i

Universidad de Costa Rica Facultad de Ciencias Escuela de Biología

Evaluación del estatus taxonómico de *Allobates talamancae* (Anura: Aromobatidae)
y su variación interpoblacional en Costa Rica

Tesis sometida a la consideración de la Comisión de Trabajos Finales de Graduación de la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, para optar por el grado académico de Licenciado en Biología con énfasis en Zoología.

José Andrés Salazar Zúñiga

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

Miembros del tribunal

Federico Bolaños Vives

Director de Tesis

Gerardo Chaves Cordero

Lector 1

Héctor Zumbado Ulate

Lector 2

Gilbert Barrantes Montero

Miembro extra

José Andrés Salazar Zúñiga

Postulante

Dedicatoria

Indiscutiblemente este trabajo es dedicado a mis padres y a Dios quienes han estado a mi lado durante toda mi formación.

Agradecimientos

Primero quisiera agradecer a Federico Bolaños Vives quien ha sido uno de mis principales formadores y amigo durante mi proceso universitario. El mismo como tutor de este proyecto lo ha seguido paso a paso aportando gran cantidad de ideas.

Esta investigación fue posible gracias a la invaluable ayuda de un grupo de amigos quienes colaboraron durante el trabajo de campo e hicieron más ameno cada muestreo. Por esta razón se le agradece a: Edwin Gómez, José Brenes Andrade, Rodrigo Chaverri, Andrés Rojas Valle, Wagner Chaves Acuña, Ana Cecilia Gutiérrez Vannucchi, Diana Salazar, Amanda Vicente Santos, Iria Chacón, Beatriz Willink, Adrián García y Hernán Granda.

Además es importante resaltar la participación de Gerardo Chaves (Cachí) y Héctor Zumbado en la corrección de este documento y sus sugerencias para el mismo. A Alejandro Zamora por su aporte con los cantos de la localidad de Yorkín (Panamá).

Se agradece a la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, Veragua Rainforest Research Center y al Costarrican Amphibian Research Center por el apoyo logístico que ayudo a desarrollar esta investigación.

Prefacio del autor

La carrera de biología en la Universidad de Costa Rica fue una experiencia de vida que me formó de una manera integral, ya que aparte de darme las herramientas académicas para desarrollarme como un profesional, cambio mi perspectiva de vida permitiéndome ver la naturaleza sin una visión antropocéntrica, además pude compartir con muchísimas comunidades rurales entendiendo sus necesidades y la importancia de integrar a las mismas en las estrategias de conservación

Este trabajo tiene un enfoque taxonómico donde se discute como las presiones selectivas y las barreras geográficas pueden provocar especiación. Sin embargo para mí tiene un mayor valor a nivel de conservación ya que es un ejemplo más de la importancia de realizar trabajos basados en la comunicación, la biogeografía y el comportamiento animal para tomar decisiones más acertadas sobre la protección específica de ciertas especies.

Índice General

Contenido	Página
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Prefacio del autor	v
Índice general.	vi
Índice de figuras	vii
Índice de tablas	viii
Resumen	ix
1-Introducción.	1
2.1-Objetivos.	3
2.2-Hipótesis	4
3-Metodología	4
4-Resultados.	8
5-Descripción de especies	14
5.1-Redescripción Allobates talamancae	14
5.2-Descripción <i>Allobates</i> sp. 1	18
5.3-Descripción <i>Allobates</i> sp. 2	22
5.4-Especies similares al occidente de los Andes	26
6-Discusión y conclusiones.	26
7-Referencias	31

Índice de figuras

Contenido Página
Figura 1. Canto de <i>Allobates talamancae</i> de la localidad de Veragua, compuesto por
ocho notas de tres pulsos5
Figura 2. Comparación espectral de las vocalizaciones de A. talamancae por región: A
Pacífico, B. Caribe sur (Yorkín y Puerto Viejo), C. Caribe central (Veragua y
Guayacán)
Figura 3. Análisis de la función discriminante para características espectrales y
temporales de las vocalizaciones de distintas poblaciones de A. talamancae
(Wilks' lambda = 0.0000, F (44-147) = 50,9954, p< 0,0000)
Figura 4. Análisis de la función discriminante para las variables morfométricas de las
diferentes poblaciones de A. talamancae (Wilks' lambda= 0.0832, F (56-247)=3.9469 p<
0,000)
Figura 5. Neotipo de <i>Allobates talamancae</i> de la localidad de Puerto Viejo de Limón.
A) Vientre B) Dorso C) Costado
Figura 6. Holotipo de <i>Allobates</i> sp. 1 (sp. nov.) de la localidad de Veragua Rainforest.
A) Dorso B) Vientre C) Costado21
Figura 7. Holotipo de <i>Allobates</i> sp. 2 (sp. nov.) de la localidad de Aguabuena de Rincón
de Osa. A) Dorso B) Vientre C) Costado

Índice de cuadros

Contenido Pá;	gina
Cuadro 1. Promedio de las variables temporales y estructurales analizadas para las	
vocalizaciones de A. talamancae entre poblaciones con sus respectivas desviaciones	
estándar	8
Cuadro 2. Promedio de las variables espectrales analizadas para las vocalizaciones de	e
A. talamancae entre poblaciones con sus respectivas desviaciones estándar	9
Cuadro 3. Comparación de las variables morfométricas analizadas de A. talamancae	
entre poblaciones con sus respectivas desviaciones estándar y sus rangos	12

Resumen

La especie *Allobates talamancae* posee una amplia distribución que va desde las zonas bajas húmedas del sureste de Nicaragua hasta el suroeste de Colombia. A lo largo de su distribución se han observado variaciones en los caracteres acústicos y morfológicos lo cual genera dudas sobre su estatus taxonómico.

En esta investigación se realizó una comparación acústica y morfológica entre especímenes de la localidad tipo con otras poblaciones del Caribe y Pacífico de Costa Rica separadas altitudinalmente y por barreras geográficas. Como resultado se encontró dos poblaciones bien definidas, tanto acústica como morfológicamente, con relación a la población de la localidad tipo.

A partir de estos resultados proponemos elevar a estatus de especie cada una de estas poblaciones, por lo que describimos la especie sp. 1 para el Caribe Central y sp. 2 para el Pacífico. Estos resultados sugieren que efectivamente *Allobates talamancae* es un complejo de especies y que requiere un trabajo en toda su distribución para resolver otras posibles especies escondidas bajo este mismo nombre.

1. Introducción

Durante la historia del Neotrópico Centro y Sur Americano ocurrieron una serie de eventos geoclimáticos que han producido aislamiento y especiación entre todos los grupos de vertebrados. Dentro de los más importantes se pueden citar: el aislamiento y reconexión de América del Sur, el levantamiento de los Andes, los sistemas de inundaciones del Mioceno, la formación del Orinoco, los drenajes amazónicos y los ciclos de sequías y lluvia del Plioceno-Pleistoceno (Santos *et al.* 2009). En Centroamérica se puede citar el puente terrestre panameño que se formó progresivamente durante el Plioceno entre el Chocó y Centroamérica (Coates & Obando 1996, Santos *et al.* 2009) y la formación de la Cordillera de Talamanca, la cual inicio su ascenso en el Mioceno (Savage 2002). Esta última representa el mayor sistema montañoso en Costa Rica y la mayor elevación en el sur de Centro América. La cordillera de Talamanca tiene una orientación noreste-sureste, iniciando en el centro de Costa Rica hasta unirse con la Cordillera de Chiriquí, extremo oeste de Panamá (Savage 2002).

Los eventos de vicarianza provocados por la geomorfología del Istmo Centroamericano sobre las comunidades han sido estudiados en una variedad de taxas, incluidos erizos de mar, camarones, peces de agua dulce e insectos, sin embargo hay muy pocos estudios en vertebrados terrestres (Wang et al. 2008). Los anuros en particular son útiles para realizar estudios en donde se explique las variaciones geográficas intrapoblacionales tanto a nivel fenotípico como genotípico (Darda 1994, García-París et al. 1998, Gascon et al. 1996, Grohovaz et al. 1996, Bernal et al. 2005). Este grupo permite inferir fácilmente la historia geológica y ambiental debido a su poca capacidad de desplazarse, la intolerancia al agua salada y la abundancia local (Beebee 2005, Wang et al. 2008). Además muchas especies están restringidas a micro hábitats con variables bioclimáticas muy específicas que limitan el contacto entre poblaciones (Smith et al. 2005, Wiens et al. 2006, Wang et al. 2008).

Linajes con distribuciones amplias y con representantes a ambos lados de barreras geográficas importantes como los Andes o la Cordillera de Talamanca, ofrecen la oportunidad de probar hipótesis sobre modelos de especiación (Bernal *et al.* 2005). Los estudios sobre las variaciones interpoblacionales en características fenotípicas como la morfología externa y las características del canto son útiles para evaluar patrones de divergencia (Forester 1999, Moritz *et al.* 2000, Simões *et al.* 2008). Las variaciones en el canto han recibido especial atención por la

importancia que tienen en el comportamiento reproductivo de los anfibios (Grohovaz *et al.* 1996, Hasegawa *et al.* 1999, Bernal *et al.* 2005). Estas diferencias aportan información que ayuda a aclarar el estatus taxonómico de complejos de especies, a la vez que aumenta la comprensión de la evolución de las señales de cortejo (Boul & Ryan 2004, Loftus-Hills & Littlejohn 1992, Castellano *et al.* 2000, Sullivan *et al.* 2000, Bernal *et al.* 2005).

La superfamilia Dendrobatoidea es un grupo monofilético que ocupa pequeños arroyos, bosques densos, campos abiertos, tierras bajas del bosque lluvioso, bosques nubosos, páramos y hábitats acuáticos, terrestres y arbóreos desde Nicaragua hasta Bolivia y el bosque atlántico de Brasil y desde la costa Pacífica de Sur América a las Antillas Francesas (Grant *et al.* 2006). Las especies de este grupo comúnmente son conocidos por sus colores brillantes y su piel venenosa, sin embargo muchas son crípticas y probablemente no tóxicas. Hasta hace poco tiempo todas estas especies crípticas estaban ubicadas dentro del género *Colostethus sensu lato* (Grant *et al.* 2006, Verdade & Rodrigues 2007). Hoy en día este género se ha dividido y se ha sugerido colocar algunos géneros como *Allobates* en la familia Aromobatidae (Grant *et al.* 2006).

Dentro de las especies crípticas los *Allobates* son uno de los géneros más grandes conformado por 47 especies, de las cuales solamente las especies *Allobates talamancae y Allobates niputidea* se encuentran al occidente de los Andes (Grant *et al.* 2006, 2007). *Allobates niputidea* es una especie muy poco estudiada que fue descrita recientemente como especie hermana de *A. talamancae* y presenta una distribución limitada a las estribaciones de la vertiente occidental de la Cordillera Oriental y las laderas de la Cordillera Central en Colombia (70-320 msnm) (Grant *et al.* 2007).

Allobates talamancae posee una amplia distribución que va desde las zonas bajas del sureste de Nicaragua hasta el sureste de Colombia; es de colores crípticos y considerada abundante en el suelo del bosque. Los machos cantan usualmente desde la hojarasca y los picos de actividad se concentran en horas de poca luz, en las mañanas, terminando la tarde o en días nublados durante todo el día (Savage 2002). La época reproductiva ocurre durante todo el año, aunque disminuye en los meses menos lluviosos entre septiembre y octubre (Savage 2002).

Esta especie fue descrita bajo el nombre de *Dendrobates talamancae* por Cope (1875), quien se basó solamente en las características morfológicas de los adultos y utilizó como localidad tipo la población de Puerto Viejo de Limón (Costa Rica). Desde ese momento han ocurrido una serie de redescripciones debido a dudas taxonómicas causadas por la similitud morfológica que

tienen varias especies crípticas del antiguo género *Colosthetus*. La especie además ha pasado por los géneros *Hylaplesis* (Brocchi 1882); *Phyllobates* (Barbour & Dunn 1921); *Colostethus* (Savage 1968) y *Allobates* (Grant *et al.* 2006).

Actualmente existen muchas dudas de sí *A. talamancae* es una especie o más bien un complejo de varias especies. Observaciones personales y de otros investigadores demuestran claramente variaciones acústicas y morfológicas a lo largo de su distribución. Estas dudas se han incrementado debido a que la mayoría de trabajos taxonómicos se han realizado con especímenes que no pertenecían a la localidad tipo. Por ejemplo la descripción de la larva fue realizada por Breder (1946), con especímenes del Darién en Panamá. Taylor (1952) utiliza especímenes de Turrialba y cercanías del Río Reventazón (Limón, Costa Rica). Savage (1968) describe especímenes de la Península de Osa y Grant *et al.* (2006) realizan sus análisis filogenéticos con individuos del Valle del Cauca y Risaralda para Colombia, de Bocas del Toro (Panamá), y de la Península de Osa (Costa Rica). Esto ha provocado una serie de incongruencias entre las distintas descripciones a lo largo del tiempo. Debido a lo anterior se crea la necesidad de reexaminar el estatus taxonómico de la especie.

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

Reevaluar el estatus taxonómico de la especie *Allobates talamancae* comparando la morfología, morfometría y características del canto de la localidad tipo con otras poblaciones del Caribe y Pacífico de Costa Rica.

2.2. Objetivos específicos

- A) Redescribir la especie *Allobates talamancae* utilizando cantos y especímenes de la localidad tipo.
- B) Examinar posibles variaciones en las características espectrales y temporales del canto de aviso de los machos de *Allobates talamancae* entre la localidad tipo y otras poblaciones del Caribe y Pacífico de Costa Rica.

C) Determinar el grado de variación morfológica y morfométrica entre los individuos de *Allobates talamancae* de la localidad tipo con otras poblaciones del Caribe y Pacífico de Costa Rica.

2.3. Hipótesis

En Costa Rica la especie *Allobates talamancae* posee una distribución con poblaciones ubicadas en diferentes rangos altidudinales, aisladas por barreras geográficas y con condiciones climáticas distintas entre una localidad y la otra. El aislamiento geográfico y climático sumado a las presiones selectivas locales puede provocar especiación, como ha ocurrido en otras especies en Costa Rica con condiciones similares.

3. Metodología

La investigación se realizó en cuatro poblaciones de A. talamancae ubicadas en el Caribe y dos en el Pacífico costarricense. Las poblaciones escogidas para el Caribe son: Yorkín (9°30'20.71"N, 82°50'37.77"O, 140 msnm) que se encuentra en una zona limítrofe entre la provincia de Limón, Costa Rica y la provincia de Bocas del Toro en Panamá; Puerto Viejo (localidad tipo, 9° 39' 12.20"N 82° 45' 8.42"O, 5 msnm) ubicada en el cantón de Talamanca de la provincia de Limón; el parque Veragua Rainforest (9° 55' 34.90"N 83° 11' 27.42"O, 200 msnm) localizado en el pueblo de las Brisas de Veragua del cantón central de la provincia de Limón; y Guayacán (10° 03′ 19.57" N, 83° 32′ 59.35", 564 msnm) ubicada en el cantón de Siguirres de la provincia de Limón. En la vertiente pacífica se concentró el trabajo en la península de Osa. Se estudió una población en el poblado de Río Piro (8° 24′ 15.18" N, 83° 20′ 12.52" O, 33 msnm) perteneciente al distrito de Puerto Jiménez del cantón de Golfito de la provincia de Puntarenas y en Aguabuena de Rincón de Osa ubicada en el distrito de Sierpe del cantón de Osa (08° 41′ 41.62" N, 83° 30′ 04.54" O, 40 msnm) de la provincia de Puntarenas. Según Holdridge (1967) las poblaciones de Puerto Viejo, Yorkín y Veragua pertenecen al bosque tropical húmedo basal y la población de Guayacán pertenece al bosque tropical húmedo premontano. Mientras que todas las poblaciones del Pacífico analizadas pertenecen al bosque muy húmedo tropical basal.

En cada una de las poblaciones se localizaron machos de *Allobates talamancae*. A cada macho se le grabó su canto de aviso durante 5 min, con una grabadora digital Marantz PMD661.

Se usó un micrófono direccional Sennheiser que se colocó a 1 m del individuo. Para asegurarse de no grabar cantos agonísticos o de cortejo se revisó en un diámetro de 1 m que el individuo no tuviera ningún macho ni hembra cerca. Las grabaciones fueron realizadas con una tasa de muestreo de 44100 Hz. Después de grabar a los individuos se intentó capturarlos para posteriores análisis morfológicos.

Para el análisis acústico se utilizaron los cantos de 2 individuos de Yorkín, 12 de Puerto Viejo, 23 de Veragua, 10 de Guayacán y 12 de Río Piro. Para cada macho se analizaron 10 cantos. Se definió cada canto como todas las unidades de sonido producido en determinada secuencia (Fig. 1, Duellman 1970). Cada nota se definió como cualquier unidad individual de sonido producida en el canto. Las notas pueden ser simples (un solo pulso) o compuestas (dos o más pulsos, Fig. 1). Con el programa Raven 1.2.1 (Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, New York, USA) se realizó un análisis espectro temporal de las características del canto. Las variables evaluadas fueron: la estructura de las notas del canto, número de notas por canto, la frecuencia principal, mínima y máxima de cada nota en Hertz (Hz), la duración de cada nota y el intervalo de tiempo entre notas en segundos (s). Los espectrogramas fueron producidos con una Fast Fournier transform usando una ventana de tipo Hann con una resolución de frecuencia de 124 Hz y una temporal de 11.6 ms y un traslape de un 50%.

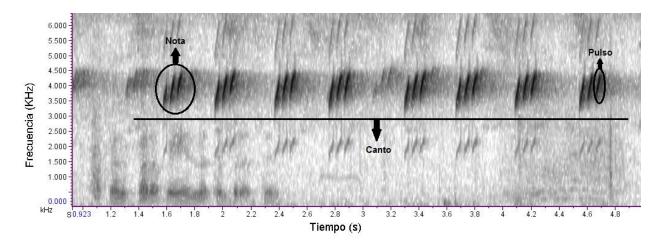


Figura 1. Canto de *Allobates talamancae* de la localidad de Veragua, compuesto por ocho notas de tres pulsos

Para realizar el análisis morfométrico y morfológico se recolectó ejemplares en Puerto Viejo (15 machos /10 hembras), Veragua (11/2), Guayacán (7/1), Río Piro (5 machos) y Aguabuena (15/4). A cada individuo se le midió en milímetros (mm) la longitud hocico-ano (LHA), la longitud de la cabeza (distancia tímpano-hocico) y su ancho (de tímpano a tímpano), la longitud del húmero, radio, fémur, tibia, manos y dedos de las extremidades derechas. Las mediciones se realizaron sobre fotografías digitales de cada individuo usando Adobe Photoshop CS5 Extended version 12.0 x 32. Cada individuo se fotografíó en la zona ventral, dorsal, lateral y las extremidades. Todos fueron colocados exactamente de la misma manera sobre una base de fondo blanco junto a una escala en milímetros. Las fotografías fueron tomadas con una cámara Canon EOS 60 D; lente 100mm-2.8-st-L; Flash SIGMA 140 DG con una configuración de 18 megapixels/ iso 100/ velocidad 1/200 s /profundidad de campo 32.

Para el análisis morfológico se revisaron 47 características sugeridas por Grant et al. (2006). Los caracteres evaluados fueron: 1- textura dorsal de la piel (0-lisa, 1-posteriormente granular, 2-fuertemente granular, 3-espiculada); 2- ausencia o presencia del tubérculo distal del cuarto dedo; 3- ausencia o presencia de tubérculos supernumerarios; 4- longitud del cuarto dedo con respecto al tubérculo sub-articular distal del dedo tres de la mano (0- el dedo sobrepasa el tubérculo, 1-el dedo está a la mitad o en la sección distal del tubérculo, 3- el dedo no alcanza este tubérculo); 5- longitudes relativas entre el dedo uno y dos de la mano (0-uno mayor que dos, 1dos mayor que uno, 2-uno igual a dos); 6- presencia de discos en los dedos de la mano; 7-10 expansión de los discos de los cuatro dedos de la mano (0-sin expandir, 1-débilmente expandido, 2-moderadamente expandido); 11-14 presencia o ausencia de los rebordes o pliegues preaxiales de los cuatro dedos de la mano; 15-18 presencia o ausencia de los pliegues postaxiales de los cuatro dedos de la mano; 19- presencia o ausencia del pliegue metacarpal; 20- expansión del dedo tres en machos adultos (0 ausente, 1 presente); 21- morfología de la expansión del dedo tres (0ensanchamiento pre y postaxial, 1- débil ensanchamiento preaxial, 2-fuerte ensanchamiento preaxial, 3- ensanchamiento que se extiende desde la muñeca, principalmente preaxial en el digito); 22- presencia o ausencia de la quilla tarsal; 23- morfología de la quilla tarsal (0-rectas o ligeramente curvas, que se extiende lateralmente desde el borde preaxial del tubérculo metatarsal interno, 1-en forma de tubérculo agrandado y fuertemente curvado en el extremo proximal que se extiende desde el tubérculo metatarsal, 2-corto, en forma de tubérculo, curvo o dirigido transversalmente a través del tarso y no se extiende desde el tubérculo metatarsal, 3- débil y corto

engrosamiento de la dermis, no se extiende desde el tubérculo metatarsal); 24-28 expansión de los discos en los dedos del pie (0-sin expandir,1-poco expandidos, 2-moderadamente expandidos); 29ausencia o presencia del pliegue metatarsal; 30- ausencia o presencia de la marca para-cloacal pálida; 31- coloración del muslo (0- pálido con puntos oscuras formando un reticulado cuando las manchas están muy cerca, 1-negro uniforme, 2-pálido uniforme, 3- oscuro con manchas o bandas pálidas, 4- café con manchas/bandas/círculos café oscuras, 5- negro con líneas longitudinales pálidas); 32-36- ausencia o presencia de líneas pálidas laterales (línea dorso lateral A, línea dorso lateral B, línea oblicuo lateral y línea ventro lateral);37- longitud de la línea ventro lateral (0parcial, 1-completa); 38- ausencia o presencia de marcas en la parte gular del pecho; 39- color de la garganta de los machos (0-pálida o casi completamente libre de melanóforos, 1-oscuridad atribuida a la ausencia de iridóforos, 2- pálida con un discreto manchado/reticulado, 3- negro uniforme, 4- negro con un discreto manchado blanco/reticulado, 5- líneas o moteado irregular o difuso); 40- color de la garganta de la hembra (0-pálida o casi completamente libre de melanóforos, 1-oscuridad atribuida a la ausencia de iridóforos, 2- pálida con un discreto manchado/reticulado, 3- negro uniforme, 4- negro con un discreto manchado blanco/reticulado, 5- líneas o moteado irregular o difuso); 41- color del abdomen de los machos (0-pálido o casi completamente libre de melanóforos, 1- pálido con un discreto manchado/reticulado oscuro, 2- uniformemente punteado de un pigmento oscuro, 3- negro con un discreto manchado/reticulado blanco, 4- manchado o con un reticulado difuso, 5- negro uniforme); 42- color del abdomen de las hembras (0-pálido o casi completamente libre de melanóforos, 1- pálido con un discreto manchado/reticulado oscuro, 2uniformemente punteado de un pigmento oscuro, 3- negro con un discreto manchado/reticulado blanco, 4- manchado o con un reticulado difuso, 5- negro uniforme; 43- ausencia o presencia de pigmentos metálicos en el ojo; 44-presencia o ausencia de tubérculos subarticulares del pie; 45presencia o ausencia de tubérculo metatarsal interno; 46- presencia o ausencia del tubérculo metatarsal externo; 47- presencia o ausencia de los tubérculos plantares.

Para el análisis acústico se consideró a cada repetición de cada variable por individuo como una pseudoréplica, las cuales se promediaron y se obtuvo un único dato por variable para cada individuo. Estas variables se les aplicaron un análisis de la función discriminante para determinar si existen diferencias significativas entre las poblaciones analizadas. Igualmente se aplicó el mismo análisis para las características morfométricas. Todos los promedios reportados vienen precedidos por su desviación estándar con un ±.

4. Resultados

Referente a la estructura general del canto se encontró que en el Caribe las poblaciones de Yorkín y Puerto Viejo tienen notas que se componen de dos pulsos y las de Veragua y Guayacán de tres pulsos. En la vertiente Pacífica la población de Río Piro tiene notas de un solo pulso (Fig. 2A, Cuadro 1). Con respecto al número de notas por canto se obtuvo que las poblaciones del Caribe en promedio tienen entre 6 y 7 notas y la del Pacífico 11 (Cuadro 1). La duración promedio de las notas fue mayor en las poblaciones del Caribe, las notas más largas son las de Veragua y Guayacán y las más cortas se encontraron en Río Piro (Cuadro 1). También hubo variaciones interpoblacionales en el análisis espectral, ya que la frecuencia principal de cada nota fue en promedio más baja en las poblaciones de Veragua y Guayacán, mientras que en Río Piro se encontró la frecuencia más alta (Cuadro 2; Fig. 2). Se obtuvo la misma tendencia para las frecuencias más altas y más bajas de cada nota (Cuadro 2). Estas diferencias antes mencionadas son significativas (Wilks' lambda = 0.000, F (44,147) = 50.995, p < 0.001) y hacen tres grupos de las cinco poblaciones. El grupo 1 (Caribe Sur) incluye a los individuos de Puerto Viejo y Yorkín, el segundo grupo (Caribe Central y Norte) a los individuos de Veragua y Guayacán y el tercero (Pacífico) que incluye a los individuos de Río Piro.

Cuadro 1. Promedio de las variables temporales y estructurales analizadas para las vocalizaciones de *A. talamancae* entre poblaciones.

	Caribe Sur		Caribe	Pacífico	
Variable	Puerto Viejo	Yorkín	Guayacán	Veragua	Río Piro
# de notas por canto	6.565 ± 1.636	7.438 ± 0.880	7.330 ± 1.381	6.436 ± 1.444	11.054 ±1.922
Duración de la nota	0.106 ± 0.011	0.105 ± 0.005	0.143 ± 0.005	0.139 ± 0.012	0.057 ± 0.003
Duración entre notas	0.201 ± 0.024	0.206 ± 0.007	0.294 ± 0.044	0.280 ± 0.065	0.202 ± 0.020
# de elementos por nota	2.000 ± 0.053	2.000 ± 0.000	3.000 ± 0.005	3.000 ± 0.006	1.000 ± 0.000
Duración del elemento	0.035 ± 0.005	0.041 ± 0.001	0.031 ± 0.005	0.034 ± 0.006	0.056 ± 0.002

Cuadro 2. Promedio de las variables espectrales analizadas para las vocalizaciones de A. talamancae entre poblaciones.

	Caribe Sur		Caribe C	Pacífico	
Frecuencia	Puerto Viejo	Yorkín	Guayacán	Veragua	Río Piro
Principal de las nota	3982.420 ± 274.305	3809.041 ± 221.674	4103.424 ± 186.904	4054.421 ± 205.238	4497.844 ± 218.800
Alta de las nota	4364.973 ± 267.258	4292.470 ± 162.881	4482.414 ± 165.520	4532.595 ± 216.680	4973.895 ± 182.834
Baja de la nota	3613.179 ± 194.916	3411.203 ± 159.218	3832.354 ± 203.479	3549.778 ± 201.579	3916.873 ± 141.705
Principal del elemento 1	3960.171 ± 225.454	3670.286 ± 51.678	3932.962 ± 71.899	3897.405 ± 118.368	4510.630 ± 153.582
Principal del elemento 2	3981.768 ± 221.077	3847.120 ± 131.026	4159.583 ± 79.807	4075.364 ± 123.961	
Principal del elemento 3			4228.183 ± 120.779	4133.387 ± 137.156	

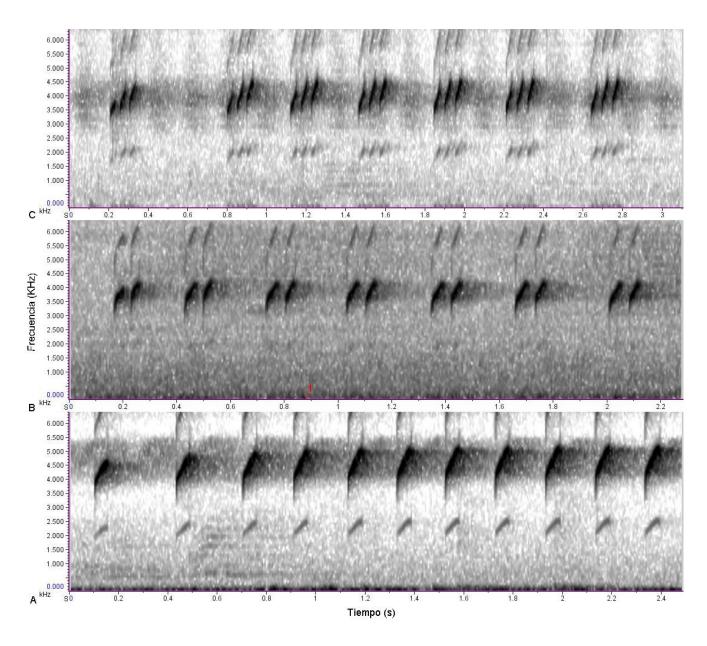


Figura 2. Comparación espectral de las vocalizaciones de *A. talamancae* por región A. Pacífico, B. Caribe sur (Yorkín y Puerto Viejo), C. Caribe central (Veragua y Guayacán)

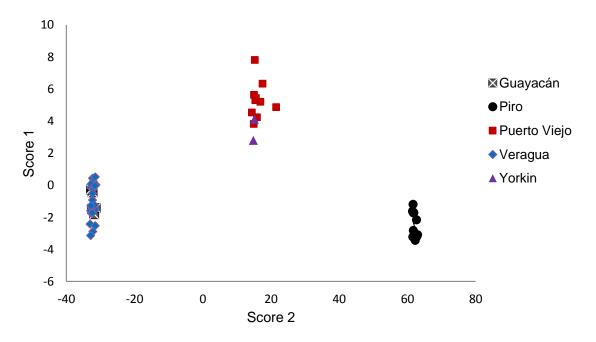


Figura 3. Análisis de la función discrimínate para características espectrales y temporales de las vocalizaciones de distintas poblaciones de *A. talamancae* (Wilks' lambda = 0.000, F $_{(44-147)} = 50.995$, p< 0.001)

En el análisis morfométrico se encontró que los individuos de Puerto Viejo tienen promedios mayores que el resto de las poblaciones en las medidas de la LHA, el fémur, el húmero, la tibia y el tamaño de la órbita (Cuadro 3; Fig. 4). Los individuos más pequeños en la mayoría de variables son los de Río Piro y Aguabuena los cuales presentan medidas corporales muy similares entre sí (Cuadro 3; Fig. 4). Estas diferencias (Wilks' lambda= 0.083, F_(56, 247)= 3.947, p< 0.001) agrupan a las poblaciones de la misma manera que el análisis acústico, sin embargo la población de Guayacán presenta medidas que se traslapan con los individuos de Veragua y los del Pacífico (Cuadro 4; Fig. 4).

En la comparación descriptiva de caracteres morfológicos no cuantificables se encontró menos variación entre las poblaciones. Sólo se encontró variación con respecto a la quilla tarsal (caracter 23 y 24) se encontró que los individuos de la población de Veragua poseen la quilla tarsal en forma de tubérculo corto dirigido transversalmente a través del tarso y no se extiende desde el tubérculo metatarsal (carácter 24 condición 2), mientras que la quilla tarsal de los especímenes de Puerto Viejo, Rincón, y Río Piro es curvada en el extremo proximal y se extiende desde el

tubérculo metatarsal (carácter 24, condición 1). Con respecto a la longitud de la línea pálida ventro lateral (carácter 37), Guayacán y Veragua tienen una línea pálida ventro lateral que se extiende desde el hocico como una línea intermitente de machas pálidas irregulares que en algunas ocasiones es continua hasta la ingle (carácter 37, condición 0 ó 1), mientras que en las demás poblaciones esta línea siempre es continua (carácter 37, condición 1).

Cuadro 3. Comparación de las variables morfométricas analizadas de A. *talamancae* entre poblaciones y sus rangos.

Variables	Caribe Sur	Caribe Central		Pacífico	
, almores	Puerto Viejo	Veragua	Guayacán	Río Piro	Rincón
LHA	20.891 ± 1.237	20.215 ± 0.532	19.700 ±1.350	18.454 ± 1.007	19.643 ± 0.789
Rango de LHA	17.800-24.500	20.000-21.600	17.800-21.100	17.700-19.700	18.400-21.500
C (T-T)	6.695 ± 0.406	6.938 ± 0.312	6.493 ± 0.376	6.078 ± 0.387	6.366 ± 0.308
Rango cabeza (T-T)	6.100-7.490	6.400-7.300	5.900-7.110	5.700-6.670	5.700-7.000
C (T-H)	5.621 ± 0.553	5.408 ± 0.284	5.69 ± 0.316	4.838 ± 0.491	5.347 ± 0.330
Rango cabeza (T-H)	4.890-7.410	4.800-5.800	5.190-6.120	4.000-5.300	4.490-6.160
1441.80 440.424 (1 11)			0.130 0.120		, 0 0.100
Humero	4.513 ± 0.272	4.223 ± 0.298	4.254 ± 0.473	4.302 ± 0.252	4.296 ± 0.279
Rango Humero	3.780-4.960	3.700-4.800	3.570-4.810	4.020-4.630	3.690-4.850
D - 4' -	2.576 + 0.207	2.654 + 0.212	2 201 + 0 261	2.022 + 0.226	2 222 + 0 211
Radio	3.576 ± 0.297	3.654 ± 0.313	3.281 ± 0.261	2.932 ± 0.326	3.322 ± 0.211
Rango Radio	3.000-4.100	3.200-4.100	3.000-3.790	2.600-3.370	2.950-3.850
Femur	9.195 ± 0.546	8.654 ± 0.336	8.721 ± 0.559	7.75 ± 0.166	8.343 ± 0.616
Rango Femur	8.030-10.200	8.100-9.300	8.010-9.260	7.570-7.930	7.330-9.340
T:1.:-	0.064 + 0.414	7 200 . 0 421	7 (21) 0 247	6766 : 0.205	7 202 : 0 557
Tibia	8.064 ± 0.414	7.308 ± 0.431	7.631 ± 0.347	6.766 ± 0.385	7.392 ± 0.557
Rango Tibia	7.230-8.970	6.500-8.000	7.100-7.930	6.450-7.420	8.000-8.540
D1	2.357 ± 0.158	2.402 ± 0.158	2.246 ± 0.244	2.264 ± 0.065	2.301 ± 0.222
Rango Dedo 1	2.000-2.740	2.060-2.640	2.040-2.830	2.150-2.300	1.900-2.800
D2	1.615 ± 0.124	1.624 ± 0.116	1.491 ± 0.205	1.634 ± 0.082	1.512 ± 0.163
Rango Dedo 2	1.400-1.870	1.380-1.890	1.230-1.940	1.500-1.700	1.120-1.830
14mg	11.00 1.070	1.000 1.000	1,200 1,7 10	1.000 1.700	11120 11000
D3	2.491 ± 0.177	2.502 ± 0.137	2.316 ± 0.242	2.524 ± 0.068	2.313 ± 0.194
Rango Dedo 3	2.130-2.750	2.330-2.720	1.860-2.520	2.450-2.580	1.820-2.640
D4	1.467 ± 0.148	1.454 ± 0.109	1.389 ± 0.146	1.488 ±0.046	1.349 ± 0.180
		1.434 ± 0.109 1.160 - 1.590	1.389 ± 0.140 1.100 - 1.540		
Rango Dedo 4	1.240-1.750	1.100-1.390	1.100-1.540	1.440-1.560	0.980-1.820
Timpano	1.339 ± 0.148	1.502 ± 0.180	1.235 ± 0.137	1.280 ± 0.284	1.265 ± 0.149
Rango Timpano	1.050-1.640	1.200-1.700	1.030-1.420	0.950-1.700	1.050-1.640
	2.709 ± 0.258	2.672 ± 0.121	2.418 ± 0.211	$2.280 (\pm 0.080)$	2.452 ± 0.176

Orbita Rango orbita	2.160-3.200	2.420-2.870	2.100-2.680	2.150-2.370	2.100-2.810
Tub.sub vs disco D3 Rango Tub.sub vs	0.876 ± 1.166	0.707 ± 0.097	0.509 ± 0.093)	0.642 (±0.037)	0.580 ± 0.103
disco D3	0.520-0.670	0.590-0.920	0.400-0.630	0.590-0.680	0.350-0.790

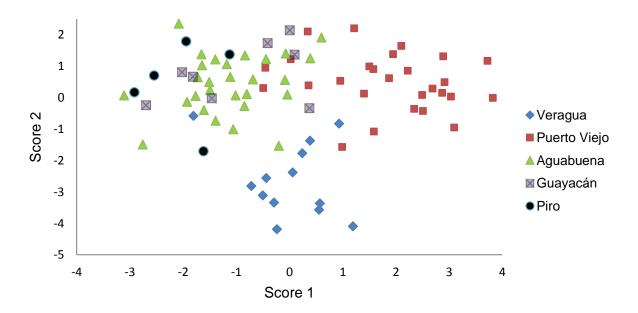


Figura 4. Análisis de la función discriminante para las variables morfométricas de las diferentes poblaciones de *A. talamancae* (Wilks' lambda= 0.083, F ₍₅₆₋₂₄₇₎=3.946 p< 0.001)

De acuerdo a las diferencias encontradas al comparar la morfometría y las vocalizaciones de la localidad tipo con el resto de poblaciones, se propone basándose en el concepto de especie biológica, dos especies nuevas de *Allobates* para Costa Rica hasta ahora incluidas dentro de *A. talamancae*. Además se hace la redescripción de *A. talamancae* con el fin de excluir de ella las poblaciones que se proponen como nuevas especies.

5. Descripción de especies

5.1. Allobates talamancae (Redescripción)

Neotipo UCR 21614 macho adulto, Costa Rica, Puerto Viejo (9° 39' 12.20"N 82° 45' 8.42"O, 5 msnm) ubicada en el cantón de Talamanca de la provincia de Limón, 5 de Marzo 2012 (Fig.6). Colector José Andrés Salazar Zúñiga.

Diagnosis

Especie pequeña de colores crípticos. LHA de los machos 20.380 y hembras de 21.500. Piel lisa. Hocico truncado y tímpano bien definido. Tubérculos de las manos y las patas redondeados. En las manos: dedo 1 > dedo 2; dedo 4 alcanza la mitad o la sección distal del tubérculo subarticular del dedo 3; tubérculos subarticulares (1-1-2-1) y tenar ovalados, ambos bien definidos; tubérculo palmar redondeado. En las patas: quilla tarsal curvada en el extremo proximal que se extiende desde el tubérculo metatarsal; tubérculos metatarsales interno y externo bien definido; tubérculos subarticulares 1-1-2-3-2. Dorso café oscuro con un par de líneas dorso laterales pálidas. Líneas pálidas ventrolaterales que le dan vuelta alrededor del hocico por debajo de las narinas y se extienden de manera continua hasta la ingle. Hembras con la garganta y el abdomen pálido. Machos con garganta negra. Pecho y abdomen de los machos con abundancia variable de melanóforos. Iris de color dorado metálico.

Descripción

LHA en machos adultos 17.800-21.700 (15, 20.380 ± 0.962), hembras adultas de 20.200 a 24.500 (13, 21.481 ± 1.288). Superficies ventrales, laterales y dorsales de la piel lisas. *Canthus rostralis* truncado y región loreal plana. Narinas ligeramente protuberantes y tímpano bien definido. Par de hendiduras vocales y un único saco vocal subgular externo en machos. Discos de los dedos de las manos y pies redondeados y débilmente ensanchados. Sin membrana entre los dedos del pie y la mano. En las manos: dedos sin márgenes preaxiales ni postaxiales; dedo 3 en machos, hembras y juveniles no ensanchado; dedo 1 > dedo 2; dedo 4 alcanza la mitad o la sección distal del tubérculo subarticular del dedo 3; tubérculos subarticulares 1-1-2-1; tubérculo tenar y subarticulares elíptico; tubérculo palmar redondeado; todos los tubérculos son fuertemente protuberantes. Sin tubérculos supernumerarios y sin pliegue metacarpal. En las patas: tubérculos

subarticulares 1-1-2-3-2; tubérculo metatarsal interno ovalado y muy pronunciado; tubérculo metatarsal externo redondeado y pronunciado; quilla tarsal fuertemente curvado en el extremo proximal y se extiende desde el tubérculo metatarsal. Superficie dorsal de los muslos café claro o anaranjado oscuro (gris en preservado) generalmente con una mancha oscura alargada en la sección posterior del muslo y otras manchas redondeadas en la sección anterior. Pantorrilla café claro o anaranjado oscuro con diferentes patrones de machas. Machos con la garganta negra. Pecho y sección anterior del abdomen de los machos con presencia de melanóforos los cuales se distribuyen uniformemente y su densidad varía dándole una coloración desde muy pálida a negra. Hembras con la garganta y el abdomen pálido. Líneas pálidas dorsolaterales que van desde el ojo hasta la parte final del urostilo sin caer sobre los muslos. Líneas pálidas ventrolaterales que le dan vuelta alrededor del hocico por debajo de las narinas y se extienden de manera continua hasta la ingle. Líneas oblicuo-laterales ausentes. Marca paracloacal ausente. Coloración del iris dorado metálico en la pupila y anillos de la pupila presente.

Medidas del Neo tipo UCR 21614:

LHA: 20.320; ancho de la cabeza de tímpano a tímpano 6.701; longitud de la cabeza desde el centro de tímpano hasta el borde de la nariz 5.631; largo del hocico desde la esquina anterior del ojo hasta la punta del hocico 2.402; ancho del hocico de narina a narina 3.120; distancia interorbital 2.633; antebrazo, del borde proximal del tubérculo palmar hasta el borde exterior del codo flexionado 3.721; mano, del borde proximal del tubérculo palmar hasta el borde distal del disco del dedo tres 3.956; longitud del dedo 1, del extremo distal del tubérculo tenar hasta la punta del disco 2.431; longitud del dedo 2, del extremo distal del primer tubérculo subarticular hasta la punta del disco 1.542; longitud del dedo 3, del extremo distal del primer tubérculo sub-articular hasta la punta del disco 2.743; longitud del dedo 4, del extremo distal del primer tubérculo subarticular hasta la punta del disco 1.651; tibia, desde los borde externos de la rodilla flexionada hasta el tobillo 7.634; fémur, desde el centro de la cloaca hasta el borde externo de la rodilla flexionada 8.983; longitud de la órbita 2.526; mayor diámetro del tímpano 1.491.

Canto

Las vocalizaciones de aviso de esta especie están formadas por notas de dos pulsos bien definidos con modulación ascendente, los cuales aumentan su frecuencia levemente del pulso 1 al 2 (Cuadro 1, Fig. 2B). Cada nota se repite entre 6 y 7 veces. Cada nota tiene una duración promedio de 0.106 ± 0.011 y una duración entre notas de 0.201 ± 0.024 . La frecuencia principal de cada nota es de 3982.420 ± 274.305 y las frecuencia más alta y más baja de cada nota respectivamente son 4364.973 ± 267.258 y 3613.179 ± 194.916 .

Distribución

Zonas bajas y premotanas del Caribe Sur de Costa Rica y Noroeste de Panamá, hasta el Sureste de Colombia.

Historia natural

Es una especie diurna, que generalmente está ubicada en zonas relativamente planas con mucha hojarasca, con algún paso de agua de flujo lento y con vegetación no muy densa. Los machos cantan desde el suelo del bosque, aunque se han encontrado encima de algunas estructuras caídas como troncos y rocas. Cada macho canta separado de su vecino y es común encontrar a machos cantando en la misma percha durante días. Su actividad de canto es durante todo el año aunque baja considerablemente en días secos del año y con temperaturas altas.



Figura 5. Neotipo de *Allobates talamancae* de la localidad de Puerto Viejo de Limón. A) Vientre B) Dorso C) Costado.

5.2. Allobates sp. 1 (sp. nov.)

Holotipo - UCR 21600 macho adulto, Costa Rica, Reserva Veragua Rainforest (9° 55′ 34.90″N 83° 11′ 27.42″O, 200 m) localizada en el pueblo de las Brisas de Veragua del cantón central de la provincia de Limón, 20 Febrero 2012 (Fig. 7). Colector José Andrés Salazar Zúñiga.

Paratipos - UCR 21593 macho adulto colectado el 05-02-2011, UCR 21594 macho adulto colectado 12-02-2011, UCR 21595 macho adulto colectado el 12-02-2011, UCR 21596 macho adulto colectado el 19-02-2011, UCR 21597 macho adulto colectado el 19-02-2011, UCR 21598 hembra adulta colectada el 19-02-2011, UCR 21599 macho adulto colectado el 20-02-2011, UCR 21601 hembra adulta colectada el 20-02-2011, UCR 21603 macho adulto colectado el 26-02-2011 UCR 21602 macho adulto colectado el 19-03-2011, UCR 21604 macho adulto colectado el 19-03-2011, UCR 21605 macho adulto colectado el 19-03-2011. Los anteriores de la misma localidad y colector del holotipo.

Diagnosis

Especie pequeña de colores crípticos. LHA de los machos 20.255 y las hembras de 20.000. Piel lisa. Hocico truncado y tímpano bien definido. Discos de los dedos de pies y manos redondeados. En las manos: dedo 1 > dedo 2; dedo 4 alcanza la mitad o la sección distal del tubérculo subarticular del dedo 3; tubérculos subarticulares (1-1-2-1) y tenar ovalados ambos bien definidos; tubérculo palmar redondeado. En las patas: quilla tarsal en forma de tubérculo corto dirigido transversalmente a través del tarso y no se extiende desde el tubérculo metatarsal; tubérculos metatarsales interno y externo bien definidos; tubérculos subarticulares 1-1-2-3-2. Dorso café oscuro con un par de líneas dorso laterales pálidas. Líneas pálidas ventrolaterales que le dan vuelta alrededor del hocico por debajo de las narinas y se extiende como una línea intermitente de machas pálidas irregulares que en algunas ocasiones es continua. Hembras con la garganta y el abdomen pálido. Machos con garganta negra. Pecho y abdomen de los machos con abundancia variable de melanóforos. Iris de color dorado metálico.

Medidas del Holotipo:

LHA: 20.012; ancho de la cabeza de tímpano a tímpano 6.743; longitud de la cabeza desde el centro del tímpano hasta el borde de la nariz 5.401; largo del hocico desde la esquina anterior del ojo hasta la punta del hocico 2.011; ancho del hocico de narina a narina 2.910; distancia interorbital 2.504; antebrazo, del borde proximal del tubérculo palmar hasta el borde exterior del codo flexionado 4.022; húmero, desde la axila hasta el borde exterior del codo flexionado 4.223; mano, del borde proximal del tubérculo palmar hasta el borde distal del disco del dedo tres 3.861; longitud del dedo 1, del extremo distal del tubérculo tenar hasta la punta del disco 2.061; longitud del dedo 2, del extremo distal del primer tubérculo subarticular hasta la punta del disco 2.602; longitud del dedo 3, del extremo distal del primer tubérculo subarticular hasta la punta del disco 2.602; longitud del dedo 4, del extremo distal del primer tubérculo subarticular hasta la punta del disco 1.512; tibia, desde los bordes externos de la rodilla flexionada hasta el tobillo 7.207; fémur, desde el centro de la cloaca hasta el borde externo de la rodilla flexionada 8.505; longitud de la órbita 2.551; mayor diámetro del tímpano 1.207.

Descripción

LHA en machos adultos 20.000-21.600 (12, 20.255 ± 0.573), LHA en hembras adultas 20.000 (n=1). Superficies ventrales, laterales y dorsales de la piel lisas. *Canthus rostralis* truncado y región loreal plana. Narinas ligeramente protuberantes y tímpano bien definido. Machos con un par de hendiduras vocales y un único saco externo bucal subgular. Dedos de la mano sin márgenes preaxiales ni postaxiales. Discos de los dedos de las manos y patas redondeados y débilmente ensanchados. Sin membrana entre los dedos del pie y la mano. En manos: dedo 3 en machos, hembras y juveniles no ensanchado; dedo 1 > dedo 2; el dedo 4 alcanza la mitad o la sección distal del tubérculo subarticular del dedo 3; sin tubérculos supernumerarios; tubérculos subarticulares de la mano 1-1-2-1; tubérculo tenar y subarticulares elípticos; tubérculo palmar redondeado, todos los tubérculos son fuertemente protuberantes. Pliegue metacarpal ausente. En patas: tubérculos subarticulares 1-1-2-3-2; tubérculo metatarsal interno ovalado y muy pronunciado; tubérculo metatarsal externo redondeado y pronunciado; quilla tarsal en forma de tubérculo corto y curvo, dirigido transversalmente a través del tarso y no se extiende desde el tubérculo metatarsal; sin tubérculos plantares. Superficie dorsal de los muslos café claro o anaranjado oscuro (gris en preservado) generalmente con una mancha oscura alargada en la sección posterior del muslo y

otras manchas redondeadas en la sección anterior. Pantorrilla café claro o anaranjado oscuro con diferentes patrones de machas. Machos con la garganta negra. Pecho y sección anterior del abdomen de los machos con presencia de melanóforos los cuales se distribuyen uniformemente y su densidad varía dándole una coloración desde muy pálida a negra. Líneas pálidas dorsolaterales que van desde el ojo hasta la parte final del urostilo sin caer sobre los muslos. Líneas pálidas ventrolaterales que le dan vuelta alrededor del hocico por debajo de las narinas y se extienden como una línea intermitente de manchas pálidas irregulares que en algunas ocasiones es continua. Líneas oblicuo-laterales ausentes. Marca paracloacal ausente. Coloración del iris dorado metálico en la pupila y anillos de la pupila presente.

Canto

Las vocalizaciones de aviso de esta especie están formadas por notas de tres pulsos bien definidos con modulación ascendente, los cuales aumentan su frecuencia levemente del pulso 1 al 3 (Cuadro 1, Fig. 2C). Cada nota se repite entre 6 y 7 veces por canto. Las notas tienen una duración promedio de $0.139 \pm 0.012\,$ y una duración entre notas de 0.280 ± 0.065 . La frecuencia principal de cada nota es de $4054.421 \pm 205.238\,$ y las frecuencia más alta y más baja de cada nota respectivamente son $4532.595 \pm 216.680\,$ y $3549.778 \pm 201.579.$

Distribución

Zonas bajas y premotanas del bosque lluvioso del Caribe Central y Oeste de Costa Rica.

Historia natural

Es una especie diurna, que generalmente está ubicada en zonas relativamente planas con mucha hojarasca, con algún paso de agua de flujo lento y con vegetación no muy densa. Los machos cantan desde el suelo del bosque, aunque se han encontrado encima de algunas estructuras caídas como troncos y rocas. Cada macho canta separado de su vecino y es común encontrar a machos cantando en las mismas perchas durante días. Su actividad de canto es durante todo el año aunque baja considerablemente en días secos y con temperaturas altas.



Figura 6. Holotipo de *Allobates* sp. 1 (**sp. nov.**) de la localidad de Veragua Rainforest. A) Dorso B) Vientre C) Costado.

5.3. Allobates sp. 2 (sp. nov.)

Holotipo - UCR 21653, macho adulto, Costa Rica, en Aguabuena de Rincón de Osa ubicada en el distrito de Sierpe del cantón de Osa (08° 41′ 41.62" N, 83° 30′ 04.54" O, 40 msnm) de la provincia de Puntarenas, 18 de Julio del 2009 (Fig. 9). Colector José Andrés Salazar Zúñiga.

Paratipos - UCR 21634 macho adulto colectado el 17-06-2009, UCR 21635 hembra adulta del 17-06-2009, UCR 21636 macho adulto colectado el 17-06-2009, UCR 21637 hembra adulta colectada el 17-06-2009, UCR 21638 macho adulto colectado el 17-06-2009, UCR 21639 macho adulto colectado el 17-06-2009, UCR 21640 macho adulto colectado 17-06-2009, UCR 21652 macho adulto colectado el 18-07-2009; UCR 21644 macho adulto 18-06-2009, UCR 21649 macho colectado el 18-06-2009, UCR 21650 macho colectado el 18-06-2009, UCR 21643 macho adulta colectado el 18-06-2009, UCR 21655 macho adulto colectado el 19-06-2009 UCR 21656 hembra adulta colectada el 19-06-2009, UCR 21657 hembra adulta colectado el 19-09-2009. Los anteriores de la misma localidad y colector del holotipo.

Diagnosis

Especie pequeña de colores crípticos. LHA de los machos 19.500 y hembras 20.675. Piel lisa. Hocico truncado y tímpano bien definido. Discos de los dedos de patas y manos redondeados. En manos: dedo 1 > dedo 2; el dedo 4 alcanza la mitad o la sección distal del tubérculo subarticular del dedo 3; tubérculos subarticulares 1-1-2-1 y tenar ovalados ambos bien definidos; tubérculo palmar redondeado. En patas: quilla tarsal curvada en el extremo proximal y se extiende desde el tubérculo metatarsal; tubérculos metatarsales interno y externo bien definido; tubérculos subarticulares 1-1-2-3-2. Dorso café oscuro con un par de líneas dorso laterales pálidas. Líneas pálidas ventrolaterales que le dan vuelta alrededor del hocico por debajo de las narinas y se extiende como una línea continua hasta la ingle. Hembras con la garganta y el abdomen pálido. Machos con garganta negra. Pecho y abdomen de los machos con abundancia variable de melanóforos. Iris de color dorado metálico.

Medidas del Holotipo:

LHA 19.824; ancho de la cabeza de tímpano a tímpano 6.320; longitud de la cabeza desde el centro de tímpano hasta el borde de la nariz 5.421; largo del hocico desde la esquina anterior del ojo hasta la punta del hocico 2.092; ancho del hocico de narina a narina 2.862; distancia interorbital 2.313; antebrazo, del borde proximal del tubérculo palmar hasta el borde exterior del codo flexionado 3.562; húmero, desde la axila hasta el borde exterior del codo flexionado 4.712; mano, del borde proximal del tubérculo palmar hasta el borde distal del disco del dedo tres 4.530; longitud del dedo 1, del extremo distal del tubérculo tenar hasta la punta del disco 2.352; longitud del dedo 2, del extremo distal del primer tubérculo subarticular hasta la punta del disco 1.574; longitud del dedo 3, del extremo distal del primer tubérculo sub-articular hasta la punta del disco 2.331; longitud del dedo 4, del extremo distal del primer tubérculo subarticular hasta la punta del disco 1.412; tibia, desde los borde externos de la rodilla flexionada hasta el tobillo 7.311; Fémur, desde el centro de la cloaca hasta el borde externo de la rodilla flexionada 9.234; longitud de la órbita 2.292; mayor diámetro del tímpano 1.263.

Descripción

LHA en machos adultos 18.400 - 20.700 (20, 19.500 \pm 0.684), hembras 20.100 - 21.500 $(4, 20.675 \pm 0.602)$. Superficies ventrales, laterales y dorsales de la piel lisas. Canthus rostralis truncado y región loreal plana. Narinas ligeramente protuberantes y tímpano bien definido. Machos con un par de hendiduras vocales y un único saco externo bucal subgular. Dedos de la mano sin márgenes preaxiales ni postaxiales. Discos de los dedos de las manos y pies redondeados y débilmente ensanchados. Sin membrana entre los dedos del pie y la mano. En manos: dedo 3 de la mano en machos, hembras y juveniles no ensanchado; dedo 1 > dedo 2; el dedo 4 alcanza la mitad o la sección distal del tubérculo subarticular del dedo 3; sin tubérculos supernumerarios; tubérculos subarticulares 1-1-2-1, tubérculo tenar y subarticulares elípticos; tubérculo palmar redondeado; todos los tubérculos son fuertemente protuberantes; pliegue metacarpal ausente. En patas: tubérculos subarticulares 1-1-2-3-2; tubérculo metatarsal interno ovalado y muy pronunciado; tubérculo metatarsal externo redondeado y pronunciado; quilla tarsal fuertemente curvado en el extremo proximal y se extiende desde el tubérculo metatarsal; sin tubérculos plantares. Superficie dorsal de los muslos café claro o anaranjado oscuro (gris en preservado) generalmente con una mancha oscura alargada en la sección posterior del muslo y otras manchas redondeadas en la sección anterior. Pantorrilla café claro o anaranjado oscuro con diferentes

patrones de manchas. Machos con la garganta negra. Pecho y sección anterior del abdomen de los machos con presencia de melanóforos los cuales se distribuyen uniformemente y su densidad varía dándole una coloración desde muy pálida a negra. Líneas pálidas dorsolaterales que van desde el ojo hasta la parte final del urostilo sin caer sobre los muslos. Líneas pálidas ventrolaterales que le dan vuelta alrededor del hocico por debajo de las narinas y se extienden como una línea continua hasta la ingle. Líneas oblicuo-laterales ausentes. Marca paracloacal ausente. Coloración del iris metálico (dorado) en la pupila y anillos de la pupila presente.

Canto

Las vocalizaciones de aviso de esta especie están compuestas por notas de un solo pulso bien definido con modulación ascendente, estas notas se repiten entre 11 y 12 veces en promedio por canto. Las notas tienen una duración promedio de 0.057 ± 0.003 y una duración entre notas de 0.202 ± 0.020 . La frecuencia principal de cada nota es de 4497.844 ± 218.800 y las frecuencia más alta y más baja de cada nota respectivamente son 4973.895 ± 182.834 y 3916.873 ± 141.705 .

Historia natural

Es una especie diurna, que generalmente está ubicada en zonas relativamente planas con mucha hojarasca, con algún paso de agua de flujo lento y con vegetación no muy densa. Los machos cantan desde el suelo del bosque, aunque se han encontrado encima de algunas estructuras caídas como troncos y rocas. Cada macho canta separado de su vecino y es común que usen las mismas perchas durante varios días. Es frecuente que si un macho comienza a cantar cuando otro está cantando solo emita una o pocas notas y se calle en espera de que el otro deje de cantar, luego canta. Su actividad de canto es durante todo el año aunque baja considerablemente en días secos del año y con temperaturas altas.

Distribución

Zonas bajas del bosque lluvioso del Pacífico central y Sur de Costa Rica y posiblemente continúe hacia el sureste de Panamá.



Figura 7. Holotipo de *Allobates* sp. 2 (**sp. nov.**) de la localidad de Aguabuena de Rincón de Osa. A) Dorso B) Vientre C) Costado.

5.4. Especies similares al occidente de los Andes

Entre las cuatro especies de *Allobates* que se encuentran al occidente de los Andes, el *Allobates niputidea* se distinguen de las especies *A.talamancae*, *A.* sp. 1 (**sp.nov**), *A.* sp. 2 (**sp.nov**) debido a que es una especie más pequeña (LHA, Machos = 16,490 y Hembras= 17,260), los machos tienen el tercer dedo de la mano ensanchado, poseen una línea oblicuo lateral difusa de color blanco y el *canthus rostralis* es redondeado diferente de estas tres especie que lo poseen truncado. Las otras 3 especies se pueden diferenciar entre sí por sus medidas corporales, que poseen la siguiente relación de tamaño: *A.talamancae*>*A.*sp. 1> *A.*sp. 2. Tambien el *A.talamancae* y el *A.* sp. 2 poseen una línea ventrolateral pálida que siempre es continua, mientras que en el *A.* sp. 1 es generalmente intermitente; además en estas dos especies la quilla tarsal está fuertemente curvada en el extremo proximal y se extiende desde el tubérculo metatarsal, mientras que el *A.* sp. 1 la posee en forma de tubérculo corto que se extiende transversalmente a través del tarso y no se extiende desde el tubérculo metatarsal.

Los cantos de estas últimas tres especies consiste en una serie consecutiva de silbidos. Cada silbido (nota) es diferente para cada especie, en *A. talamancae* está compuesto por dos pulsos, en *A.* sp. 1 por tres y en *A.* sp. 2 por uno. El número de pulsos está relacionado con la duración de cada silbido y presenta la siguiente relación: *A.* sp. 1> *A. talamancae* > *A.* sp. 2. Además la frecuencia principal varía entre especies de la siguiente manera *A.talamancae* > *A.* sp. 1> *A.* sp. 2.

6. Discusión y conclusiones

En *Allobates talamancae* como en el resto de los anuros los cantos de aviso median el reconocimiento de la pareja y las interacciones antagónicas (Wells 2007). Los resultados de esta investigación demuestran variaciones significativas en todas las características analizadas del canto entre las poblaciones del Caribe Sur, Caribe Central y Pacífico (Cuadro 1 y 2). Si este tipo de rasgos de comportamiento que están relacionados con apareamiento comienzan a divergir en alopatría, el potencial para la especiación aumenta dramáticamente, porque las diferencias en los rasgos de reconocimiento de pareja entre poblaciones puede conducir directamente a un aislamiento reproductivo precigótico (Lande 1982; Panhuis *et al.* 2001; Amézquita *et al.* 2009).

Cuando los cantos presentan variaciones en una o dos características los efectos sobre el reconocimiento interespecífico son débiles (Hödl *et al.* 2004; Amézquita *et al.* 2005; Göd *et al.* 2007; Amézquita *et al.* 2009) ya que los receptores están evaluando un conjunto de características que llevan el significado del mensaje (Gerhardt & Huber 2002). Sin embargo en poblaciones como las del presente estudio que divergen en la mayoría de variables, se produce un efecto sinérgico

que pueden crear confusiones en los receptores e incompatibilidad interespecífica (Erdtmann & Amnezquita 2009). Esta evolución en la divergencia de los cantos de aviso generalmente se da por adaptación local derivada de la competencia inter e intraespecífica, el maximizar la propagación del canto, el minimizar el enmascaramiento del sonido de fondo y evitar la detección de depredadores (Erdtmann & Amézquita 2009).

La diferencia más notoria encontrada en las vocalizaciones entre las poblaciones de *A. talamancae* es la estructura general del canto, ya que las notas están compuestas por un número variable de pulsos dependiendo de la región, esto está relacionado directamente con la duración de las notas, ya que a mayor número de pulsos más larga es cada nota. Se ha demostrado gracias a estudios sobre la evolución de los cantos de los dendrobatoideos que algunas variables como la duración de las notas presentan una señal filogenética alta (Erdtmann & Amézquita 2009). Estas señales filogenéticas pueden resumir las relaciones evolutivas entre las especies. Las señales altas se observan en rasgos que están bajo los efectos de deriva génica o fluctuaciones direccionales en la evolución (Ord & Martins 2006; Erdtmann & Amézquita 2009). En el caso de las poblaciones del complejo *A. talamancae* existe un marcado aislamiento geográfico provocado por la Cordillera de Talamanca, que junto a presiones selectivas locales pudieron llevar a la variación en la estructura de las notas.

Otra característica que parece estar influenciada por el mismo fenómeno de vicarianza es la repetición de las notas. Según los resultados las poblaciones del pacífico presentan en promedio 4 notas más que las poblaciones del Caribe (Cuadro 1). La repetición de notas en un canto tiene una débil señal filogenética en el reconocimiento entre especies (Amézquita *et al.* 2009), pero es importante en la elección de las hembras, ya que puede contener información sobre la condición del macho, provocando una fuerte selección direccional en este rasgo. En otras especies se ha observado como los eventos de vicarianza han ayudado a que se produzcan variaciones intraespecíficas en los cantos. Un estudio sobre varias poblaciones de *Allobates femoralis* separadas por ríos de la cuenca Amazónica, demuestra el importante papel de la deriva génica en la divergencia alopátrica de los rasgos acústicos, ya que se encontró una correlación entre la divergencia genética, la distancia geográfica y la variación de las vocalizaciones (Amézquita *et al.* 2009).

Los rasgos espectrales también presentan señales filogenéticas altas, como la frecuencia principal, la cual tiene una asociación pleitrópica con el tamaño corporal (Erdtmann & Amézquita

2009). Generalmente individuos más grandes tienen frecuencias más bajas (Wells 2007) debido a una relación física entre la longitud de onda y las dimensiones de los osciladores primarios y secundarios (la laringe, cuerdas vocales, narinas y los sacos bucales) (Gerhardt & Huber 2002; Simões *et al.* 2008). El presente estudio encontró resultados que se ajustan a estas afirmaciones ya que los individuos con la mayor Longitud Hocico-Ano (LHA) y las frecuencias más bajas fueron los del Caribe Sur, seguidos por los del Caribe Central y los más pequeños y con frecuencias más altas fueron los del Pacífico (Cuadro 1 y 3).

Sin embargo los individuos de la población de Guayacán tienen la LHA similar a los del Pacífico pero presentan frecuencias casi iguales a los de Veragua (Cuadro 1 y 3). Lo cual sugiere que aunque existan variaciones en el tamaño corporal, la frecuencia principal tiene un pequeño rango de variación intraespecífico (Erdtmann & Amézquita 2009). Esta variable es de esperar que presente poca variación, debido a que es una característica que se considera muy conservada por la importancia que tiene en el reconocimiento entre individuos de la misma especie (Hödl *et al.* 2004).

Una posible hipótesis que explica porque los individuos de Veragua son más grandes que los de Guayacán es el efecto que tiene el clino altidudinal entre las poblaciones de estas dos localidades, ya que según Holdridge (1967) representan diferentes pisos altidudinales (basal y premontano respectivamente) del bosque tropical lluvioso (Savage 2002) donde el promedio anual de lluvia para Veragua es entre 2000-2500 mm y en Guayacán de 3000-3500 mm (Instituto Meteorológico Nacional, Costa Rica). Se ha sugerido que el tamaño corporal esta correlacionado con las variaciones que hay en la humedad a lo largo del clino, debido a las ventajas fisiológicas que existen en tener un cuerpo más grande en lugares menos húmedos. Un fenómeno similar ocurrió en la especie *Rheobates palmatus* donde se encontró un decrecimiento del tamaño del cuerpo y un aumento en la frecuencia principal a lo largo del clino altitudinal de su distribución (Bernal *et al.* 2005).

En contraste con la gran variación morfométrica entre las distintas poblaciones estudiadas, no hubo variación en las características morfológicas con excepción de la forma de la quilla tarsal y la línea pálida ventrolateral. Estas variables fenotípicas son muy conservadas en cada población ya que tienen importancia en el rendimiento ecológico y fisiológico local. Las variaciones de estos rasgos parecen estar asociados a presiones selectivas locales, por lo que al comparar estas características fenotípicas no se observa un patrón evolutivo claro (Amézquita *et al.* 2009). Esto

ha provocado que en numerosos estudios las características corporales no estén asociadas con las distancias genéticas interpoblacionales (Ford & Cannatella 1993; Hillis *et al.* 1993; Maglia *et al.* 2001; García-París *et al.* 2003; Haas 2003; Pugener *et al.* 2003; Frost *et al.* 2006; Wells 2007).

El estudio de anuros con coloraciones crípticas históricamente ha producido constantes cambios en la taxonomía. La falta de estudios sinérgicos sobre las características acústicas, genéticas, morfológicas y de comportamiento de cada especie ha complicado que se conozca la verdadera diversidad en regiones neotropicales (Azebedo-Ramos & Gallati 2002; Simões *et al.* 2008). Dentro del género *Allobates* los patrones de coloración entre especies son muy similares, por ejemplo *A. niputidea* la especie hermana de *A. talamancae* se diferencia únicamente por una franja difusa oblicuo lateral y el tercer dedo de la mano ensanchado (Grant *et al.* 2007). Otro estudio sobre cinco especies de *Allobates* endémicas del bosque Atlántico brasileño (*Allobates alagoanus, A. capixaba, A. carioca y A. olfersioides*) encontró tan poca variación morfológica, que los autores sugieren que hasta que no se hagan estudios profundos en las vocalizaciones y en la genética, estas especies deberían considerarse sinónimos (Verdade & Rodrigues 2007). En especies crípticas de otros grupos se ha encontrado grandes diferencias genéticas en poblaciones que poseen morfotipos casi idénticos, como se demostró en las poblaciones de *Pristimantis ridens* (Strabomantidae) en distintos sectores de la Provincia de Darién en Panamá (Wang *et al.* 2008).

En Costa Rica se pueden encontrar varias grupos donde han ocurrido procesos de especiación que han provocado una separación genética y variación en los cantos de aviso, pero han mantenido morfotipos muy similares a las de sus especies hermanas. Por ejemplo en las ranas de vidrios se encuentran las especies *Hyalinobatrachium chirripoi* y *Hyalinobatrachium colymbiphylum* separadas en vertientes por la Cordillera de Talamanca (Kubicki 2007). También la especies *Craugastor crassidigitus* (Craugastoridae) aunque se mantiene en sinonimia mostró niveles muy altos de divergencia genética entre las tierras bajas del Caribe y Tilarán (10°28'0.00"N 84°58'0.00"O, 570 msnm) así como entre ambas vertientes (Wang *et al.* 2008).

Se puede concluir que la heterogeneidad geográfica y ecológica que presenta Costa Rica es perfecta para promover procesos de especiación (Fjeldsa 1994; Fjeldsa & Rahbek 2006; Roberts *et al.* 2006). Como se ha observado en múltiples ejemplos la Cordillera de Talamanca es una importante barrera geográfica para distintos grupos de anuros. En el presente estudio queda demostrado la diversificación que hubo a ambos lados de esta barrera en la morfometría y los cantos de aviso de las especies de *Allobates* del Caribe de Costa Rica (*Allobates talamancae* y *A*.

sp. 1 sp. nov.) y la del Pacífico (A. sp. 2 sp. nov.). En el caso de las especies del Caribe no se encontró una barrera geográfica definida para ambas especies, sin embargo aunque es necesario un estudio biogeográfico para poder comprobar cualquier hipótesis, existen algunas barreras en esta vertiente que pudieron provocar la especiación, por ejemplo algunas estribaciones de la Cordillera de Talamanca como la Fila Matama y la Fila Asunción en el Caribe Central, que entran bastante más hacia la costa. Además de importantes ríos que separan las poblaciones de estas dos especies en la costa caribeña.

Aparte de las barreras geográficas y las presiones selectivas locales, se observó que estas tres especies de *Allobates* se encuentran en ambientes planos dentro del bosque con vegetación poco densa, suelos con una capa gruesa de hojarasca y cerca de alguna quebrada. Esta asociación con ambientes tan específicos limita aún más la poca capacidad de movilidad que poseen estas ranas (Wang *et al.* 2008).

Finalmente se recomienda para futuros estudios un análisis de toda la distribución de lo que se considera actualmente *Allobates talamancae* que incluya distancias genéticas, así como comparaciones en el canto y en la morfología para poder dilucidar claramente el estatus taxonómico de este complejo de especies. Además este tipo de estudios de poblaciones que poseen una amplia distribución son útiles como herramienta de conservación para maximizar el potencial de adaptación y la persistencia de las especies en cara a los cambios contemporáneos en el ambiente (Simões *et al.* 2008).

7. Referencias

- Amézquita, A., L. Castellanos L & W. Hödl. 2005. Auditory matching of male *Epipedobates* femoralis (Anura: Dendrobatidae) under field conditions: the role of spectral and temporal call features. Animal Behaviour 70:1377–1386.
- Amézquita, A., A.P. Lima, R. Jehle, L. Castellanos, O. Ramos, A.J. Crawford, H. Gassers & W. Hödl. 2009. Calls, colours, shape, and genes: a multi-trait approach to the study of geographic variation in the Amazonian frog *Allobates femoralis*. Biological Journal of the Linnean Society 98:826–838.
- Azevedo–Ramos, C. & U. Galatti. 2002. Patterns of amphibian diversity in Brazilian Amazonia: conservation implications. Biological Conservation 103:103–111.
- Barbour, T. & E.R. Dunn. 1921. Herpetological novelties. Proceedings of the Biological Society of Washinton 34:157–62.
- Beebee, T.J.C. 2005. Conservation genetics of amphibians. Heredity 95:423–427.
- Bernal X.E., C. Guarnizo & H. Luddecke. 2005. Geographic variation in advertisement call and genenetic structure of *Colostethus palmatus* (Anura, Dendrobatidae) from the Colombian Andes. Herpetologica 61:395–408.
- Boul, K.E. & M.J. Ryan. 2004. Population variation of complex advertisement calls in *Physalaemus petersi* and comparative laryngeal morphology. Copeia 2004:624–631.
- Breder, C.M. 1946. Amphibians and reptiles of Río Chucunaque drainage, Darien, Panama, with notes of their life histories an habitats. Bulletin of the American Museum of Natural History 86:375–436.
- Brocchi, M. 1882. Étude des batraciens de l'Amerique Centrale. Mission scientifique au Mexique et dans l'Amerique Centrale 3:1–122.
- Castellano, S., C. Giacoma & T. Dujsebayeva. 2000. Morphometric and advertisement call geographic variation in polyploid green toads. Biological Journal of the Linnean Society 70:341–360.
- Coates A.G. & J.A. Obando.1996. The geological evolution of the Central American Isthmus. En: Jackson J.B.C., A.F. Budd & A.G. Coates (eds). Evolution and Environment in Tropical America. The University of Chicago Press. EEUU. Pp. 21–56.

- Cope, E.D. 1875. Batrachia and reptilia of Costa Rica. Journal of the Academy of Natural Science (Philadelphia) 8:93–155.
- Darda, D.M. 1994. Allozyme variation and morphological evolution among mexican salamanders of the genus *Chiropterotriton* (Caudata: Plethodontidae). Herpetologica 50:164–187.
- Duellman, W.E. 1970. The hylids frogs of Middle America. *Monographs of the Museum of Natural History, University of Kansas* 1:1–753.
- Erdtmann, L. & A. Amézquita. 2009. Differential evolution of advertisement call traits in dart–poison frogs (Anura: Dendrobatidae). Ethology 115:801–81.
- Fjeldsa, J. 1994. Geographical patterns of relict and young species of birds in Africa and South America and implications for conservation priorities. Biodiversity and Conservation 3:107–226.
- Fjeldsa, J., C. Rahbek. 2006. Diversification of tanagers, a species rich bird group, from lowlands to montane regions of South America. Integrative and Comparative Biology 46:72–81.
- Ford, L.S. & D.C. Cannatella. 1993. The major clades of frogs. Herpetological Monographs 7:94–117.
- Forester, S.A. 1999. The geography of behaviour: an evolutionary perspective. Trends in Ecology and Evolution 14:190–195.
- Frost, D.R., T. Grant, J. Faivovich, R.H. Bain, A. Haas, C.F.B. Haddad, R.O. De Sa, A. Channing, M. Wilkinson, S.C. Donnellan, C.J. Raxworthy, J.A. Campbell, B. L. Blotto, P. Moler, R.C. Drewes, R.A. Nussbaum, J.D. Lynch, D.M. Green & W.C. Wheeler. 2006. The amphibian tree of life. Bulletin of the American Museum of Natural History 297:1–370.
- García–París, S.M., M. Alcobendas & P. Alberch. 1998. Influence of the Guadalquivir river basin on mitochondrial DNA evolution of *Salamandra salamandra* (Caudata: Salamandridae) from southern Spain. Copeia 1998:173–176.
- García–París, M., M. Alcobendas, D. Buckley & D. B. Wake. 2003. Dispersal of viviparity across contact zones in Iberian populations of fire salamanders (*Salamandra*) inferred from discordance of genetic and morphological traits. Evolution 57:129–143.
- Gascon, C.S., C. Loughheed & J.P. Bogart. 1996. Genetic and morphological variation in *Vanzolinius discodactylus*: a test of the river hypothesis of speciation. Biotropica 28:376–387.

- Gerhardt, H.C. & F. Huber. 2002. Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 531 p.
- Göd, M., A. Franz & W. Hödl. 2007. The influence of inter note interval variation of the advertisement call on the phonotactic behaviour in male *Allobates femoralis* (Dendrobatidae). Amphibia–Reptilia 28:227–234.
- Grant, T., D.D. Frost, J.P. Caldwell, R. Gagliardo, C.F.B. Haddad, P.J.R. Kok, D.B. Means, B.P. Noonan, W.C. Wheeler. 2006. Phylogenetic systematics of dart–poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). Bulletin of the American Museum of Natural History 299:6–252.
- Grant, T., A. Acosta & M. Rada. 2007. A name for the species of *Allobates* (Anura: Dendrobatoidea: Aromobatidae) from the Magdalena Valley of Colombia. Copeia 2007:844–854.
- Grohovaz, G.S., E. Harley & B. Fabian. 1996. Significant mitochondrial DNA sequence divergence in natural populations of *Xenopus laevis* (Pipidae) from southern Africa. Herpetologica 52:247–253.
- Haas, A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). Cladistics 19:23–89.
- Hasegawa, Y., H. Ueda & M. Summida. 1999. Clinal geographic variation in the advertisement call of the wrinkled frog, *Rana rugosa*. Herpetologica 55:318–324.
- Hillis, D.M., L.K. Ammermann, M.T. Dixon & R.O. de Sa. 1993. Ribosomal DNA and the phylogeny of frogs. Herpetological Monographs 7:118–31.
- Hödl, W., A. Amézquita A & P.M. Narins. 2004. The rôle of call frequency and auditory papillae in phonotactic behavior in male dart–poison frogs *Epipedobates femoralis* (Dendrobatidae). Journal of Comparative Physiology 190:823–829.
- Holdridge, L.R. 1967. Life zones ecology. Tropical science center. San José, Costa Rica. 206 p.
- Kubicki, B. 2007. Ranas de vidrio de Costa Rica (Glass frogs of Costa Rica). Instituto Nacional de Biodiversidad, San José, Costa Rica. 304p.
- Lande, R. 1982. Rapid origin of sexual isolation and character divergence in a cline. Evolution 36:213–223.
- Loftus-Hills, J.J. & M.J. Litllejohn. 1992. Reinforcement and reproductive character displacement in *Gastrophryne carolinensis* and *G. olivacea* (Anura: Microhylidae): a reexamination. Evolution 46:896–906.

- Maglia, A.M., L.A. Pugener & L. Trueb. 2001. Comparative development of frogs: using phylogeny to understand ontogeny. American Zoologist 41:538–551.
- Moritz, C., J.L. Patton, C.J. Schneider & T.B. Smith. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. Annual Review of Ecology and Systematic 31:533–563.
- Ord, T.J. & E.P. Martins. 2006: Tracing the origins of signal diversity in anole lizards: phylogenetic approaches to inferring the evolution of complex behaviour. Animal Behaviour 71:1411–1429.
- Panhuis, T.M., R. Butlin, M. Zuk & T. Tregenza. 2001. Sexual selection and speciation. Trends in Ecology and Evolution 16:364–371.
- Pugener, L.A., A. M. Maglia & L. Trueb. 2003. Revisiting the contribution of larval characters to an analysis of phylogenetic relationships of basal anurans. Zoological Journal of the Linnean Society 139:129–55.
- Roberts, J.L., J.L. Brown, R.V. May, W. Arizabal, R. Schulte & K. Summers. 2006. Genetic divergence and speciation in lowland and montane peruvian poison frogs. Molecular Phylogenetics and Evolution 41:149–164.
- Santos, J.D., L.A. Coloma, K. Summers, J.P. Caldwell, R. Ree & D.C. Cannatella. 2009. Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late miocene andean lineages. Plos Biology 7:448–461.
- Savage, J.M. 1968. The dendrobatid frogs of Central America. Copeia 1968:745:776.
- Savage, J.M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two Seas. University of Chicago Press. Illinois, USA. 935p.
- Simões, P.I., A.P Lima, W.E. Magnusson, W. Hödl & A. Amézquita. 2008. Acoustic and morphological differentiation in the frog *Allobates femoralis*: relationships with the upper Madeira River and other potential geological barriers. Biotropica 40:607–614.
- Smith, S.A., P.R. Stephens & J.J. Wiens. 2005. Replicate patterns of species richness, historical biogeography, and phylogeny in holarctic treefrogs. Evolution 59:2433–2450.
- Sullivan, B.K., K.B. Malmos, E.W.A. Gergus & R.W. Bowker. 2000. Evolutionary implications of advertisement call variation in *Bufo debilis*, *B. punctatus*, and *B. retiformis*. Journal of Herpetology 34:368–374.
- Taylor, E.H. 1952. A review of the frogs and toads of Costa Rica. University of Kansas Science Bulletin 25:645–647.

- Verdade, V.K. & M.T. Rodrigues. 2007. Taxonomic review of *Allobates* (Anura, Aromobatidae) from the Atlantic forest, Brazil. Journal of Herpetology 41:566–580.
- Wang, I.J., A.J. Crawford & E. Bermingham. 2008. Phylogeography of the pygmy rain frog (*Pristimantis ridens*) across the lowland wet forests of isthmian Central America. Molecular Phylogenetics and Evolution 47:992–1004.
- Wells, K. D. 2007. The Ecology and Behavior of Amphibians. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 855 p.
- Wiens, J.J., C.H. Graham, D.S Moen, S.A. Smith & W.T. Reeder. 2006. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. American Naturalist 168:579–596.