 parejas amplexadas en un día, (Cuadro 4) y 130 parejas a lo largo de un mes (Cuadro 2), mientras que en otras épocas del año se ven parejas en este sitio.

Si se considera la culminación del proceso reproductivo cuando la hembra en amplexo busca el río para desovar (ovipositar), entonces podría decirse que el "pico" reproductivo de A. senex está entre mayo y julio. No obstante se debe prestar atención al hecho de que a lo largo de todo el año es posible hallar hembras en algún estado de gravidez, pero no en el río, sino en el piso del bosque cercano (Cuadro 2, Figura 7). Aunque la mayoría de las hembras solitarias encontradas en esta área no tienen huevos (N = 120), algunas de ellas presentan la categoría 1 (N = 43), otras la categoría 2 (N = 25) e incluso la categoría 3 (N = 6), que es la que presentan, sin excepción, las que llegan amplexadas al río.

Una línea de razonamiento podría llevar a pensar que las actividades de machos y hembras en el piso del bosque están dirigidas a anticipar el "pico" reproductivo de junio y julio, principalmente.

Así, las hembras grávidas que son vistas en el piso del bosque antes de esos meses, estarían listas para desplazarse hasta el río para ovipositar los huevos de ese año y las que aparecen de ese período son: o retrasadas de ese año, o prematuramente listas para el siguiente. Esto último es fácil de imaginar, dada la capacidad de las hembras de permanecer grávidas sin depositar los huevos, aún estando en amplexo y en el río.

Otro elemento que permite estimar que esta especie sí presenta un pico reproductivo definido, es la presencia de machos solitarios en las riberas del río, porque su número es grande justamente durante la época de mayor cantidad de parejas en amplexo en esa área.

De hecho, a principios y finales de año no se ven machos solitarios en el río y es llamativo que sí lo hagan entre mayo y julio, cuando tienen pocas probabilidades de encontrar hembras grávidas de categoría 3 libres, porque prácticamente todas las que llegan, ya están amplexadas. Una posibilidad es que se trate de individuos que estén por alcanzar la madurez o que más bien sean machos que llegaron en amplexo y que una vez hecha la oviposición, se separaron de la hembra. La posibilidad alternativa de que sean machos maduros buscando desplazar a los que ya llegan en amplexo, no parece probable, primero, porque no hay evidencia en tal sentido ni en este ni en trabajos similares; segundo, porque los ataques de machos a parejas amplexo son vigorosamente repelidos por la pareja en las raras ocasiones en que tal cosa se observó, y tercero, porque todo parece apuntar hacia que el amplexo ocurre en el piso del bosque.

Dole y Durant (1974) en su trabajo con A. oxyrynchus han sugerido que estos machos ribereños han quedado rezagados en la competencia por hembras grávidas y Sexton (1958), trabajando con A. cruciger, cree reconocer en este grupo lo que él llama "machos reproductores no residentes" que constituye el grupo más numeroso que notó en su trabajo.

En la presente investigación con A. senex no se notaron diferencias evidentes en algún rasgo externo, por ejemplo la longitud hocico-año, que hiciera pensar que esos machos fueran inmaduros y más bien cada vez que uno de estos individuos se colocó cerca de una hembra grávida, de inmediato la amplexó; la creencia entonces es que efectivamente se trata de machos que simplemente no encontraron pareja.

Por otro lado, el número y ocasión en que aparecen los machos solitarios en el río, contrasta con los machos presentes en el bosque en cualquier época del año, excepto en junio y julio, cuando ocurre el menor número de machos por hembra (0,63 y 0,31, respectivamente). Esto se podría interpretar como coincidente con la aparición máxima de machos en el río, lo que conduce también a pensar que en efecto hay un "pico" reproductivo muy definido. En el mismo lugar de este estudio, Novak y Robinson (1975) informan que B. holdridgei presenta un "pico" reproductivo que comienza en marzo y alcanza su máxima intensidad en el mes de abril (entre el 19 y el 21).

Uno podría inclinarse a pensar que esta especie (B. holdridgei) muestra un patrón esencialmente similar al de A. senex aunque en diferentes fechas (A. senex tiene su pico en julio), pero no obstante, su estrategia en la "preparación" de su oviposición, es muy diferente.

McDiarmid (1973) sugiere que A. vermiculatus tiene un "pico"

reproductivo que coincide con la estación seca Y D. C. Robinson (Com. pers.) tiene la sospecha de que A. senex aprovecha el "veranillo de San Juan" para "tener el suyo, sin embargo, en la Vertiente Atlántica este es un fenómeno muy variable en su duración y fechas de aparición, e incluso puede que del todo no aparezca (P. Ramírez, Com. pers.), por lo que habría que pensar que si el "pico" reproductivo de A. senex está bien definido en el tiempo, otro estímulo externo o endógeno es el que tiene importancia. Sexton (1958) realizó su trabajo con A. cruciger en plena época lluviosa y Dole y Durant (1974) encontraron que sus conteos más bajos de individuos coincidían con días previos más secos.

5.2. Ubicación y desplazamiento de sexos

Aunque en este trabajo no se obtuvo una evidencia semejante a la de Dole y Durant (1974) respecto al regreso de individuos al mismo sitio una vez concluida la oviposición, sí al menos se puede aceptar que hay un movimiento en dirección a este a partir del bosque en A. senex y que parece claro que tanto machos como hembras están establecidas en el piso del bosque, que se presume abandonan durante el "pico" reproductivo de la especie.

Durante el año, en el bosque la relación de machos-hembras es muy próxima a la paridad, mientras que en el río, de abril a junio, la relación cambia drásticamente (de 6 a 28,5 machos por hembra) y esto se considera una evidencia indirecta de apoyo a la impresión de que los machos se mueven entre el bosque y el río.

Es interesante observar cómo los machos ribereños, a pesar de que muestran una tendencia a permanecer en un mismo lugar por períodos más o

menos largos, también con frecuencia no se vuelven a ver. De hecho, de 302 machos observados en dos meses, solamente 36 se volvieron a encontrar y cabe preguntarse qué se hicieron los 266 restantes. En el presente trabajo hay una base razonable para sospechar que como alternativa para los machos que llegan al río sin pareja, además de esperar por días está la de salir de nuevo en busca de hembras no amplexadas.

Las hembras, por su parte, muy raramente se presentan en el río sin estar amplexadas y en los casos que esto ocurrió se presentaron los estremos de gravidez. Es decir, o no tenían huevos del todo o tenían la máxima cantidad. En el primer caso, se comparte la impresión de Dole y Durant (1974) de que por la flaccidez de la piel abdominal se puede sospechar que son hembras que simplemente no fueron vistas por algún macho antes de llegar al río. En el estudio, dos de estas hembras fueron anotadas como amplexadas al día siguiente.

5.3. El amplexo y la oviposición

El hecho de que el número de hembras grávidas no amplexadas es varias veces mayor en el bosque que en el río y de que también apenas el 1,48% de los individuos encontrados en el río eran hembras grávidas sin amplexar, se puede considerar como un criterio razonable para concluir que el amplexo no ocurre en el río, sino en el bosque y esta apreciación coincide con la de Dole y Durant (1974) para A. oxyrynchus y parcialmente con Sexton (1958) para A. cruciger.

Este último autor ensaya dos hipótesis, una de ellas que el amplexo ocurre antes de llegar al río y la otra, que las hembras grávida "bajan" hasta el río en algún momento antes del desove y luego regresan al bosque,

llevando con ellas a los machos por sitios en los que estos no acostumbran hallarse. En el presente estudio con A. senex como los machos fueron vistos durante todo el año en el bosque en números incluso mayores que las hembras en ciertos meses, no se comparte la segunda idea y sí la primera.

Las pocas hembras grávidas solitarias que llegaron al río pudieron haber iniciado su migración en esa condición y no se encontraron fortuitamente con algún macho, como sí ocurrió en la mayoría.

En este estudio no se observó que las parejas cambiaran una vez que se inicia el amplexo, diferente a lo informado con A. oxyrynchus (Dole y Durant, 1974) que lo observaron en una oportunidad.

En A. senex el amplexo puede ser muy prolongado y esto es muy diferente a la mayoría de los anuros (B. holdridgei por ejemplo), que se amplexan un poco antes del desove y esto raramente dura más que unos pocos días. Posiblemente esto tenga un efecto en los hábitos alimenticios de los individuos porque a la hembra se le dificulta la obtención de presas y el macho queda limitado a lo que fortuitamente quede a su alcance. Durant y Dole (1974) en A. oxyrynchus encontraron que efectivamente hay una diferencia significativa en la cantidad de alimento en el estómago de individuos amplexados y no amplexados.

Cómo ocurre el amplexo en A. senex no es posible determinarlo con este estudio y Jaslow (1979), sugiere que un zumbido dado por A. chiri-quiensis es un llamado para la atracción de hembras, aunque nunca observó un amplexo por esta vía y aunque en el caso de A. senex también se oyó cantar a los machos, tampoco se presencié algún amplexo por esta razón.

Piensa el autor que el canto en A. senex no tiene una importancia tan decisiva como en otros anuros (los hílidos por ejemplo) y que el amplexo queda sujeto al encuentro causal entre sexos. Es decir, en tanto

un macho encuentre una hembra grávida en el piso del bosque la amplexa no importa la época del año.

La pérdida del oído externo y medio en otras especies de Atelopus (McDiarmid, 1971) y presumiblemente en A. senex y la inutilidad de cantar en un lugar en donde no hay hembras para el amplexo, como es la orilla del río en el caso de A. senex pueden sustentar esta impresión.

Sexton (1958) y Dole y Durant (1974) suponen que el amplexo termina una vez que la hembra desova y asumen que esto ocurre inmediatamente que la pareja alcanza el río.

Con A. senex este no es el caso como lo demuestra una pareja que duró por lo menos 77 días en amplexo y que fue vista por primera vez en el río y la última vez también, sin diferencias aparentes en el estado de gravidez de la hembra. Esta última observación es importante porque se puede pensar en la posibilidad de que A. senex desove no de una sola vez, sino por etapas, sin embargo, lo mismo se notó en el resto de parejas que duraron entre uno y veinte días amplexadas junto a la que duró 77 días.

Quizás uno de los aspectos relevantes que ameriten investigaciones futuras sobre esta especie sean la búsqueda de evidencia que relacionen este hecho con los movimientos de ida y regreso que las parejas amplexadas realizan una vez que alcanzan el río.

5.4. La residencia

Hay dos aspectos llamativos en los prolongados períodos de permanencia en un mismo lugar de machos y hembras. Por un lado, los machos ribereños pueden durar hasta 90 días sin amplexarse en la orilla del río, entretanto, se está dando la llegada masiva de parejas amplexadas. Podría

suponerse que justamente sea esta la estrategia de los machos para conseguir hembra, puesto que la relativa visibilidad de la orilla del río facilitaría los encuentros entre individuos normalmente fosoriales y ésto puede coincidir con la presencia de tantos machos en los meses de mayo a julio, aunque no así con el de las hembras presentes por esas fechas en ese lugar (hasta 28,5 machos por hembra).

La especulación puede llevar incluso a proponer que el encuentro de sexos no ocurre en el piso del bosque, relativamente alejado del río, sino en el área inmediatamente adyacente a éste y que la aparición y desaparición de machos del río (Cuadro 3) tendría su explicación en los movimientos que éstos hacen entre la orilla del río y algún lugar cercano.

Sin embargo, los resultados negativos en el esfuerzo por encontrar hembras grávidas sin amplexar en las cercanías del río y el hecho de que a los machos se les puede encontrar casi en el mismo lugar del piso del bosque, después de más de dos años, llevan al autor a inclinarse por la idea ya expuesta antes, que los machos ribereños son machos rezagados que eventualmente volverán al bosque.

El otro aspecto de interés es justamente que también las hembras en apariencia tienen hábitos de residencia tan fuertes que fue posible hallar 2 de ellas en el mismo lugar de estudio, 2 años después de haber sido marcadas. Esto se puede interpretar como un argumento adicional de que el habitat normal de residencia de la especie es el piso del bosque; donde ocurre el amplexo, después del cual hay un desplazamiento hasta el río y una vuelta al lugar de origen.

6. CONCLUSIONES

- a) A. senex tiene un período reproductivo que comienza en abril y termina en julio, cuando alcanza su punto culminante.
- b) Las hembras y machos se encuentran en el piso del bosque, sin embargo hay una migración de individuos hasta el río durante la época reproductiva.
- c) Los machos en edad reproductiva que no logran amplexarse en el piso del bosque se dirigen al río donde pueden permanecer por períodos de hasta 90 días.
- d) El apareamiento se realiza en el piso del bosque y se puede iniciar en cualquier época del año.
- e) Las parejas amplexadas que alcanzan el río pueden durar hasta 77 días sin que la hembra desove.
- f) Tanto machos como hembras en actividad no reproductiva circunscriben sus movimientos a una área muy reducida.
- g) En el piso del bosque los machos pueden durar prácticamente en el mismo sitio hasta por lo menos 2,33 años y las hembras hasta 2,19 años.

7. RESUMEN

Se estudió una población de sapos, Atelopus senex, en el Cerro Chompipe, Heredia, Costa Rica, durante visitas irregulares que juntas forman observaciones de un año calendario.

Se determinó aspectos sobre el comportamiento reproductivo de la especie como su época de apareamiento, las características del amplexo, el desplazamiento de machos y hembras y los hábitos de residencia.

Se concluyó que el período reproductivo alcanza su "pico" en el mes de julio, que el amplexo aparentemente ocurre en el piso del bosque y que las parejas amplexadas que alcanza el río, duran hasta 77 días sin deponer los huevos. Durante la época reproductiva hay una aparición masiva de machos solitarios en la orilla del río y su condición se atribuye a que fueron desplazados en la búsqueda de pareja. Se determinó que machos y hembras residen hasta más de dos años en un mismo lugar, del piso del bosque.

8. LITERATURA CONSULTADA

1. BINGHAM, A.; MOSHER, H.S. y ANDREWS, A.G. 1977. Ephimeric 3,3'-dihydroxi-e,e-carotenes from the skin of yellow Costa Rican frog, Atelopus chiriquiensis. J. Chem. Soc. Chem. Commun. 3:96-97.
2. BOKERMANN, W.C.A. 1962. Una nueva especie de Atelopus del nordeste de Brasil (Amphibia: Salientia: Brachycephalidae). Neotropica 8:42-44.
3. BROWN, G.; KIM, Y.M.; KUNTZEL, H. et al. 1977. Chemistry and pharmacology of skin toxins from the frogs Atelopus zeteki (atelopido-toxin:zetekedoxin). Toxicon 15:115-118.
4. CANNATELLA, D.C. 1981. Atelopus lynchi: new species from Ecuador and Colombia. J. Herpet. 15:133-138.
5. COCHRAN, D.M. Frogs of Southeastern Brasil. U.S. Natl. Mus. Bull. 206:xvi + 423 p. 1955.
6. _____. Living amphibians of the world. New York. Doubleday. 1961. 199 p.
7. _____. Y GOING, C.J. 1970. Frogs of Colombia. U.S. Natl. Mus. Bull. 228:xii + 65 p.
8. DAVIS, D. Dwight. 1936. The distribution of Bidder's organ in the Bufonidae. Field Mus. Nat. Hist. Publ., Ser. Zool, 20 (15): 115-125.
9. DOLE, J.W. y DURANT, P. 1974. Movements and seasonal activity of Atelopus oxyrynchus (Anura:Atelopodidae) in a Venezuelan Cloud Forest. Copeia 1:230-235.

10. DONOSO-BARROS, R. 1969. Una nueva especie de Atelopodidae de Bolivia (Anura). *Physis* 29:327-330.
11. DOWLING, H.G. y DUELLMAN, W.E. Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories. New York. HISS Publication. 1978.
12. DUELLMAN, W.E. y LYNCH, J.D. 1969. Description of Atelopus tadpoles and their relevance to Atelopid classification. *Herpetologica* 25:231-240.
13. DUNN, E.R. 1933. Amphibians and reptiles from el Valle de Antón, Panamá, Occas. Pap. Boston Soc. Natur. Hist. 8:65-79.
14. _____. 1933. New frogs from Panama and Costa Rica. Occas. Pap. Boston Soc. Nat. Hist. 5:385-401.
15. DURANT, P. y DOLE, J.W. 1974. Food on Atelopus oxyrynchus (Anura: Atelopodidae) in a Venezuelan Coud forest. *Herpetologica* 30:183-187.
16. ECHTERNACHT, A.C. How reptiles and amphibians live. Oxford. Elsevier-Phaidon. 142 p. 1977.
17. FUHRMAN, F.A. et al. 1969. Toxin from skins of frogs of the genus Atelopus: differentiation from dendrobatid toxin. *Science* 165:1376-1377.
18. GALLARDO, J.M. 1961. Nuevo género de Brachycephalidae (Amphibia: Anura). *Neotropica* 7:71-72.
19. GOING, C.J. y GOING, O.B. Introduction to Herpetology. San Francisco. W. H. Freeman. 1962, 341 p.
20. GORHAM, S.W. Checklist of World Amphibians. The New Brunswick Museum. 1970. 172 p.

21. GRIFFITHS, I. 1954. On the "otic" element in Amphibia, Salientia. Proc. Zool. Soc. London, 124:35-50.
22. _____. 1959. The phylogeny of Sminthillus limbatus and the status of the Brachycephalidae (Amphibia, Salientia). Proc. Zool. Soc. Lond. 132:457-487.
23. _____. 1963. The phylogeny of Salientia. Biol. Rev. 38:241-292.
24. JASLOW, A.P. 1979. Vocalization and aggression in Atelopus chiriquiensis (Amphibia:Anura:Bufonidae). Jowr. Herpet. 13:141-145.
25. KAO, C.Y. et al 1981. Chiriquitoxins, a new tool for mapping ionic channels. J. Pharmacol. Exp. Thec. 217:416-429.
26. KIM, Y.H. 1975. Tetrodoxin:occurrence in Telopid frogs in Costa Rica. Science 189:151-152.
27. LYNCH, J.D. 1971. Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of Leptodactyloid frogs. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 53:1-238.
28. _____. The transition from archaic to advance frogs. In VIAL, J.L. (ed.) Evolutionary Biology of the Anurans. Columbia. University of Missouri Press. 1973. pp. 131-182.
29. Modiamid, R.W. 1971. Comparative morphology and evolution of frogs of the Neotropical Genera Atelopus, Dendrophryniscus, Melanophryniscus and Oreophrynella. Bull. Los Angeles Co. Mus. Natl. Hist., Science 12:1-66.
30. _____. 1972. La posición sistemática de la rana Atelopus rubriventris. Physis 31:15-21.

31. _____. 1973. a new species of Atelopus (Anura, Bufonidae) from northeastern South America. Contributions in Science. Los Angeles Co. Natl. Hist. Mus. No 240.
32. MEBS, D. 1980. Reproduction of Atelopus cruciger (Amphibia:Salientia: Bufonidae). Salamandra 16:65-81.
33. MIYATA, K. 1979. Atelopus coynei, new species (Anura, Bufonidae) from cloud forest of northwestern Ecuador. Breviora 0:1-10.
34. NOBLE, G.K. 1921. Five new species of Salientia from South America. Amer. Mus. Nov. 29-1-7.
35. NOVAK, R.M. y ROBINSON, D.C. 1975. Observations on the reproduction and ecology of the tropical montane toad, Bufo holdridgei. Taylor, in Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 23:213-237.
36. PETERS, J.A. 1973. The frogs genus Atelopus in Ecuador (Anura:Bufonidae). Smithson. Contrib. Zool. 145:1-49.
37. PAVELKA, L.A.; KIM, Y.H. y MOSHER, H.S. 1977. Tetrodotoxin and tetrodotoxin-like compounds from the eggs of the Costa Rican frogs, Atelopus chiriquiensis. Toxicon 15:135-139.
38. REIGH, O.A. Macrogenioglothus and the South American Bufonid toads. In: BLAIR, F. (Ed.) Evolution in the Genus Bufo. Austin. University of Texas Press. 1972. pp. 15-36.
39. RIVERO, J.A. 1963. Five new species of Atelopus from Colombia with notes on other forms from Colombia and Ecuador. Carib. J. Sci. 3:103-124.
40. _____. 1965. Notes on the Andean Salientian (Amphibia) Atelopus ignecens (Cornalia). Carib. J. Sci. 5:137-139.

41. _____, 1968. More on the Atelopus (Amphibia, Salientia) from western South America. *Carib. J. Sci.* 8:19-20.
42. _____. 1969. Notas sobre Atelopus carinatus Andersson y Atelopus palmatus Andersson (Amphibia:Salientia). *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales*. La Salle, Caracas. 29:142-145.
43. RUIZ, P.M. y HERNANDEZ, C.J. 1976. Osornophryne, género nuevo de anfibios bufónidos de Colombia y Ecuador. *Caldasia* 11:93-148.
44. _____. 1978. Una nueva especie colombiana de Atelopus (Amphibia: Bufonidae). *Caldasia*. 12:181-197.
45. RUTHVEN, A.G. 1916. Description of a new species of Atelopus from the Santa Marta Mountains, Colombia. *Mus. Zool., Univ. Michigan*, Occas. Pap. 28:1-3.
46. SAEZ, F.A. 1939. nota sobre la citología de Atelopus stelneri. *Physis* 18:161-164.
47. SALTRE, S.N. y CRUMP, M.L. 1977. A Darwinian interpretation of hind-limb variability in frog populations. *Evolution* 31:737-749.
48. SAVAGE, J.M. 1966. The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia* 4:719-766.
49. _____. 1971. The Harlequin Frogs, genus Atelopus, of Costa Rican and western Panama. *Herpetologica* 28:77-94.
50. _____. 1976. A preliminary handlist of the herpetofauna of Costa Rican. 2ª Ed. San José, Universidad de Costa Rica. 1976. 19 p.
51. SHREVE, B. 1936. A new Atelopus from Panamá and new Hemidactylus from Colombia. *Occas. Pap. Boston Soc. Nat. Hist.* 8:269-272.

52. SEXTON, O. 1958. Observations of the life history of a Venezuelan frog, Atelopus cruciger. Acta Biol. Venezuela 2:235-242.
53. STARRET, P. 1967. Observations on the life history of frogs of the family Atelopodidae. Herpetologica 23:195-204.
54. _____. Evolutionary patterns in larval morphology. In: VIAL, J.L. (Ed). Evolutionary Biology of the Anurans. Colombia, University of Missouri Press. 1973. pp. 252-272.
55. TAYLOR, E.H. 1952. A review of the frogs and toads of Costa Rica. Univ. Kansas Sci. Bull. 35:577-942.
56. _____. 1955. Addition to the known herpetological fauna of Costa Rica with comments on others species. Nº 2. Univ. Kansas Sci. Bull. 37:499-575.
57. TIHEN, J.A. 1960. Two new genera of african bufonids, with remarks on the phylogeny of related genera. Copeia 3:225-233.
58. TOFT, C.A. 1980. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: A comparison of wetter and drier sites. Oecologia 47:34-38.
59. _____. 1981. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: Pattern in diet and foraging mode. J. Hepet. 15:135-144.
60. TOSI, J. Mapa ecológico, según la clasificación de las zonas de vida del Mundo de L. R. Holdridge. San José, Costa Rica. Centro de Estudios Tropicales. 1969. Esc. 1:1000.000. Color.
61. TRUEB, L. 1971. Phylogenetic relationship of certain neotropical toads with the description of a new genus (Anura:Bufonidae). Contr. Los Angeles Co. Mus. nat. Hist. 216:1-40.

ANEXO Nº 1

Lista de especies de Atelopus con las fuentes de información y su contenido (la numeración se refiere al número que la publicación tiene en el apartado de Literatura Consultada).

<u>Especie de Atelopus</u>	<u>Sistemática o taxonomía</u>	<u>Región geográfica</u>	<u>Compor- tamiento</u>	<u>Bioquí- mica</u>	<u>Cito- logía</u>	<u>Eco- logía</u>	<u>Evolu- ción</u>	<u>Biol. poblac.</u>	<u>Repro- ducción</u>	<u>Téc. de lab.</u>
<u>arthurii</u>	36	36								
<u>balios</u>	36	36								
<u>bibronii</u>	29						29			
<u>bicolor</u>	34	34								
<u>bomolochos</u>	36	36								
<u>boulengeri</u>	29									
<u>carata</u>	44	44								
<u>carinatus</u>	29,42	29,42				42				
<u>carrikeri</u>	45	45								
<u>certus</u>	29								12	
<u>chiriquiensis</u>	49,51	49,51	24	1,17,25,37			24	49		
<u>coynei</u>	33	33								
<u>cruciger</u>	29							52	32,52	32
<u>ebenoides</u>	39	39							39	
<u>elegans</u>	29									
<u>erythropus</u>	29									
<u>exigua</u>	29									
<u>flavecens</u>	29									
<u>glyphus</u>	29									
<u>halielos</u>	29,26,44	36,44			44				44	
<u>ignecens</u>	29,39,40	39,40				40				

Cont. Lista de especies de Atelopus

Especie de <u>Atelopus</u>	sistemática o taxonomía	Región geográfica	Compor- tamiento	Bioquí- mica	Cito- logía	Eco- logía	Evolu- ción	Biol. poblac.	Repro- ducción	Tec. de lab.
<u>longibrachius</u>	39	39								
<u>longirostris</u>	29,39,41	39,41								
<u>lynchi</u>	4	4				4				
<u>mindoensis</u>	36	36								
<u>nepiozonus</u>	36	36								
<u>nicefori</u>	39	39							43	
<u>oxyrhynchus</u>	29	9,15	9,15			9		9	9	
<u>pachydermus</u>	7,29									
<u>palmatus</u>	29,42	42				42				
<u>pernambucensis</u>	2	2				2				
<u>planispinus</u>	39	39								
<u>rugulosus</u>	34	34								
<u>seminiferus</u>	29	29								
<u>senex</u>	55,49	55,56						49	53	
<u>spumarius</u>	12,29,41	41							12	
<u>spurrelli</u>	29									
<u>stelneri</u>						46				
<u>tricolor</u>	29									
<u>varius</u>	12,49,56	12,49,56	16,59	26				49,53,58	12	
<u>vermiculatus</u>	30	30	30						30	
<u>walkeri</u>	39	39							43	
<u>willimani</u>	10	10								
<u>zeteki</u>	13	13		3,17						