

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ANIMAL I (ZOOLOGIA)
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

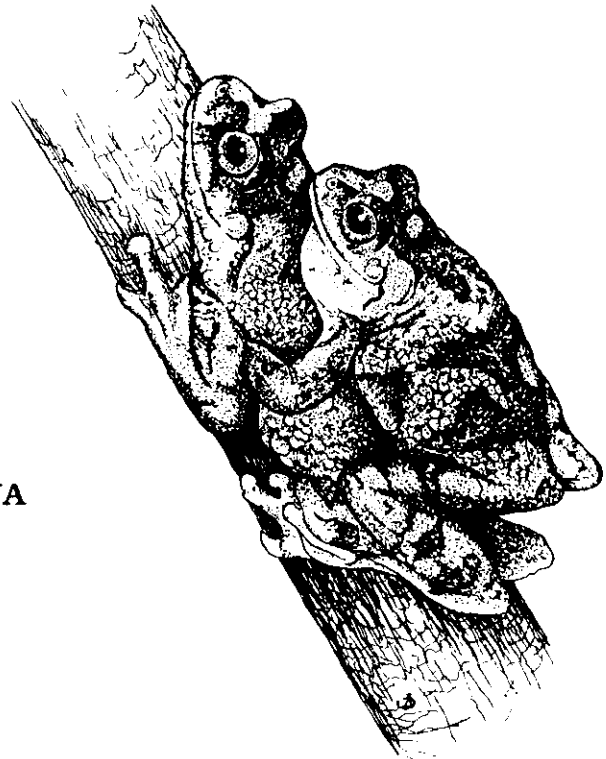


* 5 3 0 9 5 6 2 2 4 9 *

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

ECOLOGIA DE UNA COMUNIDAD NEOTROPICAL DE ANFIBIOS DURANTE LA ESTACION LLUVIOSA

**IGNACIO JOSE DE LA RIVA DE LA VIÑA
MADRID, 1993**

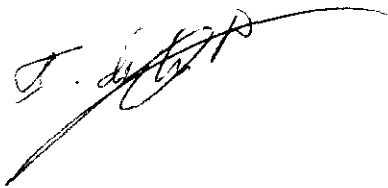


DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL I (ZOOLOGÍA)
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

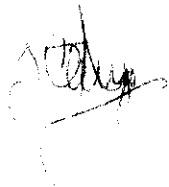
TESIS DOCTORAL: ECOLOGÍA DE UNA COMUNIDAD NEOTROPICAL DE ANFIBIOS DURANTE LA
ESTACIÓN LLUVIOSA

Memoria presentada por el Licenciado Ignacio de la Riva de la Viña, para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas. Dirigida por los Drs. Javier Castroviejo Bolívar, Investigador de la Estación Biológica de Doñana (C.S.I.C.) y Luis Felipe López Jurado, profesor titular de Biología Animal, Departamento de Biología, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria.

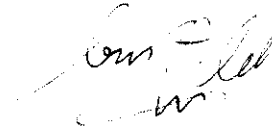
Fdo: el Doctorando



V.B. el Director



V.B. el Director



Madrid, Febrero de 1993.

INDICE

Agradecimientos i

Prólogo iv

1 INTRODUCCION

1.1) El estudio de los anfibios neotropicales 1

1.1.1.- Breve introducción histórica 1

1.1.2.- La investigación batracológica en Bolivia 2

1.1.3.- Revisión bibliográfica sobre
el estudio de las comunidades neotropicales de anfibios 3

1.2) Marco teórico, justificación y objetivos del presente estudio 7

1.3) Limitaciones de los datos 9

2 AREA DE ESTUDIO

2.1) Generalidades físicas de Bolivia 11

2.1.1.- Geografía 11

2.1.2.- Geología 13

2.1.3.- Clima 13

2.1.4.- Vegetación 14

2.2) Descripción general del área de estudio 16

2.2.1.- Localización geográfica 16

2.2.2.- Historia y usos de la zona 16

2.2.3.- Orografía 17

2.2.4.- Geología 17

2.2.5.- Edafología	1 8
2.2.6.- Clima	1 8
2.2.7.- Vegetación	3 0
2.2.8.- Fauna	3 1
2.2.8.1.- Peces	3 1
2.2.8.2.- Reptiles	3 2
2.2.8.3.- Aves	3 4
2.2.8.4.- Mamíferos	3 5
2.2.8.5- Otros grupos	3 6
2.2.8.6- Depredadores y parásitos	3 6

2.3) Descripción del área concreta de trabajo	3 8
2.3.1.- Descripción de la estancia Puerto Almacén	3 8
2.3.2.- Descripción de hábitats	3 9
2.3.3.- Descripción de los puntos de muestreo	4 2

3 MATERIAL Y MÉTODOS

3.1) Generalidades	4 7
3.2) Metodología empleada	4 7
3.2.1.- Faunística y taxonomía	4 7
3.2.2.- Reproducción	4 8
3.2.3.- Uso del espacio y el tiempo	5 0
3.2.3.1.- Uso del macrohábitat	5 0
3.2.3.2.- Uso del microhábitat	5 1
3.2.4.- Cantos	5 2
3.2.5- Varios	5 3

4 DESCRIPCION Y BIOLOGIA DE LA BATRACOFAUNA

4.1) Composición taxonómica de la comunidad	5 4
4.2) Clave dicotómica para la identificación de los anfibios de Puerto Almacén	5 9

4.3) Descripción y biología de las especies	
de anfibios de Puerto Almacén. Sumario de especies	6 5
4.3.1- Introducción	6 5
4.3.2- Sumario de especies	6 7
<i>Caecilia</i> sp.	6 7
<i>Siphonops</i> sp.	6 7
<i>Bufo paracnemis</i>	6 9
<i>Bufo typhonius</i>	7 5
<i>Epipedobates pictus</i>	8 2
<i>Ceratophrys cornuta</i>	8 8
<i>Adenomera hylaedactyla</i>	9 4
<i>Leptodactylus bolivianus</i>	9 9
<i>Leptodactylus elenae</i>	1 0 3
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	1 0 7
<i>Leptodactylus mystaceus</i>	1 1 5
<i>Leptodactylus wagneri</i>	1 2 0
<i>Lithodytes lineatus</i>	1 2 5
<i>Physalaemus albonotatus</i>	1 2 9
<i>Chiasmocleis albopunctata</i>	1 3 6
<i>Elachistocleis ovalis</i>	1 4 0
<i>Hamptophryne boliviana</i>	1 4 5
<i>Hyla acreana</i>	1 5 0
<i>Hyla bifurca</i>	1 5 5
<i>Hyla fasciata</i>	1 6 1
<i>Hyla geographica</i>	1 6 6
<i>Hyla leali</i>	1 7 2
<i>Hyla leucophyllata</i>	1 7 6
<i>Hyla melanargyrea</i>	1 8 1

<i>Hyla minuta</i>	186
<i>Hyla nana</i>	192
<i>Hyla parviceps</i>	197
<i>Hyla punctata</i>	202
<i>Hyla raniceps</i>	207
<i>Hyla riveroi</i>	210
<i>Osteocephalus lepieurii</i>	214
<i>Osteocephalus taurinus</i>	218
<i>Phrynohyas coriacea</i>	223
<i>Phrynohyas venulosa</i>	227
<i>Scinax chiquitana</i>	233
<i>Scinax fuscovaria</i>	237
<i>Scinax garbei</i>	241
<i>Scinax nebulosa</i>	247
<i>Scinax rubra</i>	252
<i>Sphaenorhynchus lacteus</i>	259
<i>Phyllomedusa vaillanti</i>	264
<i>Phyllomedusa sp.</i>	269

5 ECOLOGIA DE LA COMUNIDAD

5.1) Introducción	275
5.2) Uso del espacio	275
5.3) Uso del tiempo y reproducción	278
5.4) Dieta	280
5.5) Cantos	281

6 BIOGEOGRAFIA DE LA COMUNIDAD

6.1) Introducción297

6.2) Distribución de las especies de la comunidad299

6.3) Comparación con otras comunidades311

6.4) Origen de la anurofauna312

6.4.1.- El Terciario312

6.4.2.- El Cuaternario313

6.5) Bolivia y la teoría de los refugios pleistocénicos317

6.6) Origen de los anfibios de Puerto Almacén318

7 DISCUSION GENERAL325

BIBLIOGRAFIA330

ANEXOS355

A Paloma

AGRADECIMIENTOS

Un estudio de campo prolongado que pretende cubrir unos objetivos concretos, implica a su vez una larga tarea previa de documentación, y cumplir dichos objetivos supone después un largo trabajo de elaboración. El propio estudio de campo, exige unos requerimientos logísticos que normalmente una sola persona no puede cubrir. Para que al final todo sea posible, inevitablemente el realizador del trabajo va enredando en su labor a muchas personas que, cuando menos, aportan su granito de arena a la empresa. Cuando todo ello tiene lugar en un sitio y en unas condiciones como las de este caso, la lista de implicados y cómplices se hace extensa y, en ocasiones, pintoresca, y en ella suele haber quien más que un granito, aportó montañas enteras de arena, sin las cuales nada habría llegado a feliz término. Es a estas personas a las que uno no puede corresponder como debiera.

En primer lugar, debo agradecer a los Drs. Javier Castroviejo y Luis Felipe López Jurado, el haber aceptado la dirección de esta tesis. El Dr. Castroviejo, es en última instancia la persona que ha hecho que todo esto sea posible de principio a fin, al propiciar la concesión de mi beca por parte de la Asociación de Amigos de Doñana, y su interés en potenciar la contribución de España a la investigación en los trópicos no tiene, desgraciadamente, parangón en nuestro país. Asimismo, agradezco a la Dra. A. García Moreno el haber asumido el papel de ponente de esta tesis, y su apoyo en todos los sentidos. En la Facultad de Veterinaria de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, encontré el soporte y todos los medios para la conclusión de este trabajo (incluido el Macintosh que amablemente Angel Sosa permitió que parasitase), y el propio Luis Felipe me orientó al principio de mi vida isleña.

Luis Arranz nos guió en nuestros primeros pasos por Santa Cruz y Bolivia, cuando mis compañeros y yo llegamos la primera vez allá por agosto de 1987. El nos presentó a un personaje que sin lugar a dudas merece aquí un lugar de honor. Me refiero a Edwin Chacón, propietario de Puerto Almacén, finca que puso a nuestra total disposición para la realización del trabajo. El lugar resultó aún mucho más maravilloso de lo esperado. Sin la colaboración de Edwin, esta tesis sería otra o no sería nada. Pero su hospitalidad no termina aquí. El, Justina, Kiko y Vivi han sido mi familia durante estos años; tanta bondad y desinterés no la olvidaré nunca y es imposible agradecer en su justa medida todo lo que han hecho por mí en todos los aspectos.

En la primera etapa en Puerto Almacén con mis compañeros, Ernesto, Felipe, Luis, Teresa y Paloma, unos a otros nos ayudamos más o menos en nuestros palos de ciego en la vida selvática, y desde luego, reconozco su sacrificio al acompañarme por la noche a por ranas mientras éramos cruelmente acribillados por los mosquitos. Nunca olvidaré las caras de Ernesto y Felipe cuando, tras una tarde de lluvia, yo pronunciaba la famosa frase: "hoy hay que salir como sea".

A la familia indígena Mancarí, únicos habitantes de Puerto Almacén, y especialmente a Angel, debo las primeras lecciones sobre cómo desenvolverse en el medio, sobre todo para la búsqueda de proteína animal, de la que a veces tanto carecíamos. Pero también Candelaria, Mirta, Gloria, Magdalena, María y Miguel Angel ("Papito"), nos aportaron variedad y experiencias (y algunas divertidas peloterías). Todos ellos siguen allí, inmersos en su mundo de lianas y árboles gigantescos, ajenos a esto; pero sin que lo sepan, algo suyo ha llegado hasta aquí con mi tesis.

A Miguel Angel y a Santos, les agradezco su labor de remeros y guardaespaldas durante las noches de trabajo en el río y en las charcas en medio del bosque; en realidad, el tigre nunca osó atacarnos, y le quiero a él agradecer la emoción continua que infundía a mi actividad, con sus huellas y su presencia fantasmal.

La ayuda y asistencia de los lugareños a lo largo del casi siempre calamitoso camino entre Puerto Almacén y Concepción, fué a veces de un valor incalculable, y aquí han de aparecer los nombres de Toto y su familia, Don Hugo, Luciano, etc.; da igual que nunca lo vayan a leer, pero sin esta ayuda quizá todavía estaría allí atascado en algún barrizal.

En Santa Cruz de la Sierra encontré el apoyo de diferentes instituciones y personas; entre ellas destacan, desde luego y por diversos motivos, el Centro de Formación Internacional, del Instituto de Cooperación Iberoamericana, en donde encontramos todo tipo de ayuda, además de una fuente de relaciones con España y con españoles. Vaya por ello mi gratitud para Daniel Pujol y Mariano Mora, así como a todo el personal del ICI en Santa Cruz. En la Universidad Autónoma "Gabriel René Moreno", y sobre todo a través del Museo de Historia Natural "Noel Kempff Mercado", encontré el soporte académico deseable, y pude hacer amigos y contactos. Tengo que destacar aquí a la directora del Museo, Teresa Ruiz de Centurión, a Paolo Bettella, Marcelo Zalles, Cristina, Julieta, Nelson, etc., etc. Al entonces vicerrector, Francisco Kempff, corresponde mi gratitud por todo lo que hizo por nosotros, que fue mucho (incluyendo algunas suculentas comidas). Mis relaciones con las ranas y los sapos cruceños, contaron con el beneplácito oficial del Centro de Desarrollo Forestal - Unidad Técnica Desconcentrada, a través del director del departamento de Vida Silvestre en Santa Cruz, Arturo Moscoso. Gerardo Mogrovejo facilitó amablemente el acceso a la cartografía en el Departamento de Recursos Renovables de la Corporación de Desarrollo de Santa Cruz. A José Ledezma agradezco su valiosa colaboración en la finca de la UMSS en el Chapare (Cochabamba), donde pude obtener datos complementarios de gran valor sobre los anfibios de Puerto Almacén.

La Embajada de España y el ICI en La Paz, se ocuparon de gestionar las credenciales y asuntos diplomáticos varios; agradezco especialmente a Julián Egea y a Antonio Casanueva e Isabel su colaboración y los gratos momentos pasados en su compañía.

Mención aparte merece el Dr. Jorge Montero, quien amable y desinteresadamente se hizo cargo de mi salud en las ocasiones en que era atacado por enfermedades tropicales o no tanto.

Mucha gente en o fuera de Sudamérica, ha colaborado en mi trabajo a través de las colecciones científicas de sus instituciones, o simplemente mediante el intercambio de información o ideas. Entre estas personas, y sabiendo ya que involuntariamente alguien será omitido, he de destacar a J. A. Alcover, J. Ayarzagüena, D. Cannatella, A. Cardoso, N. Carrillo, J. M. Cei, R. De Sá, W. E. Duellman, P. Ergueta, E. Forno, C. Fugler, T. Killeen, E. Lavilla, V. Morales, M. V. Segalla, E. Terán y P. E. Vanzolini.

En España, antes, durante y después de mi estancia en Bolivia, conté con el apoyo y los consejos de amigos y compañeros del Museo Nacional de Ciencias Naturales y de la Estación Biológica de Doñana; vaya por ello mi agradecimiento por diferentes motivos, a P. Alberch, J. Cabot, L. M. Carrascal, M. Delibes, I. Doadrio, M. García-París, R. Gomez Prieto, M. Lizana, J. A. Mateo (y por supuesto, Paz Sánchez), C. Pérez-Santos, B. Sanchíz y J. A. Valverde. Rafa Márquez me enseñó y ayudó en lo referente a las grabaciones de los cantos de las ranas. Él y Jaime Bosch hicieron gran parte del trabajo de análisis de las mismas, y son a todos los efectos co-autores de todo lo que se dice sobre el tema, y Annie Machordom hizo los árboles fenéticos.

Otros compañeros, residentes o visitantes, me hicieron la vida aún más agradable en Bolivia, ayudándome en mi trabajo, o simplemente permitiéndome disfrutar de su amistad. Queden por ello aquí agradecidos sobre todo Rafa y Olga (sin olvidar a Eva Luna y al malvado Quirón), así como Eva y Fernando, Juan y Malena, Carmen y Jaime, Ramón, Montse y Manuel, Juanjo y Amelia, Jesús, Javier, Carolina, Santos, Rosa, Javi y Enrico, Toñín y Olatz, Isa y Mila y qué sé yo cuántos más.

De Valentín Pérez-Mellado ni siquiera sé qué decir; él me ha ayudado aquí y allá en un grado que desborda todo lo corriente, y que difícilmente puede ser correspondido, y por eso merece mi máxima gratitud, que también ha de ser extendida a Pepa Carbonell.

Mi familia me estimuló y alentó siempre en mi dedicación a estas cosas tan raras, y no iba a ser menos a lo largo de toda esta etapa; para todos ellos, un agradecimiento especial.

En el proceso cardíaco de finalización de todo esto, me ayudaron intensamente Rafa, Jaime, Annie, Sara y Jesús (que hasta hizo el bonito dibujo de las Phrynohyas en amplexus), sin cuyo apoyo difícilmente habría acabado de una vez.

Por último, Paloma no sólo ha echado muchas horas en ayudarme en aspectos concretos del trabajo, sino que fue todo el soporte básico a lo largo de él, y muy especialmente en los felicísimos meses de soledad que compartimos en Puerto Almacén. Su papel lo intentó definir Valentín en una ocasión con una sola frase: "ella es la mitad de la tesis"; se quedó corto.

PROLOGO

Las causas remotas de haber llevado a cabo el presente trabajo se deben a los contactos establecidos por personal de la Estación Biológica de Doñana con instituciones y personas de Iberoamérica allá por el año 1973. Tras unos años de estrecha colaboración con la estancia Hato de El Frío, en los Llanos de Apure, Venezuela, personal vinculado a la EBD realizó estudios e intercambios a distintos niveles en varios países del ámbito (Argentina, Bolivia, Chile, Cuba, México, Nicaragua, Paraguay, Perú, Uruguay, Venezuela). Los primeros contactos con Bolivia llevaron pronto a la creación de la Estación Biológica Beni, hoy con categoría de Reserva de la Biosfera, y perteneciente a la Academia de Ciencias de Bolivia. En ella se realizaron estudios sobre vertebrados por parte de investigadores españoles hasta el año 1988 .

Una serie de conversaciones previas y proyectos culminó en el verano de 1986 con la realización de una expedición conjunta hispano-boliviana. El objetivo de la misma era la exploración de la apenas hollada Serranía de Huanchaca, una extensa meseta rodeada de farallones inaccesibles ("tepui"), perteneciente al escudo precámbrico, en el nordeste del departamento de Santa Cruz, junto a la frontera con el brasileño estado de Matogrosso. Dicha expedición se vió truncada casi en su inicio por el asesinato, a manos de narcotraficantes, de tres miembros bolivianos de la misma, incluyendo a su máximo responsable, el profesor Noel Kempff Mercado. Como homenaje póstumo, se dió su nombre al parque nacional que hoy comprende la región.

Con objeto de continuar la labor interrumpida, a lo largo de los años 86-87 se maduraron dos convenios para la investigación en el departamento de Santa Cruz. Los mismos fueron suscritos entre la ONG Asociación de Amigos de Doñana, por parte de España, y la Universidad Autónoma Gabriel René Moreno y el directorio del Parque Nacional Noel Kempff Mercado, por parte boliviana. El proyecto a realizar se inició en agosto de 1987, pero problemas de índole logístico y político, impidieron proseguir con la investigación en Huanchaca. Como alternativa se buscó una zona para trabajar en las extensas selvas del norte del departamento de Santa Cruz, y se hicieron las gestiones que culminaron en la elección de Puerto Almacén como área de trabajo.

Si bien la idea inicial era el estudio de la comunidad herpetológica a algún nivel a determinar in situ, la baja densidad de población de la mayoría de las especies de reptiles, pronto puso de manifiesto la dificultad de llevar a cabo un trabajo de este tipo en solitario, ya que para obtener muestras y datos significativos, se hubieran requerido un número de horas-hombre de trabajo de campo, completamente fuera de nuestras posibilidades. Por tanto, pronto se decidió circunscribir el estudio a la comunidad de anfibios, que por presentar su actividad concentrada en los meses lluviosos, y especialmente alrededor de enclaves concretos, hacía

mucho más asequible una recopilación de datos satisfactoria. No en vano, la abundancia de animales en un hábitat donde pueden ser fácilmente observados y colectados, parece haber sido un atractivo motivo para muchos herpetólogos estudiosos de las comunidades.

Todo el trabajo de campo y las etapas posteriores estuvieron impregnados del sentimiento de "frustración taxonómica" inherente a la actividad de todo aquel que quiere saber cómo viven determinados animales, pero que, sintiendo aún más urgencia por saber qué son aquellos animales, no encuentra más que dificultades en su camino. Este sentimiento es el que me ha llevado a escribir este trabajo con el enfoque que tiene. Cada vez es más frecuente ver en las tesis doctorales una considerable reducción en el contenido de los aspectos descriptivos previos a los capítulos en los que aparecen ya las aportaciones concretas inéditas. Años atrás era común proporcionar amplias revisiones bibliográficas sobre el tema, minuciosas descripciones del área de estudio y, en general, dar cierto peso a los aspectos descriptivos del trabajo. Por el contrario, actualmente se tiende a ir rápidamente al grano de la cuestión y centrarse más en los resultados y la discusión, que son en definitiva los que justifican y dan valor a una tesis. En este caso he preferido seguir un estilo un poco a la antigua usanza, y ello no es tanto porque la fauna y el medio sobre los que trata este trabajo sean en general bastante desconocidos en el ámbito de la investigación en nuestro país, sino, sobre todo, porque también lo son en el propio país donde se ha realizado el estudio. Indudablemente, es en las bibliotecas bolivianas donde más provecho se le podrá sacar a este trabajo, y dadas la carencia de información sobre el tema y las dificultades para conseguir la poca bibliografía existente sobre la herpetofauna boliviana por parte de los estudiantes de disciplinas relacionadas con la Naturaleza en Bolivia, he considerado importante aportar una relativamente extensa revisión bibliográfica sobre el estudio de las comunidades herpetológicas tropicales en general, y sobre los anfibios de Bolivia en particular, así como proporcionar una clave dicotómica y descripciones útiles de cada una de las especies y del área de estudio. El fin último de todo ello es disponer de información básica transformable en argumentos conservacionistas. Bolivia es aún un país con unos extraordinarios recursos naturales y grandes áreas en buen estado de conservación, pero la destrucción del medio es rápida, y los bosques húmedos subtropicales del departamento de Santa Cruz son un buen exponente de ello. Es más fácil defender realidades biológicas conocidas que una hipotética espectacular biodiversidad que nadie pone en duda pero que nadie conoce, y es a través del estudio básico de esta incuantificada fauna y flora, como se puede saber qué es lo que estamos queriendo conservar. Sólo durante el estudio de los anfibios de Puerto Almacén se encontraron dos especies nuevas para la ciencia y siete nuevas para Bolivia, algunas de ellas representando ampliaciones de cientos de kilómetros en su área de distribución conocida. El camino a Puerto Almacén ha sido recientemente ensanchado y muy probablemente, la Charca del Bosque, donde se producían los más espectaculares y ensordecedores coros de anuros que he presenciado jamás, y único enclave de reproducción en la zona para algunos de ellos, ha sido destruída. Cada uno de nosotros, día a día, poco a poco,

vamos viendo con horror cómo aquel árbol que recordábamos ya no está, cómo construyeron en tal zona o cómo aquella charca se secó para siempre. Los científicos tenemos la obligación moral de no perdernos en nuestro mundo de laboratorios y ordenadores, y hacer llegar al hombre de la calle todo lo que produzcamos que pueda ser útil para preservar una Naturaleza que se nos va aceleradamente de las manos. En este sentido, espero que esta tesis sirva para algo más que para que yo consiga un título de doctor.

"El camino a seguir es seleccionar una comunidad asequible y típica cuya fauna nos sea conocida..."

Valverde, 1967

1) INTRODUCCION

1.1) El estudio de los anfibios neotropicales.-

1.1.1) Breve introducción histórica.-

La Región Neotropical posee la más rica fauna de anfibios del mundo, con el mayor número de especies en una sola localidad (ver Duellman, 1978a) y hasta el momento esta fauna no ha sido completamente inventariada. En efecto, el ritmo de descripción de nuevas taxa, es aquí extraordinariamente alto aún en nuestros días. Como ejemplo, baste decir que de las 313 especies de hílidos de Sudamérica conocidas hasta 1977, 100 de ellas habían sido descritas en el periodo 1960-77 (Duellman, 1979a), y por supuesto la cifra ha ido aumentando considerablemente hasta nuestros días. Es decir, a grandes rasgos el conocimiento e investigación de los anfibios neotropicales permanece aún en un estadio de alfa-taxonomía (Fugler, 1986).

Los primeros estudios sobre anfibios sudamericanos fueron llevados a cabo por estudiosos europeos en base a los ejemplares colectados por antiguos exploradores, aventureros y científicos. Así, ya Linneo nominó en su *Sistema Naturae* (1758) un buen número de herpetos americanos. También algunos grandes naturalistas trabajaron sobre el terreno en el siglo XVIII y, sobre todo, en el XIX, y ellos mismos, o sus contrapartes en los museos europeos, describieron el material herpetológico colectado. Así, el término específico del nombre de muchas formas actuales, o bien el del autor que sigue al binomio, nos recuerdan los nombres de Bibron, Boettger, Boulenger, Daudin, Duméril, Fitzinger, Günther, Jiménez de la Espada, Laurenti, d'Orbigny, Peracca, Schmidt, Spix, Steindachner, Tschudi o Wagler, por citar sólo algunos de los más notables. Ya en la segunda mitad del siglo XIX, empezaron a trabajar sobre el tema herpetólogos norteamericanos, destacando sobre todos ellos E. D. Cope, que junto con el europeo Boulenger, son quizá los dos autores más prolíficos que nunca ha dado la herpetología.

Durante del presente siglo, los norteamericanos empezaron a ejercer ya un papel preponderante, y asimismo, al amparo de instituciones y museos por fin implantados en Sudamérica, empezó la producción científica autóctona. Así, tenemos en Brasil los trabajos de Bokermann, Adolpho y Bertha Lutz, Miranda Ribeiro, etc.; Vellard trabajó en Perú y Argentina, y en este último país hubo un buen número de grandes investigadores, como Barrio, Cei, Freiberg, Gallardo, Laurent, Pisanó y un largo etcétera. En Chile destaca la obra de Donoso Barros, en Colombia la del padre Nicéforo María, y en Venezuela la de Rivero. Muchos de estos investigadores viven y siguen en plena producción hoy en día, y a su amparo

han florecido nutridos grupos de herpetólogos dedicados al estudio de los anfibios en sus respectivas áreas.

En las últimas décadas, un gran impulso a la taxonomía ha sido dado gracias al trabajo de investigadores norteamericanos, como Duellman, Heyer, Lynch, Savage, etc, etc, los cuales en ocasiones son responsables de la descripción de un enorme número de especies de grupos a veces taxonómicamente muy complicados. A pesar de todo, algunos países o regiones se han visto más beneficiados que otros en cuanto al caudal de conocimientos que sobre su fauna de anfibios se iba acumulando. En el caso concreto de Bolivia, hubo una serie de autores que durante algunos años hicieron algunas publicaciones puntuales, pero en general el país ha llegado hasta nuestros días siendo el más pobremente conocido, en virtud de su baja población, vastos territorios inexplorados y escasas vías de comunicación. La inestabilidad política, económica y fronteriza durante décadas, propició que muy pocos científicos pusieran sus ojos en el país, cuando otras áreas disfrutaban de una fauna igualmente rica y de mayores garantías.

1.1.2) La investigación batracológica en Bolivia.-

La primera referencia concreta sobre anfibios en Bolivia data de 1838, y se debe a Bibron (en Tschudi, 1838), donde describe "Hylaplesia picta" (hoy, Epipedobates pictus), cuya localidad tipo es Santa Cruz de la Sierra. Pocos años después, en 1847, el insigne viajero, explorador y naturalista francés Alcides d'Orbigny, publica algunos resultados herpetológicos en el volumen V de su "Voyage dans l'Amérique Méridionale", donde presenta datos e ilustraciones de herpetos por él colectados en Bolivia, país por el que realizó intrépidas exploraciones recogiendo muestras y datos botánicos, zoológicos y antropológicos de extraordinario interés.

Las áreas mejor conocidas antiguamente, y aún en la actualidad, eran las regiones altiplánicas y los valles subtropicales cercanos a las ciudades de La Paz y Cochabamba, y casi toda una serie de trabajos posteriores llevados a cabo por diversos autores, versan sobre la descripción de especies principalmente de estas zonas (Boettger, 1891; Boulenger, 1882; 1887; 1891; 1898; 1902; Werner, 1899; 1901). De hecho, ya durante el siglo XX, los estudios han continuado siendo mayormente taxonómicos y han tratado sobre especies altiplánicas o de los valles, antes que de la fauna de las inaccesibles y extensas llanuras orientales (ver por ejemplo, Andersson, 1906; 1938; Barbour y Noble, 1920; Cei, 1968; Gallardo, 1961; Parker, 1940; Vellard, 1951; 1953; 1957; 1960; 1970). Los primeros datos correspondientes a anfibios de zonas bajas, se hallan en algunos trabajos de Boulenger (1882; 1898), y provienen de áreas del piedemonte andino en los departamentos de La Paz y Beni (donde había diversas misiones religiosas y asentamientos derivados de la fiebre del caucho), o de la región chaqueña.

Posteriormente aparecen descripciones de otras especies en el oriente boliviano, y un gran impulso en este sentido fue el hecho de que el naturalista alemán J. Steinbach se instalara

durante años en la localidad amazónica de Buenavista, en el departamento de Santa Cruz, y cercana a su capital. Durante muchos años, Steinbach colectó mucho material zoológico que produjo un buen número de descripciones por parte de otros autores. No en vano, Buenavista es así la localidad tipo de varias especies de anfibios y una localidad citada para muchas otras (Boulenger, 1905; Parker, 1927a; 1927b; Gaige, 1929). Hasta el año 1970, se sucedieron descripciones y datos aislados sobre anfibios de Bolivia, en ocasiones como resultado de expediciones o itinerarios llevados a cabo por conocidos herpetólogos (Donoso Barros, 1969a; 1969b; 1970; Gans, 1969; Mertens, 1929; Müller y Hellmich, 1936; Parker, 1928; Travassos et al., 1957).

Desde entonces, se han sucedido escasas descripciones de especies en Bolivia o en cuya descripción se cita el país (Duellman, 1972; 1978 b; Heyer, 1978; Cannatella, 1980; Wake, 1984; Lynch y McDiarmid, 1987; De la Riva, 1990 a; 1992 a; 1992 b; Reynolds y Foster, 1992). No obstante, la gran parte de las contribuciones al conocimiento de la taxonomía y distribución de la anfibiofauna boliviana, corresponde a trabajos de las últimas décadas que tratan sobre revisiones de diversos grupos o regiones, en los que de alguna manera se cita o estudia material boliviano (Cochran, 1955; Cochran y Goin, 1970; Duellman, 1956; 1971; 1972; 1973; 1974a; 1974b; 1979a; 1979b; Duellman y Fritts, 1972; Funkhouser, 1957; Gallardo, 1961; 1965; Heyer, 1970; 1973a; 1977a; 1978; 1979; Hillis y De Sá, 1988; Hoogmoed, 1979; Lutz, 1973; Lynch, 1979; 1989; Parker, 1934; Rivero, 1961; Silverstone, 1976). Asimismo, tratados generales de faunística de anfibios, han sumariado datos sobre la batracofauna boliviana (Frost, 1985; Gorham, 1966; Harding, 1983).

Sólo en los últimos años se han hecho estudios sobre la distribución y ecología concretamente en Bolivia, poniéndose de manifiesto el escaso conocimiento que se tiene sobre el tema. Estos fueron iniciados por Fugler (1983; 1984; 1988), quien estudia la comunidad herpetológica de una localidad amazónica en el norte del departamento de Beni, y proporciona datos sobre diversas localidades de los llanos orientales y la cordillera oriental. De la Riva (1990 b), presenta algunos datos recientes de distribución, y una recopilación y sinopsis geográfica de todos los anfibios conocidos hasta el presente en el país; en dicho trabajo se reconocen 112 especies, más una serie de otras de dudoso estatus, y se estima que cerca de otras 50 aún no registradas en Bolivia podrían hallarse dentro de sus fronteras. Los últimos datos apuntan a que no menos de 200 especie de anfibios habitan en Bolivia y quizá una quinta parte puede estar sin describir aún.

1.1.3) Revisión bibliográfica sobre el estudio de las comunidades neotropicales de anfibios.-

En su resumen histórico sobre el estudio de las comunidades herpetológicas, Scott y Campbell (1982), utilizan como criterio para dar a un trabajo sobre anfibios y/o reptiles categoría de estudio de comunidades, el que trate al menos con tres especies viviendo en el

mismo área, y se aporte suficiente información sobre su ecología y/o comportamiento como para posibilitar comparaciones entre especies y deducir sus posibles interacciones. A efectos de este apartado vamos a ser más restrictivos y comentaremos sólo aquellos estudios sobre anfibios que hayan versado sobre la comunidad entera o gran parte de ella, en el trópico, y más especialmente, en el neotrópico.

Ningún trabajo herpetológico del siglo XIX podría considerarse bajo ninguno de los dos criterios anteriores. El primer estudio sobre una comunidad de anfibios (y también de reptiles), se refiere precisamente a una comunidad neotropical, y es el que hizo Picado (1913) sobre la herpetofauna encontrada en las plantas bromeliáceas epífitas de Costa Rica. El segundo es un trabajo sobre el mismo tema, y bastante posterior (Dunn, 1937), y ambos son artículos eminentemente descriptivos. La década de los 40 conoce ya trabajos en los que se intentan cuantificar abundancias, dietas, etc, pero ninguno se ocupa de anfibios tropicales. Martín (1955), hizo el primer estudio sobre la distribución en bosques de niebla en Méjico, en el límite de la región Neotropical. Stebbins y Hendrickson (1959), estudiaron 26 especies de anfibios en Colombia, aportando minuciosos datos sobre su ecología, biología y comportamiento. En la década de los 60 empiezan a hacerse comparaciones entre comunidades, y términos como uso del espacio, competencia, reparto de recursos o nicho, se hacen de frecuente uso. Es entonces cuando empieza a aparecer un número creciente de trabajos sobre herpetos tropicales. Duellman (1960), estudia la distribución y ecología básica de los anfibios del istmo de Tehuantepec, en Méjico; *no investiga sobre la estructura de la comunidad, aunque sí analiza las características biogeográficas de las especies que la componen, y su distribución por hábitats*. Sexton et al. (1964), estudian el uso del espacio en relación a la estructura del hábitat en anfibios y reptiles de Panamá. Heatwole y Sexton (1966) compararon dos herpetofaunas en zonas climáticamente diferentes, también en Panamá. Duellman (1967), hizo un detallado análisis sobre los mecanismos de aislamiento y segregación de los hílidos de una localidad en Costa Rica. Heyer (1967), estudió la distribución de la herpetofauna en la cordillera de Tilarán, en Costa Rica. Por último, Myers y Rand (1969), hacen el primer inventario de la herpetofauna de la isla de Barro Colorado, en el Canal de Panamá, un enclave que daría mucho fruto en ulteriores investigaciones. Además, durante la década de los 60, vieron la luz otros importantes trabajos sobre comunidades de anfibios, llevados a cabo en otras regiones tropicales del mundo, tanto de Africa (Barbault, 1967; Inger, 1968) como en Asia (Brown y Alcalá, 1961; Lloyd et al., 1968; Inger, 1969), que permitirían ulteriores e interesantes comparaciones entre comunidades taxonómicamente diferentes, pero ecológicamente semejantes.

La década de los 70 es muy prolífica en trabajos sobre el tema. Cintron (1970) estudió la segregación espacial entre las ranas arborícolas de un bosque tropical en Puerto Rico. Crump (1971), realizó un detallado análisis de la distribución espacial de anfibios y reptiles en una localidad cercana a Belém (Pará, Brasil), donde trabajó con un total de 38 especies de anfibios y 23 de reptiles. La misma autora llevó a cabo *posteriormente (1974) un importante trabajo*

sobre las estrategias reproductivas en una comunidad de 81 especies de anfibios en Santa Cecilia, una localidad de la amazonía ecuatoriana con una impresionantemente diversa herpetofauna. Heyer es autor de numerosos trabajos sobre comunidades de anfibios, tanto en América como en Asia tropical. En parte de ellos se ocupó de la estructura de las comunidades de larvas de anuros, y del papel que la competencia y la depredación en ellas, ejercerán sobre la posterior ecología de las formas adultas (Heyer, 1973b; 1974a; 1976a). Otros importantes trabajos de este autor, se ocupan de la ecología de cinco especies simpátricas de Leptodactylus (Heyer y Bellin, 1973), de la comparación de las diversidades de especies de anfibios y reptiles que habitan en las bases de los grandes árboles en bosques secos de Tailandia, por un lado , y en bosques húmedos de Ecuador, por otro (Heyer y Berven, 1973) y de la repartición por macrohábitats de 33 especies de anuros en la Cuenca Amazónica (Heyer, 1976b). Scott (1976), comparó cualitativa y cuantitativamente datos sobre la herpetofauna del suelo del bosque tropical, a partir de estudios propios llevados a cabo en varias localidades de Costa Rica y de otros llevados a cabo por distintos autores en otras zonas: Filipinas (Brown y Alcalá, 1961), Borneo (Lloyd et al., 1968) y Panamá (Heatwole y sexton, 1966; Sexton et al., 1964). Pough et al. (1977), aportan una base fisiológica para explicar el reparto espacial de las especies nativas e introducidas de Eleutherodactylus de Jamaica. Staton y Dixon (1977), ofrecen someros datos ecológicos sobre la comunidad de anfibios y reptiles de los llanos centrales de Venezuela. Hödl (1977), estudió la segregación espacial de los machos de anuros durante los cantos de apareamiento en "praderas flotantes", cerca de Manaus, Brasil. El más completo trabajo sobre una comunidad herpetológica neotropical llevado a cabo hasta la fecha, fué realizado por Duellman (1978 a) en Santa Cecilia, Ecuador. Como ya se ha comentado, aquí se conoce la más alta biodiversidad y en dicha localidad y puntos cercanos, se han registrado un total de 93 especies de anfibios y 92 de reptiles (Duellman, 1990). El trabajo de Duellman (1978 a) es pionero además en hacer hincapié en la importancia de la biogeografía y de la historia de las comunidades para explicar su composición actual. En 1979, Hoogmoed y Gorzula estudian los anuros de una sabana tropical venezolana, aportando datos sobre su fenología y distribución espacial en las charcas. Toft y Duellman (1979), efectuaron un estudio preliminar de la estructura de una comunidad formada por 53 especies de anuros en el río Lullapichis, un afluente del Pachitea, en la amazonía peruana, y la compararon con la comunidad de Santa Cecilia. Además de toda esta gran cantidad de trabajos sobre comunidades de anfibios en el neotrópico, durante la década de los 70 vieron la luz otros importantes trabajos llevados a cabo en otras regiones tropicales del globo. En Africa tropical, aunque en zonas de sabana y no de bosque, hay un gran número de contribuciones aportadas por Barbault (1972; 1974a; 1974b; 1974c; 1976a; 1976b; 1976c). En Asia, son de destacar, aparte de los citados trabajos de Heyer, el de Inger y Colwell (1977), efectuado en Tailandia, y el de Voris (1977), que comparó sus datos sobre la herpetofauna de las bases de los árboles de la selva de Sumatra, con los datos ya existentes para Tailandia y Ecuador (Heyer y Berven, 1973).

Desde el inicio de la década de los 80 hasta nuestros días, ha seguido habiendo continuas aportaciones, y quizá el rasgo general más destacable ha sido el creciente cuestionamiento de la competencia como único o más importante modelador de la estructura de las comunidades biológicas. Toft (1980 a; 1981), comparó dos comunidades de suelo de bosque tropical en Panamá, una en zona húmeda, y otra en zona seca, y en otro trabajo (Toft, 1980 b), estudió la ecología trófica de una comunidad de 13 anuros diurnos en el río Lullapichis, comparando la estación seca con la húmeda. En 1982 aparece un libro con los resultados de un simposio que había tenido lugar en Kansas en el año 77, con el título de "Herpetological Communities", y editado por N. J. Scott. En dicha obra se pueden encontrar importantes trabajos y revisiones sobre el tema. El de Scott y Campbell, ya citado anteriormente, ofrece una revisión bibliográfica sobre la investigación en comunidades herpetológicas; por su parte, Heatwole, en un trabajo al que también nos hemos referido ya, aporta un repaso al estado de conocimientos sobre el tema, dedicando parte del trabajo a las comunidades de bosques tropicales, y sacando algunas conclusiones generales en base a dichos conocimientos. Jones estudia el solapamiento en el nicho trófico de cuatro especies de Eleutherodactylus caribeños. Por último, y dentro del mismo volumen, Scott estudia la herpetofauna de parcelas de suelo de bosque tropical en Camerún, comparando los resultados con trabajos similares ya efectuados en los trópicos de América y Asia. También en Africa tropical, y más concretamente en Gabón, Toft (1982), estudió la estructura de la comunidad de anuros del suelo del bosque, durante la estación seca. Posteriormente, la misma autora (1985) es responsable de una importante revisión de los conocimientos actuales sobre el reparto de recursos en las comunidades de anfibios y reptiles, intentando establecer, a base de utilizar todos los datos publicados existentes, qué dimensiones del nicho ecológico (y sus subdivisiones) representan un papel más importante en la ecología de los distintos grupos de herpetos, concluyendo que raramente está implicada una sola dimensión. Fugler (1986), proporciona el primer y único trabajo sobre una comunidad herpetológica en Bolivia. Se trata de un estudio sobre la distribución espacial y la fenología reproductiva de anfibios y reptiles, llevado a cabo durante la estación seca en una localidad de bosque tropical en el norte del departamento de Beni. El autor compara además la diversidad de la comunidad con la de otras localidades amazónicas ya estudiadas. En Perú, y de nuevo en el río Lullapichis (Panguana), Aichinger (1987) estudió los patrones de actividad anual en la comunidad de anuros. Cardoso y Martins (1987), estudiaron la diversidad de anuros vocalizando en una comunidad del sudeste de Brasil. Un estudio concentrado en una sola charca, en el que se aportan datos sobre la distribución espacial durante la reproducción de las distintas especies de anuros presentes, es el de Schlüter (1987), realizado en Panguana. Cardoso et al. (1989), analizaron también la distribución espacial en relación a los lugares de ovoposición, desarrollo larval y sitios de apareamiento, en dos comunidades de anuros del sudeste de Brasil. Duellman (1989) revisa los patrones generales de la estructura de las comunidades herpetológicas de las selvas

neotropicales. Heyer et al (1990), publican los resultados de largos años de estudio sobre la comunidad de anuros de Boracéia, una localidad de bosque tropical atlántico en el estado de São Paulo, Brasil. Dichos autores aportan datos sobre la utilización de recursos por las distintas especies, y comparan la diversidad de Boracéia con la de otras localidades neotropicales. Rodriguez y Cadle (1990), ofrecen la primera lista preliminar de la rica herpetofauna de Cocha Cashu, con datos igualmente preliminares sobre la biología y distribuciones temporal y espacial de anfibios y reptiles. Rand y Myers (1990), suman los conocimientos largamente acumulados sobre la herpetofauna de la isla de Barro Colorado, y Zimmerman y Rodrigues (1990), de la de las inmediaciones de Manaus y Duellman (1990), compara las herpetofaunas de estas tres, y otras dos localidades neotropicales más. Barbault (1991), da una interesante aportación sobre la necesidad de aunar los conceptos de comunidad y dinámicas poblacionales de las especies y los condicionantes anatómico-fisiológicos individuales, y para ello utiliza como ejemplo las comunidades herpetológicas tropicales, y más concretamente, las de las sabanas tropicales de Lamto, en Costa de Marfil, muy estudiadas por él. Finalmente, Rodriguez (1992) estudia la distribución espacial y ecología de la comunidad de anuros de Cocha Cashu, en el Parque Nacional Manu, Perú, donde la diversidad de anfibios es casi semejante a la de Santa Cecilia.

1.2) Marco teórico, justificación y objetivos del presente estudio.-

La ecología de comunidades surgió hace casi un siglo, de la mano de los trabajos de ecólogos con avanzadas ideas, principalmente vinculados al campo de la botánica (ver por ejemplo, Cajander, 1905). Desde entonces, se ha progresado mucho en la clarificación de ciertos conceptos y en la comprobación de determinadas hipótesis, aunque las metodologías aplicadas en el estudio del reparto de recursos en el seno de las comunidades, se han mostrado en ocasiones portadoras de un gran número de limitaciones e inconvenientes (Schoener, 1974), y demasiado a menudo no se han tenido en cuenta o se han olvidado los trabajos pioneros sobre el tema. El resultado final es que se ha caído en muchos planteamientos circulares y se han reinventado ideas ya establecidas, de modo que, en definitiva, el progreso en este área no ha sido en realidad tan grande como el enorme número de publicaciones existentes pudiera hacer pensar (Oksanen, 1991). Una de las causas de la posible invalidez de muchos estudios, es el establecimiento a priori de una serie de asunciones que en realidad no están comprobadas, o la delimitación excesivamente artificial (por ejemplo, taxonómica), del campo de estudio (Oksanen, 1991). En efecto, ciñéndonos a nuestro caso, si una comunidad biótica es un agregado de organismos viviendo juntos e interactuando en todos los niveles tróficos, consecuentemente no está limitada a taxa concretos, y una "comunidad herpetológica", por definición, no es una entidad ecológicamente significativa (Heatwole, 1982). Teniendo en cuenta que el ecosistema funciona como un todo, si acotamos parcelas arbitrarias para estudiar,

dejaremos de tener en cuenta múltiples factores que están definiendo el cómo es y el cómo funciona la propia subcomunidad que ya a priori habíamos subjetivamente seleccionado. Así, sería más correcto hablar de el componente herpetofaunístico de la comunidad (Scott y Campbell, 1982). A pesar de todo ello, y probablemente debido sobre todo a las limitaciones personales de cada investigador para llevar a cabo estudios globales (para los cuales suele faltar la mayoría del conocimiento previo elemental, especialmente en áreas tropicales), el estudio de comunidades se afronta frecuentemente con el citado criterio taxonómico, y poco a poco se pueden ir imbricando las piezas que representan tales estudios parciales, para descubrir el funcionamiento del ecosistema como un todo. De hecho, una gran parte de la bibliografía reciente considerada como de estudio de comunidades, se compone en realidad de estudios de autoecología de especies individuales, una vía que no obstante puede ser muy útil para aproximarse al estudio integrado de subcomunidades y comunidades (Barbault, 1991; Schoener, 1986; Scott y Campbell, 1982). Toft (1985), no encuentra sin embargo tan arbitrario el estudio de "comunidades herpetológicas", ya que ciertos rasgos de la biología de los anfibios y reptiles les hacen apropiados para un tratamiento separado de otros grupos zoológicos, presentando ambas clases al mismo tiempo, características comunes (por ejemplo, la ectotermia). Justificable o no la delimitación taxonómica del grupo de estudio, en lo sucesivo seguiremos hablando de comunidad herpetológica o de comunidad de anfibios o de reptiles, pero sabiendo ya a qué nos estamos refiriendo una vez hechas las observaciones anteriores.

El grado de conocimiento sobre el funcionamiento de las comunidades herpetológicas tropicales, si bien como hemos visto, ha aumentado considerablemente en los últimos años, es todavía muy bajo, y ampliarlo urge desde el momento en que la tasa de destrucción de los ecosistemas forestales tropicales es alarmante. La necesidad de estudios de este tipo en diferentes áreas es por tanto apremiante, para evaluar el papel que los herpetos juegan en la dinámica de los citados ecosistemas, permitir la comparación de gradientes de diversidad, etc (Duellman, 1978 a; 1988; Duellman y Koechlin, 1991). De hecho, si bien en un principio se consideró que, debido a su baja tasa metabólica, anfibios y reptiles podían tener un escaso papel en el flujo de la energía dentro de los ecosistemas, la alta biomasa que en ocasiones comportan sus poblaciones mitiga tal limitación, y se ha demostrado lo equivocado de esta generalización inicial (Burton y Likens, 1975a; 1975b). Toft (1985), recomienda además continuar con los estudios de reparto de recursos en anfibios y reptiles, ya que aún queda mucho por saber y nos pueden deparar sorpresas; no obstante, advierte de la necesidad de ser conscientes de que más de un fenómeno estará implicado en los patrones de dicho reparto, y se deberían explicar sus causas. Barbault (1991), recomienda el estudio de los ciclos reproductores de los herpetos en los bosques tropicales, como medio de entender la estructura de sus comunidades, de las que, opina, aún se sabe muy poco.

En el presente trabajo, hemos intentado aproximarnos al conocimiento de la comunidad reproductora de anfibios de Puerto Almacén, por medio de la integración de los datos obtenidos

del estudio autoecológico de cada una de las 42 especies que la componen. Se trata del primer estudio de este tipo llevado a cabo en Bolivia, y en bosques húmedos subtropicales al sur del Ecuador. De una manera general, se pretende:

- Obtener información sobre la autoecología de las 42 especies de la comunidad, en los distintos aspectos de fenología, uso del espacio, reproducción y cantos, y comparar esta información con la existente en la bibliografía.
- Dar una clave y diagnóstico útiles para el estudio de la anfibiafauna de la región.
- Integrar los resultados autoecológicos parciales para dar una idea somera de la estructura de la comunidad de anfibios, atendiendo a la posible competencia interespecífica.
- Obtener conocimiento del canto de apareamiento, inédito para muchas especies, y del reparto del recurso acústico por parte de ellas.
- Analizar las características zoogeográficas de la comunidad como medio de explicar su actual composición.
- Comparar los resultados con los de otros estudios semejantes con el fin de sacar conclusiones parciales y globales.

1.3) Limitaciones de los datos.-

A lo largo de la bibliografía concerniente al estudio de las comunidades bióticas, y más concretamente, de las herpetológicas, encontramos en ocasiones consejos o recomendaciones sobre cómo encarar dichas investigaciones. Así, Schoener (1974) formula una serie de preguntas que cabe hacerse sobre distintos aspectos del problema referente al reparto de recursos, y a las que interesaría buscar respuesta. Duellman (1978 a) recomienda, a la hora de estudiar una comunidad herpetológica tropical, hacer, entre otras, dos cosas: 1), dividir el área de estudio en dos zonas, en una de las cuales se colectarían especímenes, y en la otra únicamente se efectuarían observaciones sobre el terreno, para así evitar la interferencia de la colecta sobre las poblaciones en estudio, y la posible alteración de los resultados que de otro modo se habrían obtenido; y 2), conseguir series de ejemplares de cada especie (a ser posible de cada sexo y clase de edad) a lo largo de todo el año, para así obtener datos fenológicos sobre dieta, reproducción, etc. En todos los casos, idealmente el esfuerzo en la toma de datos debería ser el mismo a lo largo del año y en los distintos medios. Por su parte, Scott y Campbell (1982), recomiendan una toma de datos estandarizada para poder hacer algo de suma utilidad, como es la comparación entre distintas comunidades, y avisan sobre el peligro de hacer excesivas generalizaciones sobre el funcionamiento de las comunidades basándose sólo en un estudio concreto, desde el momento en que las poblaciones de anfibios y reptiles varían notablemente de un año a otro, con todas las consecuencias que ello puede acarrear a la estructura de la comunidad, mediante, entre otros factores, la fluctuación de los niveles de

potencial competencia interespecífica (ver Schoener, 1982) Por último, Scott y Campbell aconsejan, en orden a obtener resultados más útiles y satisfactorios, un cuidadoso planeamiento previo de qué es lo que se quiere averiguar y cómo.

En contraste, muy pocos estudios sobre comunidades herpetológicas, y aún menos en medios forestales tropicales, cumplen los requisitos anteriores. A menudo dichos estudios son el resultado de años de colecta y trabajo en un área, pero sin que desde el principio se persiguiese un objetivo concreto, no siendo el de la mera inventariación de la fauna. Por tanto, al final suele haber notables lagunas en los datos; la toma de ellos habitualmente no es igual al principio que al final del estudio, en que se han corregido defectos y estandarizado los propios métodos, de modo que parte de la información no puede ser utilizada o comparada. No obstante, aun en estudios así llevados a cabo, siempre se pueden sacar interesantes conclusiones y abrir nuevos interrogantes (ver por ejemplo, Duellman, 1978 a; Heyer et al., 1990).

El estudio presente no se sustrae a estos inconvenientes. En primer lugar, no se tiene una idea exacta de lo que ocurre con ciertas especies durante la época seca. De algunas especies observadas activas al inicio de la estación de lluvias, se ignora desde cuándo lo están, e igual ocurre al final de la misma, en que ciertas especies siguen activas y no se sabe hasta cuándo. Los tamaños de muestra colectada no son los mismos para todas las especies, y tampoco reflejan fielmente su abundancia diferencial, ya que se hizo un mayor esfuerzo en coleccionar las que eran más escasas. Los ejemplares no se coleccionaron uniformemente a lo largo de la estación, con lo cual las variaciones en el estado reproductivo de las especies no pueden ser seguidas fielmente. El esfuerzo no ha sido por tanto uniforme en el tiempo y en el espacio, y no se hizo la separación en dos áreas propuesta por Duellman hasta el segundo año (en el que el denominado Curichi Grande fue utilizado como lugar de colecta). No obstante, consideramos de baja incidencia el número de ejemplares coleccionados como para que su falta fuera acusada dentro de la precisión de los censos efectuados, y en los casos en que no fue así, esto fue tenido en cuenta. No se dispone de grabaciones del canto de todas las especies, y no se trabajó con las comunidades de larvas.

Por último, se ignora casi todo acerca de qué es lo que hacen los anuros mientras no están en actividad reproductora o alrededor de las zonas en que dicha actividad es llevada a cabo. La observación de especímenes lejos de tales enclaves es muy ocasional salvo para contadas especies, y esta parece ser la norma (Heyer, 1976b; Heyer et al., 1990), aunque frecuentemente en otros trabajos no se comente este problema. Por tanto, la estructura general de la comunidad es desconocida, y sólo podemos hablar de las interacciones de las distintas especies en el contexto de la estación reproductora.

"...tropical life seems to have flung all restraints to the winds. It is exuberant, luxurious, flashy, often even gaudy, full of daring and abandon, but first and foremost enormously tense and powerful."

Dobzhansky, 1950

"Tropical vegetation has a fatal tendency to produce rhetorical exuberance in those who describe it."

Richards, 1952

2) AREA DE ESTUDIO

2.1) Generalidades físicas de Bolivia.-

2.1.1) Geografía.-

Bolivia ocupa la parte centro-occidental de América del Sur, entre los paralelos 09° 30' y 23° 00', y los meridianos 57° 30' y 69° 40', y tiene una extensión de 1.098.581 Km² (Brockman, 1986). Por tanto, el país cae de lleno en la zona tropical, al hallarse al norte del Trópico de Capricornio y al sur del Ecuador. Limita al Norte y al Este con Brasil, al Sur con Paraguay y Argentina, y al Oeste con Chile y Perú. En Europa se suele tener un concepto vago de la geografía boliviana, con un estereotipo centrado en el paisaje altiplánico, pero esto no corresponde demasiado bien a la realidad.

Fisiográficamente, Bolivia se puede dividir en dos grandes regiones: la cordillera andina y los llanos orientales, con desniveles entre ambos de más de 6500 m. Entre ellos está la denominada región de Los Valles. La cordillera pertenece a los Andes centrales, y alcanza aquí su máxima anchura. El 50 % de la superficie del país pertenece al dominio andino. Penetra la cordillera por la parte occidental del país, y se bifurca en dos. La Cordillera Oriental toma dirección NO-SE hasta la latitud 18° 30'S, en donde toma dirección N-S. Por su parte, la Cordillera Occidental, de carácter volcánico, toma dirección N-S desde el principio, delimitando la frontera con Chile. Entre ambas queda un área extensa de llanuras elevadas, conocidas en conjunto como Altiplano, con extensos lagos (Titicaca, Poopo) y salares (Uyuni, Coipasa). La altitud media del altiplano es de 3700 m, y su extensión abarca 130.000 Km² (Montes de Oca, 1982). La Cordillera Oriental desciende bruscamente hacia las llanuras orientales, que ocupan el otro 50% del país, en su zona septentrional y oriental. Dichas extensiones están surcadas por caudalosos ríos que tienen su origen en los Andes, como el Pilcomayo, Mamoré, Beni y Madre de Dios. El relieve es llano, intercalándose en algunas regiones cordilleras de poca altura. Hidrológicamente, Bolivia forma parte de tres cuencas: la del Amazonas, con una extensión de 724.000 Km² dentro de sus fronteras, constituye el 66% de la superficie del país; la del Plata, con 229.500 Km², representa el 21%; y la cuenca interior del altiplano, con 145.081 Km², abarca el restante 13% (Brockman, 1986). Además de multitud de ríos, tanto en el altiplano como en las zonas bajas se encuentran numerosos lagos, lagunas y zonas pantanosas.

Políticamente, Bolivia está dividida en nueve departamentos (divididos a su vez en provincias), a saber: Pando, Beni, Santa Cruz, La Paz, Oruro, Cochabamba, Potosí, Chuquisaca y Tarija (Fig. 2.1).

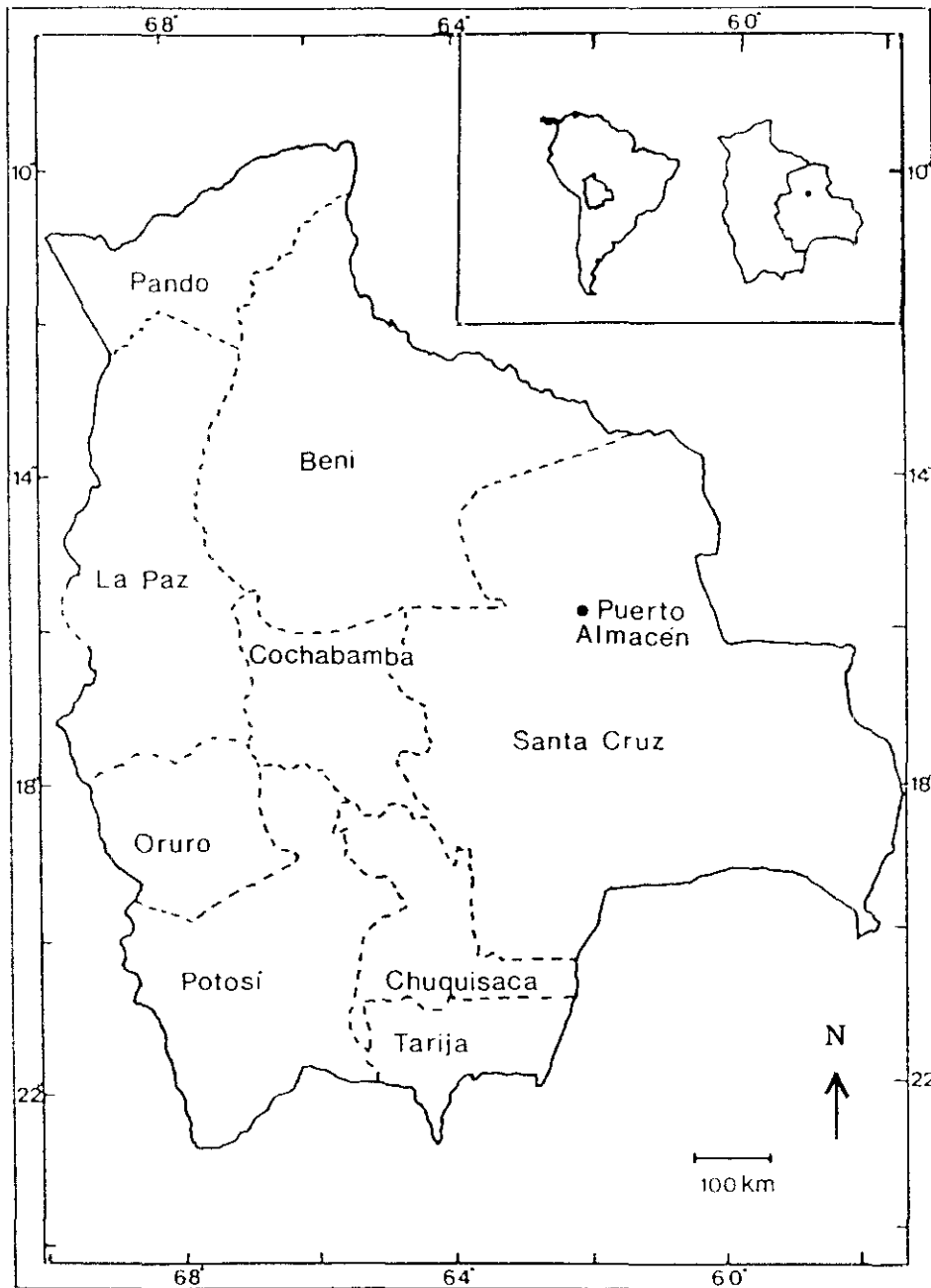


Fig. 2.1 Mapa de Bolivia mostrando la situación del área de estudio

2.1.2) Geología.-

La Cordillera Andina, verdadera organizadora del clima del subcontinente sudamericano (Morello, 1984), se forma como consecuencia del choque de las placas Sudamericana y de Nazca (Gómez Molina y Little, 1981). Su composición consta de rocas sedimentarias paleozoicas de hasta 450 millones de años de antigüedad. El levantamiento se inició hace 200 millones de años, tras el que siguió un fuerte proceso de erosión iniciado a principios del Cenozoico, seguido de un nuevo levantamiento ya en el Plio - Pleistoceno (James, 1973).

Los llanos orientales están formados a base de espesas capas de sedimentos recientes depositadas sobre terrenos precámbricos. El escudo precámbrico brasileño aflora en extensas zonas de Pando, Beni y, sobre todo, Santa Cruz.

2.1.3) Clima.-

La posición geográfica de Bolivia en el continente y su complejidad orográfica, determinan la existencia de notables variaciones climatológicas en reducidos intervalos espaciales. En general, hay un gradiente de temperaturas creciente de Oeste a Este, y de humedad creciente de Sur a Norte. Existe estacionalidad anual, de modo que hay una época lluviosa y una época seca, de duración e intensidad variables según las zonas. La época seca, que coincide con el invierno austral, puede durar desde un mes en las regiones más húmedas, a once meses en las más secas. La precipitación varía desde los escasos 100 mm anuales al sur del altiplano, a los casi 6000 de Villa Tunari, en el piedemonte andino. En la cordillera hay nieves perpetuas por encima de 5300 m, y el clima es frío y seco. En los valles varía desde frío y seco a cálido y húmedo, en función de su altitud, latitud y orientación. Por ejemplo, en Potosí hay valles secos y áridos con temperaturas medias de 18° C, y un promedio de precipitación de 400-800mm. Los valles orientados al N en la Cordillera Oriental ("yungas"), recogen mucha lluvia procedente del Atlántico y de la Cuenca Amazónica, mientras que la Cordillera Occidental padece una "sombra de lluvia", y consecuentemente las precipitaciones son muy bajas o casi inexistentes, como en la Puna de Atacama, en la frontera chileno-boliviana. En el altiplano, las temperaturas medias anuales van de 11° C en el norte del mismo, a 7° C en el sur, con oscilaciones diarias muy altas. La precipitación es mayor en el área norte (Titicaca), con hasta 900 mm anuales, y mínima en el sur de Potosí, con los escasos 100 mm ya mencionados.

En los llanos orientales se puede distinguir una zona de clima tropical en el norte de La Paz, norte de Cochabamba, Pando, Beni y norte de Santa Cruz, con medias de temperaturas por encima de 25° C y precipitaciones siempre por encima de 1000 mm. Una zona de carácter templado se distribuye por el sur de Santa Cruz y este de Chuquisaca y Tarija. El clima es aquí muy caluroso en verano, y con inviernos muy secos. Las precipitaciones anuales son inferiores a 1000 mm y las temperaturas medias, de 24° C, pero

con descensos muy bruscos cuando soplan vientos del sur (Brockman, 1986; Gómez Molina y Little, 1981; Montes de Oca, 1982; Morales, 1990).

2.1.4) Vegetación.-

La variabilidad fisiográfica y climática de Bolivia propicia la existencia de gran número de formaciones vegetales diferentes. Tosi et al. (1975), distinguen un total de 48 zonas de vida distintas. La riqueza botánica se estima en no menos de 15-20000 especies de plantas superiores. Se han hecho distintos intentos de categorizar botánicamente las diferentes regiones (ver por ejemplo, Elleberg, 1981; Hueck y Seibert, 1972; Tosi et al., 1975). Muy a grandes rasgos y resumiendo un poco todos ellos, podemos distinguir cinco grandes zonas de vegetación, a saber:

- Bosque tropical o subtropical de llanura.- Se distribuye por Pando, norte de La Paz, norte de Cochabamba, Beni y norte de Santa Cruz. Hay grandes áreas de sabana intercaladas, especialmente en Beni y regiones de Santa Cruz. El cambio de bosque tropical a subtropical es *gradual y en ocasiones sólo perceptible estructuralmente, durante la época seca.*

- Bosque húmedo subtropical de montaña.- Ocupa las laderas orientales entre 1000-3300 m aproximadamente, constituyendo los bosques de niebla que van desde los muy húmedos de La Paz, Cochabamba y parte de Santa Cruz (yungas) a los semihúmedos del suroeste de Santa Cruz, Chuquisaca y Tarija (selva Boliviano-Tucumana).

- Chaco.- Es el bosque seco espinoso que se extiende por el sur de Santa Cruz y este de Chuquisaca y Tarija, con una estacionalidad muy fuerte.

- Valles mesotérmicos.- Son los valles interandinos con vegetación variable según factores de altitud, latitud y orientación, y van desde muy secos a muy húmedos.

- Puna y altiplano.- Es la alta montaña, caracterizada por su vegetación baja de gramíneas y plantas adaptada al frío, con escasa representación arbórea (Polylepis).

2.1.5) Fauna.-

La fauna sudamericana, además de ser una de las más ricas del mundo, presenta interesantes peculiaridades y un alto grado de endemismo en virtud del prolongado aislamiento a que estuvo sometido el subcontinente. La fauna neotropical presenta mayores afinidades con

la africana y, en menor medida, con la australiana, que con otras regiones zoogeográficas del planeta; ello es debido a que en el pasado dichas tres regiones constituyeron el gran continente de Gondwana, el cual se dividió en el Jurásico temprano, hace aproximadamente 180 millones de años. Sudamérica se separó del resto en el Eoceno-Oligoceno, hace aproximadamente 50 millones de años, y permaneció aislada hasta hace 5.7 millones de años, en que se cerró definitivamente el puente centroamericano (Dietz y Holden, 1970). La comunicación así establecida con Centro y Norteamérica, no hizo sino enriquecer notablemente la fauna por medio de intercambios con la región Neártica, aunque también supuso la extinción de muchas formas. Elementos neárticos como el puma (*Felis concolor*), se extienden hoy hasta la Patagonia, y grupos neotropicales como los Trochilidae alcanzan Canadá.

Bolivia, como compendio de casi todos los grandes biomas de Sudamérica, tiene una fauna extraordinariamente rica, especialmente en los llanos orientales y laderas andinas. Casi toda la gran fauna sudamericana está representada en el país, con un gran predominio del componente amazónico. Las fluctuaciones climáticas cuaternarias redujeron la extensión de la selva tropical a determinados "refugios" (Haffer, 1969), de modo que la gran biodiversidad en este medio no tendría su origen tanto en su a menudo postulada inmutabilidad y estabilidad a lo largo de millones de años, como en un proceso de especiación vicariante favorecido por dichas fluctuaciones climáticas (Duellman, 1982). Estas áreas que permanecieron como refugios para la fauna forestal, poseen hoy la más alta diversidad biológica del planeta. Una de ellas ocuparía la región del piedemonte andino amazónico boliviano (ver Haffer, 1979).

A grandes rasgos, la fauna de vertebrados de Bolivia puede contener unas 300 especies de mamíferos, distribuidas en 11 órdenes y 29 familias (Anderson, 1982); en aves es uno de los países más ricos del mundo, con no menos de 1257 especies (Remsen y Traylor, 1989); como mínimo se hallan 210 especies de reptiles, en 3 órdenes y 17 familias (Fugler y De la Riva, 1992; Fugler et al., en preparación); hay aproximadamente 200 especies de anfibios, de tres órdenes y 12 familias (De la Riva, 1990 b); por último, de peces es difícil conocer una cifra siquiera aproximada, pero baste como orientación que sólo en la región amazónica de Bolivia, se conocen no menos de 385 especies, (Lauzanne et al., 1986). En cuanto a la riqueza en invertebrados, sobre todo en insectos, es incuantificable.

Cada ecoregión tiene sus propias peculiaridades en cuanto a su fauna, si bien hay especies de amplia distribución que ocupan varias de ellas. Se podrían caracterizar varias principales regiones faunísticas diferenciadas, más o menos correspondientes con las zonas de vegetación. La región amazónica es, como se ha comentado, la más rica en formas; en Santa Cruz y parte de Beni se nota una gran influencia de la fauna del "cerrado" del centro y sudeste de Brasil, que penetra a través de sabanas y pampas. Los valles andinos presentan en ocasiones una fauna con un gran porcentaje de endemismos, sobre todo entre los anfibios. Los bosques nublados andinos tienen una gran abundancia de estas formas, y en ellos y en el piedemonte se hallan especies con distribución en "arco andino", esto es, que ocupan toda la parte alta de la

Cuenca Amazónica siguiendo la cordillera o su cercanía, desde Venezuela hasta Bolivia (Lynch, 1979); ejemplos típicos de este modelo son el oso de anteojos (*Thremarectos ornatus*) y las ranas de la familia Centrolenidae. La región chaqueña tiene algunas formas endémicas, y en general, una fauna bien caracterizada, incluyendo curiosas adaptaciones entre los anfibios (Gallardo, 1979). Por último, la región altoandina es más pobre en especies aunque también se presentan gran número de ellas exclusivamente aquí, o tienen en ella sus principales efectivos (Camelidae, Phoenicopteriformes).

En lo que concierne a la herpetofauna, al igual que en otros grupos, la diversidad de ecoregiones propicia una diversidad alta, pero este efecto se ve atenuado en parte por el hecho de hallarse Bolivia lejos de algunos de los principales centros de especiación dentro de Sudamérica, con la consecuencia de que relativamente pocas especies de algunos grupos alcanzan el país; así, la relación n° familias/ n° especies es bastante alta, al menos en el caso de los anfibios, contrariamente a lo que ocurre por ejemplo en Ecuador (De la Riva, 1990 b).

2.2) Descripción general del área de estudio.-

2.2.1.) Localización geográfica.-

La localidad donde se ha llevado a cabo el trabajo de campo es una estancia ganadera llamada Puerto Almacén. Está situada en el cuadrante suroccidental de la Cuenca Amazónica, en la provincia Ñuflo de Chávez, departamento de Santa Cruz, a unos 70 Km al NO de Concepción, capital de la provincia, y a unos 350 Km al NE de Santa Cruz de la Sierra, capital del departamento. Las coordenadas geográficas son 15° 46' S, 62° 15' O (Fig. 2.1). Dicho punto cae dentro de la región llamada Chiquitania, que comprende gran parte del área del departamento situada al oriente del Río Grande o Guapay. La estancia es atravesada por el curso alto del Río Negro, uno de los tributarios del río Baurés, que va a desembocar en el Iténez o Guaporé; éste, que delimita la frontera con los estados brasileños de Mato Grosso y Rondônia, drena una cuenca de 303.000 km², de los cuales 196.650 pertenecen a Bolivia. El Iténez es uno de los ríos que, junto a otros igualmente caudalosos, como el Beni, Mamoré y Madre de Dios, da lugar al Madeira, uno de los principales afluentes del Amazonas por su derecha.

2.2.2.) Historia y usos de la zona.-

Puerto Almacén se encuentra sobre el antiguo camino de Los Gomales o Perseverancia, a 3.5 Km de la pequeña aldea de Cosorió. Dicho camino tuvo a mediados de siglo mayor trasiego que en la actualidad, debido a la explotación del caucho en el curso bajo de Río Negro. Con la caída de la "fiebre del caucho", la zona se vió progresivamente despoblada debido a su

alejamiento e incomunicación, produciéndose un flujo de campesinos hacia áreas urbanas, especialmente Concepción y Santa Cruz. Durante el periodo de estudio, el camino, que parte a la izquierda de la carretera de Concepción a San Ignacio de Velasco, a 12 Km de aquella localidad, era tortuoso y a menudo impracticable durante la estación de lluvias, y llega tan sólo hasta la aldea de Monteverde, 40 Km al norte de Puerto Almacén; los 110 Km que restan hasta Perseverancia han sido devorados por la vegetación. La densidad de población es muy baja en el área, la cual está prácticamente virgen e inexplorada en una extensión de miles de km cuadrados, y sólo algunas pequeñas comunidades dispersas se alinean a lo largo de los 98 Km del trazado del camino. Las principales son San Juan, Cosorió y Monteverde, con unas 15 familias cada una. Otros puntos de menor densidad, incluso con una sola familia, lo constituyen algunas pequeñas aldeas o estancias, como son San Ramón, Bella Esperanza, Tacusito, El 26, Las Lajas y la propia Puerto Almacén.

La población de la zona, compuesta por indios chiquitanos ejerce una economía de subsistencia basada en la agricultura itinerante, por el proceso de rozar, talar y quemar el bosque ("chaqueo"). Cada año, una pequeña porción de terreno ("chaco") es así tratada por cada familia, y cada tres o cuatro años, una parte del chaco es abandonada, dando lugar a un bosque secundario (barbecho). Los principales productos cultivados son arroz, maíz, plátano, yuca y papaya. La proteína animal es obtenida principalmente de la caza y la pesca, aunque algunos animales domésticos son mantenidos como reserva, principalmente cerdos, gallinas y patos. También se consumen miel silvestre y algunos frutos de la selva.

Hay una moderada actividad maderera en la zona de San Juan, y una pequeña mina de piedras semipreciosas empezó recientemente a ser rústicamente explotada a 10 Km de Cosorió.

2.2.3.) Orografía.-

Toda la zona presenta un relieve ligeramente ondulado ("lomerío"), con una altitud media sobre el nivel del mar en torno a los 300 m. Cada pocos km se encuentra algún pequeño arroyo o cauce tributario del Río Negro. Determinadas pequeñas depresiones con mal drenaje, sufren periódicas inundaciones durante la estación lluviosa ("curichis").

2.2.4.) Geología.-

El área de Río Negro pertenece a la porción boliviana del Escudo Precámbrico Brasileño, que se halla entre los terrenos más viejos del mundo, con una antigüedad en torno a los 570 millones de años. Según el Mapa Geológico del Área del Proyecto Precámbrico (1976-1983), del Servicio Geológico de Bolivia y el Servicio Geológico Británico, Puerto Almacén se ubicaría en un terreno de gneises con fajas o bandas de granulita hipersténica charnokítica, enderbítica y básica, granulitas cálcicas y cordieríticas, y lepititas. Se encuentran filones

dispersos de cuarzo brechoso y zonas de milonita. En la orilla derecha de Río Negro, hay cobertura laterítica de bajo nivel. Se encuentran dispersos afloramientos graníticos ("lajas"). El propio nombre del río, proviene de su color oscuro, conferido por el lecho de rocas negras sobre el que discurre; dichas formaciones rocosas, forman en algunos tramos encajonamientos y rápidos ("cachuelas").

2.2.5) Edafología.-

Según Unzueta, (1975), el suelo en el Bosque Húmedo Subtropical, presenta un horizonte A oscuro, con un notable enriquecimiento de arcilla en el horizonte B. El material originario, lo presentan sedimentos cuaternarios viejos y sedimentos fluviales jóvenes, según la zona. Killeen et al. (1991), estudiaron la ecología paisajística de las regiones de Concepción y Lomerío; si bien la cubierta vegetal difiere de la de Puerto Almacén, dichos autores aportaron los datos edafológicos concretos más cercanos disponibles. En la zona considerada por ellos, encuentran un mosaico edafológico, con la consiguiente heterogeneidad en la vegetación. La sabana arbolada (que en la dirección Concepción - Puerto Almacén se va convirtiendo gradualmente en un bosque semidecíduo continuo, para terminar en bosque húmedo subtropical) se asienta sobre planicies con suelos derivados de sedimentos terciarios (ultisoles u oxisoles) de gran acidez ($\text{pH}=4.2-5.7$) y baja fertilidad. En las islas de bosque dentro de la sabana, los suelos (alfisoles) son menos ácidos ($\text{pH}=5.2-6.4$) y más fértiles. Los afloramientos lateríticos son frecuentes en las laderas y zonas erosionadas. En las zonas colinosas, el bosque alcanza su máximo desarrollo en las laderas, prevaleciendo en áreas con suelos derivados de rocas graníticas metamórficas, menos resistentes a la meteorización.

2.2.6) Clima.-

El rasgo climático más característico de la región es su acentuada estacionalidad, distinguiéndose claramente un verano lluvioso y un invierno seco. Según el sistema de Thornthwite, con datos del Servicio Nacional de Meteorología de Bolivia (años 1948-1978), Puerto Almacén caería en una zona de tipo climático sub-húmedo-seco, con unos valores límites del índice de humedad de $-20-0$, y dentro de las líneas de isotermas de $22-24^{\circ}\text{C}$ y de isoyetas de $1000-1200$ mm anuales.

Dentro de las "zonas de vida" de Tosi et al. (1975), Puerto Almacén está en la correspondiente al "Bosque Húmedo Subtropical". Según Unzueta (1975), la biotemperatura media anual (véase Unzueta, 1975, para la explicación de este concepto) en esta zona de vida oscilaría entre 23 y 24°C . Las biotemperaturas medias mensuales, sufren una ligera variación, y la estación seca es de más larga duración que en la zona tropical propiamente dicha. La estación lluviosa comienza aproximadamente a finales de Octubre y termina a finales de Abril.

Las estaciones meteorológicas más cercanas en donde se dispone de datos de años acumulados, son San Javier y Concepción. Ambas caen en diferentes zonas de vida entre sí y respecto a Puerto Almacén (Bosque Seco Templado y Bosque Húmedo Templado en transición a Bosque Seco, respectivamente), y por tanto, sus datos no son muy extrapolables. El aspecto de la vegetación es de hecho marcadamente distinto, y sólo el área de "La Dolorida", entre las dos, presenta un bosque estructuralmente semejante al de nuestra área de estudio. Con datos de 31 años en Concepción se aprecia que el promedio mensual de temperatura no varía mucho durante el año, siendo los meses más calurosos los de Octubre y Noviembre, al final de la época seca (ver Fig. 2.2). Durante los meses de Mayo, Junio y Julio, vientos procedentes del sur ("surazos"), pueden hacer descender la temperatura hasta 3° C. Para la Chiquitania en forma global, Killeen (1991), comenta que la estación seca tiene una duración de cinco meses. La precipitación anual es de alrededor de 1200 mm (700-1500). Las temperaturas medias diarias alcanzan un máximo de 26° C en Noviembre y un mínimo de 21 en Junio, con temperaturas mínimas de 10° C en invierno y máximas de 33°C en el inicio del verano.

Durante las dos temporadas de lluvias en que se llevó a cabo el trabajo de campo, se registraron in situ la temperatura y la humedad relativa (cuatro lecturas diarias) y la precipitación (una lectura). Los resultados son sumarizados en las figuras 2.3-2.20 y los anexos 1 y 2.

DIAGRAMA CLIMATICO

Concepción (500 m)

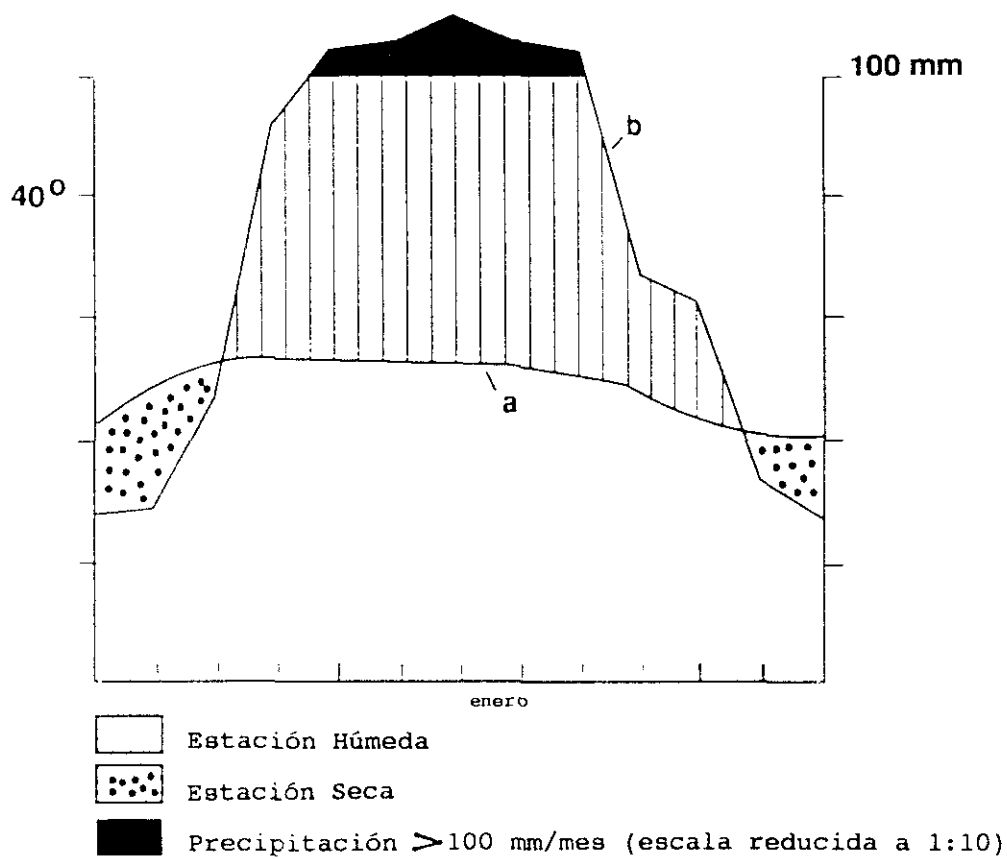


Fig. 2.2 Diagrama climático de Concepción, 70 Km al SE de Puerto Almacén, con datos de 31 años. a = curva de medias mensuales de temperaturas; b = curva de medias mensuales de precipitación (Modificado de Killeen et al, 1990).

VARIACION DIARIA DE LAS TEMPERATURAS
(Primer año)

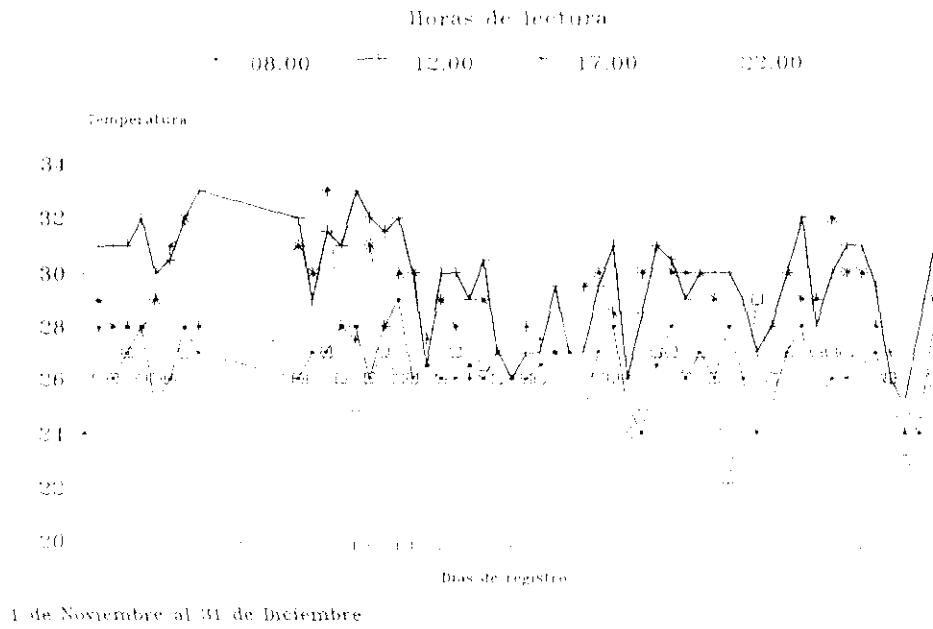


Fig. 2.3.

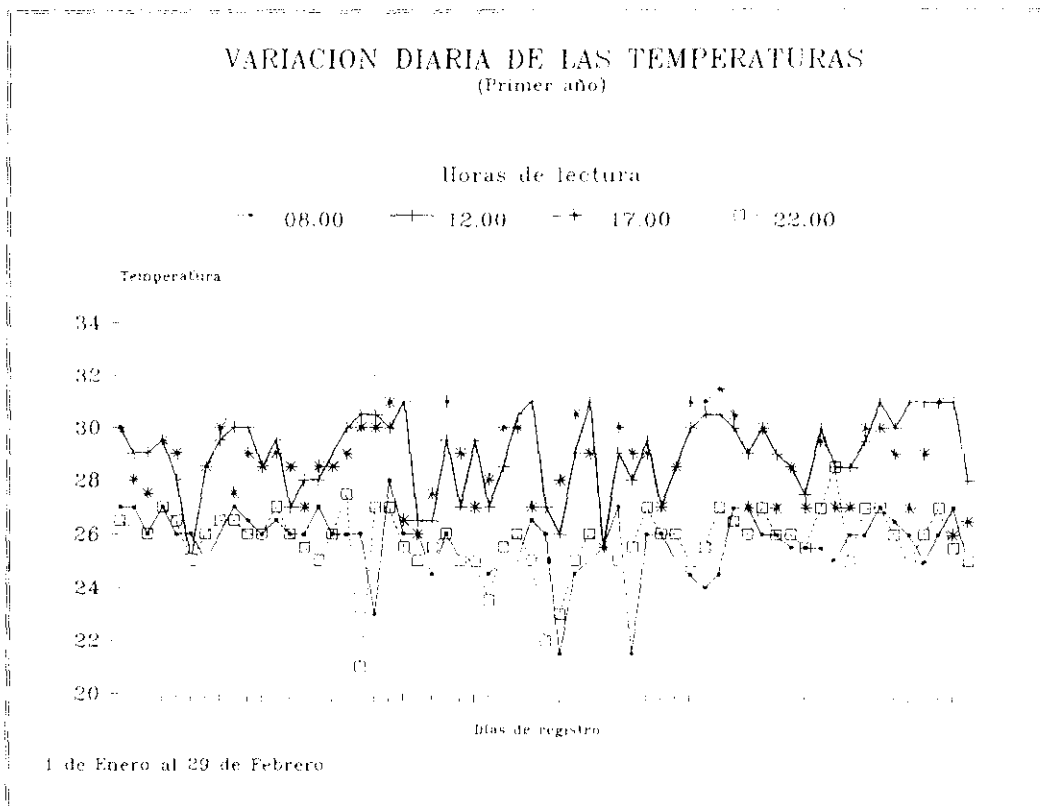


Fig. 2.4.

VARIACION DIARIA DE LAS TEMPERATURAS
(Primer año)

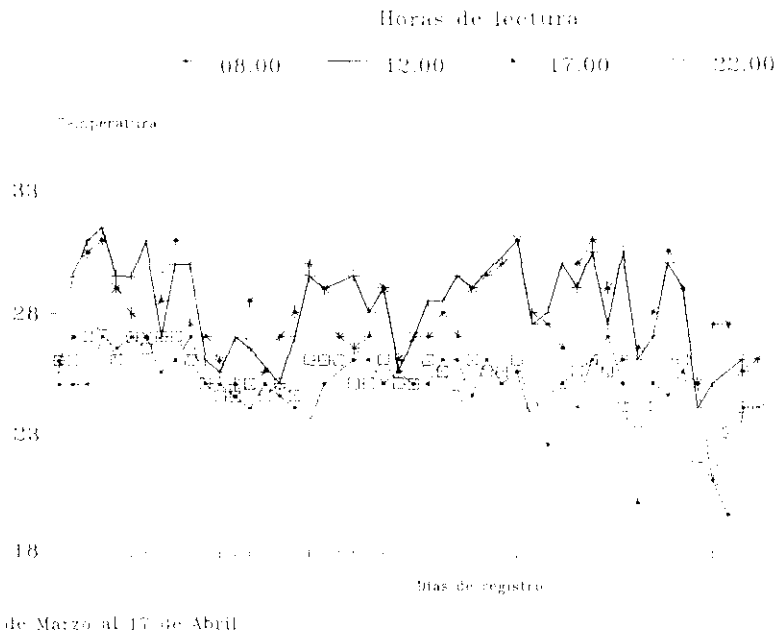


Fig. 2.5

VARIACION DIARIA DE LAS TEMPERATURAS
(Segundo año)

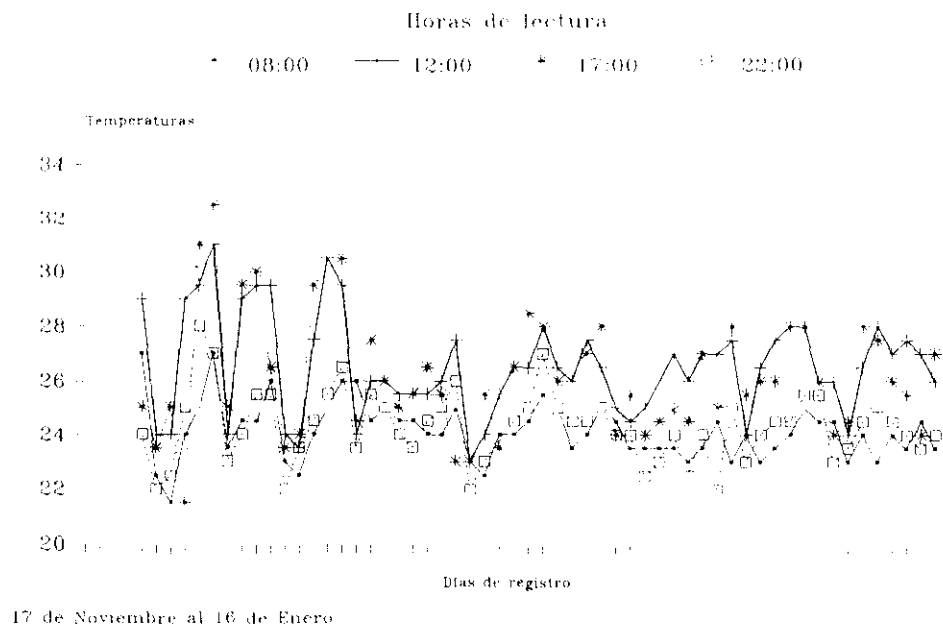


Fig. 2.6

VARIACION DIARIA DE LAS TEMPERATURAS (Segundo año)

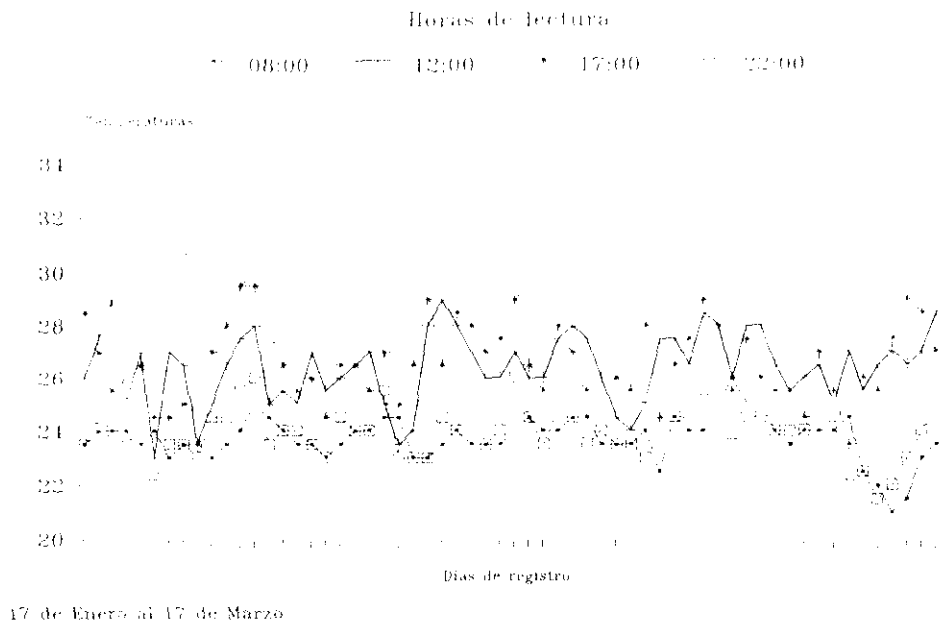


Fig. 2.7

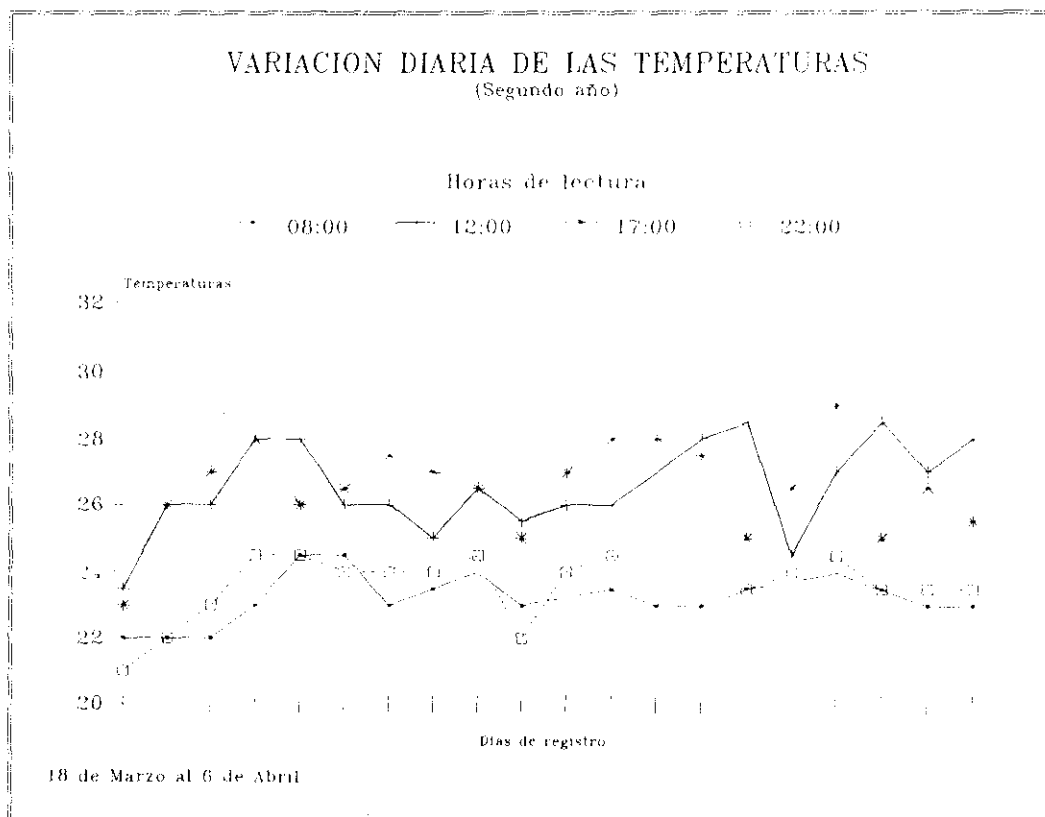


Fig. 2.8

VARIACION DIARIA DE LA HUMEDAD RELATIVA (Primer año)

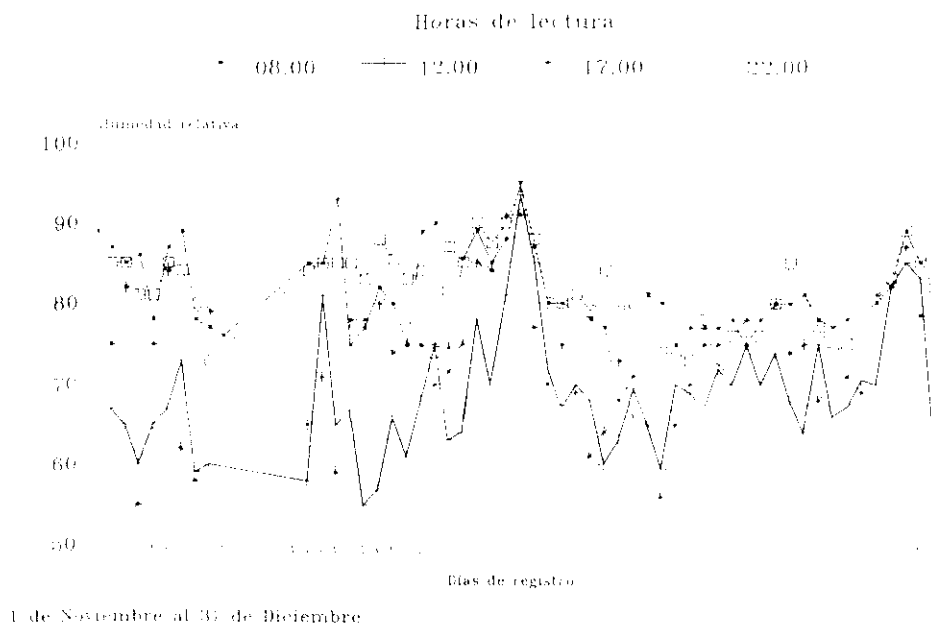


Fig. 2.9

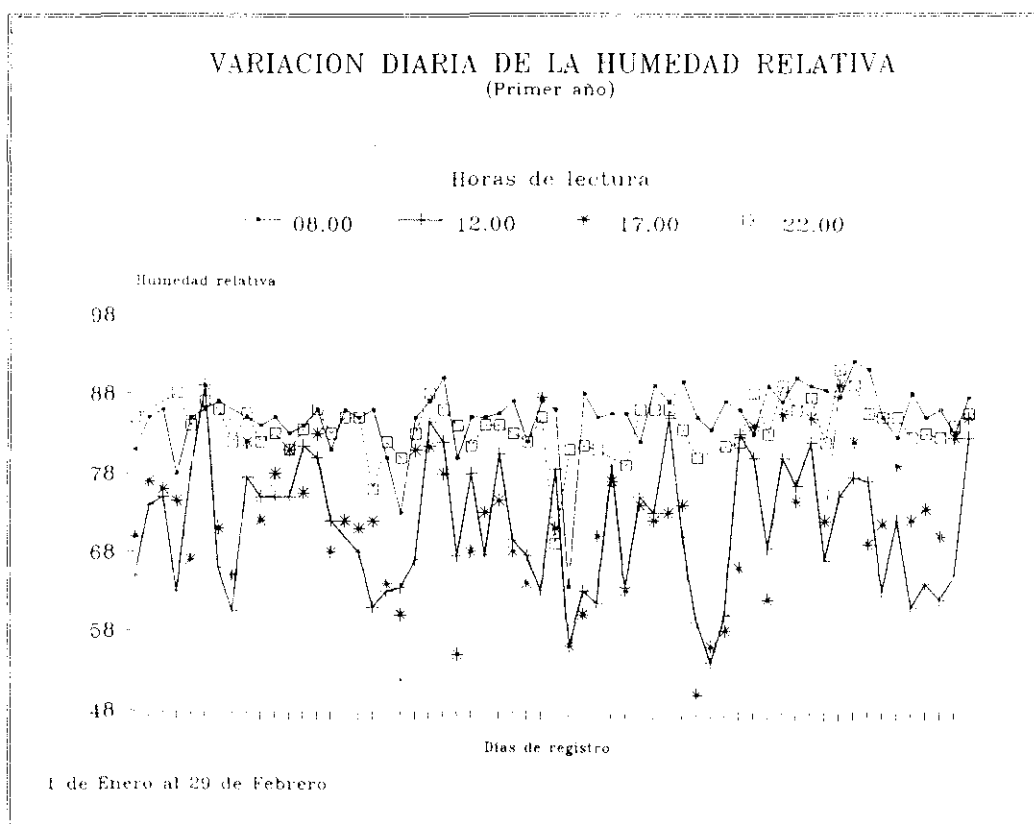


Fig. 2.10

VARIACION DIARIA DE LA HUMEDAD RELATIVA (Primer año)

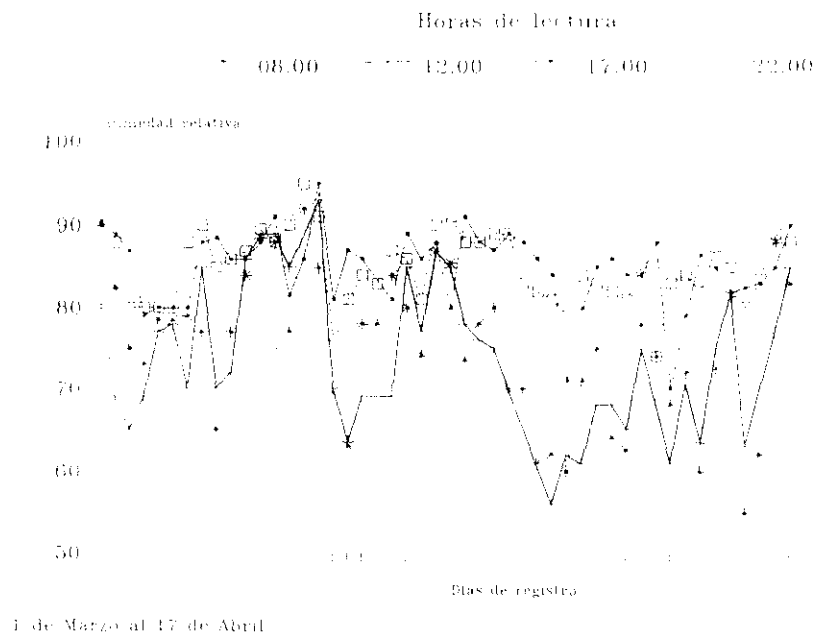


Fig. 2.11

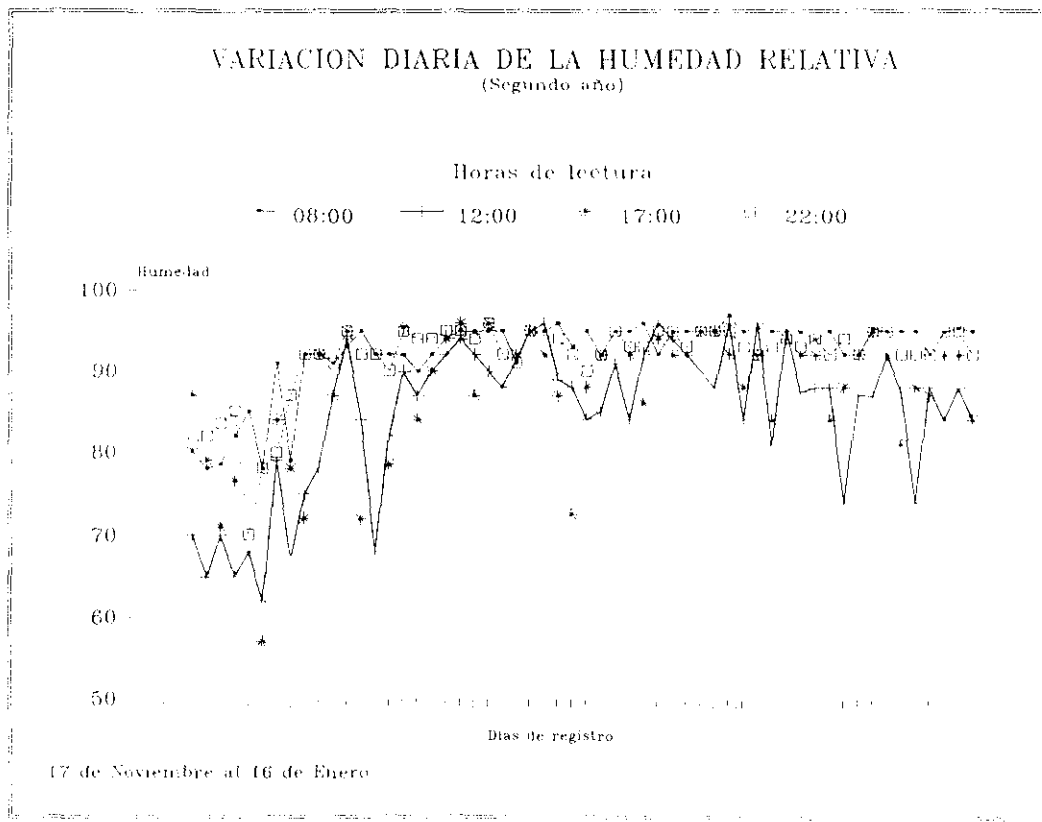


Fig. 2.12

VARIACION DIARIA DE LA HUMEDAD RELATIVA
(Segundo año)

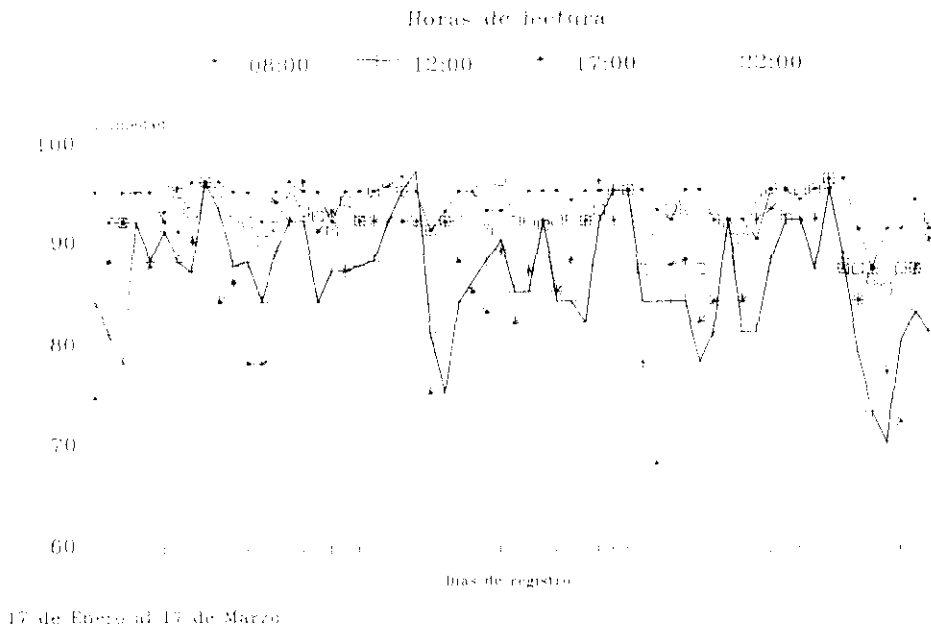


Fig. 2.13

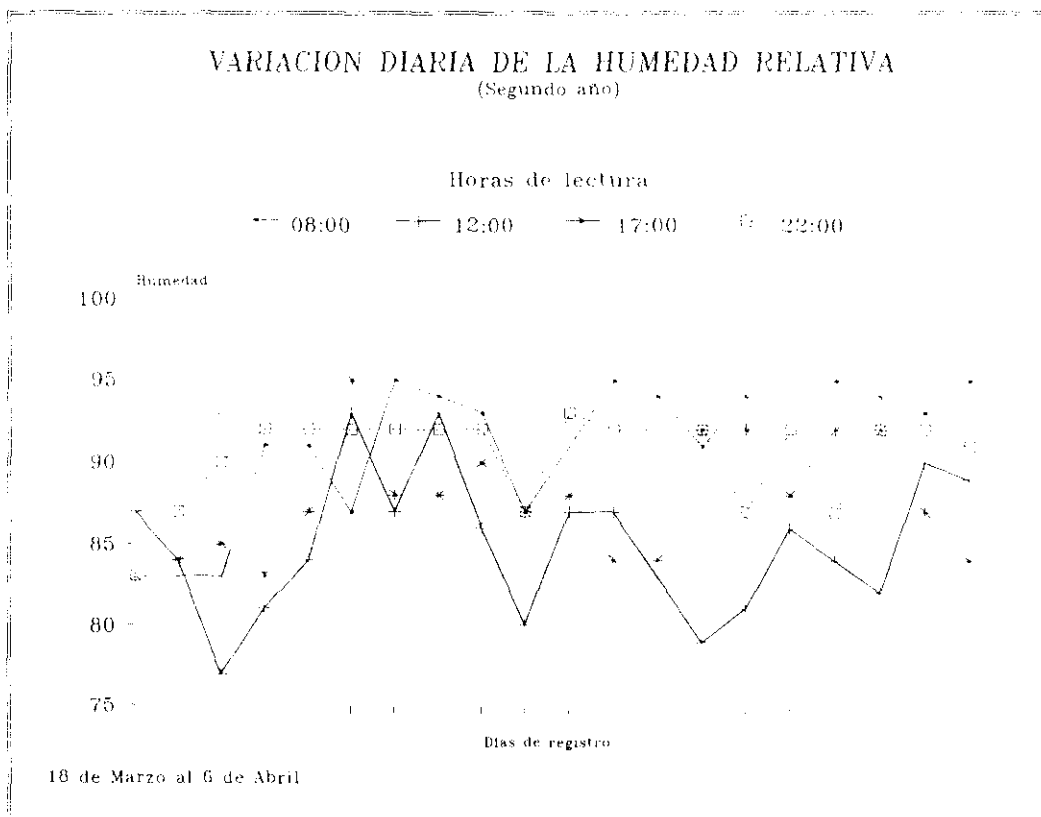


Fig. 2.14

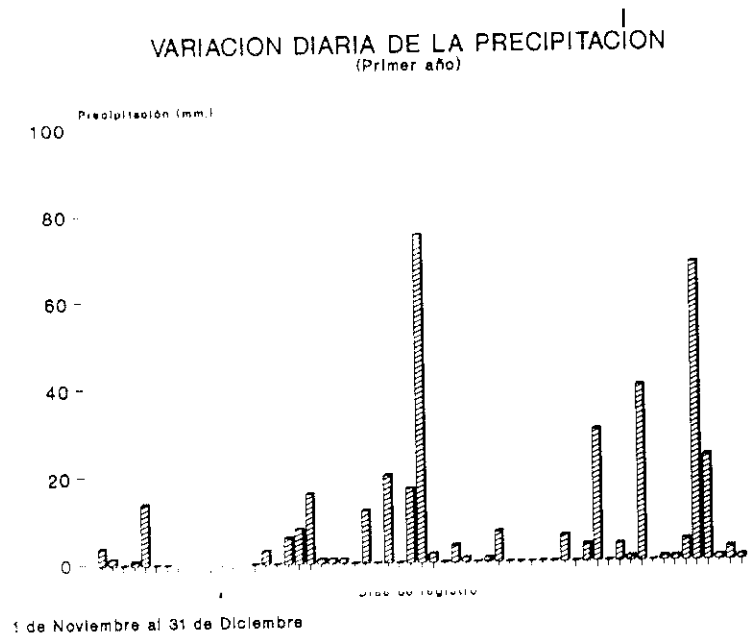


Fig. 2.15

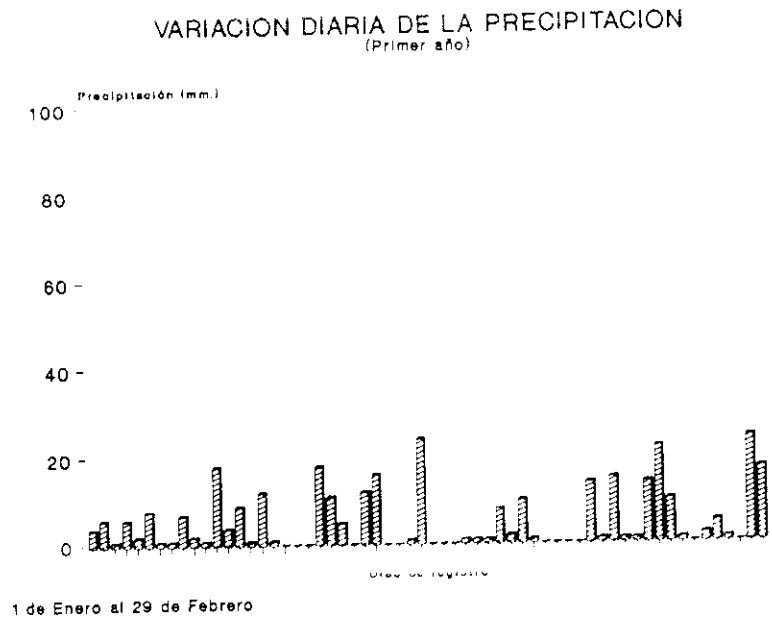


Fig. 2.16

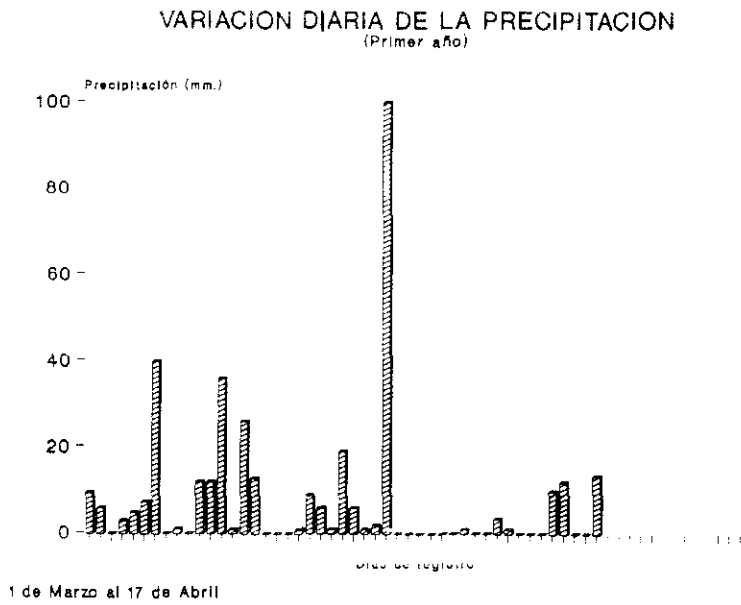


Fig. 2.17

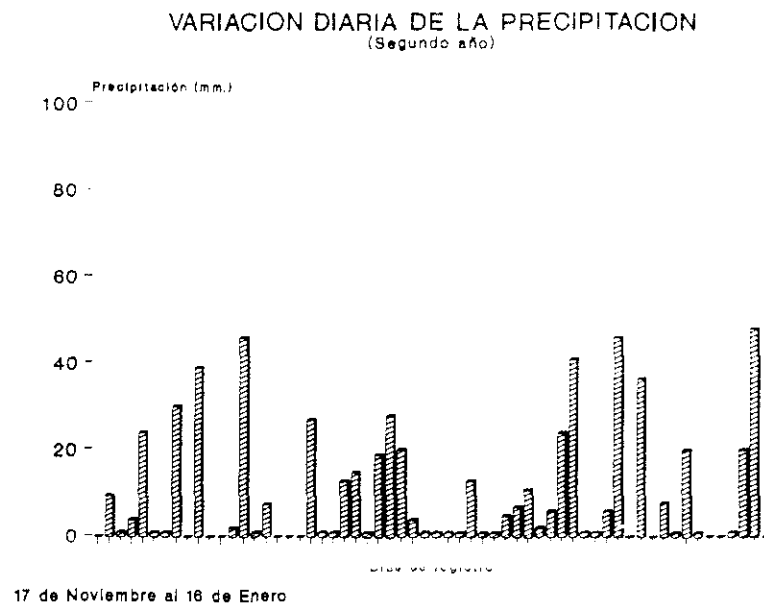


Fig. 2.18

VARIACION DIARIA DE LA PRECIPITACION
(segundo año)

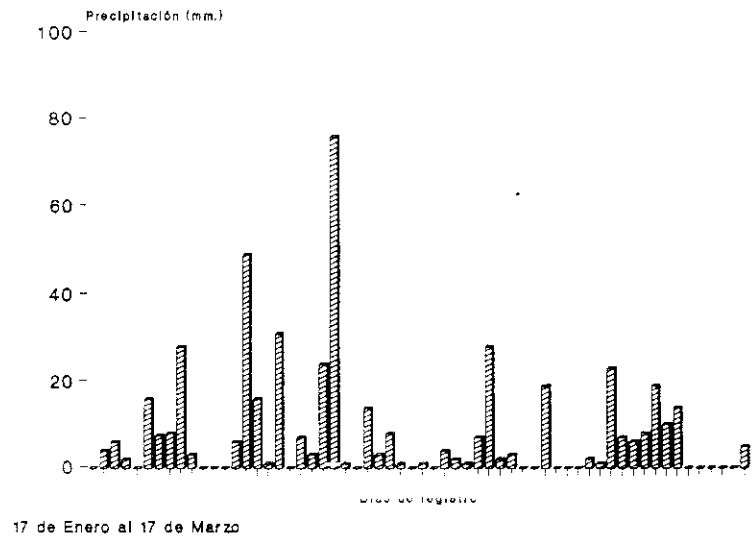


Fig. 2.19

VARIACION DIARIA DE LA PRECIPITACION
(segundo año)

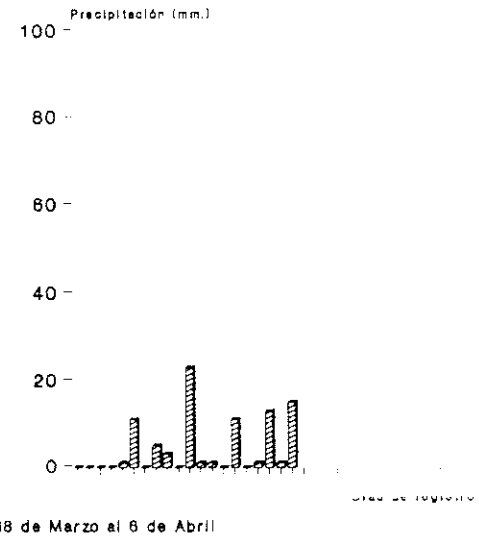


Fig. 2.20

2.2.7) Vegetación.-

Partiendo de Concepción hacia Puerto Almacén, se puede observar un cambio en la cobertura vegetal, de modo que hasta unos 35 Km antes de llegar, la formación que se encuentra es una pampa arbolada o "cerrado", con islas de bosque semideciduo dispersas por todo el paisaje (especialmente en las zonas bajas), que se van haciendo más frecuentes hacia el norte, hasta formar una masa ya continua. En ella existen intercaladas planicies terciarias con un bosque bajo dominado en un 50% por la palmera "cusi" (Orbignya phalerata). Finalmente, se alcanza la formación del bosque húmedo subtropical en todo su esplendor, que se va haciendo progresivamente más húmedo hacia el norte. Este fenómeno se aprecia bien en las fotos de satélite, en las cuales el color pardo-verdoso indica el bosque semideciduo, y el rojo, el bosque siempre verde; en ellas, se advierte un gradiente de sur a norte, de modo que el primer color aparece mayormente en las cercanías de Concepción y progresivamente va virando al rojo, que es más intenso desde la altura de Puerto Almacén hacia el norte, y en las proximidades del río.

La formación vegetal clímax en la zona, es por tanto el Bosque Húmedo Subtropical (Tosi et al., 1975). Este tipo de bosque presenta en Sudamérica su máximo exponente precisamente en las masas forestales de esta región del departamento de Santa Cruz. Según Unzueta (1975), dicho bosque se caracteriza por la presencia de dos estratos bien definidos, uno a 30 m de altura, y otro a 22 m. La riqueza forestal es notable, con ciertas especies maderables de alto valor comercial, alcanzándose una diversidad de árboles en torno a las 36 especies por hectárea. El porcentaje de especies caducifolias puede llegar al 50%. Se produce, en consecuencia, una cierta estacionalidad en los fenómenos de la floración y fructificación (Beck, 1986). Las especies arbóreas más características del área, son:

Annonaceae: Porcelia nitidifolia ("lúcuma"). Apocynaceae: Stemmadenia sp. ("amarillo"). Arecaceae: Orbignya phalerata ("cusi"), Pyrenoglyphis infesta ("marayahú"), Scheelea princeps ("motacú"). Borriginaceae: Cordia nodosa ("picana amarilla"). Caesalpinaceae: Caesalpineia peltophoroides ("momoqui"), Peltogyne confertiflorum ("morado"). Clusiaceae: Calophyllum brasiliense ("palomaría"), Rheedia achacahiru ("achachairú"), R. brasiliensis ("guapomó"). Compositae: Vernonia sp. ("paichané"). Euphorbiaceae: Hura crepitans ("ochoó"). Lecythidaceae: Cariniana sp. ("yesquero"). Leguminosae: Anadenanthera macrocarpa ("curupá"), Centrolobium sp. ("tarara"). Meliaceae: Cedrela spp. ("cedro"). Mimosaceae: Enterolobium timbouva ("oreja de mono"). Moraceae: Cecropia leucocoma ("ambaibo"), Ficus spp. ("bibosi"). Myristicaceae: Virola sebifera ("sangre de toro"), Pithecellobium saman ("penoco"). Polygonaceae: Triplaris caracasana ("palo santo"). Rubiaceae: Callicophyllum spruceanum ("guayabocho"), Genipa americana ("bi").

Para toda la Chiquitania, Killeen et al. (1991), compilaron, en base a trabajos anteriores, un total de 165 especies diferentes de árboles. En las regiones de Concepción, Lomerío y San

Ignacio de Velasco, la densidad de árboles/Ha (DAM>20 cm), es de 120-140, alcanzando rara vez hasta 240 .

El bosque presenta en Puerto Almacén un franco predominio de componente amazónico pero todavía con una notable influencia cualitativa chaqueña y del cerrado. El aspecto general es el de una selva húmeda con profusión de lianas. En la estación seca, un porcentaje notable de los árboles pierde la hoja, cambiando en parte la fisonomía del bosque. Este, carece de un dosel continuo, de modo que la cantidad de luz que alcanza el suelo es suficiente para permitir el crecimiento de un sotobosque de densidad en ocasiones notable, lo que hace difícil la progresión fuera de sendas ya previamente macheteadas. Los emergentes del dosel están representados sobre todo por el "bibosi" (*Ficus sp.*) de grandes raíces tabulares, y el "ochoó" (*Hura crepitans*) de fuste recto y corteza espinosa, ambos con ejemplares superando los 35 m de altura. También se encuentran, moderadamente abundantes, algunas palmeras, como el motacú (*Scheelea princeps*).

2.2.8) Fauna.-

La fauna del área de Puerto Almacén presenta, al igual que la flora, un componente amazónico predominante, como se verá más concretamente en el caso de los anfibios. La mayor parte de los grandes vertebrados típicos de la biota amazónica se encuentran en el área. Comentaremos aquí lo que se pudo inventariar de los diversos grupos animales, con excepción de los anfibios, y circunscribiéndonos sólo a Puerto Almacén (en áreas relativamente cercanas, como las pampas en el camino a Concepción, se encuentran especies características de estos medios, que nunca entran en el bosque).

2.2.8.1) Peces.-

El Río Negro posee una considerable riqueza piscícola. Frey (1990), encuentra un total de 21 familias de peces durante la época seca en Perseverancia, y considera que la comunidad piscícola está virtualmente intacta, a juzgar por la variedad de aves ictiófagas registradas. Muy probablemente, la diversidad piscícola a la altura de Puerto Almacén es menor que en los tramos inferiores del río. Las especies más conspicuas son las pirañas (*Serrasalmus spp.*), bagres (*Hoplias malabaricus*), y surubíes (*Pseudoplatystoma spp.*). Además, diversas especies de loricáridos y peces menores son abundantes y fácilmente observables. En charcas estacionales como el Curichí del Capibara (ver apartado 2.3.3), se ha podido comprobar la presencia de anguilas que pasan la estación seca enterradas en el barro.

2.2.8.2) Reptiles.-

Los reptiles están bien representados en número de especies, pero, salvo escasas excepciones, presentan muy bajas densidades. Este hecho obliga a pensar que con seguridad quedan varias especies más por encontrar, especialmente entre las serpientes. Nos detendremos un poco más en su análisis, por constituir, junto a los anfibios, la comunidad herpetológica.

Dentro de los Lacertilia, la familia Gekkonidae está representada por el pequeño geko diurno Gonatodes humeralis. Sólo se encontraron dos ejemplares, uno durmiendo por la noche en la vegetación aledaña a una charca en bosque primario, y el otro en el interior de la casa. La familia Polychridae está representada por Anolis punctatus, del que se encontraron dos ejemplares, uno activo de día y otro durmiendo por la noche, ambos sobre hojas de Heliconia en bosque primario. Aunque no llegó a ser observado ningún ejemplar, comentarios y descripciones de los lugareños no dejan dudas acerca de la presencia de una especie de Polychrus, muy probablemente P. liogaster. Entre los Tropicuridae, Ophryoesoides caducus, es moderadamente común sobre vegetación en las inmediaciones del río, y fue encontrado en cuatro ocasiones. Entre los Scincidae, sólo se halla Mabuya fasciata; aunque un ejemplar se observó sobre un tocón de árbol en bosque primario, la mayoría lo fueron sobre las construcciones humanas, siendo bastante más común el primer año que el segundo. Dentro de los Teiidae se encuentra el reptil más común en la zona, Ameiva ameiva. Es muy abundante en los potreros con algo de cobertura arbustiva, y menos a lo largo de los caminos, por medio de los cuales coloniza rápidamente todos los ambientes antropógenos. Tupinambis teguixin es moderadamente común, viéndosele activo en los días de más calor, en cualquiera de los hábitats; es un activo depredador y carroñero, que tampoco desdeña cierta materia vegetal en su dieta. Los indígenas aseguran que come los frutos de la palmera cusí. Una especie de Kentropyx, probablemente K. calcarata, es escasa y se halló sólo en las cercanías de ciertas zonas rocosas junto al río, aguas arriba de Puerto Almacén. Probablemente algún microteido (Gymnophthalmidae) habita en el lugar, pero con densidades muy bajas. De hecho, en dos ocasiones se observó un pequeño reptil en el suelo del bosque, desapareciendo rápidamente entre la hojarasca, y no pudiendo ser capturado; probablemente se tratase de alguna especie de Prionodactylus; Hoogmoed (1990) cita P. eigenmanni en Perseverancia.

Entre los Ophidia, al menos 23 especies, y probablemente bastantes más, se encuentran en la zona. De ellas, 19 pudieron ser observadas. Entre los Typhlopidae, se hallaron tres ejemplares de Typhlops brongersmianus bajo piedras o troncos en los potreros. De la familia Boidae, Boa constrictor constrictor es sobre todo nocturna, y relativamente común en todos los medios. Se encontraron cuatro ejemplares de diversos tamaños. Corallus enydris fue observada en dos ocasiones, ambas de noche sobre vegetación en borde de bosque secundario, junto a charcas con actividad de anuros. Epicrates cenchria cenchria parece escasa y sólo se encontró un ejemplar en el suelo en bosque primario. Los lugareños han registrado en

ocasiones la presencia de la "sicuri" o anaconda, Eunectes murinus, cuando el río está muy crecido. Hoogmoed et al (1990), comentan la posibilidad de que también E. notaeus se halle en Río Negro. Dentro de los Colubridae, un solo ejemplar de Apostolepis (A. dorbigny o A. nigroterminata) fue encontrado durante el día en el suelo en bosque primario. Sólo un ejemplar de Atractus elaps se encontró de día en el camino, en una zona de bosque secundario. De Clelia clelia se encontraron dos juveniles y un adulto en el suelo sobre el camino, durante el día. Cinco juveniles de Chironius aff. exoletus se hallaron por la noche sobre vegetación junto a una charca en bosque primario, con gran actividad de anuros. En igual situación se observó un adulto de probablemente la misma especie, a gran altura. Dipsas catesby es escasa, y sólo se halló un espécimen sobre una mata en un potrero. Drymarchon corais es quizá el colúbrido mayor de la zona; un ejemplar se capturó en bosque primario. La culebra más abundante parece la acuática Helicops leopardinus, de la que se encontraron seis ejemplares, tres de ellos en la misma noche. Todos salvo uno estaban en el río, principalmente al inicio de la estación lluviosa, cuando empezaba a manifestarse un notable aumento en la actividad de los anuros. Helicops angulatus parece mucho más escasa, con un solo ejemplar capturado de noche en el Curichi del Capibara. Leptodeira annulata es una culebra arborícola de la que se halló un ejemplar en un platanero en un chaco. De una pequeña Liophis sin identificar, se capturaron el primer año tres especímenes en los potreros. Mastigodryas boddaerti se halló en tres ocasiones en el suelo en bosque primario. Un solo ejemplar de una especie de Philodryas sin identificar fue encontrado en el suelo en bosque primario. Otra especie que parece relativamente común es Pseustes sulphureus, de gran tamaño, hallada en cuatro ocasiones en bosque primario. Por último, de la acuática Waglerophis merremi sólo se encontró un espécimen en una quebrada en bosque primario. Además de estas especies, los lugareños hablan de la víbora "pavilo", que corresponde a una culebra del género Oxybelis, probablemente O. aeneus. Hoogmoed et al. (1990), en una corta lista de ofidios registrados en Perseverancia, citan cuatro especies de colúbridos no encontradas en Puerto Almacén : Helicops polylepis, Liophis reginae, Oxyrhopus petola y Thamnodynastes sp. De entre los Crotalidae, sólo se ha podido observar la presencia de Lachesis muta en una ocasión en bosque primario. No obstante, parece relativamente común. Otras dos especies existen en el área pero no han sido vistas: Crotalus terrificus, escasa, y Bothrops sp., probablemente B. neuwiedi. No se tiene constancia de la presencia de ningún miembro de la familia Elapidae, pero es prácticamente seguro que hay alguna especie de Micrurus.

Del suborden Amphisbaenia, sólo se encontraron dos anfisbénidos, cuya abundancia es difícil de evaluar, dados sus hábitos subterráneos: Amphisbaena fuliginosa (dos ejemplares) y A. steindachneri (uno); ambas se hallaron bajo tierra, excavando en los potreros.

Dentro del orden Chelonia, hay al menos cinco especies pertenecientes a tres familias. Las tortugas terrestres de la familia Testudinidae están representadas por Chelonoidis denticulata y C. carbonaria; ambas habitan en el bosque, y son moderadamente comunes.

siendo capturadas por los lugareños como alimento. En el río se encuentra el Pelomedusidae Podocnemis unifilis; aunque no se han observado ejemplares vivos, sí algunos caparazones. Al parecer, en Perseverancia es bastante común. El único Cheliidae encontrado es Phrynops geoffroanus. Se capturó un ejemplar muy viejo en una zona rocosa del río, y en determinados momentos era frecuente encontrar ejemplares jóvenes, en ocasiones bastante lejos del río. En Perseverancia se halló otra especie de la misma familia, la conocida mata-mata, Chelus fimbriatus (Hoogmoed, 1990). Por último, dentro de la familia Kinosternidae, Kinosternon scorpioides parece ser relativamente común; se encontraron cinco ejemplares, cuatro de ellos en charcas en bosque primario, y uno en el suelo en pleno bosque.

2.2.8.3.) Aves.-

Indudablemente, las aves constituyen el grupo de vertebrados más abundante, diverso y conspicuo en el área, como es norma en casi todos los medios, y sobre todo dentro de América del Sur. Han sido registradas un total de al menos 135 especies pertenecientes a 51 familias y 18 órdenes. Un número adicional todavía alto de especies permanecen sin identificar y otras no se han observado, aunque su área de distribución y medios habitados, hacen casi segura su presencia. Las aves observadas han sido las siguientes:

Orden Tinamiformes, familia Tinamidae: Crypturellus sp., Tinamus tao. Orden Pelecaniformes, familia Phalacrocoracidae: Phalacrocorax olivaceus; Anhingidae: Anhinga anhinga. Orden Ardeiformes, familia Ardeidae: Agamia agami, Ardea cocoi, Bubulcus ibis, Butorides striatus, Cochlearius cochlearius, Egretta alba, E. thula, Pilherodius pileatus, Tigrisoma lineatum; Ciconiidae: Ciconia maguari, Jabiru mycteria; Threskiornithidae: Mesembrinibis cayennensis. Orden Anseriformes, familia Anhimidae: Anhima cornuta, Chauna torquata; Anatidae: Cairina moschata, Dendrocygna autumnalis. Orden Falconiformes, familia Cathartidae: Cathartes aura, C. burrovianus, Coragyps atratus, Sarcorhamphus papa; Accipitridae: Busarellus nigricollis, Elanoides forficatus, Elanus leucurus, Gampsonyx swainsonii, Geranospyza caerulea, Ictinia plumbea, Leptodon cayanensis, Rhostramus sociabilis; Falconidae: Falco ruficularis, F. sparverius, Herpetotheres cachinnans; Pandionidae: Pandion haliaetus. Orden Galliformes, familia Cracidae: Crax fasciolata, Mitu mitu, Ortalis sp., Penelope jacquacu, Pipile cumanensis; Opisthocomidae: Opisthocomus hoazin. Orden Gruiformes, familia Aramidae: Aramus guarauna; Rallidae: Aramides cajanea, Laterallus melanophaius, Neocrex erythropus, Porphyryla martinica; Eurypygidae: Eurypyga helias; Heliornithidae: Heliornis fulica. Orden Charadriiformes, familia Jacanidae: Jacana jacana; Charadriidae: Charadrius collaris, Hoploxypterus cayanus, Vanellus chilensis; Scolopacidae: Tringa sp.; Laridae: Phaetusa simplex. Orden Columbiformes, familia Columbidae: Claravis pretiosa, Columba speciosa, Columbina picui, C. talpacoti, Leptotila verreauxi. Orden Psittaciformes, familia Psittacidae: Amazona farinosa, Ara ararauna, A. auricollis, A.

chloroptera, A. severa, Brotozeris cyanoptera, B. versicolurus, Phyrrura rhodocephala. Orden Cuculiformes, familia Cuculidae: Crotophaga ani, C. major, Piaya cayana. Orden Strigiformes, familia Strigidae: Glaucidium brasilianum, Otus sp. Orden Caprimulgiformes, familia Nyctibiidae: Nyctybius grandis; Caprimulgidae: Hydropsalis brasiliana, Podager nacunda. Orden Apodiformes, familia Trochilidae: Anthracothorax nigricollis, Glaucis hirsuta, Phaetornis spp., Thalurania furcata. Orden Trogoniformes, familia Trogonidae: Trogon collaris, T. melanurus. Orden Coraciiformes, familia Alcedinidae: Ceryle torquata, Chloroceryle aenea, C. amazona, C. americana; Momotidae: Momotus momota; Galbulidae: Brachygalba lugubris, Galbula ruficauda. Orden Piciformes, familia Bucconidae: Monasa nigrifrons, Notharchus macrorhynchus; Rhamphastidae: Pteroglossus castanotis, Rhamphastos cuvieri, R. toco; Picidae: Melanerpes candidus, M. cruentatus, Picummnus cirratus, P. dorbignyanus, Phloeocastes rubricollis, Veniliornis passerinus. Orden Passeriformes, familia Dendrocolaptidae: Dendrocolaptes picumnus; Formicariidae: Taraba major, Thamnophilus doliatus; Cotingidae: Cephalopterus ornatus, Lipaugus vociferans, Tityra inquisitor; Pipridae: Pipra fasciicauda; Tyrannidae: Fluvicola pica, Legatus leucophaeus, Megarhynchus pitangua, Myodynastes manilatus, Myozetetes similis, Pirocephalus rubinus, Pitangus sulphuratus, Tyrannus savana; Hirundinidae: Hirundo rustica; Corvidae: Cyanocorax chrysops, C. cyanomelas; Troglodytidae: Troglodytes aedon; Mimidae: Donacobius atricapillus; Turdidae: Turdus nigriceps; Motacillidae: Anthus sp.; Parulidae: Parula pitiayumi; Thraupidae: Cissopis leveriana, Euphonia chlorotica; Emberizidae: Coryphospingus cucullatus, Paroaria capitata, P. coronata, Sporophila lineola; Icteridae: Cacicus chrysopterus, Dolichonyx oryzivorus, Icterus icterus, Scaphidura oryzivora.

2.2.8.4.) Mamíferos.-

Los mamíferos son poco visibles, a menudo de costumbres nocturnas y por tanto poco detectables a no ser por ciertos rastros de su presencia, como huellas o excrementos. Parte de los registros corresponden a datos proporcionados por los lugareños, buenos conocedores de la fauna "comestible". Se ha constatado la presencia de un total de unas 60 especies pertenecientes a 26 familias y 9 órdenes, a saber :

Orden Marsupiales, familia Didelphidae: Didelphis marsupialis, Marmosa lepida, Marmosa spp., Metachirus nudicaudatus. Orden Edentata, familia Dasypodidae: Euphractus sexcintus, Dasypus novemcintus, Priodontes giganteus; Bradypodidae: Bradypus tridactylus; Mirmecophagidae: Cyclopes didactylus, Mirmecophaga tridactyla, Tamandua tetradactyla. Orden Rodentia, familia Cricetidae: Cavia sp., Ctenomys spp.; Etherizontidae: Coendou prehensilis; Dasyproctidae: Cuniculus paca, Dasyprocta punctata; Hydrochaeridae: Hydrochaerus hydrochaeris; Sciuridae: Sciurus aestuans, S. spadiceus; Muridae: Mus sp., Rattus norvegicus. Orden Lagomorpha, familia Leporidae: Sylvilagus brasiliensis. Orden

Primates, familia Callithricidae: Callithrix argentata; Cebidae: Alouatta seniculus, Aotus azarae, Ateles paniscus (por comunicaciones de los indígenas parece ser que es posible que se halle otra especie de mono aullador - quizá Alouatta caraya - y quizá alguna especie de Callicebus). Orden Chiroptera, familia Phyllostomatidae: Artibeus jamaicensis, A. lituratus, A. planirostris, Artibeus sp., Carollia brevicauda, C. perspicillata, Chiroderma villiosum, Chrotopterus auritus, Glossophaga soricina, Lasiurus borealis, L. ega, Phyllostomus elongatus, Sturnira lillium, Uroderma bilobatum, U. magnirostris; Molossidae: Molossus ater, M. molossus; Noctylionidae: Noctylion leporinus; Desmodontidae: Desmodus rotundus, D. youngii; Vespertilionidae: Myotis nigricans; Emballonuridae: Sacopteryx bilineatus. Orden Carnivora, familia Felidae: Felis concolor, F. onca, F. pardalis (probablemente también F. wieddi y F. yaguarondi); Canidae: Dusicyon thous (los indígenas hablan de otra especie que por la descripción debe corresponder a Spheotos venaticus); Mustelidae: Lutra longicauda (parece ser que puede haber Galictis cuja, y en Perseverancia se ha observado Pteronura brasiliensis); Viverridae: Eyra barbara, Nasua nasua, Potos flavus. Orden Artiodactyla, familia Cervidae: Mazama americana, M. ouazoubira; Suidae: Tayassu pecari, T. tajacu. Orden Perissodactyla, familia Tapiridae: Tapirus terrestris.

2.2.8.5.) Otros grupos.-

La fauna de invertebrados es lógicamente poco conocida. Abundan los insectos, siendo los más conspicuos los de los órdenes Lepidoptera, Himenoptera, Isoptera, Homoptera, Orthoptera y Coleoptera. En las charcas se pueden hallar enormes Heteroptera de la familia Belostomatidae y otros insectos depredadores acuáticos. Ciertos grupos de arácnidos son así mismo muy comunes; por ejemplo, la araña Nephila clavipes es muy frecuente una vez avanzada la estación lluviosa. No son abundantes los oligoquetos ni los moluscos terrestres, aunque sí los acuáticos.

2.2.8.6.) Depredadores y parásitos.-

Muchos de los grupos animales aquí citados, representan potenciales o incluso especializados depredadores de anfibios. La importancia de los depredadores como responsables en parte de la alta biodiversidad en los trópicos, fue ya propuesta por Hiat y Strasburg (1960) para ecosistemas marinos, y ha sido considerada por muchos autores posteriormente, incluyendo su importante papel como fuerza organizadora de la estructura de las comunidades (ver por ejemplo, Connell, 1975). Experimentos a largo plazo son requeridos para evaluar la importancia de este factor, lo cual estaba muy lejos del propósito de esa tesis. Además, dichos experimentos, así como los que tratan de probar la existencia de competencia, tienen diversas y fuertes limitaciones (Schoener, 1974). Aquí sólo se pretende dar una idea más

o menos general de cuáles pueden ser los potenciales depredadores de anfibios en Puerto Almacén.

La mayoría de los peces de cierto tamaño, exceptuando algunos de dieta especializada, pueden depredar sobre los anuros, especialmente durante su fase larval. La diversidad de especies de anfibios para dos charcas de similares características, una conectada con el río y por tanto, con bastantes especies de peces (Curichi del Capibara) y otra aislada (Charca del Bosque), fue mayor en esta última, aunque en dichas charcas aisladas también se puede presentar cierta ictiofauna. El río propiamente dicho presenta la más baja diversidad en anfibios de todos los medios acuáticos considerados. No obstante, Magnusson y Hero (1991) exponen que en la Amazonia los peces mantienen a bajos niveles a las poblaciones de insectos acuáticos, de modo que también es posible observar correlación positiva entre abundancia de peces y abundancia de anuros.

Los Gymnophiona pueden ser depredados por ciertas serpientes incluso en su propio medio subterráneo. Por ejemplo, ciertas culebras del género Atractus se alimentan en gran parte de lombrices (Pérez Santos y García, 1990), y podrían no desdeñar a los anfibios ápodos, morfológicamente similares.

Dentro de la propia comunidad de anuros, hay también depredadores. Leptodactylus labyrinthicus es un activo cazador de otros anuros menores, como ya fue mostrado por Cardoso y Sazima (1977), y hemos podido corroborar este hábito alimenticio sobre el terreno. Por su parte, Ceratophrys cornuta se alimenta principalmente de otros anuros, incluso durante su fase larvaria, en que caza otros renacuajos. Probablemente, los grandes ejemplares de Leptodactylus bolivianus también pueden ser en parte batracófagos ocasionales.

Entre los reptiles, la gran presión de depredación sobre los anuros viene por parte de las serpientes. Las acuáticas como Helicops leopardinus, H. angulatus y Waglerophis merremi, han de ingerir una gran cantidad de anfibios, tanto larvas como adultos, y así lo sugiere la actividad observada en dichas especies. Los juveniles de los boidos Boa constrictor y Corallus enydris también deben depredar sobre los anuros, y Chironius probablemente busca activamente los hílidos en los árboles. Leptodeira annulata devora las puestas de Phyllomedusa (Duellman, 1978a). Prácticamente todas las especies de ofidios depredan, en algún estadio de su desarrollo, sobre de anfibios. Los caimanes, sobre todo en estado juvenil, también depredan sobre adultos y larvas.

Entre las aves, se puede considerar que todas las ciconiformes son potenciales depredadores de anfibios, especialmente el nocturno Cochlearius cochlearius, que fue visto en diversas ocasiones en puntos de gran actividad de anuros. Todas las especies ligadas de algún modo al medio acuático, y otras que no lo están especialmente, depredan ocasionalmente sobre los anuros o sus larvas, exceptuando quizá los piscívoros más especializados como Anhinga anhinga, Pandion haliaetus o los Alcedinidae. Diversos grandes paseriformes como Cyanocorax pueden también ejercer su papel de batracófagos. Restos de huesos de un hílido

(probablemente H. geographica o H. punctata) fueron encontrados en el estómago de un Cephalopterus ornatus. Rapaces, tanto diurnas como nocturnas, depredan también sobre los anfibios. Un Sphaenorhynchus lacteus fue encontrado en las garras de un Leptodon cayanensis.

Entre los mamíferos, algún murciélago como Phyllostomus hastatus puede depredar sobre ellos, y el especializado batracófago Trachops cirrhosus, pese a no haber sido registrado, es probable que habite en el área, ya que Puerto Almacén cae de lleno en su rango de distribución. Los marsupiales como Didelphis marsupialis y Marmosa spp. comen ranas, al menos la primera especie con seguridad y entre los primates, Aotus azarae es el principal posible depredador (Duellman, 1978 a). Algunas especies de prociónidos y mustélidos no deben desdeñarlos, ni tampoco los félidos; en un estómago del cánido Dusicyon thous fueron hallados tres especímenes de Leptodactylus elenae.

Dentro de los invertebrados, los grandes heterópteros de la familia Belostomatidae depredan sobre todo sobre las larvas, al igual que las larvas náyade de los Odonata. También fueron hallados Dytiscidae. Algunos Arachnida depredan sobre pequeñas ranas.

Otro factor de mortalidad es el debido a los parásitos. Se hallaron numerosos nemátodos en el interior de casi todas las especies. Las larvas de ciertos dípteros (como por ejemplo, Gastrops) están especializadas en depredar sobre huevos y/o larvas de leptodactílidos dentro de sus nidos de espuma (Bokermann, 1957).

2.3) Descripción del área concreta de trabajo.-

2.3.1) Descripción de la estancia Puerto Almacén.-

Puerto Almacén consiste en una extensión de unas 3000 hectáreas, a ambos lados de Río Negro, y delimitada únicamente en los puntos de contacto con el camino a Monteverde. La principal construcción del lugar es una casa encalada, de adobe y con techo de teja, que sirvió a la vez de vivienda y de laboratorio durante todo el periodo de estudio. Además, hay dos pequeñas casas de madera con techo de palma, un corral y algunos cercados. Este pequeño conjunto urbano se halla a unos 100 metros de la orilla izquierda del río, y a unos 20 sobre su nivel. Solamente una familia habita permanentemente la finca, dedicada al cuidado del ganado (cebús, cuyo número en 1989 ascendía tan sólo a 50 cabezas), y de las instalaciones. Los alrededores de la casa consisten en unas pocas hectáreas deforestadas y dedicadas a pastos para el ganado. Estas extensiones, denominadas "potreros", tras el abandono son rápidamente seguidas por una etapa de sucesión arbustiva, que pasa después a un bosque bajo y espeso. Este tipo de formación rodea gran parte de los potreros, y en algunas zonas se funde con un bosque secundario más alto. La regeneración del bosque en áreas durante mucho tiempo

pisadas por el ganado es muy lenta o en ocasiones imposible. Algunos chacos antiguos son ahora bosque secundario. Todo el conjunto de tierras alteradas por la mano del hombre, constituye una mínima parte del total, estando el resto cubierto por bosque primario. En la margen derecha del río sólo hay un antiguo chaco, hoy convertido en bosque secundario, y no hay rastros de potreros. El ganado se mueve por todas partes, manteniendo abiertas y transitables algunas de las sendas dentro del bosque. Un mapa general del área se puede ver en la Fig. 2.21.

2.3.2) Descripción de hábitats.-

De una manera general, podemos distinguir cinco tipos de hábitat que han sido considerados de interés para este trabajo, a saber:

- Bosque primario.- Es el bosque inalterado, que responde en general a las características del bosque húmedo subtropical indicadas en el capítulo de vegetación. Como ya se ha dicho, constituye el mayor porcentaje en extensión en la zona, y es el hábitat con mayor diversidad biológica (Fig. 2.22).

- Bosque secundario de tipo A.- Es el resultante de la regeneración natural de antiguos chacos, con una altura de 10-15 metros. La estructura es parecida a la del bosque primario. Suele abundar el ambaibo (*Cecropia sp.*), árbol de rápido crecimiento, característico de esta etapa de sucesión. El sotobosque es espeso, y puede haber grandes árboles muy emergentes sobre el dosel, que en su día fueron respetados por la tala y la quema. La diversidad vegetal es más pobre que en el bosque primario, pero en estadios avanzados, la macrofauna es prácticamente la misma. Representa una extensión reducida comparada con la total, pero de relativa importancia dentro del área realmente estudiada. Puede ser difícil de distinguir de bosques naturales de menor porte que el primario, que crecen en algunas áreas cercanas al río. Dado que estructuralmente son semejantes, no haremos distinción entre ellos.

- Bosque secundario de tipo B.- Es el resultante de la sucesión vegetal en potreros abandonados. La regeneración del bosque es muy lenta y permanece largo tiempo en una etapa de alta densidad de árboles de pequeño porte (4-5 metros de altura), sobre todo de la especie llamada "paichané" (*Vernonia sp.*). La cobertura herbácea es importante, y la diversidad vegetal y animal es notablemente más baja que en los anteriores hábitats, aunque en una etapa más avanzada, este tipo de bosque presenta ya una estructura poco diferenciada de la del anterior, y por ello casi siempre los consideraremos como una sola unidad, el bosque secundario.

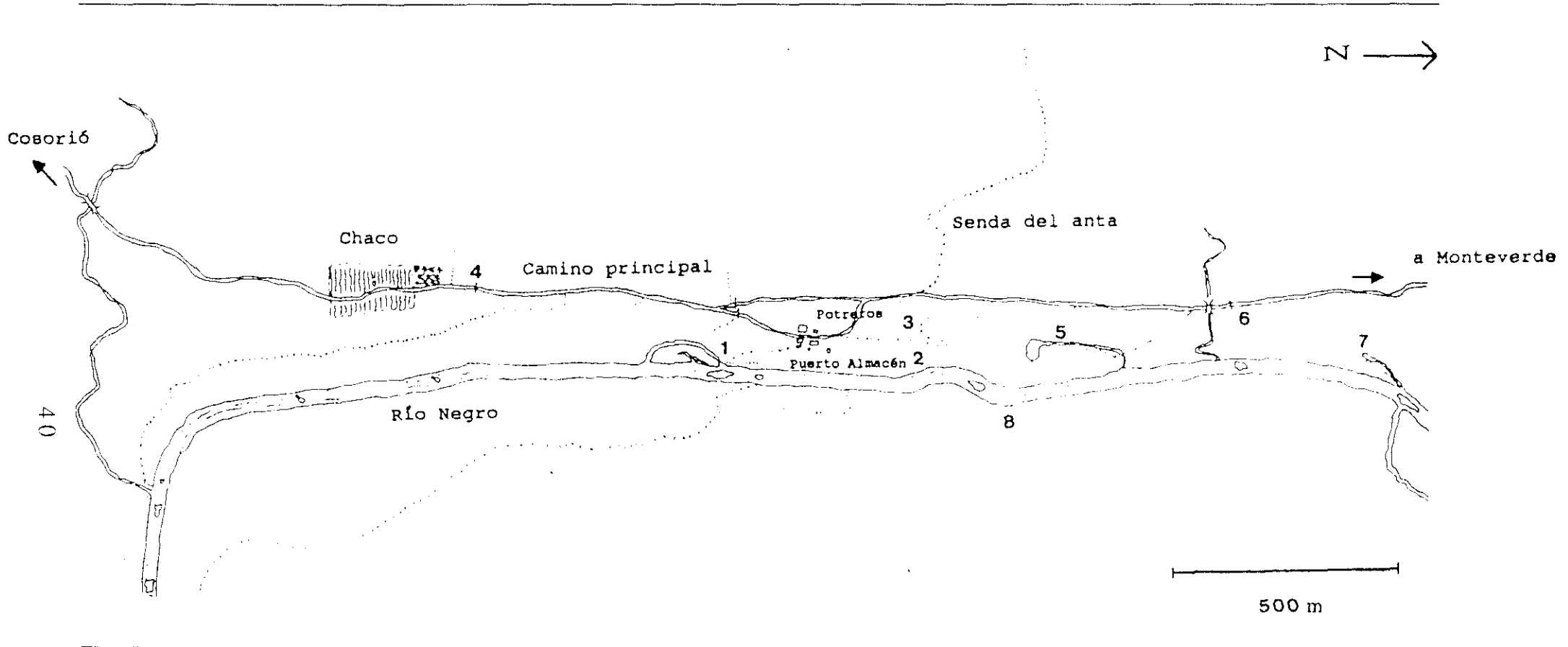


Fig. 2.21 Mapa de Puerto Almacén. 1. Charcos del Arroyo; 2. Orillas de Río Negro; 3. Charcas del Potrero; 4. Charca del Bosque; 5. Curichi del Capibara; 6. Charcas del Puente; 7. Curichi Grande; 8. Curichi Negro



Fig. 2.22 Aspecto del bosque primario (Senda del Anta)



Fig. 2.23 Aspecto de Río Negro a su paso por Puerto Almacén

- Potreros.- Consisten en pastos cultivados (Brachiaria spp.), con algunos árboles y palmeras dispersas, y una cubierta arbustiva variable. Es el hábitat preferido por las especies de animales más antropógenas (como Ameiva ameiva o Bufo paracnemis). Usualmente están rodeados de bosque secundario de tipo B, en una transición más o menos brusca. Tanto en los bosques secundarios como en los potreros, existen troncos caídos como resultado de la actividad humana, los cuales aumentan la heterogeneidad espacial y proporcionan refugios a la fauna.

- Orilla fluvial.- La orilla del río constituye un ecotono de características especiales. Normalmente no se hallan en su cercanía grandes árboles, debido al efecto erosivo del río, que tiende a irlos descalzando. Por ser un medio más abierto, y por tanto más luminoso, la cobertura vegetal es muy densa, con profusión de enredaderas. La orilla propiamente dicha, suele estar poblada por un leguminosa arbustiva espinosa sin determinar, y ya en el agua suele haber matas palustres. Es un medio muy variable con el cambio de estación, debido a que las crecidas tras fuertes lluvias suelen ser muy acusadas, pudiendo subir el caudal del río considerablemente en pocas horas, y bajar poco después o mantenerse, en función de la regularidad de las precipitaciones. Esto lógicamente determina variaciones en la estructura y composición de la vegetación (como por ejemplo, el arrastre de praderas flotantes) y, en algunos enclaves, incluso en el propio trazado de la corriente.

Los bosques primario y secundario de tipo A corresponden a lo que ha sido considerado como hábitat forestal por muchos autores, y los potreros, al hábitat abierto. El bosque secundario de tipo B representa una etapa de sucesión que puede ser considerada como correspondiente a uno u otro medio, según el caso.

2.3.3) Descripción de los puntos de muestreo.-

El grueso del trabajo y la toma de datos fueron llevados a cabo en puntos concretos o a lo largo de recorridos preestablecidos, cubriendo el total de los hábitats considerados. Se centró especial interés en los cuerpos de agua repartidos por la zona y con características propias. Unos fueron más intensamente muestrados que otros, dependiendo de la época del año y de su diversidad en anuros. Salvo para las especies no arborícolas y más desligadas del medio acuático (Adenomera, Epipedobates), casi todo el estudio está basado en la actividad de los anuros en torno a las citadas masas de agua, en las que de una manera más o menos directa cumplían sus ciclos reproductores. En primer lugar, se describirán los enclaves concretos, y en el apartado de Material y Métodos, los itinerarios utilizados para la toma sistemática de datos en estos puntos o en otros. En la Fig. 2.21 se puede ver la situación de estos enclaves.

a) Charcos del Arroyo y zonas aledañas del Río Negro.- Este punto es de crucial importancia durante el inicio de la estación lluviosa, al ser el primer lugar donde se acumula agua. Se trata

de un pequeño brazo de la margen izquierda del río, que delimita una isla en él. Tiene unos 200 m de longitud y 4 de anchura, y las orillas están constituídas por un talud de altura variable; el lecho contiene rocas, matas dispersas y zonas arenosas. El arroyo permanece seco durante el invierno y con las primeras lluvias se acumula agua en las zonas más profundas del cauce, constituyendo un punto de encuentro para algunas de las especies de reproducción más temprana. A medida que van aumentando las precipitaciones, dichos charcos van siendo conectados unos con otros y finalmente el arroyo corre impetuosamente, perdiendo su idoneidad como punto de reproducción. El Río Negro presenta en las inmediaciones un tramo en el que en años secos el agua queda estancada en pozas someras. Tras las primeras lluvias, dichas pozas (cuyo agua llegaba a alcanzar temperaturas muy altas por efecto de la insolación) se convierten también en punto de encuentro de varias especies de anuros. La vegetación circundante en el arroyo es bosque secundario de tipo B en la margen izquierda, y vegetación de orilla fluvial el resto. En algunos puntos hay pequeñas playas de arena gruesa con leguminosas espinosas.

b) Orillas de Río Negro.- Las orillas del río en los tramos profundos y prospectables en barca durante la época de crecida (es decir, aquellas libres de cachuelas), están cubiertas más o menos uniformemente de vegetación palustre (Fig. 2.23). Crecen en algunas áreas junto a la orilla los jacintos de agua (*Eichhornia crassipes*), plantas flotantes y algunas otras matas emergentes. Ya enraizadas fuera del agua, hay enredaderas, árboles y arbustos. Constituye un enclave con agua todo el año, donde se reproducen varias especies (algunas, probablemente continuamente). Su importancia es mayor al comienzo de la estación de lluvias que una vez bien entrada ésta, en que el aumento de caudal conlleva el abandono del medio por algunas, al alterarse las condiciones en las orillas. La vegetación en la tierra firme de las inmediaciones en el área considerada, consiste en la orilla izquierda en bosque secundario de tipo B en unos 200 m, y potreros en unos 100, y en la derecha, bosque secundario de tipo A en unos 200 m y primario en otros 100. Este enclave y el anterior se consideran dentro del hábitat de orilla fluvial.

c) Charcas del Potrero.- Se trata de una serie de pequeñas charcas, de unos 6 m de diámetro y 0.5 de profundidad, que se forman sobre el pasto en un área baja en el límite norte del potrero. En las inmediaciones, hay bosque secundario de tipo B, que va aquí desde muy ralo y clareado hasta casi tener estructura del tipo A. El potrero en este punto estaba bastante abandonado, con notable cobertura arbustiva, pequeños arbolillos y troncos caídos. Los charcos se llenan con los primeros aguaceros fuertes y conservan al menos algo de agua durante toda la estación. Es un lugar importante para muchas especies de la primera oleada reproductora y para todas aquellas que se reproducen tras días de fuerte lluvia a través de toda la estación. Puede ser considerado como bosque secundario o como potrero, según el caso.

d) Charca del Bosque. - Es una charca de contorno y extensión variables, pero en general redondeada y de unos 20 m de diámetro (Fig. 2.24). Esta ubicada en una depresión en el lado oeste del camino principal, a unos 600 m de la casa en dirección a Cosorío. La vegetación circundante es bosque primario, con parte de la orilla cubierta de formaciones de patujú (*Heliconia* sp.) y marayahú (*Pyrenoglyphis integrans*). Un gran tronco caído divide la charca en dos secciones, y plantas leñosas de diversas alturas se hallan enraizadas dentro de ella. En su máxima llenura, desborda por encima del camino, alcanzando en el centro una profundidad de aproximadamente 1.4 m. Se llena tras las fuertes lluvias de finales de Diciembre, aumentando progresivamente su volumen, y permaneciendo con agua hasta bien entrada la estación seca, pues al estar cubierta de vegetación flotante y parcialmente en sombra, se ve bastante protegida de la evaporación. Este es el enclave con el máximo número de especies observadas, y único punto de reproducción en el área para algunas de ellas. La actividad de ciertas especies es aquí continua durante toda la estación. Este lugar se considera dentro del hábitat de bosque primario.

e) Curichí del Capibara. - Se trata de una zona de estructura algo compleja, situada a unos 400 m al norte de la casa, más allá de las Charcas del Potrero (Fig. 2.25). Inicialmente se forma con las primeras lluvias fuertes, pero después, cuando su nivel y el del río crecen, se establece una comunicación entre ambos a través de una zona encharcada de unos 100 m de largo. En la orilla oeste de la charca, la cual tiene unos 60 x 30 m y una profundidad máxima de unos 60 cm, hay bosque secundario de tipo A; en la orilla norte, de tipo B, y en el resto una vegetación de transición entre tipo B y potrero. La mitad oriental de la charca está cubierta de matas palustres y jacinto acuático, mientras que la zona oeste está más despejada y es más profunda, con algunas formaciones de *Heliconia*. De esta zona parte el canal de comunicación con el río, con bastante vegetación palustre y enredaderas en su inicio. En esta charca hay actividad continua de algunas especies durante toda la estación de lluvias, y es importante como punto de inicio de actividad para algunas otras más. La diversidad es alta, aunque no tanto como en la Charca del Bosque; es la charca con mayor presión de depredación. Al igual que las Charcas del Potrero, su inclusión en uno u otro tipo de hábitat no está exenta de problemas; aunque en general se calificó como bosque secundario, a efectos de algunas especies, funciona como un espacio abierto, dada su extensión y conexión con el río.

f) Charcas del Puente. - Es un área encharcable junto al camino principal, a unos 700 m al norte de la casa. Consiste en un espacio abierto rodeado de bosque secundario de los dos tipos y una formación de marayahú. El área inundable presenta matas esparcidas y hierba alta. Se encharca tras fuertes lluvias, pero pierde el casi todo el agua rápidamente, conservándose sólo algunos pequeños charcos en hoyos al pie de algunos arbolitos. Algunas especies son aquí comunes pero de actividad ocasional. En las inmediaciones corre un arroyo que se abre en una zona

despejada cubierta de matas palustres, pero la actividad de anuros aquí es prácticamente nula. El enclave se considera perteneciente a bosque secundario.

g) Curichi Grande.- Es el más complejo de todos los enclaves muestreados. Casi en comunicación con el enclave anterior, se halla entre este y el río, y consta de varias partes. La más cercana a las Charcas del Puente, es una charca con mucha vegetación enraizada en el agua y rodeada de Heliconia y bosque secundario de tipo A. Esta conecta con charcas más profundas desprovistas de vegetación acuática, igualmente rodeadas de bosque y Heliconia, y con una charca de forma alargada en un claro, con mucha vegetación acuática. Ésta termina en una charca circular casi desprovista de vegetación, que da lugar a su vez a un brazo que conecta con el río, sin ninguna vegetación acuática ni palustre en las orillas, y con aguas muy eutrofizadas. En todo este conjunto de cuerpos de agua conectados, que tiene unos 125 m de largo, hay una gran diversidad de especies y actividad a lo largo de toda la estación. No fue descubierto este enclave hasta el segundo año, de modo que se tiene menos información sobre la fenología de las especies en él. Se considera a este lugar como bosque secundario.

h) Curichi Negro.- Situado junto a la margen derecha del río, unos 200 m aguas abajo de la casa, consiste en una poza de unos 20 x 12 m y 0.6 m de profundidad. Sus aguas son negras y muy eutrofizadas, desprovistas de toda vegetación palustre, y el conjunto se halla rodeado de bosque primario. Se llena con las lluvias y las crecidas, estando en conexión con el río sólo en los momentos de máxima llenura. Pocas especies se hallan, y en bajo número de efectivos, en este tipo de enclaves. Como el anterior, también fue descubierto el segundo año. A todos los efectos se considera perteneciente al hábitat de bosque primario.

i) Otros cuerpos de agua.- Además de los ocho enclaves anteriores, hay otros puntos de menos importancia, más o menos ocasionales, dispersos por toda la zona, y de los que sólo se hablará en casos concretos en que vengan al caso.



Fig. 2.24 Charca del bosque



Fig. 2.25 Curchi del Capibara por su lado sur

3) MATERIAL Y METODOS

3.1) Generalidades.-

El trabajo de campo estuvo dividido en dos periodos (a los que en lo sucesivo nos referiremos como primer y segundo año). El primero comprendió desde el 23 de octubre de 1987 al 17 de abril de 1988, y el segundo, desde el 17 de noviembre de 1988 al 6 de abril de 1989. A lo largo de dichos periodos hubo algunas ausencias intercaladas, la más larga de 18 días. Además, se hicieron una visita anterior (del 7 al 15 de Septiembre de 1987) y dos posteriores (los días 1 y 2 de Noviembre del 89 y del 22 al 27-XII-89).

Durante todo o parte del tiempo se dispuso de vehículos todo terreno, motosierra, barcas y caballos para moverse, así como de grupo electrógeno y paneles solares para disponer de luz eléctrica por la noche, y de radio para comunicar con Santa Cruz.

Los datos meteorológicos se tomaron instalando un termómetro y un psicrómetro junto a la casa, y un pluviómetro en el potrero adjunto. Se hicieron cuatro lecturas diarias de temperatura y humedad a las 08:00, 12:00, 17:00 y 22:00 y se registraba por la mañana a las 08:00 h la precipitación correspondiente al día anterior.

3.2) Metodología empleada.-

3.2.1) Faunística y taxonomía.-

Para la inventariación y determinación de la fauna de la zona se utilizaron redes japonesas (para aves y quirópteros), observación directa, huellas, restos y testimonios de los lugareños. Para los anfibios y reptiles se colectaron ejemplares de todas las especies observadas. En el caso de los reptiles sólo se tomó, cuando fue posible, un corto número de individuos de cada especie para su posterior determinación. En el caso de los anfibios se intentó obtener un muestra representativa de cada especie, en función de su abundancia relativa. Así, de ciertas especies comunes, se tomó una muestra adecuada el primer año y apenas se cogieron ejemplares en el segundo. En total se examinaron 1053 ejemplares.

Los reptiles fueron fijados con una mezcla de cuatro partes de alcohol etílico al 70% y una de formol puro. Los anfibios se inyectaron con formol al 10% y fueron fijados cubriéndolos durante algunas horas con papel empapado en la misma solución. Tanto reptiles como anfibios se conservaron, una vez fijados, en alcohol etílico al 70%.

La bibliografía sobre reptiles y, aún más, sobre anfibios bolivianos es escasa y dispersa, de modo que el trabajo de identificación se llevó a cabo haciendo uso de las escasas claves y

descripciones de herpetofauna disponibles para otras regiones de Sudamérica, y sobre todo, comparando los especímenes de Puerto Almacén con material de las colecciones herpetológicas de las siguientes instituciones: Museo Nacional de Historia Natural, La Paz, Bolivia; Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia; Museo de Historia Natural "Noel Kempff Mercado", Santa Cruz de La Sierra, Bolivia; Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; Museo Nacional de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina; Museo de Historia Natural "Javier Prado", Lima, Perú; Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay; Museu de Zoologia, Sao Paulo, Brasil; British Museum of Natural History, Londres, Reino Unido; y Estación Biológica de Doñana, Sevilla, España. Por último, para la confirmación de la identidad específica de Adenomera hylaedactyla y de las dos especies de *Gymnophiona* se remitieron ejemplares a la Smithsonian Institution, Washington, U.S.A.

3.2.2) Reproducción.-

La actividad reproductora de las distintas especies, se evaluó teniendo en cuenta los siguientes aspectos:

- a) Periodo de canto de los machos; cada vez que un nuevo canto era escuchado, se grababa a fin de memorizarlo y poder luego reconocerlo sin confusión a lo largo del trabajo posterior. Así, se registraron, siempre que fue posible, la fecha de inicio y final de canto para cada especie, así como la mayor o menor intensidad de la actividad de los machos a lo largo de la estación, lo cual se evaluó por conteos casi diarios de las especies cantando, y de censos (véase apartado de uso del tiempo y del espacio).
- b) Presencia de hembras grávidas; se registró el periodo durante el cual fueron encontradas hembras portando huevos maduros.
- c) Presencia de parejas en amplexus; se anotaron los días y las especies vistas en amplexus.
- d) Observación de puestas; se intentó atribuir las puestas observadas a las correspondientes especies, tomando datos acerca de tamaño de puesta, estructura y lugar de ubicación de la misma. En los casos de algunos leptodactílidos que construyen conspicuos nidos de espuma, estos fueron cuantificados y, en algún caso, estudiadas su estructura y ubicación con respecto al agua.
- e) Estudio de las gónadas y cuerpos grasos; todos los ejemplares colectados fueron abiertos para el estudio de su estado reproductor. El tamaño de la puesta se estimó por conteo directo de

los huevos o, en el caso de puestas muy copiosas, por desplazamiento de agua en probetas graduadas. Así mismo, se midió el diámetro de los huevos y se registró la condición de los mismos (maduros o en vitelogénesis, en ovisaco o en útero). En todos los casos en que se dispuso de hembras portando huevos maduros, se calculó el "factor tamaño ovárico" (Duellman y Crump, 1974). Éste consiste en una estima de la fecundidad, por medio de un valor que relaciona el tamaño del huevo, el número de huevos y el tamaño de la hembra, mediante la ecuación

$$FTO = \frac{DH \times N^{\circ}H}{LCC},$$

donde DH es el diámetro máximo del huevo, N^oH es el número medio de huevos maduros en el ovario ("complemento ovárico") y LCC es la longitud cabeza - cuerpo promedio de las hembras grávidas. En una primera utilización de esta estima, Duellman y Crump (1974), utilizaron tamaños medios de huevo, y tamaño de puesta; esta era cuantificada sencillamente forzando a las ranas a poner en un terrario. No obstante, como apunta Crump (1974), cuando se examinan gónadas de especímenes colectados, es mucho más frecuente hallar huevos maduros en el ovario, que al final de los oviductos; además, el mejor criterio para estar seguro de que un huevo aún en el ovario es ya maduro, es que encontremos un tamaño máximo standard para cada especie tras haber observado cierto número de gónadas. Duellman (1978 a), utiliza ya en la fórmula el complemento ovárico en lugar del tamaño de puesta. Ello es recomendable además porque en ciertos casos puede que ambos valores no se correspondan. En este sentido, Crump (1974) llega a la conclusión de que sólo en el caso de especies con fecundidad alta (500 huevos por puesta o más), podría haber diferencias significativas al utilizar el complemento ovárico en vez del tamaño de puesta como estima de la fertilidad. El diámetro del huevo lo hemos medido en ejemplares preservados, lo que da unos valores menores que en fresco, pero así se ha hecho en todos los casos, de modo que los resultados son de este modo perfectamente comparables entre sí. Cuando se encontraron diámetros muy variables, se cuantificaron todos los huevos, excluyendo en ocasiones los de tamaño más pequeño, que podrían corresponder a huevos atrésicos.

Adicionalmente, se cuantificó por medio de 7 categorías subjetivas, el desarrollo de los cuerpos grasos (en lo sucesivo, CG) en machos y hembras, con el fin de hacerse una idea de la tendencia estacional en cuanto al acúmulo de reservas. Estas categorías, son: CG=0, ausentes; CG=1, muy poco desarrollados; CG=2, poco desarrollados; CG=3, notablemente desarrollados; CG=4, bien desarrollados; CG=5, muy desarrollados; y CG=6, enormes, ocupando gran parte de la cavidad peritoneal. Se midió también la longitud y anchura del

testículo más desarrollado en los machos, aunque dichos parámetros apenas fueron usados posteriormente.

3. 2. 3) Uso del tiempo y el espacio.-

Para evaluar las dimensiones espacial y temporal del nicho de cada especie, en primer lugar se registró su presencia - ausencia en los hábitats descritos anteriormente a lo largo de todo el periodo de estudio, y así se obtuvo una idea de los medios ocupados, y de la época de mayor o menor presencia activa en la comunidad.

3. 2. 3. 1) Uso del macrohábitat.-

Para cuantificar los medios preferentemente utilizados por cada especie, en primer lugar se anotaron todas las especies vistas u oídas cada vez, en cada uno de los enclaves visitados, y por supuesto, el número de veces que se visitaron éstos, con objeto de tener una noción porcentual de las preferencias de utilización. El número de visitas a cada enclave fue: Orilla fluvial y Charcos del Arroyo: 145; Potreros: 82; Charcas del Potrero: 128; Charca del Bosque: 46; Curichi del Capibara: 51; Charcas del Puente 27; Curichi Grande: 16; Curichi Negro: 10. En total se establecieron 2758 contactos de todas las especies, exceptuando a B. paracnemis, E. pictus y A. hylaedactyla, que no se registraron con la misma metodología. Ha de quedar claro que esta cifra, de la que se extrayeron los porcentajes de presencia de cada especie, se refiere a contactos de la especie, y no de individuos.

Para comparar la composición de especies de cada tipo de hábitat, se utilizó el coeficiente de comunidad de Whittaker (1970), según el cual:

$$CC = Eab / (Ea + Eb - Eab),$$

donde Eab es el número de especies compartidas entre dos medios, Ea el de las especies presentes en el medio a, y Eb el de las presentes en el medio b.

Para calcular en qué proporción una especie determinada contribuye a la subcomunidad de cada macrohábitat, es importante corregir el sesgo producido por el muestreo diferencial en cada uno (ver Tellería, 1986), lo que hemos hecho mediante un desarrollo del índice

$$I_{ij} = \frac{n_{ij}}{m_j} ,$$

donde n_{ij} es el número de observaciones de la especie i en el medio j , y m_j es el número de muestreos en el medio j , de modo que

$$\% I_j = \frac{n_{ij}}{\sum_i I_{ij}} \times 100 ,$$

porcentaje que nos indica la proporción en que la especie i se encuentra en el medio j respecto a todas las demás especies.

3. 2.3. 2) Uso del microhábitat.-

El estudio del uso del espacio a este nivel, sólo fué llevado a cabo con cierta profundidad para el grupo de las ranas arborícolas (Hylidae), ya que al moverse en tres dimensiones ofrecen más posibilidades en este sentido. Para ello se tuvieron en cuenta una serie de variables en la toma de datos de la ubicación de cada ejemplar. En cuanto a la planta sobre la que éste se hallaba, se consideraron:

- Tipo de planta; se consideraron las siguientes categorías: mata palustre, matorral, hierba, árbol pequeño, árbol grande, enredadera, patujú y palmera.
- Sustrato de la planta; se anotó si estaba enraizada en agua o en tierra.
- Distancia de la planta a la orilla.
- Altura de la planta.

Para comparar los patrones de uso de diferentes tipos de plantas, se usó un índice de solapamiento simétrico (MacArthur y Levins, 1967; Pianka, 1973), según la fórmula

$$O_{jk} = \frac{\sum_i^n P_{ij} P_{ik}}{\sqrt{\sum_i P_i^2 \cdot \sum_j P_j^2}},$$

donde O_{jk} es el solapamiento entre las especies j y k , P_{ij} es la proporción del recurso i respecto al total de recursos utilizados por la especie j , P_{ik} es la proporción del recurso i respecto al total de recursos usados por la especie k , y n es el número total de recursos.

En cuanto a la ubicación del animal en la planta, se anotaron:

- Altura sobre el suelo
- Ubicación exacta en la planta (hoja, tallo o tronco o rama).
- Distancia al centro de la planta
- Distancia a la periferia de la planta.

Obviamente, si los contactos hubiesen sido sólo visuales, las especies menos escondedizas podrían haber parecido más abundantes al tener una detectabilidad más alta. Por esto se optó por establecer contactos mixtos audio-visuales, de modo que en ocasiones un ejemplar era ubicado por su canto, pero no era visible desde ningún ángulo, debido a la cobertura ofrecida por la vegetación. En tales casos extremos, naturalmente algunos de los datos no pudieron ser tomados, y en muchos casos, independientemente de que el animal fuese o no visible, tampoco se pudieron dar valores a todas las variables consideradas; de ahí que el tamaño de muestra no sea a veces el mismo para todas ellas dentro de la misma especie (en tales casos se indicará el tamaño de muestra para cada variable en particular). Junto a las variables anteriores, se registraron la actividad del ejemplar (canto o no canto, amplexus, etc), la hora, la fase lunar, y si el área en cuestión estaba más o menos iluminada. No todas fueron usadas en el análisis final de los datos, pero fueron de utilidad para hacer algunas apreciaciones.

3. 2.4) Cantos.-

El canto de casi todas las especies fue registrado mediante una grabadora Sony Walkman Professional WM-D6C y un micrófono direccional Senheisser Me 80. Para el posterior análisis de las grabaciones, éstas se digitalizaron a 44.1 Kh y se analizaron mediante un ordenador Macintosh, utilizando el programa Signalyze. La información sobre la frecuencia se obtuvo mediante transformaciones rápidas de Fourier (FFT), con una anchura de muestreo

de 1024 puntos. De cada grabación se seleccionó una sección de 2.5 segundos para construir los audioespectrogramas y oscilogramas; en ocasiones se hizo un oscilograma expandido para poder apreciar mejor las características espectrales de los sonidos. Adicionalmente, una sección de 20-60 segundos se utilizó para extraer información numérica de las características espectrales y temporales. Para la familia Hylidae, se compararon 12 caracteres del sonido de cada especie (ver anexos 4-6) mediante un análisis fenético. Para estandarizar las escalas de las diferentes variables se aplicó una transformación lineal en la matriz original y la nueva matriz se utilizó para calcular la "distancia taxonómica media" entre cada par de especies (Sneath y Sokal, 1973). Mediante un UPGMA ("unweighted pair group method arithmetic average") se generaron árboles fenéticos, usando el programa NTSYS (Rohlf, 1992), que fueron utilizados para establecer afinidades entre los cantos. La terminología usada en las descripciones de los cantos sigue a Heyer et al. (1990).

3.2.5) Varios.-

Algunos estómagos fueron diseccionados y su contenido examinado a la lupa para aportar algunos datos respecto a la dieta de ciertas especies.

Para la comparación de la composición en especies de la comunidad de anfibios de Puerto Almacén con otras comunidades neotropicales, se ha empleado la fórmula que Duellman (1965) desarrolló a partir de la fórmula de Pirlot (1956), y que después rebautizó con el nombre de Coeficiente de Semejanza Biogeográfica (Coefficient of Biogeographic Resemblance) (Duellman, 1990):

$$CBR = 2C/N_1 + N_2$$

donde C es el número de especies compartidas por las dos comunidades, N_1 es el número de especies en la primera comunidad y N_2 es el número de especies en la segunda comunidad.

"Many other herpetological disciplines such as systematics, physiology, and autecology have contributed to the development of community studies. The debt to alpha taxonomy is obvious but often overlooked."

Scott & Campbell, 1982

4) DESCRIPCION Y BIOLOGIA DE LA BATRACOFAUNA

4. 1. Composición taxonómica de la comunidad.-

Durante todo el periodo de estudio y tras posteriores exámenes de todo el material colectado, se llegaron a determinar un total de 42 especies de anfibios en Puerto Almacén, repartidos en 2 órdenes, 6 familias y 18 géneros.

El nivel de determinación no es hasta especie en el caso de los poco conocidos Caeciliidae. Una muestra de ejemplares de dicha familia fue enviada a la Smithsonian Institution para su determinación; sólo un ejemplar fue identificado como perteneciente al género Caecilia, perteneciendo el resto al género Siphonops. La única especie de Caecilia conocida en Bolivia es Caecilia marcusii Wake, de la región del Chapare, en el departamento de Cochabamba (Wake, 1984). Del género Siphonops se han registrado S. annulatus y S. paulensis (Dunn, 1942). El modo de vida subterráneo y la forma de reproducción de los anfibios ápodos, los aparta ecológicamente de casi todo tipo de interacción con el resto de los anfibios de la comunidad y hace muy difícil el conocimiento de su biología y ecología. Por todos estos motivos, los ápodos serán tratados aquí de un modo sólo testimonial y quedarán fuera de casi todos los análisis globales de la comunidad.

Entre algunos anuros, se presentan ciertos problemas taxonómicos que serán comentados más en detalle al hablar de cada uno de ellos, pero se adelanta aquí que el estatus taxonómico de algunas especies, podrá posiblemente presentar cambios en el futuro, especialmente en determinados casos complejos, cuales son los de Bufo typhonius y Elachistocleis ovalis.

No parece probable que más de una o dos especies de anfibios, si es que alguna, hayan escapado a la prospección. En el primer año de estudio fueron encontradas 39 de las 42 especies. Las otras tres fueron encontradas en el segundo año, y se pueden calificar de muy escasas. Asimismo, en el primer año se registraron cinco especies que no lo fueron en el segundo, y de dos de ellas sólo se observó un ejemplar. Por razones obvias, no nos atrevemos a hablar de la escasez o abundancia relativas de los cecílicos. No es descartable por tanto, que de haber trabajado más años en la zona, alguna otra especie muy escasa podría haber sido añadida a la lista, especialmente teniendo en cuenta que no se prospectaron algunos medios, como los arroyos dentro de bosque primario o el dosel forestal. No obstante, no es probable que dichos medios presenten alguna especie adicional. Los arroyos son el lugar de reproducción de las ranas del género Centrolenella (Centrolenidae) y, en ocasiones, de las del género Colosthetus (Dendrobatidae). Hasta el presente, no se conocen centrolénidos en Bolivia fuera de los bosques andinos y su piedemonte inmediato (Cannatella, 1980; De la Riva, 1990 b; Reynolds y Foster, 1992; datos propios). La fuerte estacionalidad del área de Puerto Almacén

no hace probable la existencia de centrolénidos, ni de aquellas ranas que pudieran tener una fuerte dependencia de la humedad para todos sus ciclos vitales, como las del género Eleutherodactylus. Por su parte, Colosthetus es un género cuyas especies son diurnas, y los arroyos dentro de la selva sí se prospectaron en múltiples ocasiones durante el día, sin resultados en este sentido. Por tanto, nos inclinamos a pensar que cualquier otra especie existente en Puerto Almacén, estaría representada por una población con muy bajos efectivos o sometida a fuertes fluctuaciones interanuales, y probablemente tendría modalidad reproductora no muy especializada.

Algunos autores [ver por ejemplo, Myers y Rand (1969) y Duellman (1978a)], analizando los resultados de sus inventarios herpetológicos, expresaron las posibilidades de poder encontrar especies adicionales en función de los diferentes esfuerzos de prospección, medidos como días-hombre de colecta in situ. En todos los casos, como es de esperar, hay un gran aumento inicial en el número de especies encontradas por unidad de esfuerzo, pero luego la curva se va estabilizando y gradualmente se requiere más esfuerzo para aumentar el número. En nuestro caso, en el primer año se colectó el 92.85 % del total de especies, en un periodo de 167 días (donde se incluyen 17 días de no prospección por ausencia). En el segundo año, se hallaron las tres especies que faltaban, tras 27 días, y el total (excluyendo las cinco especies que dicho año no aparecieron) en 42 días (entre el 16-XI y el 28-XII). Aunque alguna influencia pudo haber tenido, esta diferencia tan grande en el ritmo del registro de especies entre el primer y el segundo año, no debe ser interpretada sobre todo como consecuencia del mayor conocimiento de la fauna en el segundo año, sino que en parte responde a tres factores simultáneos: 1) Haber empezado el trabajo de campo en fechas más tardías que en el periodo anterior, con lo cual la actividad de los anfibios estaba más avanzada; 2) haber descubierto nuevos enclaves de reproducción (Curichi Grande, Curichi Negro); y 3) una distribución de las precipitaciones diferente en ambos períodos, que provocó en el segundo año una presencia más temprana de las especies en sus habituales puntos de reproducción.

La composición en especies de las comunidades bióticas tropicales, cambia considerablemente en distancias relativamente cortas, a veces incluso sin cambiar de medio. En el caso que nos ocupa, no disponemos de inventarios exhaustivos de otras localidades cercanas, pero sí de algunos datos reseñables. Por ejemplo, a unos 25 km al sur de Puerto Almacén, en dirección a Concepción, en una zona de bosque con predominio de la palmera Orbignya phalerata, se ha localizado una especie aparentemente indeterminada de Leptodactylus, así como Phyllomedusa boliviana. En el momento en que se sale a la pampa arbolada, se encuentran además especies como Phyllomedusa hypocondrialis, Scinax parkeri, Pseudopaludicola mystacalis y Leptodactylus fuscus; además, Hyla raniceps se hace muy común. En Perseverancia, 150 km al norte de Puerto Almacén, se hallan Leptodactylus podicipinus y Lysapsus limellus (Hoogmoed, 1990). No es probable, no obstante, que especies adicionales

se hubiesen encontrado en Puerto Almacén con sólo ampliar ligeramente el área de prospección, pues el medio es bastante homogéneo en los alrededores.

A continuación se ofrece una lista de todas las especies de Puerto Almacén, ordenadas sistemáticamente por órdenes, familias y subfamilias, y alfabéticamente por géneros y especies. La clasificación sigue a Frost (1985) para anuros y a Nussbaum y Wilkinson (1989) para ápodos.

Orden **Gymnophiona** Rafinesque - Schmaltz, 1814

Familia **Caeciliidae** Rafinesque, 1814

Género **Caecilia** Linneo, 1758

Caecilia sp.

Siphonops sp.

Orden **Anura** Rafinesque, 1815

Familia **Bufonidae** Gray, 1825

Subfamilia **Bufoninae** Gray, 1825

Género **Bufo** Laurenti, 1768

Bufo paracnemis Lutz, 1825

Bufo typhonius (Linneo, 1758)

Familia **Dendrobatidae** Cope, 1865

Género **Epipedobates** Myers, 1987

Epipedobates pictus (Bibron in Tschudi, 1838)

Familia **Hylidae** Rafinesque, 1815

Subfamilia **Hylinae** Rafinesque, 1815

Género **Hyla** Laurenti, 1768

Hyla acreana Bokermann, 1964

Hyla bifurca Andersson, 1954

Hyla fasciata Günther, 1859 "1858"

Hyla geographica Spix, 1824

Hyla leali Bokermann, 1964

Hyla leucophyllata (Bereis, 1783)

Hyla melanargyrea Cope, 1877

Hyla minuta Peters, 1872

Hyla nana Boulenger, 1889

Hyla parviceps Boulenger, 1882

Hyla punctata (Schneider, 1799)

Hyla raniceps (Cope, 1862)

Hyla riveroi Cochran y Goin, 1970

Género **Osteocephalus** Steindachner, 1862

Osteocephalus lepreurii (Duméril y Bibron, 1841)

Osteocephalus taurinus Steindachner, 1862

Género **Phrynohyas** Fitzinger, 1843

Phrynohyas coriacea (Peters, 1867)

Phrynohyas venulosa (Laurenti, 1768)

Género **Scinax** Wagler, 1830

Scinax chiquitana (De la Riva, 1990)

Scinax fuscovaria (Lutz, 1925)

Scinax garbei (Miranda Ribeiro, 1926)

Scinax nebulosa (Spix, 1824)

Scinax rubra (Laurenti, 1768)

Género **Sphaenorhynchus** Tschudi, 1838

Sphaenorhynchus lacteus (Daudin, 1802)

Subfamilia **Phyllomedusinae** Günther, 1858

Género **Phyllomedusa** Wagler, 1830

Phyllomedusa sp.

Phyllomedusa vaillanti Boulenger, 1882

Familia **Leptodactylidae** Werner, 1896 (1838)

Subfamilia **Ceratophryinae** Tschudi, 1838

Género **Ceratophrys** Wied-Neuwied, 1824

Ceratophrys cornuta (Linneo, 1758)

Subfamilia **Leptodactylinae** Werner, 1896 (1838)

Género **Adenomera** Steindachner, 1867

Adenomera hylaedactyla (Cope, 1868)

Género **Leptodactylus** Fitzinger, 1826

Leptodactylus bolivianus Boulenger, 1898

Leptodactylus elenae Heyer, 1978

Leptodactylus labyrinthicus (Spix, 1824)

Leptodactylus mystaceus (Spix, 1824)

Leptodactylus wagneri (Peters, 1862)

Género **Lithodytes** Fitzinger, 1843

Lithodytes lineatus (Schneider, 1799)

Género **Physalaemus** Fitzinger, 1826

Physalaemus albonotatus (Steindachner, 1864)

Familia **Microhylidae** Günther, 1858 (1843)

Subfamilia **Microhylinae** Günther, 1858

Género **Chiasmocleis** Méhely, 1904

Chiasmocleis albopunctata (Boettger, 1885)

Género **Elachistocleis** Parker, 1927

Elachistocleis ovalis (Schneider, 1799)

Género *Hamptophryne* Carvalho, 1954

Hamptophryne boliviana (Parker, 1927)

4.2. Clave dicotómica para la identificación de los anfibios de Puerto Almacén.-

La siguiente vfo clave pretende facilitar la identificación de todas las especies de anfibios conocidas en la localidad de estudio. Su validez se puede ampliar en gran medida a las zonas selváticas cercanas, pero con cierta precaución. En no muchos km de distancia, otras especies no consideradas en la clave pueden estar presentes o, al contrario, especies existentes en Puerto Almacén pueden faltar (ver apartado 4.1).

1 Sin patas.....	2
1' Con patas.....	3
2 Abertura tentacular justo bajo las narinas externas, más cerca de ellas que del ojo; con "tapón" nasal.....	Caecilia sp.
2' Abertura tentacular más cerca del ojo que de las narinas externas; sin "tapón" nasal	Siphonops sp.
3 Dedos con falange terminal no notablemente expandida	4
3' Dedos con falange terminal notablemente expandida	17
4 Piel ventral granulosa	5
4' Piel ventral lisa	7
5 Sin glándulas parótidas; cabeza muy ancha; un "cuerno" dérmico en cada párpado superior	C. cornuta
5' Con glándulas parótidas	6

- 6 Hocico puntiagudo; crestas temporales muy marcadas; una fila lateral de tubérculos espinosos; tibia sin glándulas; tamaño pequeño (longitud hocico-ano en las hembras hasta 59.4 mm) **B. typhonius**
- 6' Hocico romo; tibia con una gran glándula; tamaño muy grande (hembras hasta 190 mm) **B. paracnemis**
- 7 Tímpano oculto; cabeza y ojos pequeños en relación al cuerpo; hocico estrecho 8
- 7' Tímpano visible; hocico normal 10
- 8 Color del cuerpo negro o pardo oscuro con pintas blanco-azuladas **C. albopunctata**
- 8' No como el anterior 9
- 9 Dorso pardo claro o canela; coloración lateral inferior gris oscuro, contrastando con la superior; dos manchas negras redondeadas sobre la región inguinal **H. boliviana**
- 9' Dorso grisáceo; vientre reticulado de gris y crema; mancha naranja o amarilla en ingle y caras anterior y posterior del muslo **E. ovalis**
- 10 Primer dedo de la mano más corto que el segundo; tamaño pequeño (longitud máxima de las hembras hasta 25.8 mm); dorso con pequeñas filas de verrugas **A. hylaedactyla**
- 10' Primer dedo de la mano más largo que el segundo 11
- 11 Tubérculos metatarsianos interno y externo muy conspicuos; machos con un gran saco vocal; dorso pardo con o sin manchas longitudinales; una banda oscura a lo largo del costado partiendo desde detrás del ojo..... **P. albonotatus**
- 11' Tubérculos metatarsianos interno y externo normales: diseño diferente al anterior 12
- 12 Dorso negro con dos líneas dorsolaterales amarillentas; manchas naranja o rojo en ingles y cara posterior de los muslos **L. lineatus**
- 12' Diferente al anterior 13

13 Sin cordones glandulares laterodorsales	L. wagneri
13' Cordones glandulares laterodorsales presentes	14
14 Ingles y muslos rojizos; cabeza ancha	L. labyrinthicus
14' Diferente al anterior	15
15 Labio superior con barras oscuras de extensión variable; tamaño grande (machos hasta 127.8 mm)	L. bolivianus
15' Labio superior uniformemente oscuro, con un banda clara longitudinal sobre él	16
16. Superficie posterior del tarso con pequeños gránulos claros	L. elenae
16' Superficie posterior del tarso lisa	L. mystaceus
17 Dos escudetes dérmicos en la cara dorsal de las falanges terminales; dorso pardo oscuro o negro, con dos rayas dorsolaterales amarillentas	E. pictus
17' Diferente al anterior	18
18 Primer dedo del pie más largo que el segundo; pupila vertical	19
18' Primer dedo del pie más corto que el segundo; pupila horizontal	20
19 Iris pardo oscuro, casi negro	Phyllomedusa sp.
19' Iris gris pálido	P. vaillanti
20 Dedo externo de la mano sin membrana	21
20' Dedo externo de la mano con membrana al menos hasta un cuarto de su longitud	27
21 Tubérculo o calcar presente en el talón	22

21'	Sin tubérculo o calcar en el talón	24
22	Calcar pequeño; primer dedo del pie con membrana patente.....	H. fasciata
22'	Tubérculo sobre el talón; primer dedo del pie casi sin membrana	23
23	Punta del hocico con pequeña probóscide carnosa; manchas amarillas o aranjadas en muslos	S. garbei
23'	Sin probóscide carnosa en la punta del hocico; manchas oscuras en los muslos, nunca amarillas o anaranjadas	S. nebulosa
24	Primer dedo del pie con membrana patente	H. raniceps
24'	Primer dedo del pie con membrana vestigial	25
25	Color del dorso amarillo o naranja uniforme; cara superior de los muslos amarillenta	S. chiquitana
25'	Color dorsal variable, amarillento, verdoso o pardo, con diseño de manchas oscuras, cara superior de los muslos con manchas anaranjadas y negras	26
26	Tamaño grande (hembras hasta 53.2 mm); manchas alargadas oscuras dispersas a ambos lados del dorso	S. fuscovaria
26'	Tamaño mediano (hembras hasta 43.6 mm); a menudo dos manchas oscuras laterodorsales alargadas y difusas	S. rubra
27	Calcar presente; párpado inferior con reticulaciones	H. geographica
27'	Calcar ausente; párpado inferior uniforme	28
28	Color de fondo del cuerpo verde translúcido	29
28'	Distinto al anterior	30

- 29 Pintas rojas en el dorso; hocico redondeado, no proyectándose más allá del margen labial **H. punctata**
- 29' Dorso uniformemente verdoso o con pintas tenues amarillentas; hocico proyectándose delante del margen labial **S. lacteus**
- 30 Dedo externo de la mano con membrana al menos en un tercio de su longitud 31
- 30' Dedo externo de la mano con membrana no más allá de un tercio de su longitud 35
- 31 Contorno exterior de tarsos y brazos festoneados con pliegues 32
- 31' No como el anterior 33
- 32 Cara inferior de muslos y tibias blanquecina, amarilla o naranja, con manchas negras redondeadas **H. acreana**
- 32' Cara inferior de muslos y tibias de color pardo o negro uniforme **H. melanargyrea**
- 33 Dos cortas crestas óseas entre los ojos, orientadas en dirección anteroposterior **O. taurinus**
- 33' Sin crestas óseas entre los ojos 34
- 34 Mancha negra sobre el hombro; membranas interdigitales rojizas; dorso con mancha cuadrangular parda limitada por un fino reborde crema; machos con dos sacos laterales naranjas **P. coriacea**
- 34' Sin mancha negra sobre el hombro; membranas interdigitales pardo claras; dorso con diseño variable; machos con dos sacos laterales pardo grisáceos; labio inferior color crema **P. venulosa**
- 35 Dorso pardo claro o amarillento, con o sin barras transversales; machos con dos sacos vocales laterales grisáceos, y piel con pequeños tubérculos espinosos; hembras con piel lisa **O. lepricuri**
- 35' Diferente al anterior 36

- 36 Una mancha amarilla en la cara posterior del brazo; costados con manchas blancas; párpado con pequeños tubérculos; talla pequeña (machos hasta 24.6 mm) **H. parviceps**
- 36' Diferente al anterior 37
- 37 Dos bandas amarillas dorsolaterales unidas sobre la parte anterior de la cabeza y mancha sacral de igual color, conectada o no con las dorsolaterales; fondo color pardo 38
- 37' Aspecto general amarillento; tamaño de las hembras inferior a 29.3 mm 39
- 38 Membranas interdigitales rojas; contorno de la mancha sacral y del extremo distal de las bandas dorsolaterales festoneado **H. leucophyllata**
- 38' Membranas interdigitales anaranjadas; contorno de las manchas dorsales liso en toda su longitud **H. bifurca**
- 39 Diseño dorsal de manchas oscuras irregulares entre los ojos, región escapular y/o sacra, sobre fondo amarillento o anaranjado 40
- 39' Diferente al anterior 41
- 40 Mancha presente o no en forma de H en la región escapular, pudiéndose prolongar dorsolateralmente; región loreal más clara que la parte superior de la cabeza, definiendo nítidamente el canto rostral; a menudo un manchita blanca bajo el ojo **H. riveroi**
- 40' Manchas más o menos difusas en regiones interocular, escapular y sacral; sin canto rostral nítido ni mancha blanca subocular **H. leali**
- 41 Diseño dorsal con filas más o menos conspicuas de pequeños puntos oscuros que pueden llegar casi a formar líneas; región dorsolateral y costados más claros que el dorso **H. nana**
- 41' Diseño dorsal variable, a menudo con un dibujo en forma de reloj de arena o de copa invertida, limitado o no por un fino reborde crema **H. minuta**

4.3) Descripción y biología de las especies de anfibios de Puerto Almacén. Sumario de especies

4.3.1) Introducción

A continuación se ofrecen los resultados obtenidos in situ (salvo escasas excepciones que serán indicadas) sobre la biología de cada una de las 42 especies, los cuales irán siendo contrastados con los datos bibliográficos disponibles. En el apartado de cada especie se da la siguiente información (excepto para los Ceciliidae, para los que apenas se dispone de datos, y no serán subdivididos en párrafos):

- Nombre, autor y referencia de la descripción original y, cuando proceda, autoría y referencia del nombre actualmente aceptado para la especie.

- Número de ejemplares examinados.- Entre paréntesis, se indica primero el número de machos y luego el de las hembras, separados por una barra. Salvo indicación en contra, se entiende que el material procede de Puerto Almacén.

- Comentarios taxonómicos.- En toda investigación sobre ecología llevada a cabo en zonas "taxonómicamente difíciles", consideramos de gran importancia clarificar el estatus taxonómico de las poblaciones en estudio, o explicar las razones por las que se adopta determinado criterio, una práctica que por desgracia es demasiado frecuente pasar por alto. Ello permite a lectores y ulteriores investigadores saber de qué se está hablando exactamente y evaluar los posibles márgenes de error. En ocasiones el estatus taxonómico de algunas poblaciones es incierto, debido al insuficiente conocimiento de la variabilidad de la especie a la que supuestamente pertenecen, o a la falta de acuerdo entre los distintos autores en cuanto a problemas de sinonimias o de otro tipo. Cuando proceda, debido a que la población de Puerto Almacén pueda estar implicada en alguno de estos casos, en este apartado se comentará el estado actual del problema y las razones que se han tenido en cuenta para seguir uno u otro criterio. Así mismo, en este apartado se comentará acerca del estatus subespecífico de la población en cuestión si es que pertenece a alguna subespecie comúnmente aceptada.

- Diagnósis y descripción. En este apartado se pretende dar un conjunto de caracteres morfológicos que posibiliten la segura identificación de la especie en el área, aportando datos sobre forma, coloración, rasgos distintivos, dimorfismo sexual y variación. Las medidas máximas de la longitud hocico - ano se indican al final, en primer lugar las de los machos y luego la de las hembras.

- Hábitat.- Se exponen las preferencias de la especie en cuanto al uso del espacio, a nivel de macro y microhábitat.

- Ciclo temporal y reproducción.- Se consideran aquí los patrones de uso del tiempo, tanto a nivel de ritmos circadianos como de la fenología a lo largo de la estación lluviosa. Estos aspectos se relacionan con la reproducción, de la cual se tienen en cuenta el comportamiento, modalidad reproductora, fertilidad, y en ocasiones, desarrollo.

- Canto.- Se anotan los parámetros principales comentados en el apartado 3.2.4), así como datos sobre los momentos y lugares en que se produce el canto en los machos, etc. Se proporcionan sonogramas y oscilogramas y se comparan, en su caso, nuestros resultados con los de otros autores.

- Distribución.- Se da una idea global de la distribución de la especie a nivel americano y boliviano, intentando caracterizar los factores biogeográficos que determinan la existencia de la especie en Puerto Almacén.

- Comentarios.- En este apartado se anota una miscelánea de cualesquiera aspectos de otra índole pertenecientes a la biología de la especie, como pueden ser la dieta, depredación, parasitación, etc.

En primer lugar se verán todas las especies terrestres, y después todas las arborícolas (Hylidae).

4.3.2. Sumario de especies

Caecilia sp.

Una especie de cecilia de color gris azulado, con anillos poco marcados. No se describió in situ.

El único ejemplar de que se dispone se colectó el 8-IV-88, al final de la época de lluvias, un día caluroso, bajo un pequeño tronco en el potrero, cerca de las Charcas del Potrero. Al capturarlo se enroscaba sobre la hierba. No presentaba ninguna galería por la que huir, luego presumiblemente llegó allí por la superficie. No se dispone de datos sobre su biología. La mayoría de las especies americanas de la familia de las que se dispone de datos, son vivíparas, aunque otras especies depositan huevos que experimentan desarrollo directo (Duellman y Trueb, 1986). La única especie conocida de Caecilia en Bolivia es C. marcusj Wake (Wake, 1984), de la muy húmeda región del Chapare, Cochabamba. Hasta esta región entra fauna con distribución en "arco andino", y propia de regiones más húmedas que la Amazonia central. No necesariamente el espécimen de Puerto Almacén debería pertenecer a esta especie.

Siphonops sp.

Se encontraron sólo dos ejemplares. Es un cecílido muy característico por su coloración azulada oscura con marcados anillos blancos finos (Fig. 4.1).

El primer ejemplar se capturó el 10-IX-87, casi al final de la época seca, en los potreros. Otro ejemplar fue capturado a unos 40 cm de profundidad, cavando, el día 3-XI-87 igualmente en zona de potreros. El no hallazgo de cecílidos en el bosque no indica que no los hubiera, ya que pocos troncos se pudieron levantar en él y no se excavó con la intención premeditada de buscarlos. No se tiene información sobre su biología. Goeldi (1899) aportó los primeros datos sobre la reproducción en el género Siphonops, al observar una hembra de S. annulatus hallada en Diciembre enroscada alrededor de una puesta de seis huevos. Gans(1961) registró una puesta de seis huevos de S. paulensis en terrario, los cuales midieron de 4.3 a 4.5 mm de diámetro. En ambos casos los huevos fueron depositados en tierra, y el desarrollo se produce sin pasar por la fase acuática.

Las dos especies indicadas de Siphonops se hallan en Bolivia (Dunn, 1942). Mientras S. annulatus tiene una amplia distribución por toda la cuenca Orinoco-Amazónica desde el Caribe hasta la costa del SE de Brasil, pudiendo habitar en zonas relativamente secas (Frost,

1985; Taylor y Peters, 1974), S. paulensis parece más bien una especie restringida al SE de Brasil, Paraguay, NE de Argentina y E de Bolivia (área de distribución incluida en su mayor parte en la de S. annulatus), prefiriendo quizá más bien las zonas abiertas que las forestales (Dunn, 1942; Barrio y Rimaldi de Chieri, 1972). Probablemente S. paulensis es capaz también de tolerar un considerable grado de sequedad, dada su distribución geográfica.

Parece ser que S. paulensis se alimenta sobre todo de artrópodos, mientras que S. annulatus devoraría principalmente lombrices (Dunn, 1942; Gans, 1961).



Fig. 4.1. Siphonops sp

Bufo paracnemis Lutz, 1925

Bufo paracnemis. 1925. Lutz. C. R. Séances Soc. Biol. París. 93: 213.

Ejemplares examinados: 13 (4/9)

Diagnosis y descripción.-

Ninguna otra especie en la zona posee una piel verrugosa, enormes glándulas parótidas y tibiales y crestas cefálicas muy desarrolladas (Fig. 4.2). Se trata de una de las especies de bufónidos más grandes (hasta 220 mm y 1700 g de peso; Serié, 1935), junto con B. blombergi y B. marinus, de la que durante mucho tiempo se consideró una subespecie.

Cuerpo robusto; cabeza ancha, con hocico redondeado en vista de perfil. Diámetro del ojo menor que la distancia ojo-hocico. Tímpano mayor que 1/2 del diámetro del ojo. Distancia interocular dos veces la anchura del párpado superior, el cual tiene un borde sobresaliente. Tubérculos subarticulares de las manos divididos; tubérculos metacarpales desarrollados. Tubérculos subarticulares de los pies simples, pequeños. Un gran tubérculo metatarsal interno, siendo el externo menor, redondeado. Pliegue tarsal marcado. Piel dorsal rugosa, con verrugas espinosas. Color pardo claro o crema con manchas oscuras dispersas, a veces con manchas blancas rodeándolas. Una gran mancha oscura bordeando inferiormente las parótidas. Sin dimorfismo sexual. Medidas: 143.7/190.0.

Hábitat.-

Bufo paracnemis es, como su congénere B. marinus, una especie muy antropófila, que coloniza los espacios abiertos por el hombre y su entorno inmediato. Además busca refugio en las construcciones de éste y usa como cazadero las zonas iluminadas de los pueblos (Lutz y Kloss, 1952). Parece evitar el bosque; Heyer (1976), halla B. marinus un 93% de ocasiones en hábitat abierto, y Duellman (1978a), señala que se extiende en la Amazonia por los espacios abiertos dentro del bosque y las orillas de los ríos, probablemente porque para el desarrollo de los embriones necesita altas temperaturas y sol directo y no usa por tanto charcas en el interior del bosque. Esta preferencia por las orillas de los ríos también ha sido notada para B. paracnemis por Cei (1972), quien manifiesta que en Misiones (Argentina), es frecuente en las orillas del Paraná, mientras que B. ictericus ocupa el bosque. Fugler (1986), lo encuentra ocupando la "terra firme" y la "varzea" (selva inundable) en Tumi Chucua, Departamento del Beni, tanto en bosque clímax como secundario y en pantanales. Suponemos que la especie ocuparía espacios abiertos dentro de tales enclaves. Crump (1971), en un estudio llevado a cabo en Belén de Pará, Brasil, encuentra abundante B. marinus en bordes de bosque y espacios abiertos, pero nunca en el bosque mismo, sea este del tipo que sea.

En Puerto Almacén, B. paracnemis no fué jamás encontrado fuera de los potreros o en la orilla del río, y en este último lugar sólo al final de la época seca y principio de la lluviosa. En

los potreros se escondían bajo troncos, piedras o estructuras de origen humano (por ejemplo, dentro de ruedas abandonadas) o semienterrados en la base de los arbustos.

Ciclo temporal y reproducción.-

Bufo paracnemis es una especie estrictamente nocturna pero, como B. marinus, muy tolerante con grados altos de luminosidad (Jaeger y Hailman, 1981). Como especie propia de medios relativamente áridos, B. paracnemis permanece activo durante todo el año. Durante el invierno es frecuente cerca del río, donde se reproduce. De hecho, es la única especie de la comunidad que lo hace exclusivamente durante la estación seca. Probablemente para la correcta temperatura de desarrollo de los huevos necesita además aguas relativamente someras y tranquilas, condiciones que el río sólo puede ofrecer en el invierno, donde los días despejados proporcionan la adecuada insolación a las charcas aisladas que quedan en algunos tramos. En tales enclaves se midieron temperaturas del agua de hasta 38.3° C, a las 17 horas del día 28-XI-88.

Se escucharon machos cantando en el río el primer año durante la primera semana de Septiembre y algún canto aislado la tercera semana de Octubre y cuarta de Noviembre. Durante el segundo período de estudio, un macho aislado cantó el 19-XI-88.

Como es norma en el género Bufo, B. paracnemis tiene un modo de reproducción generalista (1 y 2 de Duellman y Trueb, 1986). Se analizaron las gónadas de 9 hembras, con un tamaño entre 142.5-190.0 mm (\bar{x} = 165.1). Dos hembras del mes de Octubre del 87 no presentaron huevos, y el estado del ovario y oviductos indicaba que se habían reproducido no hacía mucho. Los cuerpos grasos (CG) estaban en el estadio 3. Dos hembras del mes de Diciembre, una de cada año, presentaron huevos en vitelogénesis y CG=3. Las otras cinco hembras abarcan el período Noviembre-Marzo, y presentaron CG=3-6, y huevos maduros. La colectada más tempranamente de las cinco (27-XI-88), probablemente estaba a punto de poner, constituyendo una puesta bastante retrasada; por el contrario, la más tardiamente colectada (21-III-84), presentaba una puesta muy copiosa y al mismo tiempo, CG=6. Todos los datos anteriores sugieren que B. paracnemis se reproduce en la zona durante toda la estación seca, pudiendo solapar un poco con el principio de las lluvias. Tras el esfuerzo reproductor y dada la menor disponibilidad de alimento en tal época, los cuerpos grasos sufrirían una importante disminución en volumen. No obstante, la gran cantidad de alimento disponible durante la estación lluviosa (los estómagos se presentaron siempre llenos), proporciona a las hembras recursos suficientes para ir desarrollando una copiosa puesta y una enorme reserva grasa a la vez. En los machos se observa un patrón parecido. Tres machos de Octubre del 88 presentaron uno CG=2, y los otros dos, CG=0, mientras que uno del 31-XII, presentó CG=5.

La fecundidad de B. paracnemis es enorme. El número de huevos fue de 24000-34650 (\bar{x} =29870; n=3) y el FTO=249.6. El diámetro máximo de los huevos fue de 1.4 mm. El valor

de FTO es el más alto de todas las especies y presenta a B. paracnemis como un estratega "r" extremo. Duellman (1978a) encuentra en Santa Cecilia que el máximo FTO lo presenta B. marinus con 110.2, reproduciéndose quizá más de una vez al año, con puestas de más de 10000 huevos de hasta 1.7 mm. de diámetro depositadas en charcas temporales en zonas abiertas o en pozas del río.

Juveniles casi recién metamorfoseados se encontraron en las orillas del río en la última semana de Octubre del 87.

La fenología de la reproducción de B. paracnemis en Puerto Almacén no parece concordar con la indicada por otros autores en otras áreas. Di Tada et al. (1976), indican que en Córdoba (Argentina), dicha especie se reproduce en primavera -verano, esto es, entre los meses de Septiembre y Febrero, lo que contrasta con nuestras observaciones. Cei (1980) expone igualmente que en Argentina el período de reproducción abarca desde el principio de la primavera al final del verano, y que los sapos no son encontrados durante el invierno, un patrón que parece darse también en la región interior del estado de São Paulo (Vizotto, 1967). Gans (1960), encuentra machos cantando en Febrero y Marzo de 1954 a lo largo de la línea férrea Santa Cruz-Corumbá, que delimita aproximadamente el límite norte del dominio chaqueño. En la ciudad de Santa Cruz, igualmente en tal límite, hemos encontrado machos cantando en la tercera semana de Diciembre. Fugler (1986) encuentra en Tumi Chucua ejemplares desde Septiembre a Diciembre. De los 25 especímenes examinados por él, no dice cuántos machos y cuantas hembras hay, pero en todo caso, no encuentra hembras portando huevos en todo el período (26-IX al 10-XII de 1981). En Tumi Chucua, como en Puerto Almacén, se deja sentir una fuerte estacionalidad anual, aunque por su latitud (11°08'S/67°10'O) y condiciones generales, el contraste es menos marcado que en nuestra localidad de estudio, tanto a nivel de precipitaciones como de temperaturas. En cambio en el límite norte del Chaco Boreal, donde trabajó Gans (1960), la estacionalidad es más marcada que en Puerto Almacén, con temperaturas más extremas en ambas estaciones (Morales, 1990). Probablemente en dicha zona la reproducción se vea trasladada al verano, por ser las condiciones invernales demasiado severas, lo que en Puerto Almacén, no sucedería. No obstante, no podemos hallar una explicación satisfactoria a la ausencia de huevos en los ejemplares de Tumi Chucua, pues con más motivo allí la reproducción podría darse durante el invierno, y las hembras deberían por tanto mostrar huevos en desarrollo durante el período de estudio. Nos inclinamos a pesar que el cambio en la época de reproducción de B. paracnemis en Puerto Almacén respecto a Argentina, debe responder a un conjunto de causas entre las cuales la más importante es la permisividad del clima, y secundariamente la disponibilidad de sitios de puesta. Sabido es que la mayoría de las especies del género Bufo son oportunistas y reproductores explosivos (Cody, 1966; MacArthur y Wilson, 1976), estrategas de la "r", (Pianka, 1970; Duellman y Trueb, 1986). No obstante, en Puerto Almacén no se observa la querencia por charcas temporales y efímeras, aunque en los

años muy secos, ciertas charcas del río pueden llegar a reducirse mucho, o incluso a secarse. Pero en todo caso, B. paracnemis queda liberado de la dependencia del agua de lluvia para la reproducción, al contrario que las demás especies. Un patrón similar fue encontrado por Balinsky (1969) en Sudáfrica; la única especie de una comunidad de anfibios no dependiente de la llegada de las lluvias, fue B. regularis, por reproducirse en ríos. Aichinger (1987), encuentra en Panguana, Perú (bosque tropical estacional), que Bufo marinus, junto con Hyla boans, es la única especie que se reproduce exclusivamente en la época seca y en el río, cuando éste presenta bajos niveles, y dejando de cantar al subir el nivel.

Canto.-

El canto de B. paracnemis no pudo ser grabado. Consiste en un largo repiqueteo grave, semejante al de muchos otros bufónidos, y es emitido desde la orilla del agua, a veces estando el animal parcialmente sumergido en ella, o sobre piedras o troncos sobre la superficie.

Distribución.-

B. paracnemis es una forma próxima a B. marinus, pero con una distribución circunscrita a regiones más secas de Sudamérica. Se encuentra en las zonas chaqueñas de Argentina (Salta, Jujuy, Tucumán, Formosa, Chaco, Córdoba, Santa Fe), extendiéndose al distrito mesopotámico (Corrientes, Entre Ríos, Misiones), N de Uruguay, SE de Brasil, Paraguay, y hacia el N distribuyéndose por el E y centro de Brasil a través de los estados chaqueños y del cerrado (Matogrosso, Matogrosso do Sul, Minas Gerais) hasta las Caatingas (Bahía, Pernambuco y Piauí) (Ceí, 1980). En todo el área ocupa zonas más secas que algunos de sus congéneres, como por ejemplo en los estados de São Paulo y Río de Janeiro, donde convive con B. ictericus, pero ocupando siempre B. paracnemis enclaves más áridos (Cochran, 1955).

En Bolivia, B. paracnemis ocupa toda la región chaqueña, y se extiende hacia el O a través de las sabanas benianas hasta el piedemonte andino del departamento de La Paz, y hacia el N hasta el N de Beni y Pando. Algunas citas antiguas de piedemonte andino, pueden corresponder a esta especie o a Bufo marinus (De la Riva, 1990b). En todo caso, se trata de una especie de medios abiertos. Su presencia en medios densamente forestados como Puerto Almacén se debe a la colonización a través de los caminos hechos por el hombre y sobre todo a través de los propios ríos, que son una vía de penetración de la que no se alejan una vez han entrado en el medio forestal. Hoogmoed (1990), registra su presencia en Perseverancia; no es probable que la especie traspase Bolivia por el N alcanzando los estados brasileños de Acre y Rondonia. La gran distancia entre unos lugares poblados y otros, a lo largo de los ríos ha sido propuesta como limitante en la distribución de Bufo marinus (Lescure y Gasc, 1986).

Comentarios.-

La biología y ecología de B. paracnemis tiene muchos puntos de similitud con la de su cercano congénere, B. marinus, del cual muchos estudios se han hecho a lo largo de su dilatada (por la mano del hombre) área de distribución (Zug y Zug, 1979), pero pocos datos hay de la dieta de la especie en su área natural. Strüssman et al (1984) encontraron que B. marinus en Pará, es un consumado devorador de hormigas y termitas en las playas fluviales. Duellman (1978a), encuentra tras el análisis de 25 estómagos, 68% de ellos conteniendo hormigas, 64% coleópteros, 40% ortópteros, 8% hemípteros y 8% larvas de lepidóptero. Por su parte, B. paracnemis es una especie muy voraz, como todas las especies de Bufo; a juzgar por los enormes contenidos estomacales detectados, parece alimentarse en gran parte de duros coleópteros que proliferan alrededor de los excrementos del ganado. Un estómago analizado contenía una araña de 18 mm y 29 tenebriónidos de 19 mm. Los lugareños refirieron el caso de un gran ejemplar que fue sorprendido nada más devorar un pollito de gallina. Esta voracidad facilita el rápido crecimiento descrito para B. marinus cuyos juveniles pueden pasar de 8 mm a 120 mm en seis meses (Pemberton, 1934). Según Zug y Zug (1979) en esta especie la madurez sexual se alcanzaría a los seis meses de vida. En Puerto Almacén observamos ejemplares de B. paracnemis recién metamorfoseados y otros de 3-4 cm a finales de Octubre de 1987; en la cuarta semana de Diciembre se observaron ejemplares de alrededor de 10 cm. Durante el mes de Diciembre de 1978, se veían abundantes ejemplares de 30-50 mm y a finales de Febrero, todos los ejemplares medían 100-120 mm. Con idea de estimar el crecimiento se marcaron 5 individuos jóvenes; en B. marinus se ha descrito un cierto sedentarismo y fidelidad a los mismos refugios y zonas de alimentación (Brattstrom, 1962). Los juveniles de B. paracnemis, no parecen tan sedentarios como los adultos. Sólo se obtuvo una recaptura pero este único dato es, no obstante, revelador, pues el ejemplar pasó de una longitud de 76.4 mm y 44 g de peso, a 104 mm y 130 g en 44 días.

En tres de los ejemplares de B. paracnemis estudiados se encontraron nematodos en los mesenterios intestinales y junto a los riñones, y casi todos los ejemplares observados presentaron garrapatas; Gans (1960) encuentra en la especie garrapatas de la especie Amblyomma dissimile.

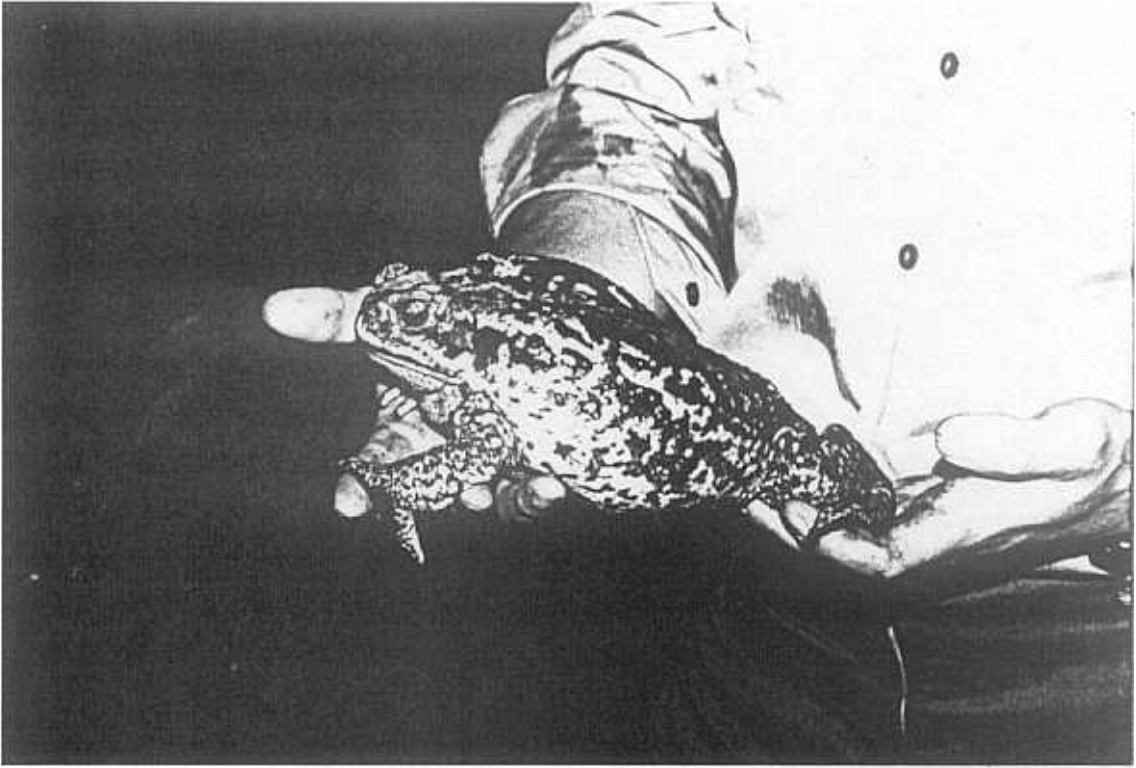


Fig. 4.2. Hembra de Bufo paracnemis de Kg de peso.

Bufo typhonis (Linneo, 1758)

Rana typhonia 1758 Linneo. Syst. Nat. Ed. 10, 1:211.

Bufo typhonis Schneider, 1799. Hist. Amphib. 1:207.

Especímenes examinados: 54 (33/21)

Comentarios taxonómicos.-

Aunque a lo largo de todo el trabajo, nos seguiremos refiriendo a la población de Puerto Almacén como perteneciente a la especie B. typhonis, la realidad es que en el futuro su nombre cambiará. En efecto, de acuerdo con Hoogmoed (1986; 1989; 1990b) bajo el nombre B. typhonis se hallan agrupadas varias especies válidas, originalmente descritas como distintas pero posteriormente puestas bajo la gruesa sinonimia de la especie, y asimismo muchas poblaciones hoy consideradas como B. typhonis, corresponden en realidad a especies diferentes aún no descritas. Una zona especialmente compleja en este sentido es la Amazonia de Perú y Ecuador. Al menos una especie aún por nombrar se halla en Bolivia. La forma panameña podría ser la misma que ocupa el occidente de Colombia y Ecuador. La especie del SE de Brasil esta por nominar. Hoogmoed (op.cit.) basa sus apreciaciones en diferencias morfológicas, ecológicas y etológicas de muchas poblaciones, y observa frecuentes los casos de simpatría entre dos o más taxa. No obstante, todas las poblaciones parecen mantener unos rasgos siempre presentes, como son la actividad diurna y nocturna, la mirmecofagia, el hábitat forestal y la reproducción explosiva.

A efectos de comparar nuestros datos con los disponibles para otras poblaciones de la "especie" en otras zonas, no entramos en distinciones de tipo taxonómico entre ellas, pero sí recalamos la necesidad de tener siempre en mente todo lo anteriormente expuesto.

Diagnosis y descripción.-

La combinación de un hocico apuntado y crestas postorbitales expandidas hacen imposible confundir a esta especie con ninguna otra en el área (Fig. 4.3 A).

Tamaño mediano. La piel de los costados se une al muslo más cerca de la rodilla que del cuerpo; piel áspera pero sin grandes verrugas; una fila de tubérculos laterodorsales. Parótidas ovaladas, algo mayores que el ojo. Crestas supraorbitales continuándose en crestas postorbitales expandidas hacia afuera alcanzando la glándula parótida. Perfil de la mandíbula inferior cóncavo, sobresaliente hacia afuera de la comisura labial. Hocico puntiagudo, retrocediendo en vista lateral. Manos sin membrana; tubérculo palmar externo grande, suboval; tubérculos supernumerarios palmares notables. Pies ligeramente palmeados; tubérculos metatarsales grandes, el interno algo mayor; tubérculos supernumerarios del pie sobresalientes, abundantes. La coloración dorsal puede ser grisácea o canela, con un diseño variable. A menudo desde el extremo del hocico parte una línea vertebral clara que puede ser fina o bastante

gruesa; a ambos lados de ésta puede haber un dibujo simétrico de manchas triangulares (diseño de "hoja seca"). También puede presentarse una barra oscura interocular. Puede haber barreado oscuro en los miembros. Sin embargo, muchos ejemplares (especialmente las hembras), presentan un color uniforme, o con pequeñas manchas oscuras dispersas. Vientre amarillento. Machos con un saco vocal gular anaranjado. El dimorfismo sexual en tamaño es bastante acusado, siendo en promedio la hembra notablemente mayor. Medidas: 49.6/59.4.

Hábitat.-

Duellman (1978a) en Santa Cecilia encuentra que sobre una muestra de 232 especímenes, el 87% estaban en bosque primario, 26 ejemplares se hallaron en bosque secundario, tres en borde de bosque y uno en un claro. Crump (1971) en Belém no observó nunca su presencia en lugares abiertos ni en borde de bosque. Heyer (1976b), en varios puntos de la Cuenca Amazónica encuentra la especie en bosque en un 98% de los casos. No se halla en medios antropógenos (Lutz y Kloss, 1952). Parece por tanto claramente establecido que B. typhoni es una especie estrictamente forestal, frecuentemente hallada en la orilla de los ríos allí donde se la encuentra, que habita sobre todo el oscuro suelo del bosque primario (ver también Toft y Duellman, 1979; Hoogmoed, 1979; 1990; Jaeger y Hailman, 1981; Duellman, 1990; Rodríguez y Cadle, 1990; Aichinger, 1991; Rodríguez, 1992).

En Puerto Almacén, B. typhoni se halló en todos los medios con excepción de los espacios abiertos, donde se vió sólo de modo excepcional, y siempre cerca del borde del bosque. Se encuentra principalmente en el suelo en bosque primario y secundario, y en las orillas del río cuando acude a reproducirse. Los porcentajes de utilización de cada medio mostrados en la Fig. 4.3 B, no responden exactamente a la realidad. En bosque primario se vió más que en ningún otro medio, aunque el 84% de las veces en que se escuchó la especie, estaba en la orilla del río (n=25), donde se oyeron hasta siete ejemplares en 300 m de orilla.

Ciclo temporal y reproducción.-

La actividad de B. typhoni es tanto nocturna como diurna, manifestándose más aquella durante el período de reproducción. La especie es frecuentemente hallada en pleno día en el suelo, y por la noche se ven individuos descansando sobre vegetación a una altura normalmente menor a un metro y medio (Duellman, 1978a). A veces ha sido considerado como una especie diurna (Rand y Myers, 1990; Rodríguez, 1992), pero asimismo la dualidad de la actividad nocturna - diurna, ha sido señalada por otros autores (Lescure y Gasc, 1986).

Se hallaron ejemplares en todo momento durante el primer año, y al menos hasta finales de Marzo del segundo. Probablemente la especie está activa gran parte del año.

El modo de reproducción es el 1 y el 2 de Duellman y Trueb, 1986, abandonándose los huevos en cordones en el agua. Se analizaron las gónadas de 21 hembras, de las cuales 14

presentaron puestas completamente maduras. Hembras con huevos en vitelogénesis se encontraron desde principios de Noviembre, y con huevos maduros desde principios de Diciembre hasta finales de Marzo, mes en el que se hallaron incluso huevos aún por madurar, lo que hace pensar en un período reproductor prolongado hasta el final de la época de lluvias e incluso más allá.

Gans (1960), a primeros de Marzo en el S de la Chiquitania observó machos cantando y en amplexus. La única hembra encontrada por Fugler (1986) en Tumi Chucua en Noviembre - Diciembre, tenía huevos. Crump (1974) y Duellman (1978a), encuentran un período de reproducción continuo en Santa Cecilia, donde no existe estacionalidad. En Buenavista, Colombia, Stebbins y Hendrickson (1959) encuentra hembras con huevos maduros en Noviembre. El cambio de patrón reproductivo anual de continuo a estacional es palpable en muchas especies a medida que nos alejamos del Ecuador. Aichinger (1987) encuentra que 9 especies con patrón continuo en Santa Cecilia, presentaban un patrón estacional en Panguana; entre ellas se hallaba B. typhonius, para lo cual dicho autor da un período de reproducción de unos seis meses, con predominio del mismo durante la época seca. En Puerto Almacén, el primer año los machos cantaron siempre tras fuertes lluvias, desde finales de Noviembre a mediados de Marzo con amplexus observados a finales de Diciembre. El segundo año cantaron desde mediados de Noviembre a finales de Marzo y se observaron parejas en amplexus a primeros de Marzo. En la primera ocasión, las parejas en amplexus estaban a las 18:30, recién caída la noche, en un pequeño arroyo de aguas rápidas y limpias, en una zona de bosque secundario, cerca de las Charcas del Puente; se hallaron hasta siete ejemplares cada cinco m de arroyo. En otra ocasión se observó la reproducción en unas charcas de carácter muy efímero que sólo se formaron tras lluvias excepcionalmente fuertes o continuadas, entre las Charcas del Potrero y el Curichi del Capibara. Raramente se oyeron cantar algunos machos en charcas más permanentes como el Curichi del Capibara o la Charca del Bosque. Wells (1979), estudiando la reproducción de la especie en Barro Colorado (Panamá), encontró que B. typhonius se reproducía en pozas de arroyos o charcas más bien permanentes, y no en charcas efímeras, como cabría esperar de un reproductor explosivo. La reproducción tenía lugar durante unos 4 meses en la estación húmeda, sobre todo desde la mitad hasta el final de ésta, resultados muy en concordancia con los obtenidos en Puerto Almacén. Rand y Myers (1990), también en Barro Colorado, consideran a B. typhonius como un reproductor explosivo en la época húmeda. Contrariamente a nuestro caso, Wells (1979) no halla una correlación evidente entre la aparición de los coros y las fuertes precipitaciones. Los coros en Barro Colorado empezaron a las 21 - 22 horas, tras la llegada durante el día de los machos al lugar. En Puerto Almacén comenzaron frecuentemente en pleno día o por la tarde, si bien es cierto que la mayor intensidad fue nocturna. Frecuentemente se oyeron en el río cantos al atardecer y luego cesaron. Los machos cantan desde tierra en la orilla, tanto en las observaciones de Wells como en las

nuestras, aunque algunos machos en Puerto Almacén fueron vistos cantando con el cuerpo parcialmente metido en el agua. Según Wells, aunque en Barro Colorado los amplexus se producían durante la noche, las parejas no entraban en el agua a poner hasta alrededor de una hora después de haber salido el sol, alcanzando un pico al principio de la tarde, tras lo cual empezaba a decaer la actividad, cesando ésta totalmente antes del anochecer, en que machos y hembras abandonaban la zona. La gran agregación reproductora de B. typhoni observada en Puerto Almacén el día 7-III-89, difirió bastante de las observaciones en Barro Colorado, ya que los amplexus se produjeron por la noche, y las puestas también. A las 11 de la mañana del día siguiente se observaron puestas semihundidas y enredadas en la vegetación, con consistencia diferente: las más recientes eran cordones bastante compactos con huevos, pero otras, depositadas hacía más horas que las anteriores, eran más laxas y con embriones en desarrollo. Los huevos median 16 mm. Wells halló algunas hembras dejando 2 puestas por estación, extremo que no hemos podido confirmar en este estudio.

La fertilidad de B. typhoni es alta; para las 14 hembras se encontró un número de huevos entre 1100 y 1900 (\bar{x} =1521) y de hasta 1.4 mm. El valor de FTO es de 39.83. Duellman (1978a) halla un rango más amplio (765-2500), pero con una media parecida, \bar{x} =1566.5 y un FTO=37.5 (valor calculado teniendo en cuenta dos hembras portando un número anormalmente bajo de huevos, de 440 y 310). No obstante, el tamaño de las hembras de la población de Santa Cecilia, es mucho mayor (\bar{x} =73.8). Crump (1974) dio un FTO de 41.67. En cuanto a los cuerpos grasos, no se observó un cambio sustancial en su desarrollo en una dirección concreta a lo largo de la estación, ni en machos ni hembras, y normalmente, su volumen era muy escaso (entre 0 y 4, pero con una mayoría de 0).

Toft et al. (1982), dan un período de 2-3 semanas de desarrollo para B. typhoni en Barro Colorado, y hallan un incremento en el número de juveniles al comienzo de la estación seca. En Puerto Almacén se encontraron juveniles recién metamorfoseados de unos 10 mm junto a un pequeño arroyo el 16-II-88. Ejemplares de unos 40 mm se hallaron en la primera y segunda semana de Septiembre del año 87. Una hembra con una longitud total de sólo 35.7 mm capturada en el mes de Abril, no mostró desarrollo alguno del ovario, lo que sugiere que se trataría de un ejemplar joven, nacido probablemente de las primeras puestas de la estación.

En resumen, B. typhoni puede ser considerado un reproductor explosivo esporádico, muy estratega de la "r", condicionado por las fuertes lluvias. No obstante, el hecho de reproducirse en el río, parece confirmar la aparente paradoja manifestada por Wells (1979) de que pese a ser un reproductor explosivo, utilice cuerpos de agua permanentes para la reproducción. Dicho autor explica el fenómeno como un posible mecanismo para eludir la depredación de los huevos por parte de las larvas de L. pentadactylus; su equivalente en Puerto Almacén, L. labyrinthicus, no se reproduce en el río, donde B. typhoni sí parece hacerlo, pero sí se hallan presentes en cambio muchas especies de peces, potenciales depredadores.

Canto.-

El canto tiene la estructura típica de muchos Bufo. Los machos lo emiten desde la orilla, con la cabeza bastante levantada Duellman (1978a) dice que en Santa Cecilia el canto consta de tres a cinco notas rápidas, de 0.15-0.20 s de duración, repetidas a intervalos de 10-15 s y con una frecuencia dominante de alrededor de 1500 Hz. Schlüter (1981) da una frecuencia dominante de 800 -2200 Hz para la población de Panguana. En la Población de Puerto Almacén, cada llamada dura 213 ms, consta de 5-6 pulsos y puede ser emitida unas 50 veces/minuto; los pulsos duran 19.4 ms, con un intervalo de unos 32 ms entre ellos; la frecuencia fundamental es de 1016 Hz y la dominante, 1568 Hz (n=3) (Fig. 4.3 C).

Distribución.-

La especie B. typhonius" (s.l.) se extiende desde Panamá a través de toda la Cuenca Amazónica, incluyendo la región del Chocó (selva de la vertiente del Pacífico en Colombia y Ecuador) y bosque atlántico del SE de Brasil (Frost, 1985; Hoogmoed, 1990b). En las laderas orientales andinas sobrepasa a veces los 1800 m. (Duellman, 1979b). En Bolivia se halla por toda la región amazónica y áreas forestales subtropicales, penetrando algo en la región chaqueña (De la Riva, 1990b; De la Riva et al., 1987). Hemos encontrado además poblaciones de gran tamaño corporal en los valles mesotérmicos, probablemente taxonómicamente distintas de la de Puerto Almacén, la cual a su vez no parece diferir de otros especímenes encontrados en la región del Chapare y del piedemonte andino cercano a Santa Cruz.

Comentarios.-

Bufo typhonius es una especie eminentemente mirmecófaga, como ha sido puesto de manifiesto por diversos autores (Duellman, 1978a; Toft, 1980; 1981; Rand y Myers, 1990; Rodríguez, 1992). Los especímenes colectados en Puerto Almacén presentaron a menudo los estómagos llenos. El examen del contenido estomacal de una hembra de 56.8 mm, reveló la presencia de 35 presas, de las cuales 25 eran hormigas de 3 especies diferentes, con un rango de tamaños entre 3 y 19 mm. El excremento de otro ejemplar contenía 30 cabezas de hormiga y un curculiónido.

Se halló la especie como presa de L. labyrinthicus y C. cornuta. Wells (1979) halla que las larvas de L. pentadactylus depredan sobre huevos de B. typhonius. No sabemos si las de L. labyrinthicus también.

Se encontraron tres ejemplares con nematodos en la cavidad peritoneal y trematodos del genero Polystoma en la vejiga urinaria. Uno presentaba los dos tipos de parásitos la vez.

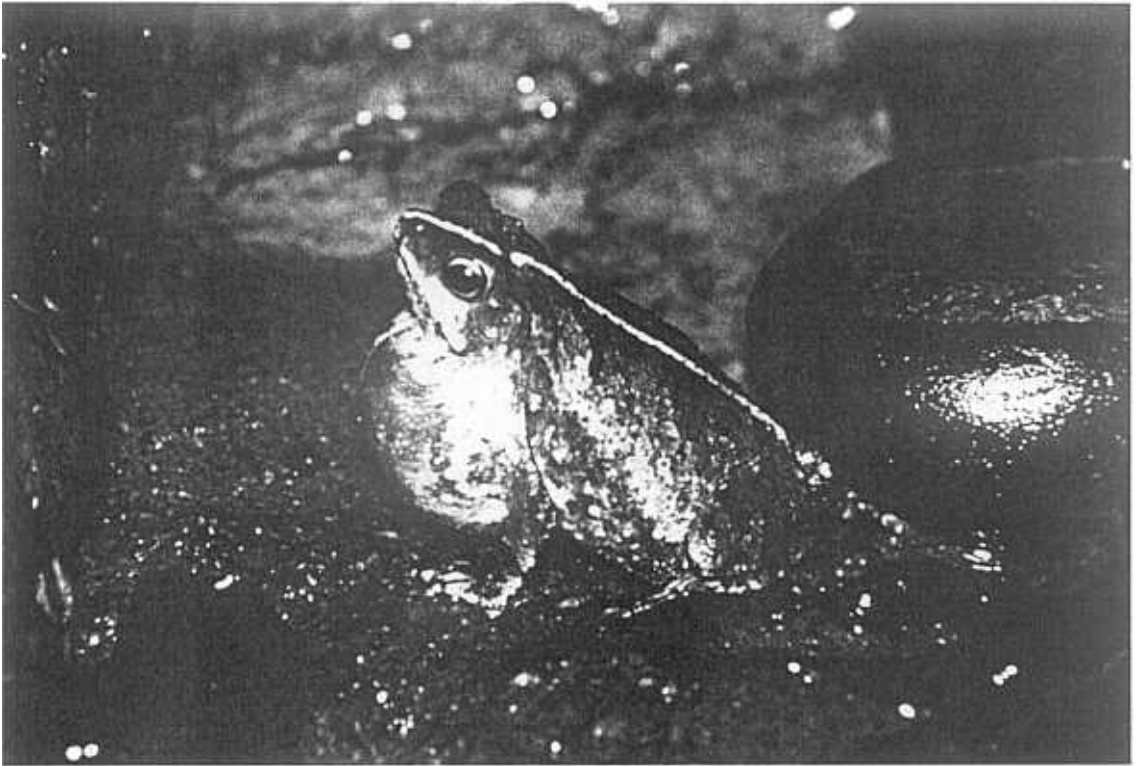


Fig. 4.3 A. Macho de Bufo typhonius cantando.

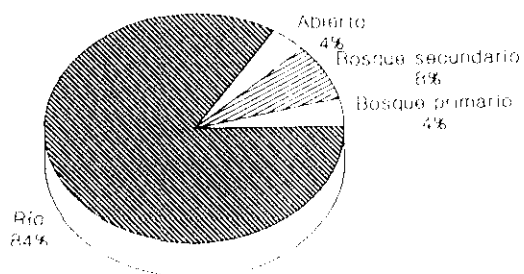


Figura 4. 3 B. Uso del macrohábitat en Bufo typhonius.

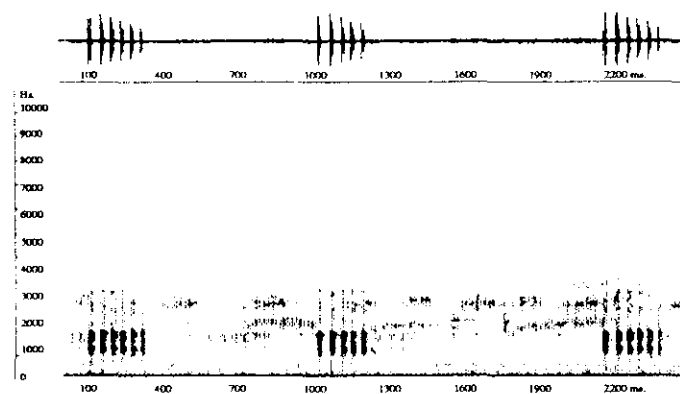


Figura 4. 3 C. Oscilograma y audioespectrograma de Bufo typhonius.

Epipedobates pictus (Bibron in Tschudi, 1848)

Hylaplesia picta Bibron in Tschudi, 1838. Classif. Batr.:28

Epipedobates pictus Myers 1987. Páp. Avuls. Zool. S. Paulo 36(25):302

Nº ejemplares: 28 [17 (1 del P.N. Amboró, Santa Cruz, 1 de Yungas de Cochabamba)/ 11 (2 de Yungas de Cochabamba, 2 P.N. Amboró, 1 Paractito, Cochabamba)]

Comentarios taxonómicos.-

Las poblaciones de Bolivia, con excepción de las del NO del departamento de La Paz y O de Pando (que quizá pertenezcan a otra especie aún por describir), corresponden a la subespecie nominal, E. p. pictus (Lutz, 1952). Sin llegar al extremo de prudencia recomendado en la especie anterior, las comparaciones efectuadas con los datos de otros autores deben tomarse teniendo en cuenta que, dada su gran área de distribución y variabilidad, posiblemente más de una especie se halle comprendida bajo el nombre de E. pictus (Silverstone, 1976; Lutz, 1952).

Diagnosis y descripción.-

Es el único dendrobátido de la zona (Fig. 4.4 A) y su diseño y coloración le hace confundible únicamente con Lithodytes lineatus, el cual carece de escudetes dérmicos sobre las falanges terminales de los dedos, posee piel más rugosa, tamaño mayor, manchas rojas en los muslos y un diseño ventral distinto.

Aspecto grácil y miembros finos. Hocico ligeramente sobresaliente. Tubérculo metatarsal externo ovalado, interno redondeado. Sin membrana interdigital en manos y pies. Dorso ligeramente rugoso, pardo oscuro o negro, con dos rayas laterodorsales amarillentas, finas, que continúan por la cabeza hasta unirse en la punta del hocico. Otra raya de igual color recorre el labio inferior y entra en la cara anterior del brazo. Los miembros son dorsalmente pardo-verdosos. Vientre y cara ventral de los miembros negros con manchas azul-grisáceo. Manchas anaranjadas en la axila, zona proximal de la cara anterior del muslo y en la cara interna de la tibia. Iris negro. Machos con saco vocal negro. Medidas: 26.0/29.0.

Hábitat.-

Se trata de una especie eminentemente forestal, hallada preferentemente en el suelo del bosque primario y secundario del tipo A, aunque también se hallaron ejemplares en el de tipo B, y en una ocasión se encontró un ejemplar en una mancha de buena cobertura vegetal en los potreros, entre bromelias espinosas. También se halla en bordes de bosque y de los caminos y cerca de la orilla de los ríos. Parece huir más de la falta de cobertura arbustiva que de la proximidad de espacios abiertos propiamente dichos. Se suele encontrar directamente en el

suelo, o encaramado en la vegetación hasta a medio metro del suelo. Nuestras observaciones concuerdan con Duellman (1978a) quien lo halla siempre en bosque primario o secundario o en borde de bosque y con Heyer (1976b) que encuentra la especie un 72% de las veces en bosque primario, un 28% en secundario y nunca en hábitat abierto. Dichas observaciones concuerdan también con Stebbins y Hendrickson (1959), Fugler (1986), Hoogmoed (1979), Toft y Duellman (1979), Rodríguez y Cadle (1990), Aichinger (1991) y Rodríguez (1992).

En Puerto Almacén se localizaron hasta tres ejemplares a lo largo de 450 m de transecto lineal, y cuatro machos en una extensión aproximada de 5000 m² de bosque secundario. Rodríguez (1992) da densidades de 1.6 machos/Ha y 3.12 individuos/ Ha.

Ciclo temporal y reproducción.-

Como ya ha sido manifestado por todos los citados autores que han trabajado con la especie, su actividad es exclusivamente diurna. Hemos podido observar machos cantando hasta que anochece definitivamente y empezando de nuevo a hacerlo con el más leve atisbo de la luz del amanecer. Respecto al ciclo anual, no podemos asegurar si la especie es activa en Puerto Almacén durante todo el año. Lo más probable es que no, puesto que el 7-IX-87 se hallaron ejemplares en pleno día bajo un tronco cerca de la orilla del río, donde encontrarían un microclima más húmedo, ya que en esa época el suelo del bosque estaba seco.

Durante toda la estación de lluvias, se encontró actividad uniforme de machos cantando, el primer año hasta el 3-IV y el segundo hasta el 20-III, pero es probable que estas fechas respondan simplemente a la última vez que se oyó la especie, pero no que realmente dejara de hacerlo. Duellman (1978a), da un período de reproducción continuo en Santa Cecilia, e incluso Aichinger (1987) en Panguana, donde la estacionalidad es marcada, halla machos cantando durante todos los meses del año, aunque incrementando su actividad ya al final de la estación seca. Lo que es seguro es que la especie sólo se reproduce en Puerto Almacén durante la estación lluviosa.

Los dendrobátidos no realizan amplexus cerca del agua (o no lo hacen en absoluto), ya que los huevos son depositados en tierra, donde son defendidos y protegidos de la deshidratación; de ellos nacen larvas que serán transportadas en el dorso del macho o de la hembra, según la especie, y son abandonadas en cuerpos de agua (modo 14 de Duellman y Trueb 1986). Estos, pueden ser reducidos, como por ejemplo, acúmulos de agua en agujeros entre raíces, sobre grandes hojas muertas, pequeños charcos, e incluso el interior de cáscaras de frutos como las cápsulas vacías de la "castaña" (Bertholletia excelsa), una vez que están en el suelo y se llenan de agua de lluvia (Caldwell y Myers, 1990) (para una revisión del cortejo, apareamiento, reproducción y cuidado parental en Dendrobatidae, ver Duellman y Trueb, 1986 y Weiygoldt, 1987). No obstante, según Aichinger (1991b), E. pictus libera las larvas en charcos, lo que concuerda también con las observaciones de Rodríguez (1992). De acuerdo con

Myers (1987), en el género Epipedobates hay amplexus cefálico. En E. pictus es el macho el portador de las larvas (Silverstone, 1976; Weygoldt, 1983) aunque Aichinger (1991b) halla alguna hembra también portadora. En Puerto Almacén, el primer año se colectaron hembras con huevos maduros a finales de Enero, y el segundo, entre el 19 de Diciembre y el 16 de Febrero. El primer año se hallaron machos transportando larvas entre el 14-II y el 14-III, y el segundo, entre el 26-XII y el 25-I; también se observó otro el 26-XII-89. Las larvas (descritas por Lescure, 1976) no eran en ningún caso transportadas ordenadamente, es decir, con todas las cabezas en la línea dorsal del macho, y las colas pendiendo hacia los flancos, como se ha registrado para otras especies, sino más bien en un agregado desordenado; esta observación no concuerda con lo expuesto por Lescure (1976; 1980), quien describe un ejemplar transportando siete larvas en la forma ordenada indicada. Silverstone (1976), indica que las larvas transportadas se hallan en estadio 24-25 de Gosner (1960).

De las 14 hembras observadas, 13 presentaron huevos en número entre 11-21. En las hembras examinadas de Puerto Almacén se presenta un fenómeno interesante. En cuatro de ellas, dos del 30-I-88, una del 19-XII-88 y una del 1-II-89, hay huevos pigmentados en el ovario, en cuatro estadios claramente diferentes presentándose simultáneamente en cada ejemplar: en primer lugar, huevos grandes (hasta 1.9 mm.), virtualmente maduros en número entre 17 y 21; en segundo lugar, huevos medianos en número de 9-15; en tercer lugar, huevos pequeños, en número entre 20-45; por último, un alto número indeterminado de pequeños huevos atrésicos blancos. Otra hembra ya del 16-II-89, presenta 13 huevos grandes y 21 medianos y no presenta pequeños. Esto nos hace pensar en la posibilidad de que las hembras hagan al menos tres puestas durante la estación lluviosa en Puerto Almacén. La última hembra tendría sólo ya dos puestas por hacer. Esto concuerda con lo expuesto por Weygoldt (1987), quien manifiesta que las hembras de E. pictus depositan puestas de 20-30 huevos, de 1.5 mm de diámetro y que una misma hembra puede hacer puestas distintas con intervalos de 15 días (dentro de los Dendrobatidae, Weygoldt considera a E. pictus como un estratega "r"). En los cinco ejemplares examinados de la región mucho más húmeda del Chapare, P.N. Amboró y los Yungas de Cochabamba, no se observó nunca la tercera categoría de huevos. El mayor número de huevos del tercer estadio seguramente se verá reducido y no todos llegarán a madurar. Por tanto aquí no somos consecuentes con el criterio general de usar el complemento ovárico completo como medida de la fertilidad, pero creemos que la clara estratificación en el tamaño de los huevos justifica la excepción, y a efectos de cálculo del FTO se tiene en cuenta sólo el número de huevos maduros. La fertilidad de E. pictus es como vemos muy baja (11-21 huevos; $\bar{x}=16.6$; $n=14$; $FTO=1.17$), como corresponde a un estratega extremo de la "K" (en el contexto de los anuros), con inversión parental altísima. Duellman (1978a), encuentra una fecundidad ligeramente mayor (20-24 huevos; $\bar{x}=22.5$; $n=45$), y diámetro del huevo de 2.1 mm (un parámetro en el que es fácil diferir si las mediciones no se hacen en idénticas condiciones), y

por tanto, un FTO algo mayor (1.7); Crump (1974) da un rango de número de huevos de 6-31, (\bar{x} =18) y un FTO=1.6 y expone que en esta especie se halla una notable correlación entre tamaño de la hembra y fecundidad, como corrobora Aichinger (1991b).

Los cuerpos grasos se presentaron tanto en machos como en hembras siempre poco desarrollados (entre 0 y 2), salvo un macho del 14-III-88, con CG=4. Se vieron un total de siete machos portando larvas, y en cuatro de ellos éstas se pudieron contar, oscilando el número entre 10 y 14 (n=12). Otros datos para la misma especie, reportan ejemplares transportando larvas en número de cuatro a ocho (Silverstone, 1976) y siete (Lescure, 1976); por su parte, Aichinger (1991b), halla de 2 a 16 larvas (\bar{x} =9.3; n=9). Aunque trabajemos con muestras pequeñas, este número algo menor al de huevos maduros, puede responder a la pérdida de larvas en el caso de las puestas más elevadas, pues contrariamente a otros dentrobátidos en que los renacuajos se adhieren fuertemente al dorso del progenitor, en E. pictus no ocurre así y de hecho las larvas "desmontan" y se pierden al menor roce al capturarlos, como ya había sido hecho notar por Weygoldt (1987). Aichinger (1991b) manifiesta que en E. pictus, probablemente debido a su mortalidad, el número de larvas transportadas es un 38% menor que el de huevos maduros. Weygoldt (1987) expone que en esta especie, el macho puede atender más de una puesta simultáneamente durante, dos o tres semanas, y que las larvas son llevadas rápidamente al agua tras la eclosión. Aichinger (1991b) dice que el período de transporte, que se suele producir tras fuertes lluvias, es de unas pocas horas. Posiblemente haya una relación directa entre el período que las larvas pasan sobre la piel del dorso del adulto, y el grado de fijación a ésta que pueden alcanzar.

Canto.-

Los machos emiten el canto a cualquier hora del día, desde el suelo, desde vegetación baja o desde ramas o troncos caídos, pero siempre bajo una notable cobertura arbustiva. Parece haber una mayor actividad de canto en las últimas horas de la tarde, y la lluvia parece ser estimulante. La llamada consiste en una sucesión rápida de notas tonales "pit-pit-pit-pit-pit". que puede recordar al canto de un grillo. Cada nota tiene una duración de 29 ms, con una frecuencia fundamental de 1963 Hz y una dominante de 3937 Hz, y con potencia en 7843 Hz; el ritmo es de 241 llamadas/minuto, con un espacio entre ellas de 226 ms (n=7) (Fig. 4.4. B). Schlüter (1980a) en Panguana, da unos datos parecidos, con una frecuencia fundamental de 1900-2500 Hz, una dominante de 4000-4700 Hz y una armónica potente en 6700-7500 Hz; los parámetros temporales mostrados en su sonograma también parecen estar de acuerdo con los nuestros.

La única especie con un canto parecido en Puerto Almacén es Adenomera hylaedactyla, cuyo sonido es más metálico.

Distribución.-

Epipedobates pictus se distribuye por toda la región Guayanesa (Surinam, Guyana, Guayana Francesa), S y E de Venezuela, las regiones amazónicas de Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, y gran parte de la Cuenca Amazónica en Brasil al N de los 20° S (Silverstone, 1976; Frost, 1985). En Bolivia, la especie se halla en toda la región amazónica, tanto en zonas húmedas como semihúmedas, siempre que haya cobertura forestal (De la Riva, 1990b) y la hemos hallado hasta a 1000 m de altitud en las laderas andinas de Cochabamba. La especie E. flavopictus (Lutz, 1925) se halla en la región sudoriental del país, y fué erróneamente incluida como E. pictus por De la Riva (1990b).

Comentarios.-

Como todos los Dendrobatidae, E. pictus es un buscador muy activo de alimento, que consume un gran porcentaje de hormigas (Toft, 1980; Rodríguez, 1992). Silverstone cita varios tipos de pequeñas presas encontradas en dos estómagos, prevaleciendo las hormigas y termitas. Duellman (1978a) encuentra un 60% del volumen de presas constituido sólo por hormigas. El contenido estomacal de una hembra procedente de los Yungas de Cochabamba, reveló 35 presas, de las cuales 34 eran hormigas. Ejemplares en cautividad aceptaron bien cochinillas, termitas y larvas de dípteros.

No se sabe nada del comportamiento territorial de E. pictus, que supuestamente ha de tener (Weygoldt, 1987). En una ocasión encontramos dos machos en pleno "combate sonoro". El macho dominante, que perseguía al otro, emitía cuatro notas seguidas a intervalos variables, en lugar del canto típico. Toft (en Crump, 1974), cita la existencia de combates territoriales entre machos observados en Perú.

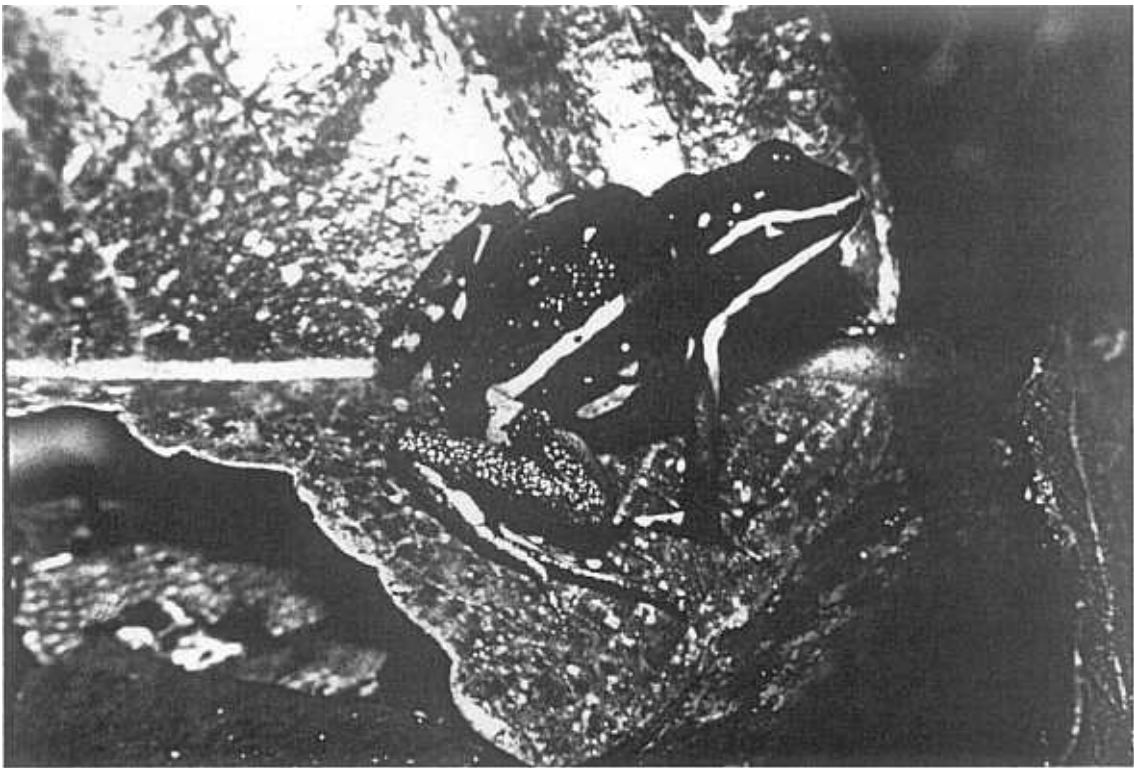


Fig. 4.4 A. Ejemplar de Epipedobates pictus portando larvas.

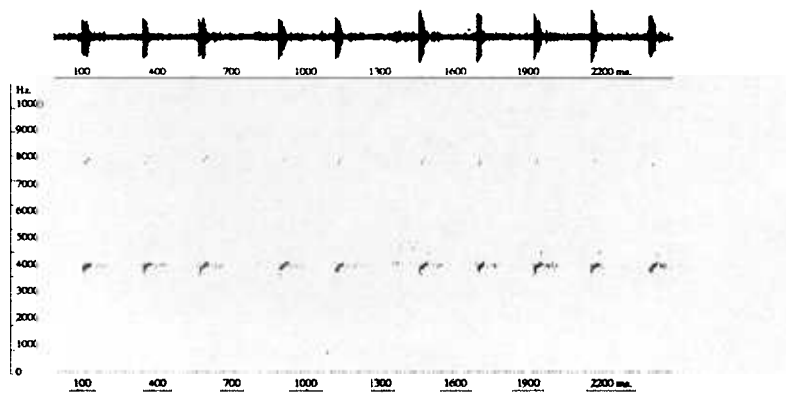


Figura 4. 4 B.Oscilograma y audioespectrograma de Epipedobates pictus

Ceratophrys cornuta (Linneo, 1758)

Rana cornuta Linneo 1758. Syst. Nat. ed 10; 1:212

Ceratophrys cornuta Peters 1872. Monatsb. Akad. Wiss. Berlin: 204

Ejemplares examinados: 10 (5/5)

Diagnos y descripción.-

Es una especie inconfundible por su cabeza anchísima y párpado superior con un cuerno dérmico (Fig. 4.5 A).

Cuerpo robusto. Cabeza más ancha que la mitad de la longitud hocico-ano, muy osificada. Narinas más cerca del ojo que del hocico. Crestas supratemporales marcadas bajo la piel. Dientes en la mandíbula superior muy notables. Piel con verrugas, especialmente sobresalientes en los costados, y crestas dérmicas de forma irregular a ambos lados del centro del dorso. Vientre rugoso. Manos sin palmear. Tubérculo palmar externo grande, aplastado y redondeado, el interno subrectangular, presentando en el macho callosidad nupcial en su borde exterior; dicha callosidad se presenta también en el primer dedo de la mano, que es más largo que el segundo. Tubérculo metatarsal interno grande, ovalado; sin tubérculo metatarsal externo. Pliegue tarsal marcado. Cuarto dedo del pie con membrana hasta el extremo. Machos de color beige con manchas pardas longitudinales irregulares. Dos bandas pardas desde los ojos al extremo del hocico pasando por las narinas. Barras de igual color sobre el labio. Miembros con barras gruesas transversales. Saco vocal gular grande, oscuro. Hembras con parecido diseño sobre fondo verde, y no presentando barras sobre los labios. Medidas: 77.2/102.6.

Hábitat.-

Se encontró sólo en el suelo de bosque primario (100%; n=3) (Fig. 4.5 B), como concuerda con las observaciones de otros autores (Duellman, 1978a; Hoogmoed, 1979; Toft y Duellman, 1979; Rodríguez y Cadle, 1990; Zimmermann y Rodríguez, 1990; Aichinger, 1991; Rodríguez, 1992). Todos nuestros ejemplares excepto uno se hallaron durante la agregación reproductora en la Charca del Bosque. Un juvenil fué hallado en el suelo a unos 50 m de la misma. No parece ser una especie común en ninguna parte, y en Puerto Almacén representa sólo el 0.10% de las observaciones totales de especies. Además de no ser abundante, pasa muy desapercibida dada su poca movilidad. Su presencia es detectable buscando los ejemplares con linterna en el suelo del bosque por la noche, ya que a menudo se hallan semienterrados entre la hojarasca, con sólo los ojos o parte de la cabeza fuera, y pueden ser localizados por el brillo de aquellos.

Ciclo temporal y reproducción.-

Se trata de una especie nocturna, aunque puede acudir a reproducirse a las charcas durante el día, y de hecho, Zimmermann y Rodríguez (1990) manifiestan que probablemente la especie presente también algo de actividad diurna.

En Puerto Almacén, probablemente pase la estación seca inactivo, oculto entre la hojarasca del suelo. Al menos en el primer año, se hallaron ejemplares a fines de Diciembre y a mediados de Marzo. Los datos para comparar con otros trabajos son pocos. Duellman (1978a) sólo halló un ejemplar en Santa Cecilia. Aichinger (1987), da un período de reproducción de dos meses durante la estación lluviosa en Panguana. Ceratophrys cornuta tiene un modo generalista de reproducción, con huevos depositados en charcas (modo 1 de Duellman y Trueb, 1986).

En Puerto Almacén se comportó como un reproductor explosivo con una sola sesión de reproducción. En ambos años, tal sesión se inició el 28 de Diciembre, tras la primera lluvia lo suficientemente fuerte como para que se formase la Charca del Bosque. El 28-XII-87 llovió toda la noche y parte del día hasta un total de 68 l/m². La Charca del Bosque, inexistente hasta entonces, se llenó hasta una profundidad máxima de 50 cm. A las 16:00 se vieron dos parejas en amplexus, y dos machos y dos hembras por separado. Por la noche no se visitó el lugar, pero presumiblemente seguirían reproduciéndose. El 28-XII-88, llovieron 24 l/m², y la charca se llenó con unos pocos cm de agua. Por la noche había parejas en amplexus y la actividad reproductora se prolongó también a la noche siguiente. Nunca más se volvieron a observar. Tras lluvias muy fuertes acaecidas el 14-III-88, se encontró una hembra en el mismo lugar, y según nos comunicaron había otro ejemplar al lado. Lamentablemente, no pudimos observar si se habían producido amplexus, pero nos inclinamos a creer que no, en virtud de lo observado el segundo año y del estado de las gónadas de la hembra en cuestión. En el año 89 la estación lluviosa comenzó fuerte, se llegó a Puerto Almacén el día 22 de Diciembre, y la Charca del Bosque rebotaba por el camino, cubriendo alrededor de 1.5 m en el centro. Se hallaron entonces larvas de C. cornuta bastante desarrolladas, con grandes patas traseras, de modo que la noche o noches de reproducción se habían adelantado bastante respecto a los años anteriores. Presumiblemente, las hembras deben portar huevos listos para poner desde poco después de empezada la estación lluviosa, estando así preparadas ante la primera lluvia fuerte de Diciembre. Las cuatro hembras colectadas en los días de reproducción presentaron huevos en útero, y ovario con algunos atrésicos y otros aparentemente en vitelogénesis, pero que probablemente degenerarían posteriormente. La hembra del 14-III-88, presentaba el ovario sólo con restos de huevos atrésicos. En todos, machos y hembras, los cuerpos grasos presentaron un desarrollo moderado, con valores de 2-4.

Ceratophrys cornuta es un estratega de la "r". que se reproduce en charcas temporales y tiene una fertilidad alta. El número de huevos osciló entre 1350-2000 (\bar{x} =1784.3; n=3). De una hembra con 650 huevos en útero, no se contó el número total, que se hallaba también repartido en oviductos, ovario y cavidad del cuerpo. Los huevos miden 2.4 mm y el FTO es alto, de 43.0. La puesta reportada por Duellman (1978a), de 1750 huevos, concuerda con nuestros datos y sólo el tamaño del huevo es menor, lo que le ocasiona un FTO más bajo, de 32.0. Aichinger (1985) halla en Panguana una sola hembra con 2270 huevos de 2.0 mm y 97 mm de longitud cabeza - cuerpo, con lo cual su FTO es de 46.8. En Puerto Almacén está claro que todo el esfuerzo reproductor es invertido en una única y copiosa puesta. Probablemente en zonas no estacionales como Santa Cecilia, haya más de una puesta anual.

Pocos datos hay sobre la duración del desarrollo. Las larvas de Ceratophrys son carnívoras obligadas (Heyer et al., 1975). Las larvas observadas en Puerto Almacén en Diciembre del 89 estaban devorando a otras, indeterminadas, en la Charca del Bosque. Un joven de unos 35 mm fue hallado cerca de este lugar el 29-III-89.

Canto.-

El canto de esta especie, emitido tanto de día como de noche, consiste en un pitido pulsado. Schlüter (1980b), manifiesta que C. cornuta canta sólo por la noche, excepto durante "conciertos" masivos en compañía de ciertas especies de microhílidos, que se prolongan durante 36 horas (Schlüter, 1980b; 1980c; 1987). Dicho autor encuentra una frecuencia fundamental entre 1400-2200 Hz, y una duración de 0.8 s, datos en concordancia con los registrados en Puerto Almacén, donde se obtuvo una sólo grabación (Fig. 4.5 C). Los machos cantaban desde troncos flotantes o emergentes sobre el agua. La nota, compuesta de 94 pulsos emitidos a razón de 91.8/s, duró 1026 ms, con una frecuencia fundamental de 2175 Hz y una dominante de 4321 Hz.

Distribución.-

Es la especie con más amplia distribución del género. Se halla en toda la región amazónica de Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y las Guayanas (Lynch, 1982; Frost, 1985). En Bolivia ocupa las zonas forestales amazónicas húmedas y subhúmedas (De la Riva, 1990b). Puerto Almacén representa una localidad cercana al límite S de su distribución.

Comentarios.-

Ceratophrys cornuta es una especie carnívora que se alimenta básicamente de otros anfibios (Duellman 1978a; 1990; Duellman y Trueb, 1986). Una de las hembras capturadas vomitó dos ranas, una de ellas una Scinax rubra, y la otra no se pudo identificar. De tres estómagos analizados, uno estaba vacío y otro contenía una araña, una hormiga y dos termitas, pero es probable que dichas presas proviniesen a su vez de los estómagos de las ranas ingeridas; el tercero presentó una pareja de Hyla acreana todavía en amplexus.

El joven capturado el 29-III-89, devoró durante su transporte en una bolsa de tela a un joven L. wagneri y a un joven de H. bifurca. En cautividad, un ejemplar se comió una S. rubra e incluso llegó a comerse algunos B. typhonius y B. paracnemis.

Se hallaron nematodos en el estómago de un ejemplar.





Fig. 4.5 A. Hembra adulta de Ceratophrys cornuta.

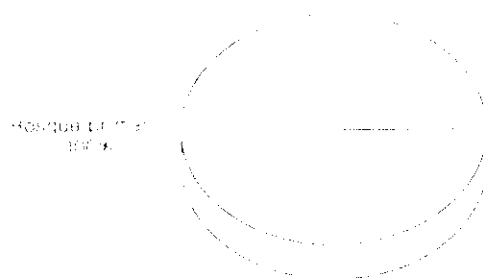


Figura 4. 5 B. Uso del macrohábitat en Ceratophrys cornuta.

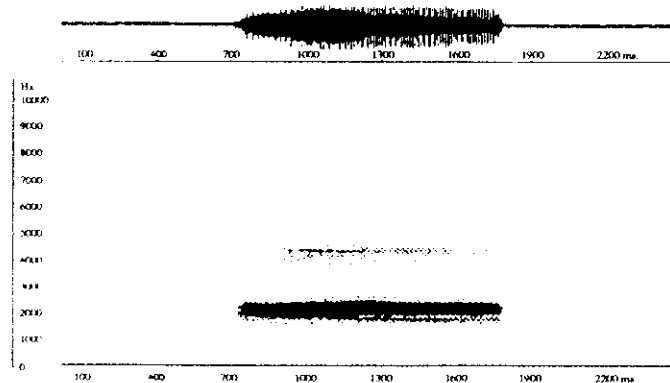


Figura 4. 5 C. Oscilograma y audioespectrograma de Ceratophrys cornuta.

Adenomera hylaedactyla (Cope,1868)

Cystignathus hylaedactylus Cope, 1868. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 20: 115

Adenomera hylaedactyla Heyer, 1974. Contr. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co.253: 38

Ejemplares examinados: 20 [16 (1 de las Lajas, 12 Km al N de Puerto Almacén) / 4 (1 de las Lajas)]

Comentarios taxonómicos.-

El género Adenomera, pese a contener solamente seis especies, presenta graves problemas de identificación, dada su gran variabilidad intraespecífica e intrapoblacional. A pesar de profundos estudios llevados a cabo sobre la taxonomía, variación y relaciones filogenéticas del género (Heyer, 1973; 1974b; 1977b), no está, ni mucho menos, puesto el punto final a la solución de tales problemas, que probablemente sólo llegue de la mano de estudios basados en rasgos no morfológicos externos, como los cromosomas y el canto (Heyer, 1984). Heyer (1973) definió dos "especies no dimensionales" (para una explicación de este concepto, ver Gans, 1959; 1966) viviendo simultáneamente en seis grandes áreas de Sudamérica. En el caso de Bolivia, al menos en una localidad (Buenavista, Santa Cruz) se hallarían las dos en simpatria. Para estas dos especies, designadas en principio como I y II, Heyer (1973), en el área amazónica que nos interesa, halla disponibles respectivamente los nombres de Cystignathus hylaedactylus y Leptodactylus andreae, transferidos más tarde por él mismo (1974b) al género Adenomera. La primera sería una especie con las yemas de los dedos no expandidas, mayormente nocturna y de formaciones abiertas, mientras que A. andreae tendría puntas de los dedos expandidas, y sería diurna y habitante del suelo del bosque (Heyer, 1977b). La población de Adenomera de Puerto Almacén, tras su comparación con ejemplares de la colección del Museo de Zoología de São Paulo y contrastadas sus características morfológicas con todos los datos bibliográficos disponibles, fué identificada, con reservas y no sin dificultades, como A. hylaedactyla. Otras poblaciones fueron observadas en otras localidades, como Asunción (Paraguay), Santa Cruz y Buenavista, las cuales tenían en común un canto semejante entre sí y ligeramente distinto al de los especímenes de Puerto Almacén, además de ser éste emitido por los machos en zonas casi anegadas o en la proximidad inmediata de charcas, conducta jamás observada en Puerto Almacén. A efectos de esta discusión, conviene adelantar aquí que el modo de reproducción del género, considerado una sinapomorfía, consistiría en la deposición de pocos huevos, pero grandes y ricos en vitelo, en el interior de un nido de espuma, construido en un agujero en tierra y en el cual las larvas se desarrollarían hasta completar la metamorfosis, sin pasar por tanto por una fase acuática de alimentación activa (modo 22 de Duellman y Trueb, 1986) (Lutz, 1947; Heyer, 1973; Heyer y Silverstone, 1969; Heyer, 1969). Los ejemplares observados en Buenavista, de mayor tamaño que los de Puerto Almacén y con ciertas diferencias morfológicas, fueron identificados, por

exclusión como A. andreae, aunque se consideró que por las razones expuestas por Heyer (1973), no serían conespecíficos con los de Paraguay, sino simplemente pertenecientes ambos a la "especie no dimensional" II. Se descubrió que su fertilidad, con puestas de 45-103 (x 64; n=5) huevos, estaba muy por encima de lo descrito para cualquier especie de Adenomera, y por si esto fuera poco, el nido no era realizado en tierra, sino junto al agua, de un modo idéntico al de las especies de Leptodactylus del grupo fuscus, y de hecho las larvas presentaban estructuras bucales desarrolladas. Como medio de confirmar las identidades de estos ejemplares de Buenavista y la de los de Puerto Almacén, se remitieron muestras de las dos poblaciones a la Smithsonian Institution, con el descorazonador resultado de que ambas fueron determinadas como A. hylaedactyla. Obviamente se ha incurrido en un error, pues dos especies con canto y biología reproductiva diferentes están implicadas en la muestra total. Nos inclinamos a creer que la población de Puerto Almacén corresponde realmente a A. hylaedactyla, mucho más distribuida en Bolivia que A. andreae (Heyer, 1974b). No obstante, frente a tanta confusión no queda más remedio que ser prudentes. Además, como se ha dicho, los ejemplares de Buenavista y los de Paraguay comparten algunas características y A. hylaedactyla habita en Paraguay, pero no A. andreae (Frost, 1985). Como el propio Heyer (1984) reconoce, "the status of the slender toed, open formation associated species is unresolved..." y probablemente bajo el nombre de A. hylaedactyla, se halle más de una especie.

Diagnosis y descripción.-

En el área, sólo se podría confundir con juveniles de Leptodactylus pero todos excepto L. wagneri tienen dos cordones dorsolaterales; A. hylaedactyla carece además de una barra clara interocular y no tiene el primer dedo conspicuamente más corto que el segundo ni rebordes en los dedos de los pies (Fig. 4.6 A).

Tamaño pequeño. Piel lisa pero con pequeños tubérculos longitudinales, especialmente conspicuos en el costado, sobre la ingli; piel ventral lisa. Hocico apuntado, especialmente en los machos, sobresaliendo por encima de la mandíbula inferior. Tímpano aproximadamente dos tercios del diámetro del ojo. Manos y pies sin membrana. Tubérculo palmar externo grande, redondeado, el interno menor y ovalado. Tubérculos metatarsales pequeños, de tamaño similar, redondeados. Tubérculos subarticulares de manos y pies redondeados, simples, muy conspicuos. Diseño variable. Color gris o pardo con o sin una banda ancha clara vertebral; manchas oscuras difusas dispersas por todo el cuerpo, que pueden formar barreado en las extremidades. Machos con dos sacos vocales internos. Medidas: 23.9/ 25.8.

Hábitat.-

En Puerto Almacén, A. hylaedactyla ocupa todos los medios terrestres, desde el bosque primario a los potreros, en los cuales se ubica siempre junto a matas que le ofrezcan una mínima

cobertura. La categoría de A. hylaedactyla como especie de medios abiertos no está tan clara. Aunque Heyer (1976b), da un 100% de presencia en tal hábitat, y Zimmermann (1983) también, otros autores la sitúan en bosque primario o secundario y borde de río (Lutz y Kloss, 1952; Hoogmoed, 1979; Toft y Duellman, 1979; Rodríguez y Cadle, 1990; Aichinger, 1991). Crump (1971), estudia bajo el nombre de Leptodactylus marmoratus lo que en realidad correspondía a A. hylaedactyla y a A. andreae en Belem (Heyer, 1973), y siempre lo halló en bosque primario, bien "Varzea" o "Tierra Firme". Hoogmoed (1990a), halla Adenomera sp. (supuestamente A. hylaedactyla) en Perseverancia, en bosque primario y en bosque inundable. Rodríguez (1992) la considera una especie de bosque pero que se reproduce en zonas abiertas. Ni si quiera en los casos de simpatría estricta con A. andreae, se ha indicado una segregación espacial a nivel de macrohábitat (Rodríguez y Cadle, 1990; Duellman y Salas, 1991) tal como era indicado por Heyer y Maxon (1982a). Pese a nuestra observación de A. hylaedactyla medrando en espacios abiertos por el hombre, Aichinger (1991a), dice que esta especie es excluida de las tierras transformadas para cultivos. En Puerto Almacén hasta 35 especímenes se hallaron en 450 m de transecto lineal en bosque secundario de tipo B y es una especie bastante común.

Ciclo temporal y reproducción.-

Se trata de una especie tanto diurna como nocturna, como ya ha sido indicado por otros autores (Duellman, 1989; 1990; Rodríguez y Cadle, 1990; Duellman y Salas, 1991). No obstante, Heyer (1977b) manifiesta que es una especie diurna, mientras que Rodríguez (1992) la considera nocturna. A principios de la estación lluviosa, los machos cantan sobre todo antes del anochecer, pero después cantan incluso en las horas centrales del día, con sol fuerte. En cambio, esta actividad decae mucho e incluso cesa por completo en las noches de mucha luminosidad.

Adenomera hylaedactyla presenta actividad en Puerto Almacén durante toda la estación lluviosa. El primer año los machos empezaron a cantar a finales de Octubre, con las primeras lluvias y al menos lo hicieron hasta primeros de Marzo, y el segundo año cantaron durante todo el período de nuestra estancia allí. Aichinger (1987) da una duración del período reproductor en Panguana de alrededor de ocho meses, centrado alrededor de la estación húmeda, fuera de la cual apenas se oyeron cantos. Hoogmoed, (1990a) encuentra Adenomera sp. en Perseverancia en la época seca.

Hembras con huevos maduros se capturaron los días 31-X-87, 25-II-89 y 25-XII-89. De las cuatro hembras examinadas, dos mostraron muchos huevos atrésicos (100 y 120) o en vitelogénesis y entre ellas, una no presentó huevos grandes que permitan inferir cuántos constituirán la puesta, aunque la otra sí. De este modo, hallamos en tres hembras huevos maduros en número de 7, 17 y 18, con un diámetro de hasta 2.6 mm. Si consideramos sólo las

dos hembras de más huevos, pues no sabemos el tamaño final de puesta de la que sólo presenta siete huevos, el $FTO=1.86$. Considerando las tres puestas, el $FTO=1.48$, y A. hylaedactyla se presenta así como el extremo del continuo "r - K", dentro de la comunidad de Puerto Almacén. Es un valor semejante al dado por Duellman (1978a) para A. andreae, de 1.0, especie que presentó un número de huevos entre 6 y 16 ($x=8.7$; $n=12$); no obstante, valores de FTO más bajos fueron presentados en Santa Cecilia por otras especies de anuros, especialmente de Eleutherodactylus, ausentes de Puerto Almacén. Respecto a los cuerpos grasos, tanto machos como hembras presentaron en todo momento $CG=0$, excepto un macho de mediados de Marzo del 88, con $CG=3$.

Aichinger (1985), cita puestas de 14 huevos de 3.0 mm de diámetro en Panguana, y Hödl (1990), puestas de entre 9 y 12 huevos. El 25-II-89 se halló un nido de reciente construcción en el potrero, bajo un tronco caído de palmera. El nido tenía 35 mm de diámetro y 22 mm de profundidad, y de él sólo se veía una pequeña porción; contenía nueve huevos de un diámetro entre 3.1 y 3.7 mm, de color amarillo claro, lo que indicaba que eran recientes, sin rastro de haber empezado el desarrollo. El día 15-III-89, el nido tenía muy poca espuma y sólo había una larva, con bastante vitelo aún y de 12.1 mm de longitud total. Presentaba las dos patas de atrás. El resto de las larvas debió de ser devorado por depredadores o ya había salido. La larva de A. hylaedactyla ha sido descrita por Heyer y Silverstone (1969), quienes dan también un diámetro de 35 mm para los nidos, e indican que las larvas con patas traseras poseen todavía una gran cantidad de vitelo. Se hallaron ejemplares inmaduros la primera semana de Septiembre del 87, nacidos probablemente a finales de la estación lluviosa anterior. Moreira y Lima (1991) citan un período de seis a ocho meses hasta alcanzar el tamaño adulto en A. andreae.

Canto.-

El canto es una sola nota como un suave martilleo, "pic - pic - pic"; sólo es confundible con el de E. pictus, pero éste es más suave y repetido a un ritmo más rápido. Los machos cantan desde la base de matas y plantas, aunque es frecuente que se encaramen a hojas anchas de las mismas, siempre a poca altura. Heyer (1973) da los primeros datos del canto de la especie, para varias localidades de Brasil, los cuales son comparados con los de Panguana por Schlüter (1980b), mostrándose bastante variabilidad, con una duración de la nota que va desde los 0.8 s de los ejemplares de Chapada de Guimaraes (Mato Grosso) y Panguana a los 0.13 s de Jataí (Goiás); la tasa de repetición va desde 82 notas/minuto (Jataí) a 190 (Chapada dos Guimaraes), y la frecuencia dominante de 3500 Hz (Panguana) a 7725 Hz (Chapada dos Guimaraes). Las grabaciones realizadas en Puerto Almacén (Fig. 4.6 B) parecen más acordes con las de Panguana que con cualesquiera de las de Brasil. La duración de la nota

es de 56.8 ms, con un intervalo entre ellas de 398 ms, es repetida 132 veces/minuto, la frecuencia fundamental es de 2165 Hz y la dominante de 4323 Hz.

Distribución.-

Tal como está definida actualmente la especie, *A. hylaedactyla* presenta una amplia distribución que abarca toda la Cuenca Amazónica en Guayanas, Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y Brasil (Heyer, 1973; Frost, 1985). En Bolivia es conocida de muchas localidades tanto en áreas puramente forestales, como en las más abiertas del Beni oriental (ver De la Riva, 1990b). En Puerto Almacén la especie está cerca de su límite S en el departamento, si exceptuamos Buenavista, una localidad a la que la fauna amazónica accede favorecida por el cinturón forestal subandino.

Comentarios.-

Aunque no hay datos sobre su alimentación, presumiblemente se alimenta de pequeños insectos sin una especialización en ningún sentido (Duellman, 1990). Duellman (1978a), encuentra en 11 *Adenomera andreae*, que cinco contenían hormigas, pero una variedad de otros órdenes de insectos, así como arácnidos y lombrices estaban presentes en la dieta. Toft (1980b) considera a dicha especie no especializada en hormigas, consumiendo variadas presas en función de su disponibilidad en el medio.



Fig. 4.6 A. *Adenomera hylaedactyla*.

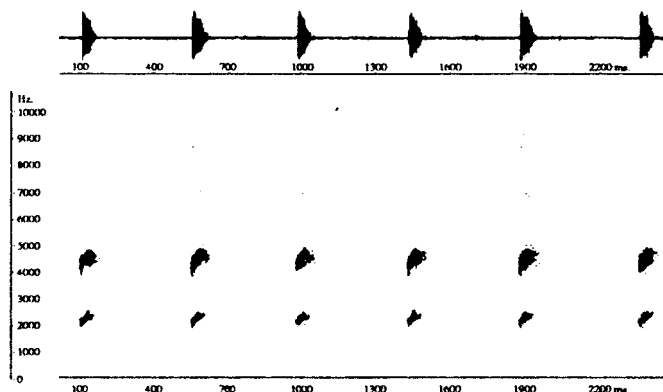


Figura 4. 6 B. Oscilograma y audioespectrograma de *Adenomera hylaedactyla*.

Leptodactylus bolivianus Boulenger, 1898.

Leptodactylus bolivianus Boulenger, 1898. Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova, 19: 131

Ejemplares examinados: 2 machos.

Diagnosis y descripción.-

La combinación de caracteres de dos cordones glandulares laterodorsales, labio barreado e ingles no rojizas distinguen a L. bolivianus de cualquier otro anfibio de Puerto Almacén (Fig. 4.7 A).

Tamaño grande. Cuerpo robusto. Piel lisa, con dos cordones glandulares dorsolaterales. Cabeza con hocico largo, siendo la distancia ojo-hocico mayor que el diámetro del ojo; espacio interorbital menor que la anchura del párpado superior. Tímpano oscuro, su tamaño siendo tres cuartas partes del diámetro del ojo, con pliege supratimpánico. Miembros delanteros muy robustos en el macho en celo, con un tubérculo córneo en la cara interna del pulgar, que es notablemente más largo que el segundo dedo. Dos tubérculos metatarsales pequeños, el interno ovalado, el externo redondeado. Pliegue tarsal presente. Dorso pardo-grisáceo, con dos rayas negras bordeando los pliegues laterodorsales, y continuando hasta las narinas; labio superior con barras verticales oscuras; mancha oscura temporal. Patas posteriores barreadas. Vientre blanco. Medidas: 127.8 (machos).

Hábitat.-

Los pocos ejemplares observados en Puerto Almacén, se hallaron en bosque primario, en las inmediaciones de la Charca del Bosque (100%; n=2) (Fig. 4.7 B). Otros especímenes vistos en la región del Chapare, Cochabamba, se encontraron igualmente en bosque primario. Stebbins y Hendrickson (1959) lo hallan cerca de orilla fluvial en espacio abierto; Heyer (1976b), halla L. bolivianus el 86% de las veces en espacio abierto, el 2% en bosque secundario y el 12% en bosque primario; Hoogmoed (1979), lo califica como habitante de bosque, sabana y borde de bosque; Hoogmoed y Gorzula (1979), manifiestan que es un habitante tanto de bosque como de sabana, ocupando en aquel caso las cercanías de pozas y quebradas; Rivero-Blanco y Dixon (1979) lo citan en Venezuela en bosque seco tropical; Fugler (1986), lo cita en bosque secundario inundable; Rodríguez y Cadle (1990), en claros dentro del bosque en el P. N. Manu, y en este último lugar, Rodríguez (1992) lo halla también en bosque. Como vemos, L. bolivianus puede ser considerada una especie relativamente ecléctica en cuanto al hábitat, pero ausente de extensas formaciones abiertas. En Puerto Almacén es, como se ha dicho, muy rara, y sus observaciones constituyen sólo un 0.07% del total.

Ciclo temporal y reproducción.-

Parece una especie mayormente nocturna (Stebbins y Hendrickson, 1959; Duellman y Salas, 1991), aunque también se ha registrado actividad diurna. Hemos hallado jóvenes y adultos de día en el Chapare. En Puerto Almacén sólo ha habido dos observaciones, una correspondiente a un macho por la noche cerca de la Charca del Bosque, y la otra correspondiente a varios ejemplares en el único día en que se observó actividad reproductora, diurna, junto a Ceratophrys cornuta. Suponemos que la actividad anual se debe circunscribir a la estación lluviosa, pero no podemos decir más. Los ejemplares del Chapare se observaron en los meses de Enero y Marzo, con juveniles en este último mes. Fugler (1986), observa la especie en Noviembre en Tumi Chucua.

El 28-XII-87, a las 16 h, una vez formada la charca tras la fuerte lluvia, se observaron al menos dos parejas. Como otros miembros del grupo ocellatus (ver Heyer, 1969), L. bolivianus construye nidos de espuma flotantes (modo 8 de Duellman y Trueb, 1986), de gran tamaño, junto a, o en el centro de los cuales estaban los individuos asomando tan sólo la cabeza y cantando; este comportamiento ya fué apuntado por Sexton (1962) (como Leptodactylus insularum, considerada sinónimo de L. bolivianus; ver Frost, 1985). Se capturó sólo un macho aquella tarde, y el otro que ya se ha indicado, el 28-II-88. El primero, de 124.5 mm de longitud total, presentó el testículo mayor de 41.0 x 4.7 mm, y el segundo, de 127.8 mm, y ya fuera de la época de reproducción, presentaba una notable reducción en las gónadas, con el testículo más desarrollado midiendo sólo 22.0 x 2.7 mm. Los cuerpos grasos estuvieron en ambos casos poco desarrollados, con valores de 1 y 2 respectivamente. En ciertas especies del género Leptodactylus existe cuidado parental por parte de las hembras hacia la prole; en el caso de L. bolivianus, el fenómeno ha sido estudiado por Wells y Bard (1988), quienes indican que la madre permanece junto al nido y posteriormente junto a las larvas, las cuales forman un cardumen que es de algún modo conducido en sus desplazamientos por la madre mediante comunicación a través de vibraciones producidas por ésta en el agua. Vaz-Ferreira y Gehrau (1975), también indican cuidado parental y defensa de las larvas frente a los depredadores en L. ocellatus.

Lamentablemente no hay datos disponibles sobre la fertilidad en L. bolivianus, pero podemos suponer que será al menos tan grande, si no mayor (dado su tamaño), como en otras especies del grupo ocellatus. Aunque es frecuente la relación inversa entre tamaño de puesta y grado de cuidado parental, no siempre es así y tal debe de ser el caso que nos ocupa (Duellman y Trueb, 1986). Vaz-Ferreira y Gehrau (1975), registran cardúmenes de cerca de 2000 individuos, que podrían corresponder a una puesta. Esto es consistente con la cifra de 1000-2000 huevos dada por Heyer (1989) para el grupo ocellatus. La cifra de hasta 25000 huevos dada por Fernandez (1927) para L. ocellatus, corresponderá seguramente a varias puestas realizadas en el mismo punto por varias hembras.

Canto.-

El canto de esta especie recuerda al de L. labyrinthicus más que al de otras especies del grupo ocellatus, pues consiste en una especie de ladrido, más agudo que el de la citada especie. El canto ya fué descrito por Fouquette (1960) y Straughan y Heyer (1976), para Panamá y Costa Rica respectivamente (como L. insularum), encontrando algunas diferencias. En Costa Rica la duración media de la nota fué de 0.07 s, y el ritmo de repetición, 142 notas/minuto, con una frecuencia fundamental de 400-1300 Hz, sin armónicos. En Puerto Almacén, la duración de la nota es de 116 ms, con un intervalo entre llamadas de 1893 ms, con una tasa de repetición de 46 veces/minuto; la frecuencia fundamental es de 628 Hz, sin armónicos (Fig. 4.7. C).

Distribución.-

Leptodactylus bolivianus presenta una distribución principalmente amazónica, por el este de Brasil, Bolivia, Perú, Ecuador, Colombia, Venezuela y Guayana Francesa; además está en los llanos venezolanos y colombianos, isla de Trinidad, Panamá y parte de América Central, aunque esta forma podría corresponder quizá a otra especie, L. insularum (Frost, 1985). En Bolivia ocuparía todo el área tropical húmeda (De la Riva, 1990b).

Comentarios.-

Dado su gran tamaño, presumiblemente esta especie además de insectos, es capaz de depredar sobre otros anfibios, como hace L. labyrinthicus (Cardoso y Sazima, 1977).

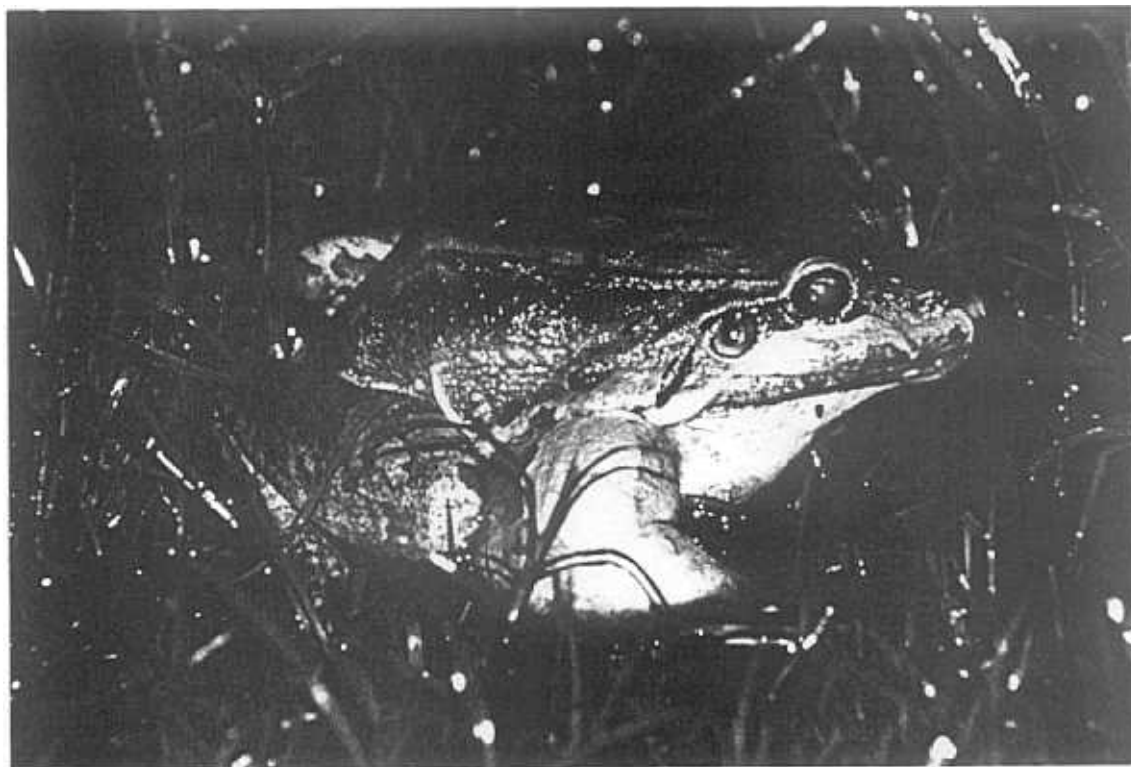


Fig. 4.7 A. Macho de Leptodactylus bolivianus. Observése el gran desarrollo del miembro delantero.

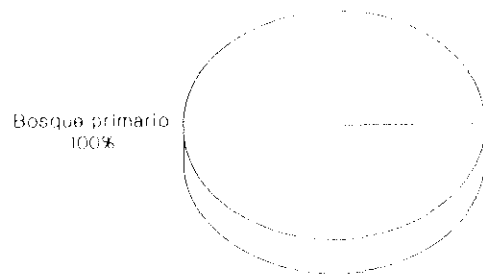


Figura 4. 7 B. Uso del macrohábitat en Leptodactylus bolivianus.

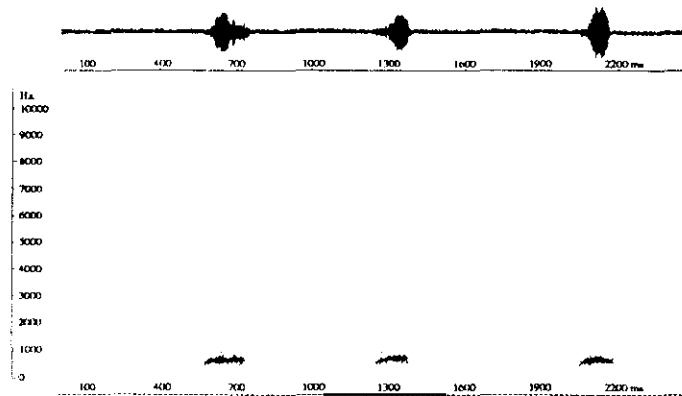


Figura 4. 7 C. Oscilograma y audioespectrograma de Leptodactylus bolivianus.

Leptodactylus elenae Heyer, 1978

Leptodactylus elenae Heyer, 1978. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Bull. 29: 45

Ejemplares examinados: 38 (20/18)

Diagnos y descripción.-

Leptodactylus elenae es parecido a L. mystaceus, del que difiere por su tamaño ligeramente menor, y por poseer pequeños tubérculos de color blanquecino en la cara posterior del tarso (Fig. 4.8 A).

Cuerpo moderadamente robusto. Piel dorsal lisa, con dos cordones glandulares laterodorsales; piel ventral lisa. Cabeza alargada, con hocico ligeramente más allá de la mandíbula inferior. Tímpano distinto, más de la mitad del diámetro del ojo. Primer dedo de la mano notablemente más largo que el segundo. Tubérculo metacarpal interno ovalado, siendo el externo mayor, de contorno irregular. Tubérculo metatarsal interno sobresaliente, ovalado, el externo redondeado, pequeño. Tubérculos subarticulares de manos y pies simples, muy conspicuos. Color de fondo gris, pardo o rojizo, con manchas oscuras dispersas irregulares, a menudo bordeando externamente los cordones laterodorsales. Barra interocular y, frecuentemente, manchas subtriangulares dorsales. Tibias barreadas; una raya clara longitudinal en la cara posterior del muslo. Raya negra desde el extremo del hocico hasta detrás del tímpano, pasando por narina y ojo; banda clara supralabial. Vientre blanquecino immaculado. Machos con dos sacos vocales internos. Medidas: 44.6/49.8.

Hábitat.-

En Puerto Almacén esta especie se halló siempre en los potreros (66.6%; n=183) o en bosque secundario de tipo B (33.1%) y sólo excepcionalmente en bosque primario (0.5%), por lo que podría considerarse una especie propia de hábitat abierto, como indicaron Heyer y Maxon (1982a) (Fig. 4.8 B). Fugler (1986) lo registra en bosque secundario y pantanales en Tumi-Chucua. Lo hemos hallado cerca de orillas de río en el departamento de Pando. Es una especie que ocasionalmente puede hallarse en el interior del bosque, pero sobre todo, en el borde de áreas despejadas. Es una especie bastante común, con un 6.48% de los registros totales de anuros. Hasta ocho ejemplares se llegaron a registrar en las Charcas del Potrero, en un transecto de 125 m lineales.

Ciclo temporal y reproducción.-

Se trata de una especie mayormente nocturna, aunque el canto de los machos desde sus refugios puede ser oído también durante el día, especialmente por la tarde y hasta altas horas de la noche.

El canto se oyó durante toda la estación lluviosa; el primer año no se escucharon en Septiembre ni a finales de Octubre, pero empezaron a cantar la primera semana de Noviembre, tras los primeros chaparrones, y continuaron hasta el final de nuestra estancia allí. Fugler (1986), halla la especie en Tumi Chucua al principio de la estación lluviosa. Los puntos de actividad más notable y, una vez avanzada la estación, prácticamente los únicos donde se hallaba la especie, fueron los potreros y especialmente las inmediaciones de Las Charcas del Potrero. Al inicio de las lluvias, se escucharon también algunos ejemplares en los Charcos del Arroyo, y ocasionalmente se oían, ya en mitad de la estación, en la zona de bosque secundario de tipo A entre las charcas del Potrero y el Curichi del Capibara, y cerca de las Charcas del Puente. El primer año se hallaron hembras grávidas desde el 30-X hasta el 23-I. No obstante, el ejemplar del 30-X, no presentaba huevos completamente maduros. El segundo año, sólo se encontraron hembras grávidas entre el 24-IX y el 1-XII, lo que responde tan sólo a un defecto en el esfuerzo de colecta. Una hembra del 7-III presentaba pocos huevos y de diámetro heterogéneo en el ovario, lo que probablemente indicaba un ovario en regresión no ya preparado para poner. Este patrón generalizado de regresión ovárica al final de la estación lluviosa, también fué registrado en Venezuela para L. fuscus por Solano (1987). Además dicho ejemplar no presentó, al igual que las hembras con huevos maduros, el notable engrosamiento en la porción posterior del oviducto observado en otras hembras. No se han encontrado referencias bibliográficas que traten acerca de este engrosamiento, que tentativamente se podría relacionar con la producción del fluido que constituirá, al batirse con las patas, la espuma del nido. El grosor en este punto del oviducto fué de hasta 3.8 mm.

Las especies del grupo fuscus tienen el modo de reproducción 21 de Duellman y Trueb (1986), consistente en que excavan una cámara en el suelo con un orificio de entrada, a menudo bajo una piedra o un tronco, y en las inmediaciones de charcas temporales; en él construyen un nido de espuma y depositan los huevos en espera de que las lluvias liberen las larvas a la charca o inunden la cámara (ver Heyer, 1969). Se encontraron nidos junto a las Charcas del Potrero, bajo troncos, en 3 ocasiones, el 7-XII-87 (dos), el 3-XII-88 (dos) y el 23-XII-89 (tres). Todos contenían huevos de 3.2 mm, y larvas de díptero. No podemos asegurar no obstante que alguno no perteneciera a L. mystaceus.

La fecundidad de L. elenae es baja, como corresponde a un modo de reproducción en que se invierte bastante en que las larvas sufran un desarrollo rápido inicial a expensas de un gran vitelo. El número de huevos, de hasta 1.9 mm, osciló entre 130-325 (\bar{x} =242.5; n=16), y el valor del FTO es de 10.49. No se hallaron tendencias claras en el desarrollo de los CG, cuyos valores oscilaron entre 0-2 para las hembras grávidas y 0-5 para los machos.

Se encontraron jóvenes casi recién metamorfoseados con una longitud total de 15 mm el día 25-XII-88 y jóvenes recién metamorfoseados el 23-XII-89. Una hembra de 38.9 mm

capturada el 21-III-89, presentó el ovario sin desarrollar, y seguramente correspondía a un ejemplar nacido en la misma temporada. aún inmaduro. Esta hembra presentó CG=5.

Canto.-

Los machos emiten el canto de día desde sus refugios y de noche, bien desde estos o bien fuera de ellos; no les inhibe en absoluto la luz de la luna y tampoco dejan de cantar los días de "surazo". El canto consiste en un silbido tonal suave de 258 ms de duración, con frecuencia ascendente, repetido cada 642 ms, a un ritmo de 73 llamadas/minuto; la frecuencia dominante es de 1426 Hz. (Fig. 4.8 C). Barrio (1965a) describe el canto de L. elenae en Argentina (como L. mystaceus) y da una frecuencia de 120 notas/minuto, de 0.3 s cada una, con 3 armónicas entre 700 y 4500 Hz y frecuencia dominante entre 700 y 1500 Hz.

Distribución.-

Es una especie de repartición principalmente chaqueña y matogrossense, hallándose en Argentina (Salta, Jujuy, Córdoba, Formosa y Corrientes) y subiendo a través de todo el distrito chaqueño de Paraguay y Bolivia, así como Matogrosso en Brasil; alcanza el S de la Amazonia en Xingú, Brasil; hacia el occidente se extiende hasta el piedemonte andino en los departamentos de Beni, La Paz y Pando en Bolivia. Hay una cita en el valle de Huallaga en el departamento San Martín, Perú (Heyer, 1978; Cei, 1980; Di Tada et al, 1976; datos propios). Se trata de una especie no muy forestal que penetra algo en hábitats abiertos del S de la Amazonia, pero que tiene aquí su límite de distribución norteña.

Comentarios.-

Es una especie insectívora sin ningún tipo de especialización. Un ejemplar tenía en el estómago un curculiónido; otro, una araña, dos homópteros, 3 lepidópteros y una oruga, y otro, una araña, un heteróptero, 3 hormigas y 62 termitas.



Fig. 4.8 A. Leptodactylus elenae.

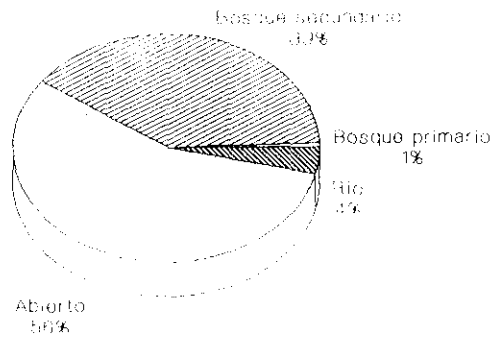


Figura 4. 8 B. Uso del macrohábitat en Leptodactylus elenae.

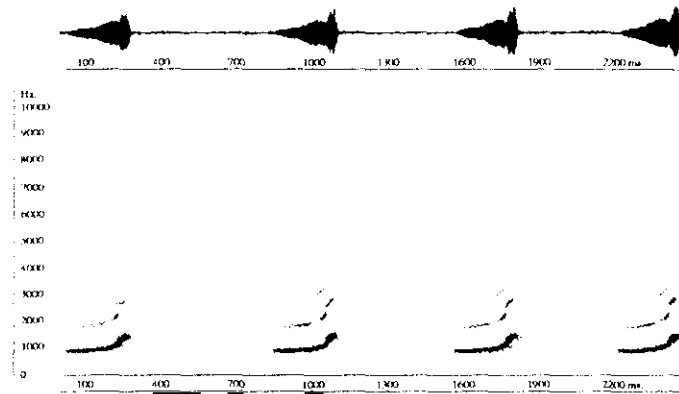


Figura 4. 8 C. Oscilograma y audioespectrograma de Leptodactylus elenae.

Leptodactylus labyrinthicus (Spix, 1824)

Rana labyrinthica, Spix, 1824. Spec. Nov. Testud. Ran. Brasil: 31

Leptodactylus labyrinthicus, Girard, 1853. Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. 6: 420

Ejemplares examinados: 7 (4/3)

Diagnosis y descripción.-

Leptodactylus labyrinthicus es la única especie en el área que tiene muslos e ingles teñidos de rojo (Fig. 4.9 A).

Tamaño muy grande y cuerpo robusto. Piel ligeramente rugosa, con grandes glándulas dispersas, especialmente notables en los costados, redondeadas; dos pliegues glandulares laterodorsales; pliegue supratimpánico conspicuo; vientre liso. Cabeza más ancha que larga, subtriangular, con morro redondeado; narinas más cerca del hocico que del ojo; distancia interocular aproximadamente igual a la anchura del párpado. Tímpano más de tres cuartas partes del diámetro del ojo. Miembros delanteros muy robustos en el macho. Longitud relativa de los dedos de la mano de más corto a más largo, 2-4-1-3. Tubérculo metacarpal interno conspicuo, suboval; externo menor, redondeado. En la época reproductora, machos con una callosidad córnea negra prominente en el pulgar y dos sobre el pecho, éstas con varias puntas. Tubérculos subarticulares de manos y pies bien desarrollados. Tubérculo metatarsal externo aplanado, redondeado; interno pequeño, prominente. Dorso marrón o pardo oliváceo, con manchas oscuras dispersas. Barras oscuras supralabiales. Cara posterior del muslo e ingle rojizas, con manchas negras. Vientre amarillo pálido con reticulaciones grises. Medidas: 174.5/ 165.0.

Hábitat.-

Se halló esta especie en todos los medios, y se constató reproducción en cuerpos de agua de todos ellos. El 18.4% se halló en bosque primario, el 33.75% en secundario, el 23% en el río y el 24.5 % en los potreros (n=65) (Fig. 4.9 C). A finales de la estación seca se localizan machos en las inmediaciones del río, desde donde se oyen los primeros cantos, aunque en él no se reproducen, pero sí en los charcos del arroyo cuando se está formando éste. Posteriormente se desplaza hacia charcas temporales, y deja de verse tan persistentemente en la orilla fluvial. Se trata de una especie del cerrado, bosque seco tropical (Rivero-Blanco y Dixon, 1979) y de formaciones abiertas, tal como expone Heyer (1979) y Heyer y Maxon (1982a); nuestras observaciones en bosque primario contrastan con lo dicho por tales autores, pero no hemos de olvidar que en los enclaves de estudio en Puerto Almacén, nunca unos hábitats están lejos de otros. Es una especie moderadamente común, con un 2.3% de las observaciones totales.

Ciclo temporal y reproducción.-

Se trata de una especie nocturna, aunque en los días de fuerte lluvia al principio de la estación, los cantos y actividades reproductoras tuvieron lugar de día, inmediatamente tras la lluvia. Cantos escuchados durante el día son también reportados por Haddad et al. (1988).

Probablemente la especie permanezca activa gran parte del año en las inmediaciones del río. El citado patrón de actividad reproductora inicial en las orillas fluviales ha sido también observado en L. pentadactylus (Aichinger, 1987). El primer año se oían machos aislados cantando cerca de la orilla en los primeros días de Noviembre, y el segundo año al menos desde mediados de Noviembre. Tras la explosiva reproducción en varias veces, los machos cantaron aún durante un tiempo en ambos casos. En el primer período se reprodujeron por última vez el día 21-XII, pero aún se escucharon cantos hasta el 16-I, y en el segundo, se reprodujeron por última vez el 14-XII, pero se les escuchó hasta el 2-II. El último ejemplar se vio el 14-III, una hembra adulta.

Leptodactylus labyrinthicus, como todos los miembros del grupo pentadactylus, construye grandes nidos de espuma en una depresión en tierra, que subsiguientemente será inundada liberando las larvas en el agua (modo 21 de Duellman y Trueb, 1986); la diferencia con las especies del grupo fuscus es que el nido no está en una cavidad protegida del sol y agentes externos, lo que es considerado como evolutivamente más avanzado (Heyer, 1969). Algunas parejas se pueden reproducir tempranamente con las primeras lluvias; así en los dos años se hallaron algunos nidos a finales de Noviembre y principios de Diciembre en los Charcos del Arroyo (uno el 21-XI-87; dos el 25-XI-88 y otro el 30-XI-88). Sin embargo, es la primera lluvia fuerte la que desencadena la reproducción masiva. Aunque se constató la construcción de nidos en la Charca del Bosque y en el Curichi del Capibara, fué en las Charcas del Potrero donde más nidos se construyeron y más continuamente la actividad se prolongó, normalmente durante unos pocos días después del primer día explosivo, que en ambos años coincidió el día primero de diciembre. El primer año, en las Charcas del Potrero, se construyeron 25 nidos en un área total de unos 2500 m² entre los días 1 y 2 del citado mes. La actividad comenzó a las 16:30, tras haber llovido 72 l/m² por la mañana temprano, y haberse formado entonces las charcas. Los nidos fueron construidos casi todos ya por la noche, normalmente en tierra, al abrigo de las matas, y a una distancia variable del agua; algunos estaban en pequeñas islas dentro de las charcas formadas. En la Tabla 1. se dan los parámetros de tamaño del nido (diámetro máximo y profundidad) y distancia al agua, para un total de 45 nidos estudiados en los dos años. El 21-XII se construyeron en la misma zona algunos nidos más, no cuantificados. El segundo año, había muchos machos cantando en las Charcas del Potrero el 27-XI, pero el nivel de agua no debió resultar aceptable y no se reprodujeron. El 1-XII se construyeron en la misma zona 13 nidos, y el día 2 otros cuatro. Se halló otro nido en las Charcas del Puente, y el 7 u 8 hicieron uno más; el 10-XII hubo otro gran impulso en la

actividad reproductora, y se construyeron otros 14 nidos. El 14-III se reprodujeron por primera vez en La Charca del Bosque, construyendo 10 nidos. En total, por tanto, en el segundo año, en la citada área de 2500 m², se construyeron en 10 días al menos 32 nidos, para una superficie de agua de 50-60 m². Rivero y Esteves (1969), estudian el comportamiento reproductor de la especie en Venezuela (como L. pentadactylus) y exponen que las depresiones donde los nidos son realizados, las efectúan las hembras con sus patas delanteras principalmente, y normalmente en la orilla del agua en tierra.

Los cuatro machos,colectados todos en Diciembre del 88, presentaron un valor de CG que varió entre 1-4. Las únicas tres hembras colectadas presentaron CG=2. De las tres hembras colectadas, dos son del 1-XII-87, y una del 25-XI-88. Esta presentó huevos en diferentes estadios de desarrollo, pero no muchos; algunos estaban en ovario, otros en la cavidad del cuerpo, y otros en oviducto, de modo que este ejemplar probablemente acababa de poner. Otra hembra tenía huevos ováricos totalizando 3325, pero en tres tamaños; los mayores, de 1.8 mm, en número de 1650 y despigmentados, se consideraron huevos maduros; contrastando con estos había 1325 huevos bien pigmentados, de 1 mm de diámetro; por último, había un conjunto de 350 huevos de tamaño y pigmentación intermedios; además, había algunos huevos en la porción distal del oviducto. La hembra del 25-XI-88 tenía 6750 huevos de 1.7-1.8 mm en el ovario, poco pigmentados. Los huevos recién puestos en el nido, median 2.6 mm de diámetro. Considerando el total de ambos complementos ováricos estudiados, el FTO es de 61.54, valor muy superior al inferible a partir del estudio de Muedeking y Heyer (1976) para L. pentadactylus, el cual sería de 22.08, basado en los datos de una sola hembra, con una puesta de 952 huevos (aunque ya había también larvas). La fertilidad de L. labyrinthicus parece en todo caso bastante más alta. La porción distal de los oviductos de las hembras de L. labyrinthicus presenta un descomunal ensanchamiento hasta el punto de que constituyen casi todo el volumen corporal de la parte posterior del cuerpo (Fig. 4.9 B). En efecto, los oviductos se hallan plegados en tres o cuatro vueltas, y el máximo diámetro medido en un punto es de hasta 27 mm. Los huevos, que carecen de la cápsula gelatinosa propia de los de aquellas especies de anuros que los depositan directamente en el agua, están en esta porción del oviducto embebidos por completo en una sustancia lechosa de consistencia (en ejemplares conservados) parecida a la mantequilla, y en absoluto comprimidos, sino más bien en escaso número, si bien la mayor parte del volumen oviductal está constituido por el propio tejido oviductal. De nuevo, como en el caso observado en L. elenae, no nos parece imprudente relacionar esta hipertrofia verdaderamente espectacular, con la producción del fluido que, una vez batido, constituirá la espuma de los grandes nidos realizados por esta especie.

Los miembros del grupo pentadactylus están mucho más expuestos que los del fuscus a la desecación por parte del sol, en el caso de que la lluvia no ponga en contacto el nido con la charca cercana. Bajo los efectos del sol, la capa exterior de la espuma se endurece y las larvas

pueden no obstante sobrevivir muchos días en la espuma mucho más fluida del interior. Los nidos construidos el 1-XII-87 permanecieron al sol y sin contacto con el agua al menos hasta el día 12 del mismo mes (las fuertes lluvias de la tercera semana de Diciembre debieron inundar los nidos pero fué durante uno de nuestros períodos de ausencia en la zona y no pudimos constatarlo), y las larvas permanecían vivas en su interior. Adicionalmente a esta capacidad de sobrevivir en los nidos de espuma, se suma el que probablemente las larvas son capaces de aguantar bastantes horas la desecación total de una charca, como ha sido descrito para L. pentadactylus (Valerio, 1971).

Se constató en Puerto Almacén la presencia de larvas recién eclosionadas a los cuatro días de realizada la puestay a los 10 días estaban en estado 25 de Gosner. Se hallaron el primer año jóvenes recién metamorfoseados en las inmediaciones de las Charcas del Potrero el día 14-I-88, es decir, 45 días después de realizadas las primeras puestas; el segundo año, se hallaron recién metamorfoseados en la Charca del Bosque el 22-I-89, o sea, 44 días después de realizadas las puestas en aquel lugar; por otro lado en las Charcas del Potrero, donde las puestas se realizaron el 1-XII, el 22-I había jóvenes de 35 mm, es decir 52 días después de la puesta. El 24-I-89, asimismo en las Charcas del Potrero, se hallaron jóvenes casi a punto de metamorfosis, lo que indica que pertenecerían a las puestas realizadas en tal sitio el 10-XII, es decir, 44 días antes. Todos estos datos apuntan con bastante precisión a que el desarrollo completo dura en la especie alrededor de 45 días. En el primer año, se hallaron juveniles el 5 de Febrero de hasta 45 mm, presentando ya el color rojizo en ingles y muslos, y el 25-III-88 se encontró uno de 60 mm. El 23-II-89 se halló uno de 75 mm. Esto no representa un crecimiento tan notable como el de B. paracnemis, y es de suponer que en esta especie quizá no se alcance la madurez sexual hasta cumplido el segundo año de vida. Los jóvenes se situaban frecuentemente en charcos formados en el camino, y al ser asustados huían invariablemente hacia la vegetación circundante, y no lanzándose al agua, hábito por otro lado común en muchos leptodactílicos.

Canto.-

Como ya se ha indicado, al final de la época seca se empiezan a oír machos aislados por la orilla del río. La llamada suena como un ladrido, y cuando se congregan varios machos tras una lluvia fuerte, cantando bajo la cobertura de arbustos en las inmediaciones de las charcas, en conjunto su sonido semeja el de una jauría de perros de caza, audible desde considerable distancia. Cada llamada, tonal, tiene una duración de 208 ms, y es emitida a un intervalo de 890 ms de la siguiente, con una tasa de repetición de 56 notas/minuto; la frecuencia dominante es de 394 Hz (Fig. 4.9 D).

Distribución.-

Es una especie propia del cerrado brasileño, en el centro y SE de Brasil, y se extiende asimismo a los distritos subtropicales de la cuenca del Paraná en Paraguay y Argentina (Misiones y N de Corrientes). Desde el cerrado pasa a las inmediaciones del chaco paraguayo y boliviano, extendiéndose en Brasil hacia el NE hasta las caatingas y Roraima, y ocupando hacia el N algunos enclaves aislados de la Amazonia central y la costa de Venezuela. En Bolivia, se halla en todo el oriente del departamento de Santa Cruz, en Beni y en el piedemonte andino de Cochabamba, ocupando la llanura tropical húmeda y semihúmeda (Heyer, 1979; Cei, 1980; Heyer y Maxon, 1982a; Frost, 1985; De la Riva, 1990b). Puerto Almacén puede ser una de las citas más norteñas dentro del departamento de Santa Cruz; dudamos de que la especie penetre mucho más hacia el N, dado que son territorios densamente forestados, aunque sí debe encontrarse en los cerrados del extremo NE del departamento (Serranía de Huanchaca).

Comentarios.-

Leptodactylus labyrinthicus es una especie muy depredadora, capaz de alimentarse de otros vertebrados, como ya fué apuntado por Lutz (1930), Cardoso y Sazima (1977) y Braun y Braun (1987). En efecto, se ha descrito su canibalismo y batracofagia sobre especies como Bufo granulosus en libertad, y hasta 28 especies diferentes en cautividad, así como 8 especies de reptiles. Las larvas depredan asimismo sobre huevos y larvas de otras especies de anfibios. Un ejemplar observado en la orilla del río en Puerto Almacén el día 24-XI-88 estaba dedicándose a buscar activamente y devorar los abundantes machos de Bufo typhonius que cantaban en un área arenosa despejada; al ser capturado, regurgitó dos ejemplares, uno de ellos aún vivo.

En los nidos estudiados se constató la presencia de larvas de díptero, los cuales devoraban los huevos de L. labyrinthicus, comenzando por el polo animal. Lacey (1978, in litt; 1980) ya registra la depredación por parte de larvas de Gastrops willistonii en los nidos de L. pentadactylus en Brasil, y Villa et al. (1982) también citan el fenómeno en Costa Rica. La incidencia de esta forma de depredación dentro del nido sobre el control de las poblaciones de la especie debe de ser muy importante, posiblemente incluso mayor que la de los depredadores acuáticos una vez las larvas tienen vida libre. Si asumimos un promedio de 5000 huevos/nido, dado el número de nidos construidos el segundo año en un área con tan poca superficie de agua como las Charcas del Potrero, en ausencia de desecación y depredación dentro del nido por parte de dípteros, se podría alcanzar en los primeros días un densidad aproximada de 3000 larvas/m².



Fig. 4.9 A. Macho de Leptodactylus labyrinthicus. Obsérvese el gran desarrollo del miembro delantero.

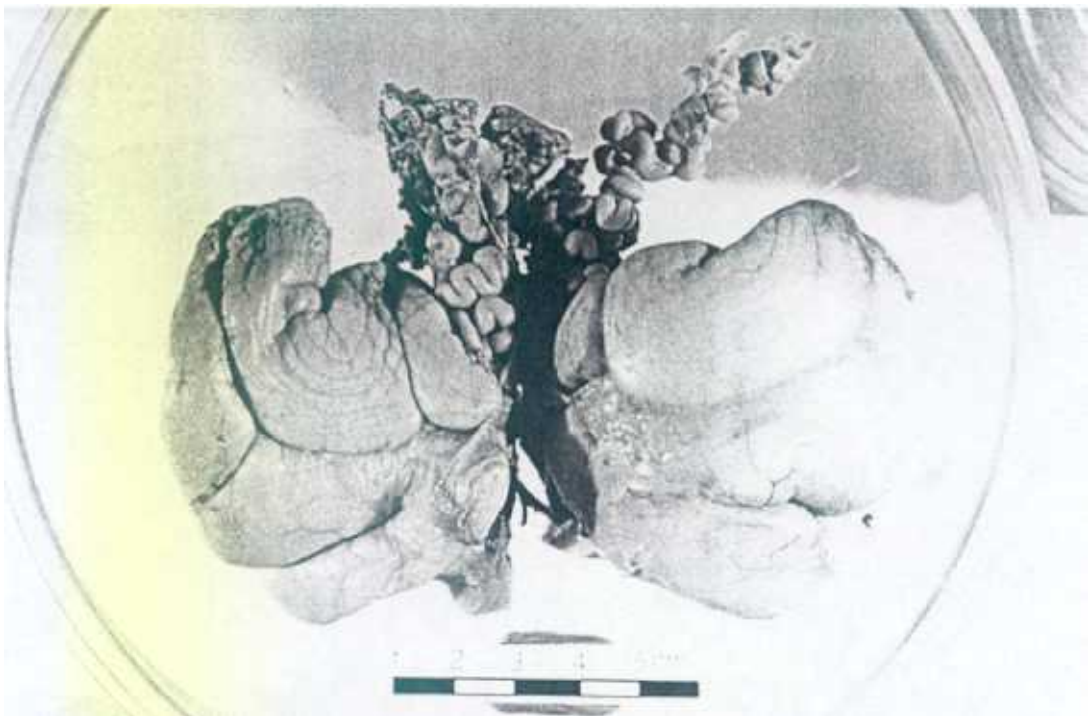


Fig. 4.9 B. Aparato reproductor de una hembra adulta de Leptodactylus labyrinthicus. Obsérvese el enorme desarrollo de la porción final de los oviductos.

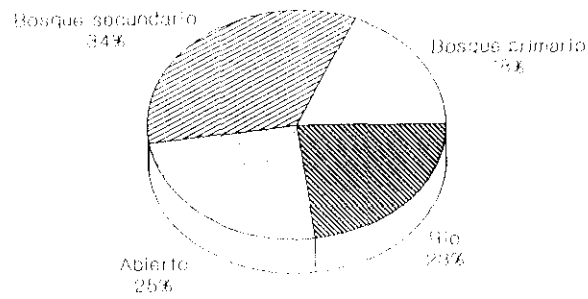


Fig. 4.9 C. Uso del macrohábitat en Leptodactylus labyrinthicus.

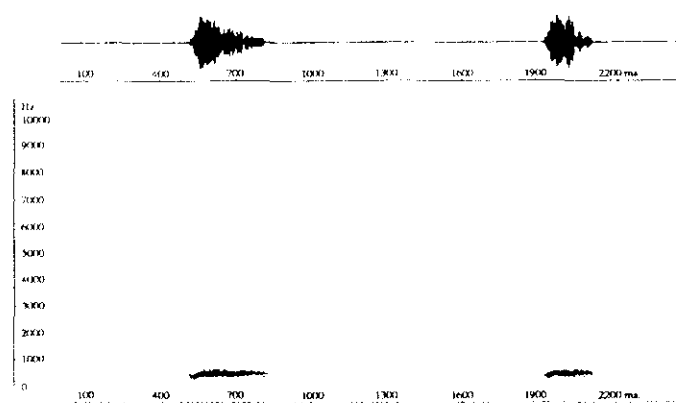


Figura 4. 9 D.Oscilograma y audioespectrograma de Leptodactylus labyrinthicus.

	Diámetro máx. (cm)	Profundidad (cm)	Dist. orilla (cm)
	30	7	150
	30	6	0
	32	6	0
	18	7	50
	30	8	100
	20	7	50
	30	11	50
	20	4	50
	35	8	0
	27	9	0
	30	9	0
	30	6	1000
	26	14	0
	30	7	1000
	23	13	300
	40	9	0
	35	11	0
	28	10	0
	18	14	250
	30	14	1000
	23	14	0
	27	10	150
	24	12	600
	24	13	10
	18	12	0
	25	9	0
	24	15	100
	24	13	200
	20	5	1000
	30	14	1000
	32	14	800
	25	13	50
	24	13	150
	36	14	600
	20	11	1000
	22	15	1200
	28	5	100
	30	12	100
	26	10	300
	40	11	100
	28	12	700
	13	13	100
	28	9	0
	23	13	0
	26	14	0
Rango	13 - 40	4 - 15	0 - 1200
\bar{X}	26.71	10.57	272.44
SD	5.74	3.12	380.56

Tabla 4.1.- Características y situación de 45 nidos de L. labyrinthicus.

Leptodactylus mystaceus (Spix, 1824)

Rana mystacea Spix, 1824. Spec. Nov. Testud. Ram. Brasil: 27

Leptodactylus mystaceus Meheleyi, 1904. Ann. Mus. Hungar. 2.219

Ejemplares examinados: 6 (3/3)

Diagnos y descripción.-

La única otra especie en el área con una raya clara supralabial confundible con L. mystaceus es L. elenae, pero aquel carece de tubérculos blancos en la cara posterior del tarso (Fig. 4.10 A).

Cuerpo moderadamente robusto. Piel dorsal lisa, con dos cordones glandulares laterodorsales. Pliegue supratimpánico presente. Cabeza con hocico prominente en vista lateral; narinas más cerca del extremo del hocico que del ojo. Tímpano mayor que la mitad del diámetro ocular. Primer dedo de la mano notablemente más largo que el segundo, siendo el orden, de menor a mayor 4-2-3-1; tubérculo metacarpal interno ovalado, menor que el externo que es redondeado. Tubérculo metatarsal interno ovalado, sobresaliente, el externo redondeado, pequeño. Tubérculos subarticulares de manos y pies redondeados, bien sobresalientes. Sin pliegue tarsal ni callosidades nupciales. Color dorsal pardo claro; cordones laterodorsales color crema, bordeados externamente de negro en una longitud variable; una banda interocular parda y dos o tres "uves" invertidas en el dorso; raya oscura desde el hocico al tímpano, pasando por las narinas y el ojo, prolongándose hasta el hombro; miembros traseros barreados; una raya oscura longitudinal en la cara anterior del muslo, y otra clara en la cara posterior; vientre y garganta crema. Machos con dos sacos vocales internos. Medidas: 51.8 / 57.3.

Hábitat.-

Fue encontrada en bosque primario (24.2%), secundario (41.5%) y en potreros (34.2%), aunque en estos, siempre cerca del bosque secundario (n=95) (Fig. 4.10 B). Hasta cuatro ejemplares se hallaron en las Charcas del Potrero en 125 m de transecto lineal. Es una especie relativamente ecléctica, pero siempre más forestal que L. elenae. Se escucharon machos sobre todo en las proximidades de la Charca del Bosque, en las Charcas del Potrero, entre éstas y el Curichi del Capibara y ocasionalmente en algunos otros lugares. Heyer y Bellin (1973) comentan su notable amplitud de nicho espacial (el tercero en amplitud entre cinco especies) en Limoncocha, Ecuador. Crump (1974) lo describe en Santa Cecilia como un reproductor en espacios abiertos y alterados y en borde de bosque. Duellman (1978a) halla un 15% en bosque primario, 50% en secundario, 5% en borde de bosque y 30% en espacios abiertos. Hoogmoed (1979), lo cita en bosque tropical. Lescure (1986b) lo cita en la Guayana Francesa como un habitante de terrenos inundables. Rodríguez y Cadle (1990), lo registran en Manu como una especie de bosque primario y de charcas dentro del bosque, lo que concuerda con Zimmermann

y Rodríguez (1990) y Rodríguez (1992). Leptodactylus mystaceus es una especie sólo moderadamente común en Puerto Almacén (3.36% de los registros totales, pero esta cifra está sobredimensionada por la constancia de la especie en el canto), y abundó más el segundo año que el primero.

Ciclo temporal y reproducción.-

Se trata básicamente de una especie nocturna, aunque los machos pueden emitir sus cantos desde sus refugios durante el día, especialmente aquellos ubicados en bosque. Se escucharon a veces cantos desde las 16:30 h. Duellman (1978a), encuentra un tercio de los ejemplares de día, bien en el suelo o bajo troncos (los cuales obviamente no estaban activos). Duellman (1990), Rodríguez y Cadle (1990), Zimmermann y Rodríguez (1990), Duellman y Salas (1991) y Rodríguez (1992) reportan la especie como nocturna.

Heyer y Bellin (1973), comentan que se trata de una especie que canta todas las noches independientemente de las precipitaciones y Zimmermann y Rodríguez (1990), que canta esporádicamente durante el período húmedo. En Puerto Almacén, los primeros cantos se oyeron el primer año el 24-XI, y se dejaron de oír justo 3 meses después, el 24-II; el segundo año, se oyeron igualmente desde el 24-XI pero esta vez duraron hasta el 4-III. Su período de actividad es así notablemente más corto que el de L. elenae. El primer ejemplar escuchado el segundo año fué capturado y estaba enterrado en el suelo a poca profundidad. Crump (1974) halla machos cantando todo el año en Santa Cecilia y lo considera un reproductor continuo. En nuestro área de estudio, pese a cantar de un modo bastante continuo a lo largo de la estación, los ejemplares eran muy difíciles de ver. Se capturó un macho el primer año, que escapó y no se pudo conservar aunque al menos sirvió para corroborar morfológicamente lo que ya se había sospechado oyendo dos cantos diferentes aunque parecidos, esto es, que había dos especies próximas en la comunidad. El segundo año se capturaron cinco especímenes y uno más en Noviembre de 1989.

Leptodactylus mystaceus, como especie perteneciente al grupo fuscus, construye nidos de espuma en un agujero en tierra (modo 21 de Duellman y Trueb, 1986). Las larvas son capaces a su vez de producir espuma adicional en caso de necesidad (Caldwell y Lopez, 1989). Dos nidos atribuibles a esta especie pero que podían también pertenecer a L. elenae fueron hallados el 1-XII-88 junto a las Charcas del Potrero. De las tres hembras examinadas, una del 12-XII-88 contenía sólo huevos en vitelogénesis y las otras dos, una de Noviembre del 88 y otra de Noviembre del 89, contenían 270 y 350 huevos despigmentados de hasta 2.4 mm de diámetro. El FTO es de 13.3; este valor es bastante concordante con el indicado por Duellman (1978a) de 12.28 (aunque en la tabla de las páginas 274-275 este valor aparece erróneamente expresado como 1.2), y por Crump (1974), de 12.80. Asimismo, el rango de la cantidad de huevos cae dentro del dado por estos autores y es superior al dado por Heyer y Bellin (1973),

quienes hallan en cinco nidos de L. mystaceus entre 77 y 246 huevos (de hasta 2.5 mm de diámetro) o larvas, y examinan dos hembras, una conteniendo 266 y otra 285 huevos no pigmentados de 2.0 mm. En las tres hembras examinadas de Puerto Almacén no había cuerpos grasos; en cambio, de los tres machos, uno presentó CG=1 (30-XI-88), y dos, CG=5 (2-XII-88 y 21-III-89). No se dispone de datos sobre juveniles.

Canto.-

El canto es emitido normalmente desde dentro o desde la puerta de sus cuevas subterráneas, siendo difícil ubicar al animal, ya que además se callan y esconden enseguida al notar la presencia humana, como ya fué notado por Lutz (1926). La llamada consiste en un silbido ascendente semejante a la de L. elenae pero pulsada. El canto ha sido descrito previamente por distintos autores para distintas localidades: Straughan y Heyer (1976) (Caquetá, Colombia y Limoncocha, Ecuador), Duellman (1978a) (Santa Cecilia, Ecuador), Heyer (1978) (varias localidades) y Zimmermann (1983) (Tapajós, Brasil). Todos estos autores observan modulación de frecuencia; aunque no todos los parámetros coinciden, dándose por ejemplo rangos de frecuencia dominante de 700-1500 Hz, en general no hay grandes discrepancias. En Puerto Almacén la nota, emitida cada 392 ms a un ritmo de 115 notas/minuto, dura 141 ms, con 8.1 pulsos, y frecuencia dominante de 1160 Hz, sin armónicos (Fig. 4.10 C).

Heyer y Bellin (1973) registraron la actividad cantora de un grupo de L. mystaceus en Limoncocha. Empezaban a cantar aproximadamente hora y media antes del anoecer, haciéndolo más intensamente cuanto más cobertura vegetal hubiese. Hasta 43 llamadas seguidas fueron emitidas por un sólo macho, y aparentemente no había estructura de coro entre el conjunto de machos.

Hemos podido escuchar el canto de L. mystaceus en Cuzco Amazónico, Madre de Dios (Perú), y difería del de Puerto Almacén, asemejándose en todo a L. elenae, al ser también tonal. Podría deberse a un fenómeno de desplazamiento de carácter en las poblaciones simpátricas de ambas especies, aunque al menos Straughan y Heyer (1976) y Heyer (1978) manifiestan que el canto también es pulsado en Ecuador.

Distribución.-

Se extiende por toda la Cuenca Amazónica y Guayanas (Guayana Francesa, Guyana, Surinam, Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y Brasil). En Brasil alcanza la desembocadura del Amazonas y los bosques atlánticos más septentrionales. Por la periferia de la Amazonia se adentra algo en el cerrado (Heyer, 1978). En Bolivia ocupa toda la llanura húmeda tropical y subtropical en áreas forestales (De la Riva, 1990b). En Puerto Almacén está

cerca de su límite S de distribución en el departamento de Santa Cruz, exceptuando las proximidades de Santa Cruz ciudad, a donde llega amparada por la franja tropical subandina.

Comentarios.-

Duellman (1978a) encuentra para la especie una dieta de artrópodos variada, con gran predominio de ortópteros.



Fig. 4.10 A. Leptodactylus mystaceus.

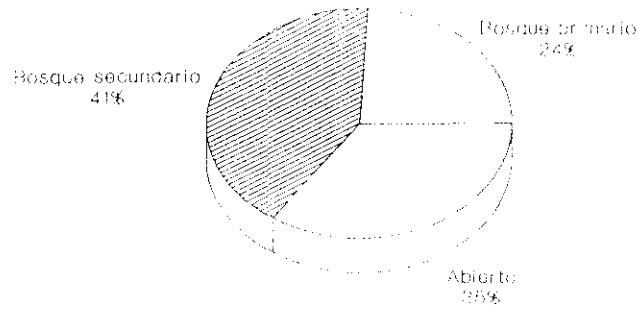


Figura 4. 10 B. Uso del macrohábitat en Leptodactylus mystaceus.

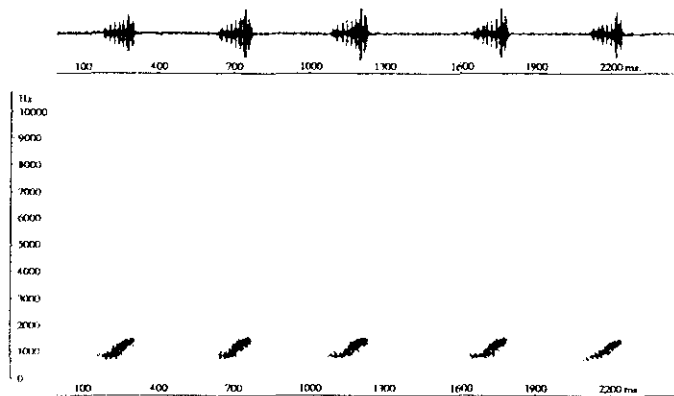


Figura 4. 10 C. Oscilograma y audioespectrograma de Leptodactylus mystaceus.

Leptodactylus wagneri (Peters, 1862)

Plectromantys wagneri. Peters, 1862. Monatsb. Akad. Wiss. Berlin, 1862: 232

Leptodactylus wagneri. Nieden, 1923. Das Tierreich, Berlin 46: 479

Ejemplares examinados: 16 [5 (1 del P.N. Amboró)/11]

Comentarios taxonómicos.- Dada la amplia distribución de la especie tal como hoy es considerada, cambios en su taxonomía no serían de extrañar. Heyer y Maxon (1982a) manifiestan que en realidad se trata de un complejo de al menos dos especies.

Diagnosis y descripción.-

Leptodactylus wagneri es la única especie de Leptodactylus de la zona que carece de pliegues dorsolaterales y posee dedos de los pies con un reborde a cada lado en toda su longitud (Fig. 4.11 A). Cuerpo relativamente grácil en comparación con las otras especies del género. Piel dorsal con pequeñas protuberancias rugosas, más patentes y grandes en las regiones dorsolaterales; pliegue supratimpánico conspicuo. Cabeza subtriangular. Tímpano entre la mitad y tres cuartas partes del diámetro del ojo. Tubérculo metacarpal interno saliente, ovalado; externo redondeado y menos conspicuo. Macho con dos espolones córneos en el prepollex. Tubérculos subarticulares de manos y pies bien desarrollados, redondeados, simples. Tubérculo metatarsal interno pequeño, ovalado, siendo el externo menor y redondeado. Pliegue tarsal marcado, habiendo otro pliegue externo entre el tubérculo metatarsal externo y el primer tubérculo subarticular del quinto dedo. Color dorsal grisáceo; una raya clara interocular fina, que delimita la base de un triángulo oscuro que se prolonga hacia atrás, difuso; labios barreados verticalmente; barra clara longitudinal en la cara posterior del muslo. Vientre crema profusamente manchado de gris; garganta gris con puntitos crema. Medidas: 40.5 / 46.7.

Hábitat.-

Hemos encontrado más de 20 referencias bibliográficas en que se menciona el hábitat en que se halla L. wagneri. En general, casi todos los autores coinciden en que la especie se encuentra sobre todo cerca del agua (sean quebradas o charcas), en cualquier ambiente, pero prefiriendo el bosque inundable y las depresiones pantanosas dentro del bosque, sin que por ello falte en zonas abiertas más o menos degradadas, siempre que haya agua. Por ejemplo, Duellman (1978a) halla el 30% en claros de bosque, 25% en zonas anegadas en el bosque, 12% en bosque primario, 10% en bosque secundario, 10% en arroyos y 3% en orilla de lago. Heyer (1976b) para la generalidad de la Cuenca Amazónica, da un 13% en bosque primario, 5% en secundario y 81% en hábitats abiertos. Heyer y Bellin (1973), lo consideran una especie asociada al bosque en su patrón general de distribución. pero ocupando en él los claros,

ecotonos y zonas más secas. Zimmermann (1983) manifiesta que definitivamente la especie no se puede clasificar como ligada especialmente a ninguno de los dos medios principales, bosque o espacio abierto. En Puerto Almacén, del total de veces en que la especie fue detectada (n=73), siempre en la orilla del agua, un 35.6% fue en bosque primario, un 39.6% en secundario, y un 24.6% en espacios abiertos (Fig. 4.11 B). Nunca se halló en el Curichi del Capibara; las observaciones en espacio abierto corresponden en parte a las Charcas del Potrero, donde sólo se detectó en el lado inmediato al bosque. Es una especie bastante común, con un 2.58% de las observaciones totales. Hasta siete ejemplares se hallaron en las Charcas del Potrero en 125 m de transecto lineal. Los machos se observaron cantando siempre desde el agua, pero cerca de la orilla, independientemente de la extensión del cuerpo de agua (aunque Hoogmoed (1990) los halla en praderas flotantes bastante separados de la orilla), o desde agujeros encharcados en la base de matas o arbolillos; esta era una forma muy común de hallarlos en las Charcas del Puente; los hoyos tenían unos 8-10 cm de diámetro por 15 de profundidad. Al ser alertados, los machos huían rápidamente, siendo extraordinariamente difíciles de capturar, aspecto que ya hicieron notar Heyer y Bellin (1973), Lutz (1930) (como L. natalensis) y Stebbin y Hendrickson (1959) (como L. podicipinus petersi).

Ciclo temporal y reproducción.-

Aunque hay autores que reportan su actividad como especie nocturna (Lescure y Gasc, 1986; Aichinger, 1987; Zimmermann y Rodriguez, 1990; Rodriguez, 1992), otros (Heyer y Bellin, 1973; Hödl, 1977; Schlüter, 1980; Duellman, 1990; Rodriguez y Cadle, 1990), manifiestan que la actividad es tanto diurna como nocturna, como se ha podido constatar en Puerto Almacén.

El período de actividad, entendido como aquel en el que se oyeron machos cantando, abarca unos cuatro meses. El primer año se oyó el primer macho el día 1-XII y el último el 29-III, mientras que el segundo, esto ocurrió respectivamente el 24-XII y el 11-III. Hoogmoed y Gorzula (1979) manifiestan que la especie se reproduce sobre todo al comienzo de la estación lluviosa en Venezuela. Aichinger, da un período de seis meses en Panguana, durante la estación lluviosa. Leptodactylus wagneri canta en coros no organizados tras fuertes lluvias, durante los dos o tres días siguientes a éstas (Heyer y Bellin, 1973). Zimmermann y Rodriguez (1990) dicen que canta en Manaus esporádicamente durante todo el año. Duellman (1978a) halla hembras grávidas en Marzo, Mayo y Junio, y Hödl (1977), en Manaus, en Abril, Mayo y Junio, con machos cantando de Enero a Agosto. En Puerto Almacén se capturaron cuatro hembras grávidas entre el 14-I-88 y el 12-II-88. Otras hembras examinadas presentaron ovarios en distintos estadios de desarrollo; tres del mes de Enero y Febrero del 88, con tallas de 34.4, 34.6 y 36.8 mm de longitud total, presentaron ovarios sin desarrollar la primera, y muy poco las otras dos. Posiblemente fueran inmaduras sexualmente, pero su tamaño es muy grande para

haber nacido en la misma estación, de modo que serían hembras nacidas tardíamente en la estación anterior. Dos hembras de Febrero del 88 y una de Diciembre del 89 tenían huevos en vitelogénesis, y otra de Febrero del 89 ya había puesto, pues presentaba unos pocos huevos maduros junto a otros atrésicos. Los huevos están ligeramente pigmentados de gris, y hemos observado que pasan por un estadio de máxima pigmentación hacia la mitad de la vitelogénesis, para luego aclararse un poco al madurar. Las parejas realizan un nido de espuma flotante (modo 8 de Duellman y Trueb, 1986). En Puerto Almacén nunca se observaron amplexus y sólo se detectaron 3 nidos atribuibles a esta especie, cuya espuma era más grisácea y compacta que la de Physalaemus albonotatus. El primero de ellos estaba el 19-II-1988 bajo una corteza flotante, cerca de la orilla en la Charca del Bosque, y había una hembra junto a él. Este nido medía 12 cm de diámetro y al día siguiente estaba ya muy disgregado. Otros dos nidos semejantes se observaron el 12-XII-88 en el Curichi Negro, flotando en el agua en huecos entre raíces. Es notable que pese a ser una especie moderadamente común no se hayan detectado más nidos.

Leptodactylus wagneri pertenece al grupo melanonotus, cuyo modo de reproducción es junto con el del ocellatus, el más primitivo dentro del género (Heyer, 1969). En el caso del grupo melanonotus es en cierto modo aún más primitivo, dado que ni siquiera hay descrito un mínimo cuidado parental. Correspondientemente, la fertilidad es bastante alta. Heyer y Bellin (1973) hallan puestas de 2793-3602 huevos, teniendo estos 1-1.25 mm de diámetro; Crump (1974) encuentra entre 1000-3150 huevos de 1.5 mm. de diámetro ($x=1740$), y Aichinger (1985), 1726-1740 de 1.0-1.5 mm. Nuestros resultados para las cuatro hembras grávidas son de 1575-2375 ($x=1893$) huevos de 1.0 mm. Así, nuestro valor de FTO es de 42.55, aproximándose bastante al dado por Crump (1974) de 38.27, y por Duellman, de 35.40 (aunque de nuevo está erróneamente expresado en la tabla).

El volumen de los cuerpos grasos osciló entre 0-5, con mayor volumen en los inmaduros. Todos los machos examinados tenían CG=1. Se hallaron juveniles de pocos días de edad en el Curichi del Bosque el 1-III-88.

Canto.-

El canto ha sido descrito por numerosos autores en términos orales y numéricos. Stebbins y Hendickson (1959) lo describen como un "tic" metálico emitido 27-36 veces/minuto según sus observaciones, o 8-10 veces por cada 15 s. Cuando canta un coro bullicioso, el conjunto recuerda al crepitar producido al tostar maíz, o al de un líquido hirviendo. Straughan y Heyer (1976) aportan los parámetros del canto en ejemplares de cuatro localidades amazónicas (Belém, Brasil; Aragua, Venezuela; Santa Cecilia y Limoncocha, Ecuador). Hödl (1977) da datos de ejemplares de Manaus, Duellman (1978a) de Belém, Schlüter (1980b) de Panguana y Zimmermann y Bogart (1984) de Tapajós, Brasil. En general, los autores coinciden en señalar que es un canto modulado, pero la frecuencia dominante fluctúa entre 500-3600 Hz, la máxima

potencia entre 1000-3200, la duración de la nota entre 0.018 y 0.13 s y el número de notas por minuto, entre 54 y 199. Aunque el canto varía geográficamente (Zimmermann y Bogart, 1983), esta gran variación sin duda también responde a haberse medido los cantos de diferentes especímenes en distintas condiciones de temperatura, con diferentes aparatos y por distintos autores. En Puerto Almacén, la duración de la nota es de 11.7 ms, y es emitida cada 677 ms; la frecuencia dominante es de 1455 Hz (Fig. 4.11 C). Schlüter (1980b) indica que hay dos tipos de emisiones y que los machos forman dúos en los que cada individuo emite uno de los tipos, para terminar el individuo subordinado emitiendo el mismo tipo de sonido que el dominante.

Distribución.-

Leptodactylus wagneri es una especie de amplísima repartición en Sudamérica al E de los Andes, donde ocupa zonas húmedas y subhúmedas. Se halla en las Guayanas, en Venezuela, Colombia (incluidos el valle del río Magdalena y hay una cita en el Chocó), Ecuador, Perú, Bolivia y Brasil, donde alcanza en los bosques atlánticos la latitud de Río de Janeiro. Alcanza en las laderas orientales andinas hasta 1900 m. de altitud (Heyer, 1970). En Bolivia se extiende por toda la región oriental, hasta los límites del chaco, algo al S de la ciudad de Santa Cruz.

Comentarios.-

Crump (1971) y Heyer y Bellin (1973), presentan a L. wagneri como una especie de amplio nicho ecológico, reproduciéndose en enclaves poco predecibles, y con una capacidad de colonización alta, no padeciendo como otras especies las consecuencias de la deforestación (Aichinger, 1991). Es un estratega "r" que se comporta dentro de los leptodactílicos como una especie típica del género Bufo lo haría dentro de los bufónidos (incluso en tener larvas en cardúmenes). Tampoco es un especialista en la alimentación. Duellman (1978a), encuentra una gran diversidad de presas consumidas, con una amplia variedad de insectos (incluyendo hormigas), caracoles, miriápodos, arañas, crustáceos e incluso un ejemplar de Hyla brevifrons.



Fig. 4 A. Leptodactylus wagneri.

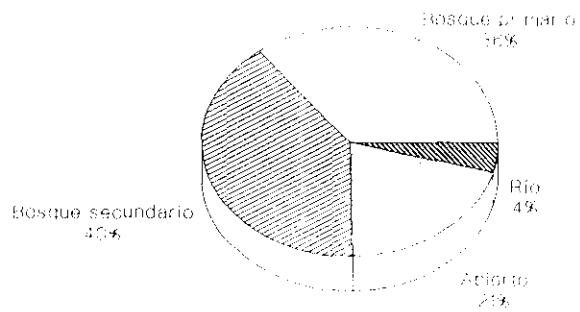


Figura 4. 11 B. Uso del macrohábitat en Leptodactylus wagneri.

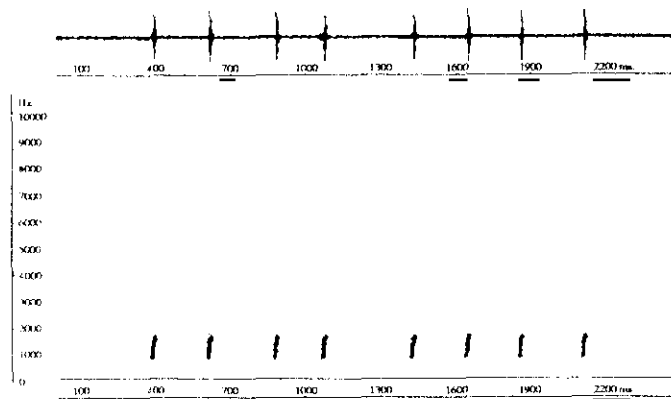


Figura 4. 11 C. Oscilograma y audioespectrograma de Leptodactylus wagneri.

Lithodytes lineatus (Schneider, 1799)

Rana lineata. Schneider, 1799. Hist. Amphib., 1: 138

Lithodytes lineatus Fitzinger, 1843. Syst. Rept. Wien, 1: 31

Ejemplares examinados: 5 [2 (1 de Valle de Sajta, Cochabamba)/3 (de Valle de Sajta)]

Diagnosis y descripción.-

En Puerto Almacén, L. lineatus puede ser confundido sólo con E. pictus, del que difiere por carecer de escudetes dérmicos en la cara superior de la falange terminal de los dedos, tener mayor tamaño, manchas rojas en las caras anterior y posterior del muslo, y diseño ventral distinto (Fig. 4.12 A).

Aspecto grácil. Piel del dorso y superficies dorsales de los miembros cubierta de diminutas pustulitas. Tímpano casi tan grande como el ojo. Sin membranas en manos ni pies. Tubérculos metacarpales interno y externo conspicuos, de parecido tamaño. Tubérculos subarticulares de manos y pies redondeados, conspicuos. Tubérculo metatarsal interno saliente, ovalado, siendo el externo redondeado, menor. Dorso y costados negros; un par de líneas dorsolaterales amarillentas, desde el extremo del hocico a la región inguinal, donde hay una mancha roja o naranja que entra en la cara anterior del muslo; otra mancha de igual color en la parte dorsal de la cara posterior del muslo; vientre y garganta pardo grisáceos con diminutos puntos color crema. Iris color bronce. Medidas: 41.8 / 51.8.

Hábitat.-

El único ejemplar hallado en Puerto Almacén (0.03% de las observaciones totales) estaba en bosque primario, y los lugareños se refirieron a otro, también observado en bosque primario (Fig. 4.12 B). Diferentes autores muestran a L. lineatus como una especie propia de bosque, tanto primario como secundario (Schlüter y Regös, 1981; Lescure y Gasc, 1986; Hoogmoed, 1979a; Aichinger, 1991a), ya sea inundable (Stebbins y Hendrickson, 1959), o fuera de la influencia de las fluctuaciones fluviales (Rodríguez y Cadle, 1990; Zimmermann y Rodríguez, 1990; Rodríguez, 1992). Duellman (1978a), de 13 ejemplares colectados en Santa Cecilia, halla tres en bosque primario, nueve en secundario y uno en borde de bosque. En realidad, la presencia de L. lineatus en uno u otro medio está en gran parte condicionada por la de hormigas cortadoras de hojas (Atta spp.), en cuyas ciudades subterráneas encuentra la especie refugio (Schlüter y Regös, 1981; Hoogmoed, 1986). El único ejemplar de Puerto Almacén se encontraba en un enorme hormiguero, y en esta condición los hemos podido también observar o escuchar en la región del Chapare en zonas de borde de bosque. Otros ejemplares de esta zona fueron encontrados removiendo grandes troncos cortados en un espacio abierto. Schlüter y Regös (1981), presentan diferentes hipótesis para explicar la asociación de L. lineatus con las hormigas (protección, microclima adecuado, ingestión de otras posibles

presas atraídas por los restos dejados por las hormigas). El hormiguero de Puerto Almacén se encontraba cercano al Curichi Negro, y dentro de él fueron escuchados otros ejemplares de L. lineatus, aunque no vistos. En todas partes L. lineatus puede ser calificado de poco común.

Ciclo temporal y reproducción.-

Casi todos los autores coinciden en que se trata básicamente de una especie nocturna (Lescure y Gasc, 1986; Rodríguez y Cadle, 1990; Zimmermann y Rodríguez, 1990; Duellman y Salas, 1991; Rodríguez, 1992), aunque también ha sido reportada su actividad diurna, al menos en lo que se refiere a cantar desde sus guaridas (Schlüter, 1980; Duellman 1978a; 1989; 1990). Schlüter y Regös (1981) y Regös y Schlüter (1984) indican que la especie es básicamente nocturna y que quizá los jóvenes tengan mayor tendencia que los adultos a la actividad diurna. Nuestro ejemplar cantaba de noche. No hay datos bibliográficos sobre el período de actividad anual. En Puerto Almacén se oyó la primera vez el 5-XII-88 y por última vez el 22-II-89, siempre en el mismo hormiguero.

No tenemos datos propios sobre la reproducción de esta especie. Las tres hembras examinadas de Valle de Sajta, capturadas el 29-I-90, presentaron todas solamente pequeños folículos en el ovario, y CG=4-6. Crump (1974) observa un ejemplar con un total de 195 huevos de 2 mm (FTO=7.65); Duellman (1978a) aporta datos de otro con 230 huevos de 2.4 mm (FTO=7.9, considerando los dos ejemplares) y Duellman y Toft (1979), indican huevos no pigmentados de 1.5 mm. Hödl (1990), indica 260 huevos de 1 mm. Este escaso complemento ovárico hizo pensar que, como hacen otros Leptodactylinae, L. lineatus podría depositar huevos en nidos de espuma en agua (Duellman, 1978a; 1989). Contradictorios modos de reproducción han sido descritos para la especie: nidos en depresión en tierra, cercano al agua, como en los Leptodactylus del grupo pentadactylus (Hödl, 1986); nido sobre la superficie del agua, como en Physalaemus (Hödl, 1990); y por último, nido en un agujero en tierra, cerca del agua, como en los Leptodactylus del grupo fuscus (Aichinger, 1991). Regös y Schlüter (1984) dicen que construye nidos de espuma, proceso en el que invierten cuatro horas, y que la eclosión ocurre entre siete y quince días después del apareamiento.

Canto.-

Schlüter (1980b), indica que los machos alternan el canto unos con otros, fenómeno que hemos podido observar en ejemplares cantando desde sus hormigueros en el Chapare. La llamada consiste en una nota tonal, como un corto silbido repetido continuamente, que recuerda al de E. pictus, pero es más grave y menos continuo. Schlüter (1980b) da una frecuencia fundamental de 1100 Hz, con la dominante a 2300-2600 Hz, y una duración de la nota de 0.12 s con un intervalo de 0.4-0.5 s entre nota y nota. Nuestras grabaciones parecen algo más agudas, pero en general concuerdan bastante bien con las de Schlüter (1980b), dando

una duración de la nota de 155 ms, con una tasa de repetición de 66 notas/minuto, y una frecuencia fundamental de 1355 Hz, una dominante de 2698 Hz y un intervalo entre llamadas de 760 ms (Fig. 4.12 C).

Distribución.-

Lithodytes lineatus tiene una amplia repartición por la alta Cuenca Amazónica, desde las Guayanas a Bolivia a través de la Amazonia de Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Brasil noroccidental. Es un ejemplo de distribución en "arco amazónico" (Lynch, 1979). En Bolivia se conocen pocas citas (De la Riva, 1990), aunque ha de estar ampliamente repartido por Pando y Beni, y N de La Paz, Cochabamba y Santa Cruz. En Puerto Almacén alcanza las proximidades de su límite S en la Chiquitania.

Comentarios.-

El peculiar diseño de L. lineatus, que se asemeja tanto a los dendrobátidos E. pictus y E. femoralis, parece un caso claro de mimetismo batesiano (Nelson y Miller, 1971; Duellman, 1978a).

Se trata de una especie con una dieta generalista de artrópodos (Duellman, 1978a).



Fig. 4.12 A. Lithodytes lineatus.

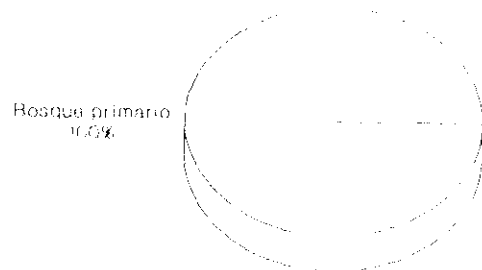


Figura 4. 12 B. Uso del macrohábitat en Lithodytes lineatus.

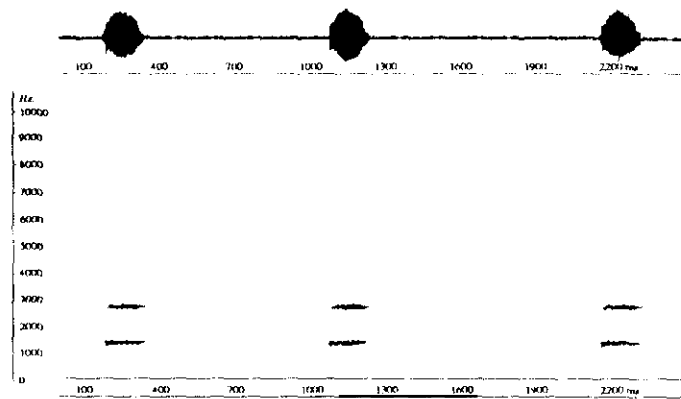


Figura 4. 12 C. Oscilograma y audioespectrograma de Lithodytes lineatus.

Physalaemus albonotatus (Steindachner, 1864)

Leiuperus albonotatus Steindachner, 1864. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 1864: 275

Physalaemus albonotatus Barrio, 1965. Physis, B. Aires 25 (70): 435

Ejemplares examinados: 34 (24/10)

Diagnosis y descripción.-

Se distingue de cualquier otra especie de la zona por tener una mancha oscura en el costado, desde detrás del ojo hasta la ingle (Fig. 4.13 A).

Cuerpo rechoncho. Piel dorsal lisa, con algunas glándulas formando un círculo incompleto o una herradura en la región escapular y dos glándulas sacrales; pliegue supratimpánico corto; piel ventral lisa, con un pliegue discoidal. Cabeza triangular, con hocico acuminado, ligeramente sobresaliente de perfil. Tímpano visible, no muy conspicuo. Sin membranas en manos y pies. Tubérculos metacarpales redondeados; machos con callosidad nupcial parduzca en el primer dedo de la mano, poco conspicua; tubérculos subarticulares de manos y pies redondeados, conspicuos; tubérculos metatarsales interno y externo afilados y prominentes; un tubérculo tarsal cónico entre el talón y el tubérculo metatarsal interno. Diseño dorsal variable, desde uniformemente pardo claro o verde (raro), a manchas abigarradas por todo el dorso, líneas longitudinales, etc. Normalmente, algunas manchitas negras en región escapular y rodeando las glándulas sacrales; raya clara sobre el urostilo. Invariablemente hay una banda de color pardo oscuro que baja oblicuamente desde el ojo hacia los costados, diluyéndose progresivamente. Patas traseras barreadas. Vientre color crema. Machos con un gran saco vocal gular, grisáceo anteriormente. Medidas: 32.0/33.8.

Hábitat.-

Se encuentra en ambientes variados, desde bosques más o menos cerrados a medios abiertos, como hemos podido comprobar tras muchas observaciones en diferentes localidades de departamento de Santa Cruz. En Puerto Almacén, muestra a nivel local esta misma plasticidad, y así, se halló el 10.9% de las veces en bosque primario, el 51.7% en bosque secundario, el 30.5% en potreros y el 6.6% en el arroyo al comienzo de la estación lluviosa (n=136) (Fig. 4.13 B). Nunca se vio en el propio lecho del río, ni aún con el agua estancada. Es una especie común, con el 4.82% de las observaciones totales.

Ciclo temporal y reproducción.-

Gans (1960), indica (como P. cuvieri) que esta especie canta tanto de día como de noche; igual indicación hace Bokermann (1962) para P. cuvieri, la cual es una especie críptica muy semejante a P. albonotatus, virtualmente indistinguible de ella en ejemplares conservados, y sí en cambio muy distintas en el canto (Barrio, 1965b). En Puerto Almacén, los machos

solían empezar a cantar sobre las 15.30 h (excepcionalmente desde las 12.30 h o antes) y prolongaban la actividad aproximadamente hasta las 0.03 h de la noche. El primer año se empezaron a oír los primeros machos el 2-XI, y siguieron cantando hasta el 31-III; el segundo año, cantaron desde el 24-XI hasta el 4-IV, oscilando así la duración del período de actividad sexual en torno a los cinco meses. Se hallaron hembras grávidas desde el 21-XI al 29-III el primer año, y desde el 1-XII al 24-II el segundo, aunque en éste la actividad reproductora se prolongó más allá de lo que indican estos datos.

Physalaemus albonotatus es una especie precoz que aprovecha las primeras lluvias para reproducirse temporalmente en los charcos. Posteriormente, a lo largo de toda la estación lluviosa, los mayores picos de actividad se dan siguiendo a fuertes lluvias durante dos o tres días (ver figura 5.8). Los machos, difíciles de descubrir, cantan desde la orilla de charcas, flotando en agua somera; a veces lo hacen desde pequeños hoyos, como pisadas de ganado (Gans, 1960), al igual que P. cuvieri (Bokermann, 1962). Las especies del género Physalaemus construyen nidos flotantes de espuma en charcas (modo 8 de Duellman y Trueb, 1986). Según Bokermann (1962), en P. cuvieri, el amplexus se produce a veces primero en tierra, tras lo que la pareja va al agua y a los 30 minutos empieza el desove, durante el cual el macho bate con sus patas los fluidos oviductales de la hembra para fabricar la espuma; la puesta dura unos 25 minutos, y tras ella, el nido, de unos 7-9 cm de diámetro y cuatro de alto, es abandonado pegado a la tierra de la orilla o a la vegetación, conteniendo entre 455-665 huevos ($x=549.1$; $n=7$). Barrio (1965b), comenta que el patrón de reproducción es el mismo en P. albonotatus. En Puerto Almacén observamos numerosos amplexus e innumerables nidos, respondiendo a lo dicho anteriormente. En ocasiones, muchos nidos son adosados unos a otros por muchas parejas en amplexus, resultando difícil individualizarlos. La fecundidad de P. albonotatus parece superior a la de P. cuvieri, a juzgar por los escasos datos disponibles. En seis hembras examinadas, hallamos 580-1550 huevos despigmentados ($x=900.8$) de 0.9 mm, obteniendo un FTO=26.2. Dada la conspicuidad de los nidos, es fácil saber qué noches se han producido amplexus. En el primer año, al menos hubo acoplamientos los días 6, 21, 28 y 30 del XI, el 6, 22 y 30 del I y el 16-II; el segundo año, los días 24 y 30 del XI, el 6, 7, 10, 14, 25, 26, 29 del XII, el 25-I, el 1, 23 y 24 del II y el 5, 6, 8, 9, 10, 28 y 29 del III. Como se puede ver, el segundo año se observaron amplexus en 20 días (y muy probablemente también se produjeron durante nuestras ausencias de Puerto Almacén), y el primero sólo en diez. Esta diferencia cuantitativa no lo es sólo en el número de noches en que P. albonotatus se reprodujo, sino en el número de nidos construidos. A efectos de evaluar la intensidad de la actividad reproductora de la especie, se llevaron a cabo conteos de nidos en las mañanas siguientes a las noches en que se suponía que habían de darse amplexus. Mientras que el primer año se contabilizaron de un total de 8 días, 70 nidos, en el segundo, de 19 días se contabilizaron 2180 nidos. Es una cifra infinitamente superior a los 166 nidos que cabría esperar si se hubiesen

reproducido el segundo año con la misma intensidad que el primero, aunque fuese durante más días. Lo más impresionante es que de los 2180 nidos contados, 2012 fueron construidos en las Charcas del Potrero (el resto, 32 en el Arroyo con las primeras lluvias y 125 en el Curichi del Capibara). Si consideramos una media de 900 huevos por nido, entre los tres enclaves citados habrían sido puestos a lo largo de toda la estación un total de 1962000 huevos, de los cuales 1810800 sólo en las Charcas del Potrero. Para una superficie total en este último enclave de unos 60 m² de tabla de agua, cada metro cuadrado habría contenido 30180 larvas durante toda la estación lluviosa. Ni siquiera la deposición de estas enormes cantidades de descendientes tiene lugar uniformemente en el tiempo. Sólo en la noche del 26-XII-88, en las Charcas del Potrero se construyeron 580 nidos, de los cuales 350 estaban en un sólo charco de unos 10 m² (35 nidos/m²) y 40 cm de profundidad máxima. Considerando una profundidad media de 20 cm esto implicaría que simultáneamente, 315000 larvas pasarían a ocupar un volumen de agua de unos dos metros cúbicos, esto es, 157500 larvas por metro cúbico. Obviamente, esta biomasa es insostenible y la tasa de mortalidad ha de ser elevadísima. Además muchos huevos de nidos demasiado periféricos mueren al desecarse la charca.

Bokermann (1962) da para P. cuvieri un tiempo de 72 horas desde la construcción del nido hasta que las larvas abandonan la espuma. Para P. albonotatus pudimos constatar que las larvas de un nido construido la noche del 28-XII-87, eran ya libres y estaban en estadio 22 de Gosner el día 31 a las 19:00, midiendo 5 mm (3.6 mm en el momento de la eclosión). Estos resultados concuerdan aproximadamente con los de Bokermann, que apuntan a la necesidad por parte de la larva de pasar un período de unos tres días en el nido antes de iniciar una vida acuática libre. En ocasiones se observó cómo tras una fuerte lluvia, las zonas inundadas por primera vez, aledañas a charcas ya previamente existentes, eran preferidas. Esto posiblemente responda a una estrategia para evitar la competencia con las larvas ya afincadas en esas charcas y la depredación por parte de, principalmente, larvas de insectos igualmente instaladas en ellas. Sin embargo no era infrecuente que tales zonas anegadas por primera vez (o que nunca conservaban el agua mucho tiempo), se secasen aún antes de que las larvas estuviesen en condiciones de abandonar el nido. Por ejemplo, los aledaños de las Charcas del Potrero, se anegaron con las fuertes lluvias de los días 12, 13 y 14 de Diciembre del 88, y la actividad reproductiva de la especie se prolongó hasta el día 16; el día 19, estas zonas se habían secado totalmente, y no menos de 100 nidos (unas 90000 larvas) se perdieron. No obstante la cantidad de larvas producida es tal que su repercusión temporal en el equilibrio demográfico de la especie ha de ser notable. No tenemos datos de un tercer año para estimar si se notó un gran incremento en la población. En cualquier caso, el número de adultos reproductores de P. albonotatus durante el segundo año fué mucho mayor que el primero. Posiblemente los años de menor competencia entre adultos, el éxito reproductor es mayor y se traduce en un gran número de

adultos al siguiente año. Así, por lo poco observado parece que P. albonotatus sufre fluctuaciones poblacionales muy acusadas de unos años a otros.

Si no queremos admitir una densidad de población tan alta como para creer que en una sola noche al menos 1160 ejemplares se hallaban en las Charcas del Potrero y otros individuos distintos en las noches previas y posteriores, hay que buscar hipótesis alternativas para explicar tal cantidad de nidos construidos durante varias noches consecutivas en el mismo sitio (por ejemplo 5-XII-88, 100 nidos; 6-XII-88, 100; 25-XII-88, 75; 26-XII-88, 580; 28-XII-88, 60). En principio se pueden barajar varias hipótesis, entre las cuales las más verosímiles son: 1) las hembras son más abundantes que los machos (con una proporción de sexos aproximada de 2:1), los cuales se aparearían varias noches consecutivas con diferentes hembras; 2) las hembras son capaces de dividir el total del complemento ovárico en varias puestas realizadas en a) sendas noches consecutivas o b) en una misma noche. Ambas hipótesis no son mutuamente excluyentes. Del análisis del estadio reproductor de las gónadas de las hembras examinadas, se puede inferir que desde luego, las hembras realizan segundas puestas en la misma temporada, pues algunas presentaron huevos maduros en la porción final del oviducto, a punto para poner, mientras que el ovario presentaba huevos en vitelogénesis. Bokermann (1962) encuentra en P. cuvieri que las hembras realizan una puesta al principio de la estación y otra al final; hembras que pusieron en Septiembre y que fueron recapturadas por él en Febrero, presentaban huevos o indicios de acabar de poner de nuevo. Lo mismo ha de ocurrir en P. albonotatus, e incluso a intervalos más cortos. Es posible que sean realizadas hasta tres puestas por cada hembra (una del 24-II-89 presentaba aún huevos en vitelogénesis junto a huevos maduros). Esto no explica sin embargo las grandes cantidades de nidos construidos con pocos días de diferencia. La hipótesis 1) no la podemos probar, aunque la proporción de sexos en las capturas ya no apunta en este sentido, y eso aún contando con que normalmente dichas capturas están sesgadas hacia las hembras (en las que se puso más interés por aportar más datos sobre la biología de la especie). La hipótesis 2) lamentablemente tampoco la podemos probar, pues no contamos en ningún caso los huevos de los nidos. Si P. cuvieri es en este sentido como P. albonotatus, la cifra de 900 huevos/hembra de media en éste, dobla aproximadamente a la ya comentada de 549 huevos/nido en aquel, y quizá las hembras podrían repartir una misma freza en varios nidos, independientemente de que esto lo pueda hacer dos o tres veces a lo largo de la estación. De las seis hembras examinadas, tres presentaron huevos en útero, en número de 425, 800 y 1550. Obviamente con estos datos es aventurado hipotetizar nada a cerca de cómo las hembras distribuyen su potencial reproductor.

Si las hembras realizan una sola puesta por noche y algunas hembras hasta dos y tres puestas espaciadas en toda la estación húmeda, entonces P. albonotatus fué la especie de anuro más abundante en Puerto Almacén en el segundo año, ya que esto implicaría al menos la

presencia de 835 hembras en las Charcas del Potrero en los diez días transcurridos entre el 16 y el 26-XII-88, más un número indeterminado de machos.

Las fluctuaciones en el volumen de los cuerpos grasos de los machos no presentaron tendencias claras, oscilando los valores entre 0 y 4 a lo largo de la estación; todas las hembras, presentaron $CG=0$, excepto un ejemplar de 23.9 mm de longitud total, que presentó $CG=3$. Este ejemplar, del día 15-III-88, no presentaba el ovario desarrollado y con seguridad había nacido en la misma temporada. Si bien estas hembras nacidas en la temporada no llegan a participar en la actividad reproductora, los machos más tempranamente nacidos sí se presentan cantando (con un canto más débil y agudo de lo normal) en las charcas al final de la estación. Así, dos individuos de 25.5 mm fueron capturados cantando el 29-III-88. Sin embargo, estos individuos no eran maduros sexualmente. Mientras que en los individuos de tallas comprendidas entre 29.1-32.0 mm, la longitud del testículo más desarrollado era de 1.9-2.4 y la media de la relación longitud del testículo/longitud total era 0.070 ($n=14$), en los dos citados individuos la longitud del testículo era sólo de 1.4 y 1.6 respectivamente, y el valor medio de la relación indicada, 0.056. Sin embargo, dos individuos de sólo 25.9 mm y 27.7 mm, pero capturados el 3 y 6 de Diciembre de 1988, empezando ya fuerte la estación de lluvias, y obviamente nacidos en la anterior estación, presentaron un testículo de 2.4 mm y 2.3 mm respectivamente, y por lo tanto debían ser sexualmente maduros (media de la longitud del testículo/longitud total=0.0872). Jóvenes de 22 mm, ya metamorfoseados días atrás, se hallaron el 22-III-88 cerca del Curichi del Capibara.

Canto.-

Barrio (1965b) basó la separación de las dos especies crípticas *P. albonotatus* y *P. cuvieri* en su distintivo canto. En la especie que nos ocupa, éste semeja un largo maullido de gato o un llanto de niño. Los machos cantan flotando en el agua, con todo el cuerpo hinchado. Barrio (1965b) da una duración de la llamada de 1.4-1.5 s, con una tasa de repetición de 15-20 llamadas/minuto, consistiendo la nota en un tono descendente con 14 armónicos (los principales a 2100, 3200 y 4000 cps), y frecuencia fundamental de 800 cps. Estos datos parecen indicar un canto algo más rápido y agudo que el registrado en Puerto Almacén, el cual tiene una duración de 1779 ms, y es repetido a razón de 11.4 llamadas/minuto; la frecuencia dominante es de 2392 Hz, constando la llamada de 37 pulsos repetidos a un ritmo de 20.8 pulsos/s (Fig. 4.13 C).

Distribución.-

Physalaemus albonotatus tiene una distribución cerrado - chaqueña (Barrio, 1965b). Se encuentra en todo el chaco y regiones aledañas en el cerrado brasileño y bosques húmedos subtropicales de Argentina, Bolivia y Paraguay. En Argentina se halla en Jujuy, Salta, Chaco,

Formosa, Corrientes y Santa Fe. En Bolivia tiene distribución por todo el chaco y llanuras semihúmedas orientales (De la Riva, 1990). Su presencia en Puerto Almacén ya supone una intromisión bastante profunda en el medio forestal húmedo que no es el más típico para la especie, y debe tener aproximadamente aquí su límite N y NO de distribución. Muchas citas publicadas para P. cuvieri pertenecen en realidad a P. albonotatus. Ambas especies son simpátricas en gran parte de la Chiquitania (De la Riva, 1990b).

Comentarios.-

Un macho cuyo contenido estomacal fué examinado, había ingerido dos coleópteros, una larva de coleóptero, un homóptero y dos himenópteros. Bokermann (1962) comenta que P. cuvieri come gran variedad de invertebrados.

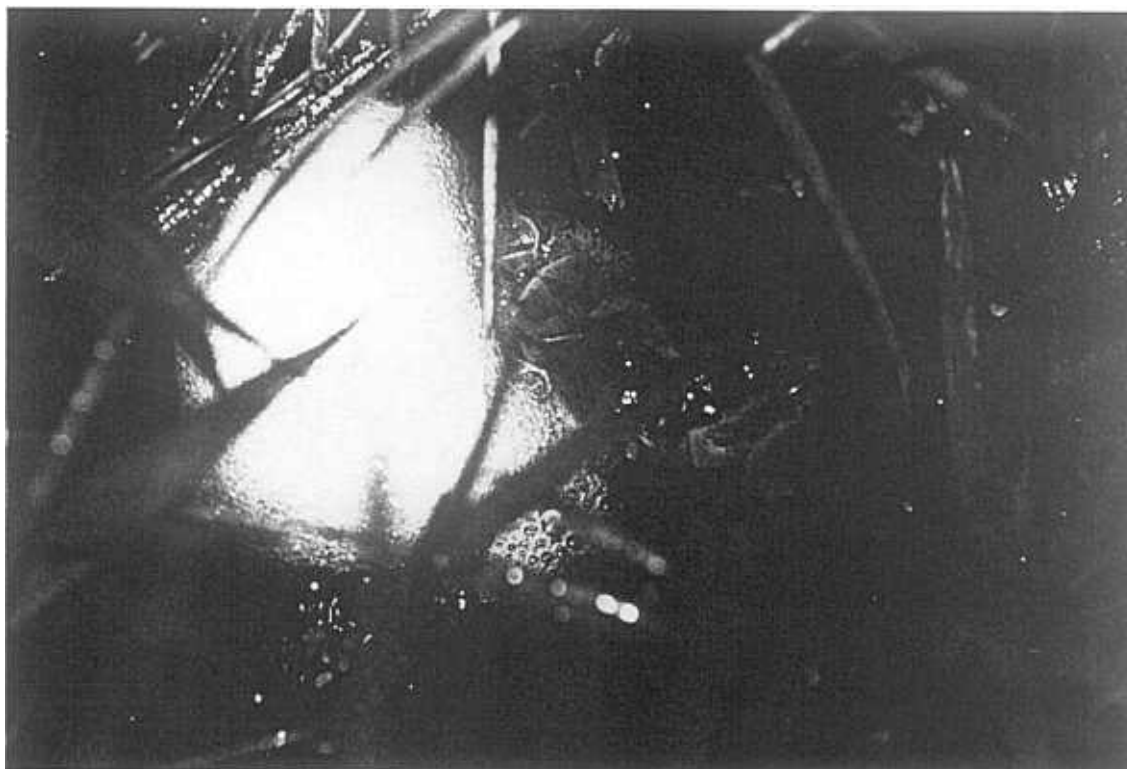


Fig. 4.13 A. Pareja de Physalaemus albonotatus en amplexus, durante la construcción del nido de espuma.

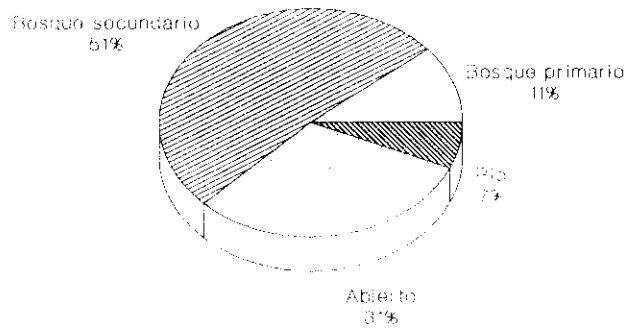


Figura 4. 13 B. Uso del macrohábitat en Physalaemus albonotatus.

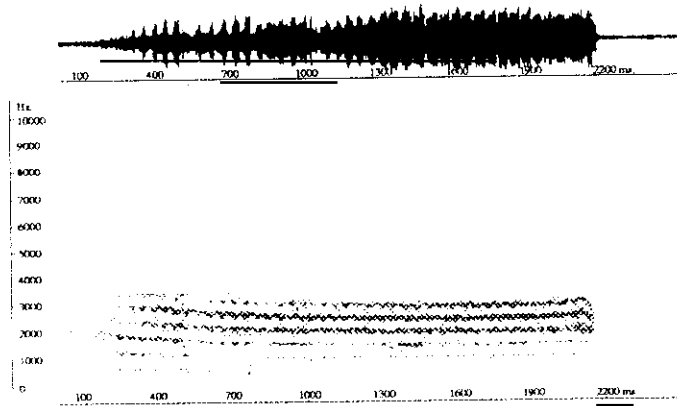


Figura 4. 13 C. Oscilograma y audioespectrograma de Physalaemus albonotatus.

Chiasmocleis albopunctata (Boettger, 1885)

Engystoma albopunctatum 1885 Boettger. Z. Naturwiss., Halle, 58: 240

Chiasmocleis albopunctata, 1934 Parker. British. Mus. Nat. Hist. Publ.: 116

Número de ejemplares: 19 (15/4)

Diagnosis y descripción.-

Esta especie es inconfundible por su diseño a base de puntos blancos o crema sobre fondo pardo o negro (Fig. 4.14 A).

Tamaño pequeño. Aspecto relativamente grácil, con cuerpo largo y miembros cortos. Piel dorsal y ventral lisa. Cabeza subtriangular en vista dorsal; narinas cerca del extremo del hocico; ojo pequeño, siendo la distancia interorbital más de dos veces el diámetro del ojo; tímpano ausente. Primer dedo de la mano mucho más corto que el segundo; tubérculo metacarpal interno pequeño y redondeado, siendo el externo bífido y aplanado; tubérculos subarticulares redondeados. Pie sin membrana; tubérculo metatarsal interno pequeño, redondo; externo ausente; tubérculos subarticulares redondeados; sin tubérculos supernumerarios. Color dorsal pardo oscuro o casi negro, con pintas dispersas de color blanco azulado, que pueden formar una mancha continua a lo largo del canto rostral; vientre pardo claro, también con pintas. Machos con un saco vocal gular de color pardo oscuro. Medidas: 25.8 / 31.6.

Hábitat.-

Se encuentra tanto en bosque primario como secundario, pero sobre todo en potreros y zonas abiertas. En bosque primario se halló el 11.5% de las veces, en secundario el 41.2% y en potreros el 43.25% (Fig. 4.14 B). Un 3.8% se halló en los Charcos del Arroyo al principio de la estación de lluvias (n=52). Es una especie de suelo, que se encuentra a veces bajo piedras o troncos durante el día. No existen datos publicados sobre la biología de esta especie. Otras especies amazónicas del género, como C. ventrimaculata o C. shudikarensis son igualmente habitantes de bosque primario y secundario o de borde forestal, con costumbres más o menos fosoriales y nocturnas en el manto de hojas del suelo (Duellman, 1978a; Rodríguez y Cadle, 1990; Zimmermann y Rodríguez, 1990; Aichinger, 1991).

En Puerto Almacén es una especie moderadamente común, con un 1.84% de las observaciones totales.

Ciclo temporal y reproducción.-

Chiasmocleis albopunctata es una especie nocturna, activa durante la estación lluviosa. El primer año los machos empezaron a cantar el 21-XI y dejaron de hacerlo el 28-III, y el segundo año, empezaron el 24-XI y cesaron el 10-III, con lo que el período de reproducción abarca así aproximadamente 4 meses; la misma duración es dada por Aichinger (1987) para C.

ventrimaculata. Los machos cantan a menudo en grupos, tanto desde el agua como desde la orilla. Parecen tener preferencia por charcos de moderada profundidad y reducida extensión, como los que se forman tras fuertes lluvias en las rodadas de los caminos y en pequeñas depresiones entre la hierba de los potreros. El pequeño tamaño de los charcos limita quizá el número de machos agrupados, pero la tendencia parece ser a producir grandes agrupaciones. Aichinger (1987) cita concentraciones de C. ventrimaculata superiores a 50 machos. Se observaron amplexus el primer año los días 6-I, 22-I, 1-III y 7-III, y el segundo año, el 14-XII. Durante el acoplamiento, el vientre del macho y el dorso de la hembra se adhieren fuertemente mediante una secreción pegajosa aparentemente producida por el macho, como ha sido citado también para Elachistocleis bicolor (Scrocchi y Lavilla, 1990). Los huevos son depositados en películas flotantes sobre la superficie del agua de los charcos (Modo 1 de Duellman y Trueb, 1986).

Las cuatro hembras grávidas examinadas capturadas entre el 6-1-88 y el 1-III-88, presentaron 175-350 huevos (\bar{x} =256.25) de 1.4 mm, pigmentados. El FTO es de 12.27. Además, todas tenían huevos en vitelogénesis, independientemente de si los huevos maduros estaban en el ovisaco o en el útero, lo que indica que tiene lugar más de una puesta por estación. El tamaño y número de huevos y la talla de las hembras son mayores que los indicados por Duellman (1978a) para C. ventrimaculata y C. bassleri, que tienen un FTO de 7.6 y 9.3 respectivamente. Para C. ventrimaculata, Aichinger (1985) obtendría, según sus datos, un valor de FTO=26.31 y Hödl (1990), para C. shudikarensis, un FTO=17.68.

Los patrones de desarrollo de cuerpos grasos tanto en machos como en hembras, no presentan una tendencia definida; en Enero del 88, por ejemplo, había machos con CG=0 y otros con CG=4.

Canto.-

La llamada es una sucesión prolongada de notas secas y rápidas semejante al canto de algunos ortópteros, como en todos los especies de Chiasmocleis (Nelson, 1973) Los coros de varios machos, a pesar del pequeño tamaño del animal, producen un ruido bastante fuerte. Los machos ponen el cuerpo casi vertical, y se ubican normalmente en sitios algo escondidos, en el agua o en la orilla.

La llamada básica está compuesta de dos notas cortas tonales (A y B) seguidas de una nota pulsada más larga (C). La duración total de la llamada es de 54.8 ms, de los que 3.05 ms corresponden a la nota A, 13.9 ms al intervalo A-B, 3.8 ms a la nota B, 7.9 ms al intervalo B-C y 25.9 ms a la nota C, la cual tiene 200 pulsos/s. La frecuencia dominante de la nota A es de 4180 Hz, la de la B, 4300 Hz y la de la C, 4492 Hz, siendo su frecuencia fundamental de 2328 Hz, con un armónica a 6796 Hz. La llamada es emitida a un ritmo de 639 llamadas/minuto, y el intervalo entre ellas es de 39.1 ms (Fig. 4.14 C).

Distribución.-

Es una especie propia de los bosques subtropicales del centro de Brasil, del cerrado, del E y N de Paraguay y del E de Bolivia. En este país no se conoce de más localidades a parte de Puerto Almacén, de modo que no podemos aportar mucho sobre sus preferencias de hábitat. Debe de ocupar sobre todo espacios abiertos tipo pampa arbolada, como es gran parte del paisaje de la Chiquitania.

Comentarios.-

Aunque pueden comer una variedad de pequeños insectos, las especies del género Chiasmocleis son predominantemente mirmecófagas (Duellman, 1978a; Zimmermann y Rodríguez, 1990; Rodríguez, 1992). El estómago de un ejemplar examinado contenía 11 hormigas de cabeza mayor de 1.1 mm.

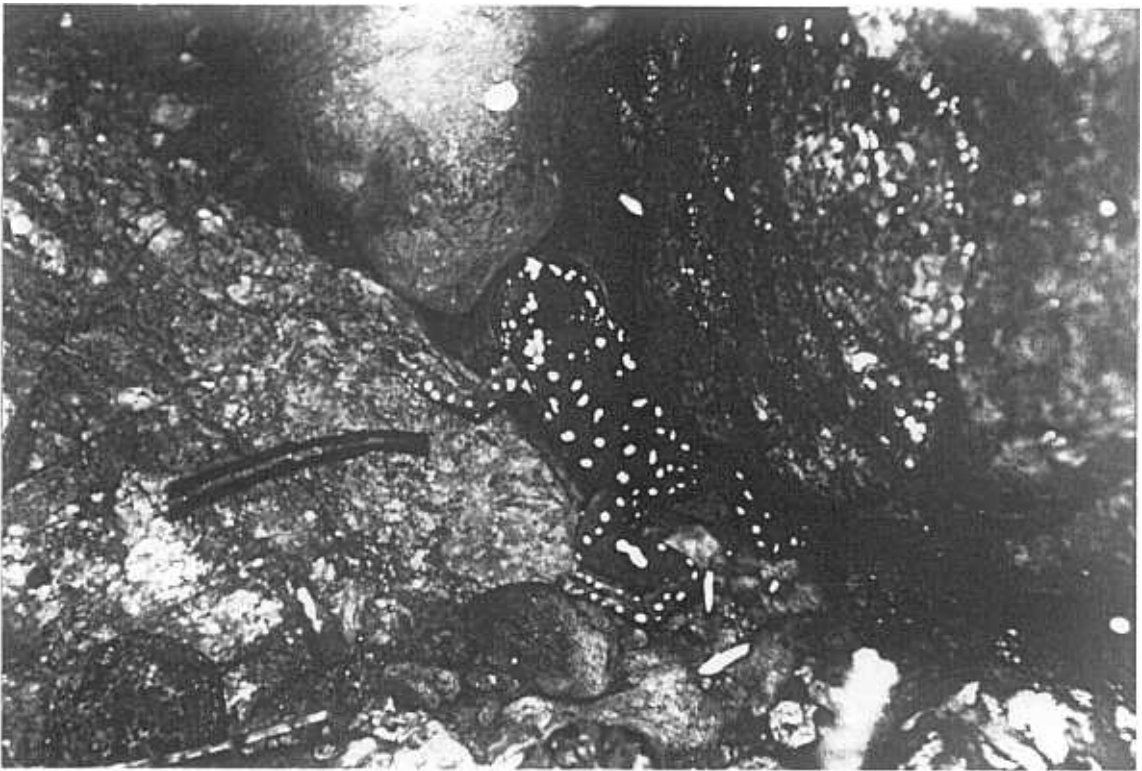


Fig. 4.14 A. Chiasmocleis albopunctata.

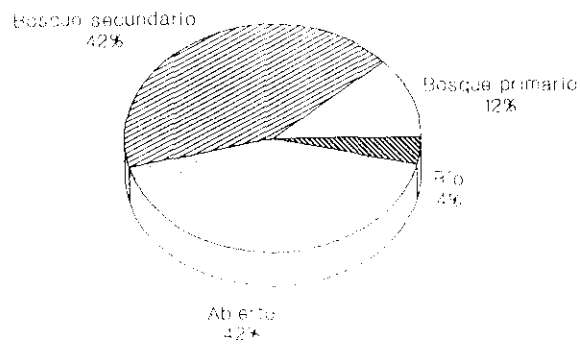


Figura 4. 14 B. Uso del macrohábitat en Chiasmocleis albopunctata.

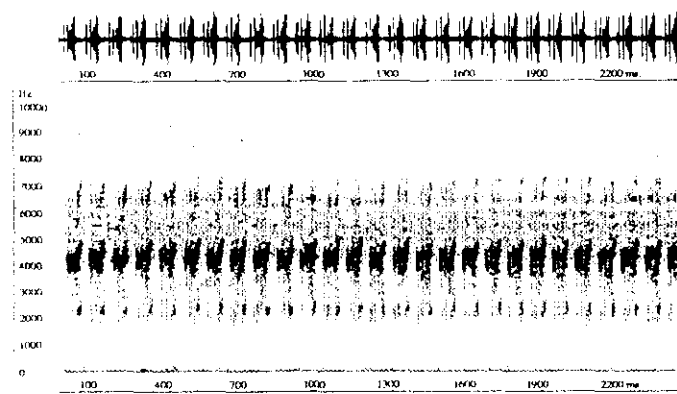


Figura 4. 14 C. Oscilograma y audioespectrograma de Chiasmocleis albopunctata.

Elachistocleis ovalis (Schneider, 1799)

Rana ovalis 1977. Schneider. Hist. Amph., 1: 131

Elachistocleis ovalis 1927. Parker. Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, 187: 4

Ejemplares examinados: 30 (22/8)

Comentarios taxonómicos.-

Pese a contener pocas especies, la taxonomía del género Elachistocleis dista mucho de estar clara. Especialmente complejo es el estatus de las formas E. ovalis y E. bicolor, que en ocasiones han sido consideradas dos subespecies de E. ovalis. Bolivia sudoriental es una zona especialmente conflictiva en este sentido (Rivero, 1961; Gans, 1960; Parker, 1927b), por cuanto las dos han sido citadas, incluso en las mismas localidades. Parte de la confusión proviene de las contradicciones en que incurrió Parker, que en un primer trabajo (1927b), considera a E. bicolor como la forma de vientre uniforme, línea fina en la cara posterior del muslo y ausencia de manchas grandes amarillas o naranjas en la región inguinal, y E. ovalis como la forma de vientre moteado y manchas más o menos notables en muslo e ingle. Sin embargo, posteriormente, Parker (1934) define las dos especies justo en el modo contrario. Generalmente se admite como E. bicolor la especie de vientre liso, aunque por ejemplo, Duellman y Salas (1991) citan E. ovalis en Cuzco Amazónico, cuando lo cierto es que los Elachistocleis de dicha localidad poseen un vientre amarillo inmaculado y probablemente son como los ejemplares de E. cf. ovalis a que se refiere Rodríguez (1992) en el P. N. Manu.

Los especímenes de Puerto Almacén se corresponden con el patrón E. ovalis, aunque no son idénticos a ejemplares determinados como pertenecientes a esta especie, provenientes de distintas localidades sudamericanas, que fueron examinados en el MZUSP. Probablemente la elucidación del estatus de ambas formas en áreas conflictivas sea fácil mediante el análisis de los cantos de los machos. En tanto no haya mayor conocimiento del tema, asigno tentativamente la población de Puerto Almacén a E. ovalis.

Diagnos y descripción.-

Es la única especie en el área que presenta combinados los caracteres de tímpano no visible, cabeza estrecha, ojos pequeños y manchas amarillas o anaranjadas en la región inguinal (Fig. 4.15 A).

Cuerpo robusto y rechoncho y miembros cortos. Piel dorsal y ventral lisa. Cabeza pequeña, triangular en vista dorsal, con morro prominente, sobresaliendo por delante de la mandíbula inferior; pliegue nugal marcado; narinas cercanas al hocico, abiertas lateralmente. Ojo pequeño, siendo la distancia interocular aproximadamente el doble de su diámetro. Tímpano ausente. Manos sin palmear; tercer dedo notablemente más largo que los otros; tubérculo metacarpal interno redondo; externo bífido, aplanado; tubérculos subarticulares redondeados,

aplanados. Pie sin membrana; tubérculo metatarsal interno ovalado, conspicuo; externo ausente; tubérculos subarticulares del pie redondeados; supernumerarios ausentes. Partes superiores grisáceas con un fino reticulado oscuro, que se va progresivamente aclarando hacia los costados. Vientre parduzco, reticulado de crema; manchas naranjas o amarillas en ingle, caras anterior y posterior del muslo y cara interna de la tibia. Machos con un saco vocal gular pardo oscuro. Medidas: 36.7/41.7.

Hábitat.-

El área de distribución de la especie coincide en general con espacios abiertos tipo sabana o cerrado, de modo que no se puede considerar una especie forestal. En Puerto Almacén, el 13.1% se observó en bosque primario, el 45.3% en secundario, el 36.5% en potreros y el 5% en los charcos del río y arroyo al comienzo de la estación (n=99) (Fig. 4.15 B). Stebbins y Hendrickson (1959) encuentran E. ovalis en campos cultivados encharcados, platanares, maizales y arrozales; Gans (1960) lo halla en espacios abiertos; Rivero-Blanco y Dixon (1979) lo citan en bosque seco tropical; Hoogmoed y Gorzula (1979) y Hoogmoed (1979), en sabana; Rodriguez y Cadle (1990) y Rodriguez (1992) encuentran Elachistocleis cf. ovalis en bosque primario inundable. Como diferentes autores manifiestan, se suele hallar cerca de o en pequeñas charcas someras, aunque no desdeña cuerpos de agua permanentes y de mayor tamaño (Hoogmoed y Gorzula, 1979; Cardoso et al., 1989). En Puerto Almacén, la especie presenta mucha querencia por los pequeños y someros charcos efímeros que se forman en los potreros tras lluvias torrenciales, y especialmente, lluvias prolongadas de varias horas. A menudo los machos cantan desde zonas de hierba encharcada, junto a C. albopunctata. También se halla en charcas mayores en el bosque y en charcas del camino. Es una especie de suelo, más bien fosorial y moderadamente común, con el 3.51% de las observaciones totales.

Ciclo temporal y reproducción.-

Es una especie nocturna, aunque tras fuertes lluvias los machos pueden ser oídos ya por la tarde y continuar hasta el amanecer. Se presenta activa durante toda la estación lluviosa, con más intensidad al principio de la misma. El primer año se oyeron desde el 21-XI al 29-III, y el segundo, desde el 24-XI al 28-III, abarcando así el período reproductor cuatro meses. Este período coincide (aunque en diferentes meses), con las 12-16 semanas indicadas por Hoogmoed y Gorzula (1979), aunque dichos autores manifiestan que los cantos empiezan dos semanas después de las primeras lluvias, mientras que en Puerto Almacén lo hacen casi inmediatamente después de ellas. Las primeras apariciones tuvieron lugar siempre en los Charcos del Arroyo.

Se observaron amplexus el primer año el 21-XI, 28-XI, 1-XII, 6-I, 22-I y 1-III, y el segundo, sólo el 14-XII, dato que en este caso únicamente indica que no se prospectaron minuciosamente los enclaves cuando se oyeron cantos, y no necesariamente que el segundo año

hubiese menos parejas reproduciéndose. Los machos, de los que se observaron hasta 10 juntos, cantan desde la orilla o más a menudo desde agua somera, apoyados en alguna piedra o planta y con el hocico apuntando hacia arriba y gran parte del cuerpo fuera del agua (Stebbins y Hendrickson, 1959; Gans, 1960). Durante el amplexus, macho y hembra están adheridos por una secreción ventral del macho, como en E. bicolor (Scrocchi y Lavilla, 1990). Los huevos son puestos en forma de película flotante, como es frecuente en muchos microhílidos (modo 1 de Duellman y Trueb, 1986). Encontramos hembras grávidas desde el 28-XI al 7-I el primer año y del 3-XII al 9-XII el segundo. La única hembra no grávida capturada lo fué el 28-III-88, y sólo contenía pequeños folículos ováricos. En algunas había una clara dicotomía entre huevos maduros en útero y huevos en vitelogénesis en el ovario, lo que indicaría que se realiza más de una puesta por estación. El número de huevos, de 1.2 mm en ejemplares conservados y 1.35 en fresco, osciló entre 500-1000 (\bar{x} =721.42; n=7), con un FTO=23.24. Hödl (1990) da para E. bicolor en Manaus una puesta media de 1380 huevos (n=3) con un FTO=33.6. Los cuerpos grasos presentan un desarrollo variable a lo largo de la temporada de lluvias, sin patrones definidos en las hembras, mientras que en los machos se aprecia si acaso un leve aumento del volumen en medio de la estación.

Huevos puestos el 6-I-88, se habían transformado el día 9 en larvas en estadio 25. El desarrollo completo de huevo a joven recién metamorfoseado en laboratorio, a unos 26-27° C, duró 32 días. Los jóvenes miden al salir del agua 10 mm. Se hallaron juveniles en las charcas del potrero el 7-III-89.

Canto.-

La llamada de los machos consiste en un zumbido prolongado que es emitido aproximadamente cada dos minutos, dependiendo de las condiciones. Nelson (1973), describe el canto de Elachistocleis de un total de 12 localidades desde Panamá hasta São Paulo. Este autor da una duración media del canto entre 1.6 y 4.3 s, con un rango de frecuencias dominantes entre 3097-4700 Hz y de frecuencias fundamentales entre 102-255 Hz. Haddad et. al (1988) estudian el canto de E. ovalis en la Serra da Canastra, Minas Gerais, Brasil. Ellos apuntan la existencia de un "click" inicial con tres o cuatro pulsos entre 2000 y 2500 Hz, el cual es emitido antes de la llamada larga, que dura aproximadamente tres segundos y tiene una frecuencia entre 2700 y 3600 Hz. Las grabaciones efectuadas en Puerto Almacén contienen una llamada larga de una nota, con una banda amplia de frecuencias. La duración total es de 2410 ms, con una frecuencia fundamental de 464 Hz y una dominante de 3648 Hz (entre 3190-4502 Hz), y potencia en 7127 Hz (Fig. 4.15 C).

Distribución.-

Elachistocleis ovalis se distribuye principalmente por las áreas abiertas de la mitad nororiental de América del Sur al E de los Andes, desde Panamá, Colombia y los llanos venezolanos y Trinidad, al cerrado brasileño, SE de Brasil y E de Bolivia (Frost, 1985). Parece ser sustituido por otras especies en la región de las caatingas, en el NE de Brasil (E. piauiensis; Caramaschi y Jim, 1983), en el chaco y parte del cerrado (E. bicolor) y en ciertas porciones de la Amazonia central y occidental. En Bolivia se extiende por la región oriental (Beni y Santa Cruz), y coincide con E. bicolor en el S del departamento de Santa Cruz. La población de Puerto Almacén constituye una intromisión en el medio forestal, a partir de las pampas y cerrados de la Chiquitania.

Comentarios.-

Se trata de una especie eminentemente mirmecófaga (Rodríguez, 1992), que busca activamente hormigas en el suelo. De dos hembras examinadas, una contenía cuatro hormigas de 2.5 cm, y otra 48 hormigas de tres especies diferentes.

Varios ejemplares examinados presentaron gusanos parásitos en la pared interna del cuerpo. Hoogmoed y Gorzula (1979) exponen que la especie sufre en Sabanas de Venezuela una fuerte depredación por parte de Caiman crocodylus.

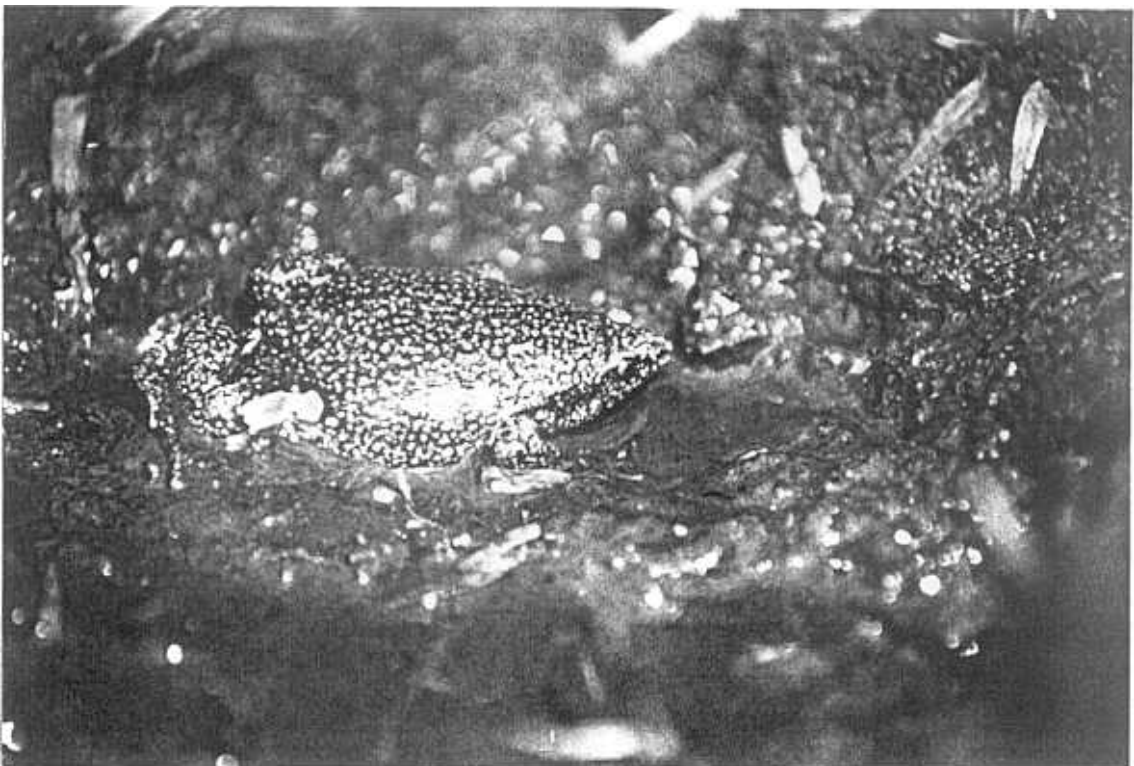


Fig. 4.15 A. Elachistocleis ovalis.

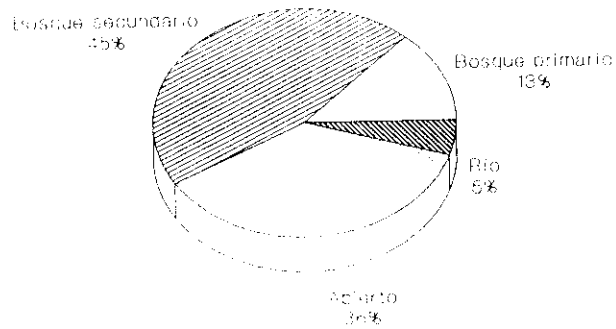


Figura 4. 15 B. Uso del macrohábitat en Elachistocleis ovalis.

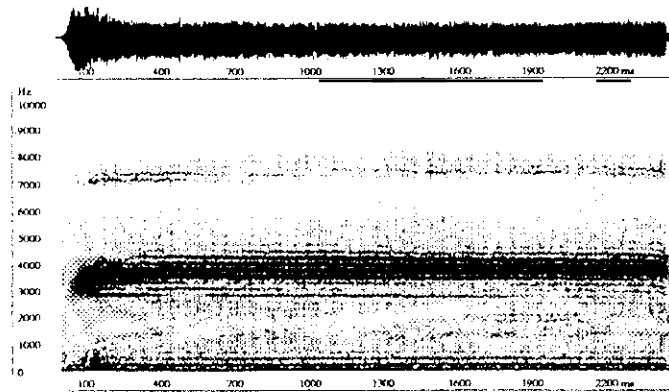


Figura 4. 15 C. Oscilograma y audioespectrograma de Elachistocleis ovalis.

Hamptophryne boliviana (Parker, 1927)

Chiasmocleis boliviana 1927. Parker. Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, 187: 3

Hamptophryne boliviana 1954. Carvalho. Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, 555: 7

Número de ejemplares: 19 (16/3)

Diagnosis y descripción.-

Hamptophryne boliviana es la única especie en el área con cabeza estrecha, tímpano ausente, ojos pequeños y dos puntos oscuros en la región inguinal (Fig. 4.16 A).

Cuerpo y miembros robustos. Piel de partes dorsales y ventrales lisa. Cabeza subtriangular en vista dorsal; de perfil, morro algo prominente sobre la mandíbula inferior. Ojo pequeño, siendo su diámetro unas dos veces la distancia interorbital. Tímpano ausente. Pliegue nucal presente. Manos sin membrana; primer dedo algo más corto que el segundo; tubérculo metacarpal interno pequeño, ovalado, siendo el externo doble, aplanado; tubérculos subarticulares de la mano redondos, conspicuos. Dedos acabados en una ligera dilatación. Pies sin membrana; tubérculo metatarsal interno ovalado, pequeño; externo ausente; tubérculos subarticulares del pie ovalados, bajos. Sin tubérculos supernumerarios. Dorso pardo claro con un dibujo central simétrico más oscuro; costados oscuros; una mancha negra inguinal; caras superiores de los miembros del color del dorso, claramente contrastadas con las inferiores, más oscuras; una difusa banda oscura transversal en cada tibia; vientre color crema con manchas grises. Machos con saco vocal gular de color gris oscuro. Medidas: 38.0/40.3.

Hábitat.-

Se trata de una especie de bosque, ya sea éste primario o secundario, inundable o no, donde se mueve entre la hojarasca del suelo (Lutz y Kloss, 1952; Duellman, 1978a; Hoogmoed, 1979; Toft y Duellman, 1979; Rodriguez y Cadle, 1990; Aichinger, 1991; Rodriguez, 1992). Duellman (1978a), halla un 85% en bosque primario y un 15% en secundario. En Puerto Almacén hallamos un 76% en bosque primario y un 24% en secundario (Fig. 4.16 B). Nunca se halló en vegetación a baja altura, como indican Duellman (1978a), Toft y Duellman (1979) y Duellman y Salas (1991). Crump (1974) lo halla en charcas y zonas anegadas relativamente grandes dentro del bosque; Aichinger (1987; 1991), en charcas y corrientes efímeras temporales o perennes, grandes o pequeñas, tanto en bosque como en borde de bosque; Schlüter (1987) y Schlüter y Salas (1991) lo citan en charcas de aguas negras, casi sin vegetación. La especie prefiere en Puerto Almacén charcas temporales relativamente profundas, grandes y duraderas, como son la Charca del Bosque, el Curichi Grande y el Curichi Negro, aunque también se observó entre palmas espinosas junto a las Charcas del Puente, y estos son los únicos cuatro enclaves en que se encontró. Si no es por su canto, pasa muy desapercibida y no es fácil de encontrar, constituyendo sólo el 0.88% de todos los registros. No obstante, en otros lugares es

una especie mucho más común y conspicua (Aichinger, 1985; Toft y Duellman, 1979; Rodríguez, 1992). Schlüter y Salas (1991) en su lugar de estudio, encontraron una población de 1500-2500 individuos (pero no especifican en qué superficie), con una razón entre sexos de 6:1 a favor de los machos.

Ciclo temporal y reproducción.-

La especie es básicamente nocturna (Duellman y Salas, 1991; Rodríguez, 1992) aunque también presenta cierta actividad diurna en los momentos álgidos de la reproducción, cuando los machos se congregan en determinados enclaves y forman coros numerosos. En Panguana, Perú, Schlüter (1987) y Schlüter y Salas (1991) describen conciertos masivos que suelen tener lugar una vez al año, después de las primeras grandes lluvias (60 mm o más), durando alrededor de 36 horas seguidas; dichos conciertos se producen en compañía de otras especies, particularmente Chiasmocleis ventrimaculata, Ctenophryne geayi y Ceratophrys cornuta. También en Puerto Almacén hemos podido constatar esta actividad diurna; el 27-I-89 a las 10:00 a.m., unos 15 machos cantaban en la Charca del Bosque, algunos en los lugares habituales, pero otros desde el agua o desde troncos o ramas flotantes, como ya fué notado por Schlüter y Salas (1991). Presumiblemente llevaban toda la noche cantando, y el día 28 por la mañana todavía se oía alguno.

Se registró actividad sólo durante la porción central de la estación lluviosa. El primer año empezaron los cantos el 06-I y terminaron el 28-III, mientras que el segundo año empezaron antes, el 13-XII, y acabaron también antes, el 22-II. Duellman (1978a), halla actividad todo el año en Santa Cecilia, con mayor intensidad en Abril y Mayo, y Aichinger (1987) da en Panguana un período activo de unos 6 meses en la estación lluviosa. Las únicas dos hembras grávidas obtenidas en Puerto Almacén lo fueron una el 27-I-88 y otra el 13-XII-88; una tercera hembra con huevos en vitelogénesis y que probablemente ya había puesto, se capturó el 27-I-89. El único amplexus observado tuvo lugar el 27-I-89 por la mañana. Schlüter y Salas (1991) dicen que los acoplamientos se producen sobre todo entre las 20:00 h y las 04:00 h y que pueden durar hasta cuatro horas. En Santa Cecilia, H. boliviana se reproduce esporádicamente, siendo desconocido el factor desencadenante (Crump, 1974); por el contrario, en Panguana es un reproductor explosivo, produciéndose agrupaciones superiores a 50 machos (Aichinger, 1987). En Puerto Almacén, la máxima actividad reproductora se da sobre todo tras fuertes lluvias. Entonces, habitualmente los machos cantan en el suelo empapado o ligeramente encharcado y cerca de los cuerpos de agua. Se suelen esconder bajo hojas caídas o cortezas, asomando a lo sumo la cabeza, de modo que son difíciles de localizar. Parece ser que en esta especie se presentan machos satélites; dichos individuos se situarían silentes y escondidos en las proximidades de machos cantores, bien para ocupar sus territorios una vez estos se hallan apareado, bien para interceptar a las hembras que se acerquen y aparearse con ellas (para una

revisión sobre este "parasitismo sexual", ver Duellman y Trueb, 1986). Aunque no se pudo corroborar el fenómeno en H. boliviana, nos inclinamos a pensar que se produce, pues es frecuente escuchar un macho y, tras capturarlo, oír casi inmediatamente otro en el mismo sitio, e incluso repetirse el hecho con un tercer macho al retirar al segundo. Así ocurrió en una ocasión en un punto especialmente querencioso en la Charca del Bosque, donde tres machos se capturaron sucesivamente en menos de 1 m². Esto abogaría por la intención de ocupar el lugar de llamada, más que por la de interceptar a las hembras, aunque ambas no son incompatibles.

Las dos hembras grávidas examinadas presentaron huevos de 1.0 mm en el ovisaco; una tenía 1200 y la otra 2400 siendo el FTO=45.38. La fecundidad de H. boliviana es, así, bastante alta. Crump (1974) halla en Santa Cecilia un complemento ovárico de 1370-2186 huevos (\bar{x} =1778; n=2), con un FTO=42.3, datos bastante semejantes a los de Puerto Almacén; por su parte, Aichinger (1985), da un número medio de huevos de 1487 (n=15) con un FTO=42.8. En cambio, Schlüter y Salas (1991) hallan puestas (de un diámetro de 9-12 cm) de 160-280 huevos de 1.5 mm, lo que indicaría que no todo el complemento ovárico es utilizado en una sola puesta. Las tres hembras de Puerto Almacén presentaron cuerpos grasos no desarrollados, y en los machos se aprecia una tendencia a la reducción de su volumen a medida que avanza la estación húmeda.

Los huevos parecen ser depositados en forma de película flotante (modo 1 de Duellman y Trueb, 1986). Duellman (1978a) encuentra larvas en Abril y Junio y jóvenes en Junio. Schlüter y Salas (1991) hallan en Panguana una preferencia por la puesta en pequeñas depresiones como huellas inundadas cerca de las charcas donde se producen los cantos. Dichos autores dan un tiempo de eclosión de 36 h, haciéndose las larvas completamente móviles a los nueve días. No se hallaron juveniles de esta especie en Puerto Almacén.

Distribución.-

Se extiende por toda la parte alta de la Cuenca Amazónica, desde las Guayanas a Bolivia, siempre en bosque húmedo o semihúmedo. En Bolivia ocupa toda la región amazónica del país. Puerto Almacén es posiblemente una localidad ya bastante seca para la especie.

Canto.-

El canto ha sido descrito por Nelson (1973), como un zumbido corto. Es estructuralmente parecido al de Elachistocleis, aunque de tono más nasal. Dicho autor da una duración de 0.35-0.46 s (\bar{x} =0.41; n=16), una frecuencia dominante de 1100-1500 Hz (\bar{x} =1234) y una fundamental de 200-220 Hz (\bar{x} =203). En Puerto Almacén se observó que normalmente los machos no inmersos en un coro, suelen llamar dos veces seguidas, a intervalos erráticos de aproximadamente un minuto. Schlüter (1980c) y Schlüter y Salas (1991) dan, a 26° C de temperatura, una duración de la nota de 0.33-0.47 s. Nuestras grabaciones muestran una

llamada compuesta por una nota larga, muy pulsada, siendo el primer pulso más largo que el resto, con más volumen y con diferente estructura espectral; en el resto de la nota se alternan dos tipos de pulsos. La duración total es de 596.5 ms, de los que 33.9 ms corresponden al primer pulso, cuya frecuencia fundamental es de 848 Hz, siendo la dominante de 1706 Hz, con un armónico de 2554 Hz. El resto de la nota tiene 219 pulsos, a razón de 368 pulsos/s, con una frecuencia fundamental de 1383 Hz (banda entre 727-1726 Hz) y una dominante de 2271 Hz (banda de 2059-3028 Hz). El intervalo entre dos llamadas consecutivas es de 1660 ms (Fig. 4.16 C).

Comentarios.-

Como los otros microhílidos, H. boliviana es una especie mirmecófaga. Duellman (1978a) encuentra que de 25 estómagos examinados, 24 contenían hormigas. Schlüter y Salas (1991) examinan 160 estómagos los cuales casi todos estaban vacíos, pero en 16 había hormigas de 2-10 mm. Rodríguez (1992), observa un ejemplar sobre un tronco caído, alimentándose de una columna de hormigas. Los estómagos de tres ejemplares de Puerto Almacén, presentaron uno dos hormigas (una con cabeza de 2.2 mm), otro tres, y el tercero, 43 hormigas de dos especies, una de ellas de gran tamaño.

Schlüter y Salas (1991) citan como depredadores de las larvas de H. boliviana a ciertos crustáceos, larvas de libélula y una posible variedad de peces, reptiles y aves, así como el murciélago Trachops chirrhosus.



Fig. 4.16 A. Pareja de Hamptophryne boliviana en amplexus.

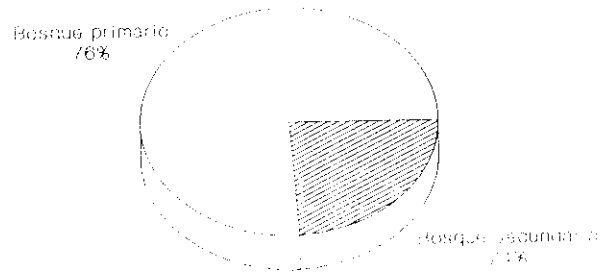


Figura 4. 16 B. Uso del macrohábitat en Hamptophryne boliviana.

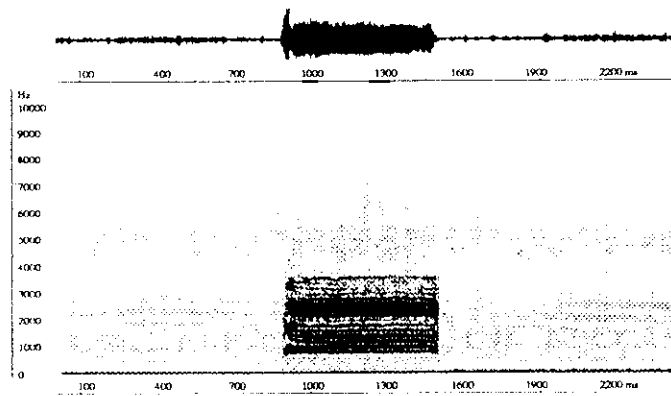


Figura 4. 16 C. Oscilograma y audioespectrograma de Hamptophryne boliviana.

Hyla acreana Bokermann, 1964

Hyla acreana. 1964 Bokermann. Senck. Biol. 45: 244

Número de ejemplares: 40 (30/10)

Diagnosis y descripción.-

Ningún otro hílido del área tiene la combinación de caracteres de un tarso festoneado y partes inferiores de los muslos naranjas o blancas con manchas negras (Fig. 4.17 A).

Cuerpo moderadamente robusto. Piel dorsal lisa, suelta y de aspecto rugoso; piel ventral granular; una conspicua membrana axilar. Cabeza relativamente pequeña, redondeada en vista dorsal; morro bastante cuadrado de perfil. Narinas separadas por una distancia sólo algo menor que la distancia ojo narina. Tímpano parduzco, de diámetro algo inferior al del ojo. Membrana de la mano alcanzando el último tubérculo subarticular; tubérculo metatarsal interno ovalado, el externo bífido y pequeño; tubérculos subarticulares poco desarrollados; tubérculos supernumerarios pequeños y escasos; disco del tercer dedo de tamaño semejante al del tímpano. Pies casi completamente palmeados; tubérculo metatarsal interno ovalado, externo ausente. Bordes externos de brazo y tarso festoneados por una fila de tubérculos color crema. Parte inferior de las membranas interdigitales y caras internas de brazos y tarsos negros. Parte inferior de los discos adhesivos de color crema. Dorso pardo o gris con un dibujo liquenoso a base de manchas irregulares más oscuras con contorno fino, negro. Normalmente hay una mancha en forma de "X" sobre la región escapular, y otra que cruza transversalmente el tercio posterior, además de otras manchitas menores dispersas en partes superiores de cuerpo, cabeza y miembros. Las caras anterior, posterior e inferior del muslo, la inferior de la tibia y la porción distal del vientre son naranja, amarillo o blanco con manchas negras grandes, irregulares y dispersas. Pecho y vientre crema grisáceo. Machos con un gran saco gular de color crema con manchas difusas grises. En vida, esta especie emite un fuerte olor a soja, y puede hacerse la muerta al ser capturada. Medidas: 41.7/46.4.

Hábitat.-

Se trata de una especie muy afín a H. marmorata (Bokermann, 1964a), y como ella, es fundamentalmente de hábitos forestales, ya sea en bosque primario o secundario; suele estar bastante alta en el bosque, aunque también se halla en los árboles dispersos de zonas abiertas. Duellman (1978a) encuentra H. marmorata a más de 20 m de altura. En Puerto Almacén H. acreana se encontró en bosque primario el 14.4% de las veces, en secundario el 29.7%, en potreros el 53.1% y en la orilla del río al principio de la estación, el 2.7% (n = 111) (Fig. 4.17 B). El porcentaje es tan alto en los potreros debido al sesgo producido por el gran número de contactos efectuados al ser éste un medio muy prospectado, pero en realidad, la densidad de

individuos aquí es baja. En conjunto es una especie moderadamente común, que acumula el 3.93% de las observaciones totales.

Para reproducirse, utiliza charcas temporales grandes o pequeñas, dentro del bosque o en el borde de él. Resultó especialmente común en las Charcas del Potrero, Charca del Bosque y Curichi Negro, moderadamente común en las Charcas del Puente y Curichi Grande, y muy rara en el Curichi del Capibara. Además se presentó frecuentemente junto a charcas formadas en el camino.

A nivel de microhábitat durante la reproducción, H. acreana prefiere situarse en pequeños árboles (38.2%; n=34) y enredaderas (29.4%); la altura de las plantas utilizadas varía entre 0.9 y 5.5 m (\bar{x} =2.81; n=32), bien situándose sobre el tronco o ramas gruesas (44.1%) o sobre hojas (55.8%). Normalmente se encuentra sobre plantas fuera de la orilla (88.2%; n=32), a una distancia media de ésta de 1.68 m (n=11), y a una altura entre 0.6-4.0 m (\bar{x} =1.63; n=34). Es una especie relativamente escondediza, conspicua por su canto pero a menudo difícil de encontrar, excepto cuando se producen grandes concentraciones. Hasta cuatro individuos diferentes se hallaron en un intervalo de 30 días en un mismo árbol que presentaba un agujero conteniendo agua, donde se refugiaban. Durante el día se encontraron agrupaciones numerosas de individuos en reposo, junto con Scinax rubra, en hojas de palmeras plegadas en la Charca de Bosque.

Ciclo temporal y reproducción.-

Aunque básicamente, como en la mayoría de los hílidos, su actividad es nocturna, machos aislados y en reposo, pueden emitir vocalizaciones durante todo el día cada cierto tiempo, especialmente cuando empieza a llover y con mayor tendencia a ello al principio de la estación. Estos mismos individuos aumentaban el número de llamadas por la noche, haciéndolo cada 5-10 minutos y 5-6 veces cada vez. Es de las primeras especies que se oyen tras la caída del sol en días de actividad.

Los primeros cantos empezaron el primer año (emitidos por machos aislados) el 27-X y duraron hasta el 28-III, y el segundo año, se escucharon desde el 16-XI (probablemente empezaron antes) hasta el 10-III. Los machos de los árboles del potrero dejaban de ser oídos tras los días de gran actividad reproductora, probablemente debido a que se habían desplazado a las charcas, pero después regresaban de nuevo. Se hallaron hembras con huevos maduros desde primeros de Octubre a finales de Febrero. Heyer (1977), encuentra la especie reproduciéndose en Pauini (Amazonas, Brasil), en Diciembre y Enero, y Aichinger (1987), da para H. marmorata en Panguana un período de reproducción de seis meses durante la estación lluviosa. En Puerto Almacén observamos amplexus el primer año en los meses de Noviembre, Diciembre, Enero y Febrero, y el segundo sólo en Diciembre. Es un reproductor explosivo; se encontraron agrupaciones de más de diez machos cantando simultáneamente. Los huevos son depositados en

forma de película flotante en charcas (modo 1 de Duellman y Trueb, 1986). Las diez hembras examinadas presentaron 525-2200 huevos (\bar{x} =1615.5) de 1.2 mm; el FTO=44.1, lo que hace de H. acreana una especie bastante fértil, en principio más que H. marmorata para la que Duellman (1978a) da un FTO=30.2 (n=10), y de los datos de Aichinger (1985) para esta misma especie, se deduce un FTO=15.6 (n=3). Posiblemente, H. acreana realiza más de una puesta por estación. Ni en machos ni en hembras se observa un patrón definido de desarrollo de los cuerpos grasos. No hay datos sobre duración del desarrollo y reclutamiento de jóvenes. Duellman (1978a), da para H. marmorata un período de eclosión de 32-48 horas.

Canto.-

La llamada del macho consiste en una emisión pulsada de 332 ms, con 22-39 pulsos/nota, sin modulación de frecuencia, y emitida a razón de 17-53 llamadas/minuto. La frecuencia fundamental es de 1747 Hz, y la frecuencia dominante está alrededor de 3230 Hz (Fig. 4.17 C). A menudo este canto es seguido de dos notas más cortas. Este último carácter no se presenta en H. melanargyrea, que por lo demás tiene un canto extraordinariamente parecido.

Distribución.-

Se trata de una especie endémica de la porción sudoccidental de la Cuenca Amazónica, hallándose en el SE de Perú, y estados de Amazonas y Acre en Brasil (Heyer, 1977; Frost, 1985). En Bolivia se distribuye por toda la región N y O donde existe bosque tropical y subtropical, alcanzando el piedemonte andino.

Comentarios.-

Presumiblemente es una especie generalista en su alimentación, como lo es H. marmorata; Duellman (1978a), encuentra en esta especie un 38% de estómagos con coleópteros y ortópteros, así como arácnidos, termitas, orugas y dermápteros. Una pareja en amplexus de H. acreana se encontró en el estómago de un Ceratophrys cornuta. En algunos ejemplares examinados había quistes en los riñones.

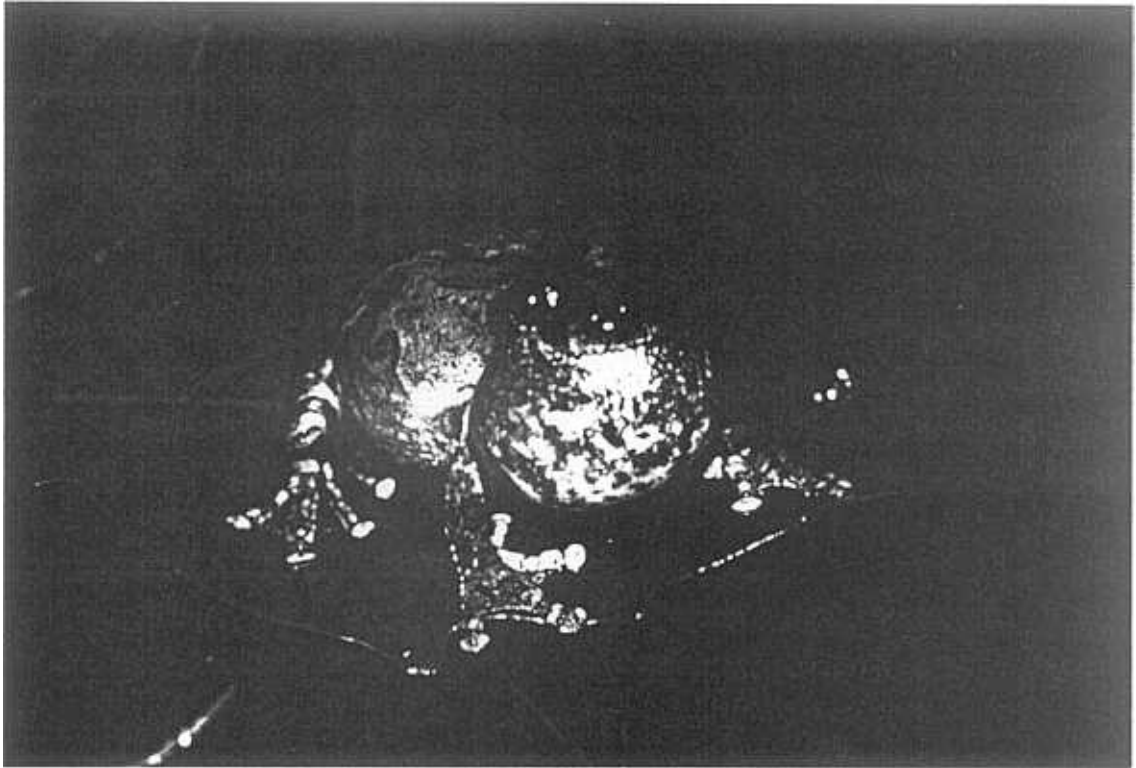


Fig. 4.17 A. Macho de Hyla acreana cantando.

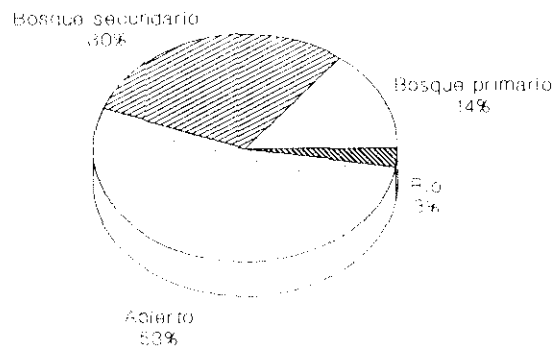


Figura 4. 17 B. Uso del macrohábitat en Hyla acreana

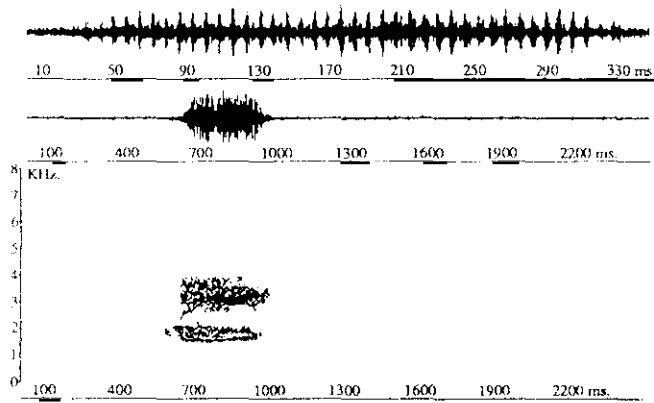


Figura 4. 17 C. Oscilograma y audioespectrograma de Hyla acreana

Hyla bifurca Andersson, 1945

Hyla (Hylella) bifurca, 1945 Andersson. Ark. Zool. 37A (2): 17

Ejemplares examinados: 37 (21/16)

Comentarios taxonómicos.-

Originalmente descrita de la Amazonia de Ecuador, esta especie es allí común y sus registros se vuelven más escasos hacia el S. Sólo recientemente ha sido citada para el SE de Perú (Rodríguez y Cadle, 1990) aunque ya se conocía del estado de Acre en Brasil (Frost, 1985). No sabemos si la distribución es o no continua desde Bolivia hasta Ecuador y Colombia. Los ejemplares de Puerto Almacén presentaron notables diferencias con los ecuatorianos, al poseer rayas dorsolaterales más anchas, tres manchas sobre la tibia (y no una) y ausencia de puntos oscuros en el dorso. La estructura y características del canto en ejemplares de ambos lugares son coincidentes de un modo general, pero no son idénticos, ni siquiera al oído humano. En la frontera boliviana con el departamento brasileño de Acre, hemos podido observar algunos ejemplares iguales a los de Ecuador, otros iguales a los de Puerto Almacén y otros con características intermedias. Posiblemente las poblaciones del oriente boliviano y valles subandinos (ver distribución) representan una subespecie diferente con una zona de contacto con la forma nominal en la región del río Madre de Dios.

Diagnosis y descripción.-

La otra única especie en Puerto Almacén que presenta dos bandas amarillas laterodorsales sobre fondo pardo unidas entre los ojos, una mancha sacral y tres manchas sobre la tibia, es H. leucophyllata, especie muy afín. A parte de por su canto completamente distinto, H. bifurca puede ser distinguida de H. leucophyllata por tener (H. leucophyllata entre paréntesis): membrana de pies y manos, y caras ocultas del muslo, de color anaranjado pálido (naranja fuerte, casi rojo); contornos de las partes posteriores de las bandas dorsolaterales, de la mancha sacral y de las manchas tibiales, lisos (ligeramente festoneados) (Fig. 4.18 A).

Cuerpo moderadamente robusto. Piel dorsal lisa y brillante, ventral granular. Membrana axilar patente. Morro redondeado en vista dorsal, truncado y retrocediendo ligeramente en vista lateral; distancia entre narinas aproximadamente igual a la distancia ojo-narina; ojo mayor de dos veces el tímpano. Manos con membrana basal; tubérculo metacarpal interno grande, ovalado, siendo el externo doble, menor; tubérculos subarticulares bífidos; tubérculos supernumerarios abundantes; disco del tercer dedo mayor o igual que el tímpano. Membrana del pie alcanzando el penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo; tubérculo metatarsal interno pequeño, ovalado, externo ausente; tubérculos subarticulares del pie sencillos; tubérculos supernumerarios abundantes. Un ligero pliegue tarsal. Color de fondo pardo. Dos bandas laterodorsales amarillas o pardo claro (blancas de día), desde los párpados superiores hasta el tercio posterior del tronco,

donde se pueden o no unir (las dos o una sola) a una mancha sacral de forma redondeada o subtriangular, también amarilla; parte anterior de las bandas laterodorsales en contacto con un triángulo amarillo situado entre los ojos y el extremo del hocico; una mancha amarilla en el codo, y tres sobre la tibia (una en la rodilla, otra en el centro y otra en el talón); muslos y membranas de color anaranjado; partes inferiores de color amarillo claro. Machos inferiores en tamaño a las hembras, con un saco gular. Medidas: 28.7/37.0.

Hábitat.-

Es una especie presente sobre todo en bosque primario; hallamos en este medio el 51.3%, en secundario el 32.5 %, y en espacios abiertos el 15.9% (n=72) (Fig. 4.18 B). No obstante, la proporción en bosque es mayor de lo expresada, pues los conteos realizados en espacios abiertos fueron siempre de unos pocos individuos fieles a un punto desde el que cantaban, y que eran sistemáticamente registrados. Enclaves como las Charcas del Puente y la orilla fluvial, no contaron nunca con la presencia de esta especie, pero por el contrario, era extraordinariamente abundante en la Charca del Bosque (48.6% de las observaciones; el 97.8% de las veces que se visitó este lugar, H. bifurca estaba presente). Es una especie muy común, y un 2.55% de los registros totales de anuros corresponden a ella. En Santa Cecilia, Duellman (1978a), dice no hallarla en bosque primario, y sí en secundario y borde de bosque, congregándose en charcas temporales en claros, orillas de lagos, etc. Rodríguez y Cadle (1990) y Rodríguez (1992), la encuentran en el Manu en bosque primario inundable. Los machos se congregan en la vegetación baja de las charcas para reproducirse. Duellman (1978a), dice que normalmente están a una altura inferior a 1.5 m. En Puerto Almacén, se suelen situar sobre todo en plantas palustres (47.3%; n=38) y secundariamente en plantas flotantes (31.5%), normalmente sobre hojas (68.8%) o ramitas finas (28.9%). El 100% de los ejemplares sobre los que se tomaron estos datos, se halló sobre vegetación dentro del agua, a una distancia media de la orilla de 4.1 m (n=16). La altura de las plantas en las que se sitúan los individuos oscila entre 0-1.9 m (\bar{x} =47.7), y éstos se sitúan entre 0-1.8 m (\bar{x} =0.3; n=38). Es una especie conspicua y fácil de ver.

Ciclo temporal y distribución.-

Es una especie nocturna (Duellman, 1978a; Rodríguez y Cadle, 1990; Rodríguez, 1992), aunque en Puerto Almacén hemos advertido que tras noches de especial intensidad en la actividad reproductora, todavía se pueden ver ejemplares activos y parejas en amplexus incluso a las 10 de la mañana del día siguiente.

Se observaron los primeros machos el primer año el día 4-XII, aunque no se escucharon cantos hasta el 15-I y continuaron al menos hasta mediados de Abril. El segundo año, se oyeron desde el 10-XII (y se observaron desde el 8-XII), al menos hasta la primera semana de Abril. La

actividad no empieza por tanto con las primeras lluvias, sino un poco retrasada, y se prolonga probablemente algo más allá del final de la estación húmeda, mientras hay cuerpos de agua disponibles. No obstante, el número de ejemplares y la intensidad de los cantos, decrece dramáticamente hacia finales de Marzo. Hembras con huevos se encontraron de Enero a Marzo, y el primer año se observaron amplexus los días 15-I, 27-I y 20-II, y el segundo, en un total de 12 días dispersos entre el 8-XII y el 20-II. Crump (1974) y Duellman (1978a) no hallaron hembras grávidas en los meses de Junio, Diciembre, Enero y Febrero, y consideran la especie una oportunista que se reproduce tras lluvias durante todo el año. En Puerto Almacén, es una especie de reproducción continua, al menos durante el período central de la estación lluviosa. Prácticamente todas las noches parece reproducirse, independientemente del tiempo atmosférico. La proporción de sexos no parece tan desequilibrada a favor de los machos como en otras especies. La actividad sexual y la actividad de H. bifurca son tan notables que se vieron diversos intentos de amplexus de machos con ejemplares de especies tan dispares como Hyla melanargyrea, Phrynohyas venulosa, Sphaenorhynchus lacteus y Elachistocleis ovalis. Para las especies de Hyla del grupo leucophyllata, se ha descrito un modo de reproducción consistente en poner huevos fuera del agua, sobre la vegetación emergente; tras la eclosión de los mismos, las larvas caen al agua y continúan allí su desarrollo (modo 18 de Duellman y Trueb, 1986). En H. bifurca, los huevos son puestos sobre el haz de las hojas, a unos 30 cm de altura (Duellman, 1978a). En Puerto Almacén, pese a producirse enormes concentraciones reproductoras, especialmente en la Charca del Bosque (donde en una ocasión se llegaron a contabilizar hasta 145 ejemplares en pocos minutos de observación), jamás se encontró una puesta de estas características; a lo sumo, se hallaron masas de huevos esparcidas sobre las plantas flotantes, prácticamente en el agua, y ni siquiera hay seguridad de que las mismas no perteneciesen a S. lacteus. Esto nos induce a pensar que las poblaciones bolivianas como las de Puerto Almacén podrían no seguir el citado modo de reproducción, sino el modo más generalista (modo 1), lo que reforzaría la idea de la posible diferente entidad taxonómica de las mismas. Como correspondería a estas diferencias en el modo de reproducción, los ejemplares de Puerto Almacén parecen ser más fértiles que los de Ecuador; en efecto, Duellman (1978a), halla un complemento ovárico de 145-225 (\bar{x} =190.0) huevos ($n=20$), de 1.5 mm de diámetro, dando un FTO=8.7. De Puerto Almacén disponemos de 16 hembras grávidas con 150-525 (\bar{x} =340.3) huevos de 1.3 mm, y un FTO=12.6. Crump (1974) obtiene en terrarios puestas de 153-225 (\bar{x} =191.0) huevos de 2.0 mm (FTO=11.47) con un tiempo de eclosión de 5.0-5.6 días. Jóvenes recién metamorfoseados atribuibles a H. bifurca se encontraron en la Charca del Bosque el 14-II-88, y el 7-III-88. El volumen de los cuerpos grasos fue casi siempre de 0 para las hembras, mientras que en los machos había en general un gran desarrollo durante Diciembre - Enero (entre 4 y 6), decayendo ya en Febrero (1-2).

Canto.-

Los machos se sitúan, como se ha dicho, en vegetación baja sobre el agua, desde donde efectúan sus emisiones sonoras. Estas son básicamente de dos tipos. La llamada "normal" consiste en una serie de 1-4 notas de intensidad decreciente. La nota más larga es una serie de pulsos (14-18) con una modulación de frecuencia entre 2692-3230 Hz, y una duración de unos 150 ms (Fig. 4.18 C). Cuando 2 ó 3 machos se hallan próximos, pueden intercambiar una serie de rápidas llamadas diferentes. Duellman (1974a) da un ritmo de repetición de 15.3-73.2 notas/minuto (\bar{x} =33.9), con 100-120 pulsos/s (\bar{x} =105.0), y presencia de 2-3 armónicas (\bar{x} =2.8), con frecuencia fundamental a 2625-3339 Hz (\bar{x} =2984.1). La duración de la nota primaria es de 0.06-0.15 s (\bar{x} =0.09) (Duellman, 1978a).

Distribución.-

Como se ha comentado al principio, la repartición geográfica de la especie tiene un núcleo central en la alta Cuenca Amazónica de Colombia, Ecuador y N de Perú, y citas dispersas en el S de Perú (Madre de Dios) y O de Brasil (Acre)(Frost, 1985). En Bolivia sólo la hemos encontrado en dos localidades además de Puerto Almacén: Cobija (Pando) y Bermejo (Santa Cruz); esta última localidad está en los valles mesotérmicos andinos, un lugar donde no era esperable encontrarla. Las poblaciones de Bermejo y Puerto Almacén son fenotípicamente idénticas, y tampoco difieren en el canto. No sabemos bien qué tipo de hábitat es preferido por H. bifurca en Bolivia, desde el momento en que las tres localidades citadas se hallan en diferentes "zonas de vida" (Tosi et al., 1975).

Comentarios.-

Dos estómagos analizados estaban vacíos. Duellman (1978a), encuentra un 36% de estómagos con dípteros, 20% con arácnidos, 12% con lepidópteros y 8% de coleópteros (n=25).

No se encontraron parásitos.



Fig. 4.18 A. Pareja de Hyla bifurca en amplexus.

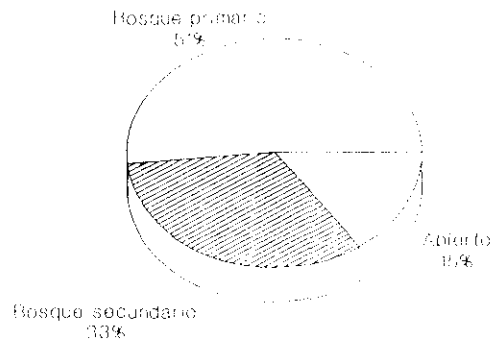


Figura 4. 18 B. Uso del macrohábitat en Hyla bifurca.

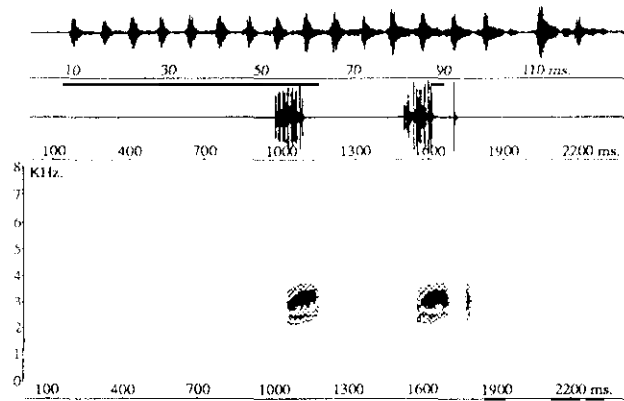


Figura 4. 18 C. Oscilograma y audioespectrograma de Hyla bifurca.

Hyla fasciata Günther, 1859 "1858"

Hyla fasciata 1859 "1858" Günther. Cat. Batr. Sal. Coll. Brit. Mus.: 100.

Número de ejemplares: 35 (30/5).

Diagnos y descripción.-

Se trata de la única especie mediana de Hyla con un color pardo claro o amarillento con tenues o inexistentes bandas dorsales transversales más oscuras, un pequeño calcar en el talón y ausencia de reticulaciones en el párpado inferior (Fig. 4.19 A).

Aspecto grácil, con miembros delgados. Piel dorsal lisa, granular en vientre y cara inferior de muslos. Cabeza aplanada, con perfil levemente apuntado en vista dorsal; hocico algo truncado en vista lateral; narinas separadas por una distancia inferior a la distancia ojo-narina. Tímpano dos tercios del tamaño del ojo. Membrana de las manos vestigial. Tubérculo metacarpal interno ovalado, aplastado, el externo redondeado, bajo; un tubérculo prepolical pequeño, redondeado; tubérculos subarticulares redondeados, no muy patentes; sin tubérculos supernumerarios. Disco del tercer dedo menor que el tímpano. Membrana del pie alcanzando la mitad del cuarto dedo; tubérculo metatarsal interno ovalado, pero conspicuo; externo ausente; tubérculos subarticulares del pie redondeados. Sin pliegue tarsal; un pequeño calcar en el talón. Dorso beige o amarillento, con tenues manchas algo más oscuras dispersas, que pueden formar bandas transversales; pequeñas manchitas negras en ingle y caras anterior y posterior del muslo; partes inferiores crema. Machos con un saco gular interno, poco desarrollado. Dimorfismo sexual en tamaño notable. Medidas: 35.8/ 44.6.

Hábitat.-

Es una especie forestal tanto de bosque primario como secundario y de borde de bosque. Heyer (1976b), da un 84% en bosque primario, 4% en secundario y 11% en formaciones abiertas, mientras que Duellman (1978a) halla 75 individuos en bosque secundario y sólo tres en primario, casi todos en vegetación a menos de 1.5 m de altura, el 90% en ramas y el 10% sobre hojas, y cerca de charcas, zonas anegadas, lagos y corrientes. Otros autores manifiestan la preferencia forestal de la especie (Hoogmoed, 1979; Aichinger 1987; 1991; Toft y Duellman, 1979; Fugler, 1986; Rodriguez y Cadle, 1991; Rodriguez, 1992); Aichinger (1987), la encuentra en una variedad de ambientes acuáticos, como corrientes temporales, charcas efímeras, charcas temporales y permanentes, etc. Es notable su querencia por la vegetación de ribera en arroyos en el bosque (Lescure, 1986a; 1986b). En Puerto Almacén, hallamos a H. fasciata en bosque primario en el 42,5% de los casos, en secundario el 49.9% y en la orilla del río, en cualquier época, el 7.4% restante (n=54) (Fig. 4.19 B). No se prospectaron arroyos en el bosque como para saber si se halla en ellos. Es una especie moderadamente común (1.91% de las observaciones totales), que resultó especialmente abundante en el Curichi Grande, donde se

observó en el 87.5% de las prospecciones allí efectuadas. Nunca se vió en los potreros ni en las Charcas del Potrero. No hay un tipo de planta donde los ejemplares se ubiquen preferentemente, aunque se observó una ligera predilección por los patujús (*Heliconia*), donde se encontraron el 30.3% de los ejemplares (n=33), seguidos de las enredaderas (24.4%). En concordancia con los datos de Duellman (1978a), se apreció una preferencia por tallos y ramas frente a hojas (30.3% y 9.7% respectivamente; n=33); las plantas utilizadas tuvieron una altura de 0.45-2.5 m (\bar{x} =1.04.8; n=6), en los que se situaron a una altura de 0.15-2.5 m (\bar{x} =0.67; n=32). Preferentemente, tales plantas se hallaban justo en la orilla del agua o en el agua (48.4% y 45.4% respectivamente; n=33); en este último caso, la distancia a la orilla era de 2.1 m (n=5). Es una especie poco conspicua; el canto débil de los machos es casi inaudible si hay coros de otras especies, y normalmente se sitúan en vegetación bastante densa y más bien escondidos.

Ciclo temporal y reproducción.-

Es una especie completamente nocturna, como ya ha sido observado por diversos autores, y algunos manifiestan que es común durante todo el año, independientemente de la estacionalidad (Duellman, 1978a; Toft y Duellman, 1979; Fugler, 1986). Hay variación en la duración del período reproductor; es continuo en Santa Cecilia (Duellman, 1978a), aunque en dicha localidad se oyeron cantar los machos sólo de Marzo a Junio (Duellman, 1973); dura ocho meses en Panguana (Aichinger, 1987); el más reducido parece darse en Puerto Almacén, donde el primer año se oyeron machos del 7-II al 29-III (aunque ya se observó un ejemplar el 15-I), y el segundo año, del 12-XII hasta por lo menos la primera semana de Abril. No obstante, con tal disparidad entre un año y otro no nos atrevemos a aventurar la posible duración del período reproductor de la especie aquí. En efecto, el segundo año, fué mucho más abundante que el primero (aunque no hay que desdeñar el hecho de que en el primero no se conocía aún el Curichi Grande, donde como se ha dicho *H. fasciata* fué bastante común), especialmente al final de la estación lluviosa. La proporción de sexos está muy sesgada a favor de los machos. No se encontraron agrupaciones de más de siete machos; Aichinger (1987), indica agrupaciones de más de diez. Se encontró una hembra con huevos el 27-I-88, y las demás entre el 18-II y el 27-III del segundo año. Nunca se observó un amplexus. Los huevos son depositados quizá en forma de película flotante (Duellman, 1978a) (modo I de Duellman y Trueb, 1986). Las hembras que presentaron huevos, los tenían en el ovisaco, en número de 1225-1550 (\bar{x} =1375), midiendo estos 1.3 mm; el FTO=42.3, lo que no concuerda con los datos de Crump (1974), quien halla un valor de 18.05, con 360-870 huevos (\bar{x} =569.1) de 1.5 mm de diámetro (n=27), comentando que es en Santa Cecilia una especie de reproducción continua. Wild (1992) obtiene en laboratorio dos puestas de 1248 y 1268 huevos. Nada indica que en Puerto Almacén las hembras puedan hacer más de una puesta por temporada. Estas presentaron siempre CG=0, y el valor fué en general bajo en los machos, y nulo al final de la estación.

Canto.-

Los machos cantan desde vegetación baja y no forman coros, aunque en una ocasión se observó un agregado de machos que, en ausencia de ruido de fondo provocado por otras especies, parecía mantener algún tipo de interacción sonora entre ellos. Consiste el canto, repetido a intervalos irregulares entre 6-13 llamadas/minuto, en una primera emisión compuesta por cinco cortas notas pulsadas con una duración total de siete ms, seguida de dos notas más largas, de 64 ms. La frecuencia dominante de las notas largas es de alrededor de 2000 Hz, y la de las cortas, de 1800 Hz (Fig. 4.19 C). Duellman (1973) describe el canto como consistente en tres o cuatro notas cortas rápidamente repetidas, y posteriormente (1978a) como una nota difásica, baja y poco modulada, repetida aproximadamente cada 12 s, con una duración cada una de 0.12-0.16 s (\bar{x} =0.145), y 140-180 (\bar{x} =164) pulsos/s y una frecuencia dominante de 1700-1800 Hz.

Distribución.-

Se trata de una especie propia de la mitad occidental de la Cuenca Amazónica, desde las Guayanas a Bolivia, a través del S de Venezuela, Colombia, Ecuador, O de Brasil y Perú (Duellman, 1973; Heyer, 1976b; Frost, 1985). En Bolivia ocupa todas las áreas forestales tropicales de los departamentos de Pando, La Paz, Beni, Cochabamba y Santa Cruz.

Comentarios.-

Se trata de una especie entomófaga generalista. Duellman (1978a), analiza 23 estómagos, hallando moscas en el 27%, cucarachas en el 22%, arañas en el 17%, escarabajos en el 13%, orugas en el 13%, y otros invertebrados en menos del 5%. En cuatro estómagos analizados de ejemplares de Puerto Almacén, hallamos en uno una araña y un artrópodo indeterminado; en otro, una presa blanda indeterminada (probablemente una oruga); en otro una oruga de 14 mm, y en el otro una pequeña ninfa de Blattidae. Este mismo ejemplar presentó nematodos en el peritoneo visceral.

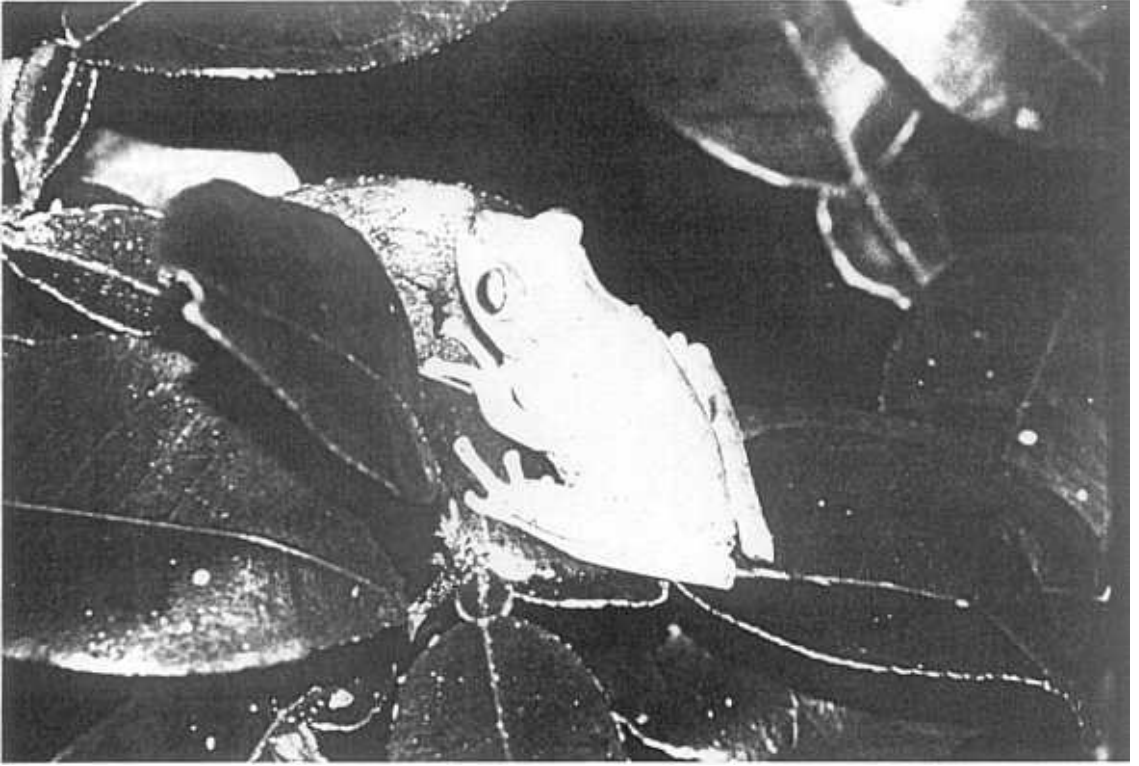


Fig. 4.19 A. Hembra de Hyla fasciata

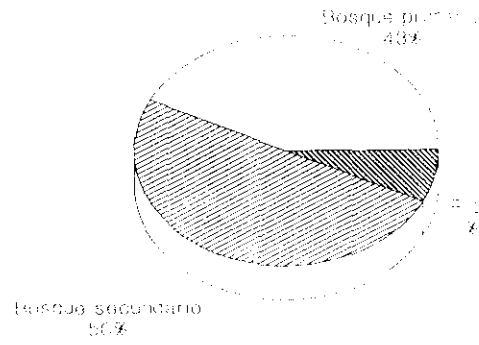


Figura 4. 19 B. Uso del macrohábitat en Hyla fasciata.

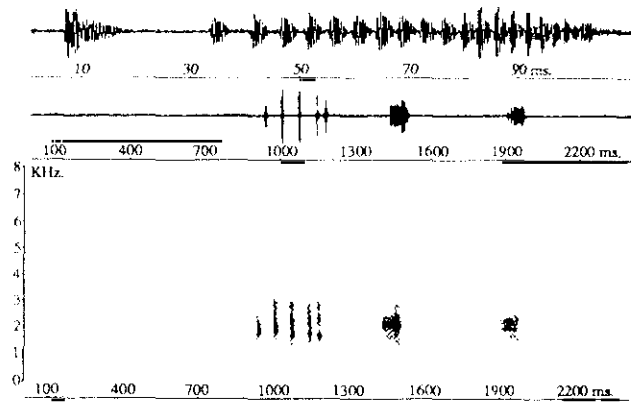


Figura 4. 19 C. Oscilograma y audioespectrograma de Hyla fasciata.

Hyla geographica Spix, 1824

Hyla geographica Spix, 1824. Spec. Nov. Testud. Ran. Brasil: 39

Ejemplares examinados: 51 (46/5)

Comentarios taxonómicos.-

Los ejemplares del S de Perú y Bolivia poseen como carácter diferencial las membranas de manos y pies de color rojo, además de presentar habitualmente garganta y vientre moteados, como expuso Duellman (1973). Anteriormente, Gans (1960) incluyó tentativamente los ejemplares de Roboré (SE de Santa Cruz) en la subespecie H. g. punctatissima (Reinhardt y Lütken, 1862). Sin embargo, Duellman (1973), prefirió no pronunciarse sobre la identidad taxonómica de las poblaciones peruanas y bolivianas en tanto los límites de distribución y posibles áreas de intergradación de las mismas no sean conocidos. Los ejemplares de Puerto Almacén presentan los caracteres citados.

Diagnosis y descripción.-

Es una especie inconfundible por presentar manos y pies de color rojo, párpado inferior reticulado y un gran calcar puntiagudo en el talón (Fig. 4.20 A).

Aspecto grácil, con miembros delgados. Piel dorsal lisa, la ventral fuertemente granular. Cabeza y cuerpo aplanados. Morro subtriangular en vista dorsal, alargado y con extremo redondeado en vista lateral. Narinas abiertas lateralmente siendo la distancia entre ellas la mitad que la distancia ojo-narina; ojos grandes; tímpano mayor o igual a la mitad del tamaño del ojo. Pliegue supratimpánico patente. Membrana en la mano alcanzando la mitad de la longitud del tercer dedo; tubérculo metacarpal interno largo, ovalado; externo ausente; tubérculos subarticulares redondeados; tubérculos supernumerarios abundantes. Disco del tercer dedo mayor que la mitad del tímpano. Un pliegue dérmico blanquecino a lo largo del borde externo del brazo, sobrepasando algo el codo. Membrana del pie alcanzando el penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo, y el último del quinto y del tercero; tubérculo metatarsal interno pequeño, ovalado, poco conspicuo; externo ausente; tubérculo subarticular redondeado; tubérculos supernumerarios abundantes. Pliegue tarsal poco conspicuo; un marcado calcar triangular en el talón. Dorso pardo claro o grisáceo, con manchas oscuras irregulares, tendiendo a formar barras en los costados; a menudo una fina línea oscura vertebral. Muslos finamente barreados excepto en la cara superior; tibias completamente barreadas. Membranas de pies y manos rojas. Vientre, garganta y cara inferior de las muslos color crema, con pequeñas manchas oscuras irregulares. Párpado inferior transparente, con un fino retículo amarillento. Huesos verdes. Machos con un saco gular interno y callosidades nupciales oscuras en el pulgar, poco patentes. Dimorfismo sexual en tamaño muy acusado, siendo las hembras bastante mayores que los machos. Medidas: 49.1/59.8.

Hábitat.-

Es una especie básicamente de espacios abiertos y borde de bosque, aunque también se puede detectar en zonas de más cobertura. Crump (1971) la halla abundante en Belém en la varzea y moderadamente común en zonas abiertas y en borde de bosque, siempre con vegetación más bien densa, mientras que en Santa Cecilia, sólo la encuentra en vegetación en orilla de lago (Crump, 1974). Otros autores la describen como habitante de bosque (Duellman, 1978a; Rivero-Blanco y Dixon, 1979; Rodríguez y Cadle, 1990; Rodríguez, 1992), bosque galería y claros en el bosque (Hoogmoed y Gorzula, 1979), bordes de bosque (Hoogmoed, 1979), bordes de ríos o arroyos (Lescure, 1976; Caldwell, 1989; Zimmermann y Rodríguez, 1990) o praderas flotantes (Hoogmoed, 1990). Zimmermann (1983) afirma que no se puede caracterizar a Hyla geographica como una especie con preferencias por el medio forestal ni tampoco por el medio abierto. Normalmente es hallada en vegetación a menos de 1.5 m de altura (Gans, 1960; Duellman, 1978a; Zimmermann y Rodríguez, 1990). En Puerto Almacén, la hallamos en bosque primario un 3.7%, en secundario un 31.7%, en potreros un 1.8% y en la orilla del río un 62.6% (n=107) (Fig. 4.20 B). En realidad, del porcentaje dado para bosque secundario, un 23% pertenece al Curichi del Capibara, que a muchos efectos puede ser considerado como un medio abierto, dada la pequeña extensión de potrero cercana, y su proximidad y conexión con el río. Es una especie bastante común, con un 3.79% de los registros totales. En la orilla del río y en el Curichi del Capibara, lugares donde se reproducía, se registró en el 46.2% y el 49.0% de las visitas respectivamente. Hasta 30 individuos se contabilizaron en un tramo de 170 m de orilla en el río. En Santa Cecilia, pese a hallarse en el bosque y en charcas dentro de este, sólo se reproducían en un lago (Crump, 1974; Duellman, 1978a). Zimmermann y Rodríguez (1990), dan como lugar de reproducción en Manaus, corrientes y pozas permanentes y semipermanentes.

A nivel de microhábitat, los ejemplares de H. geographica se suelen situar preferentemente en plantas palustres (51.2%; n=41) y normalmente en el tronco o tallo de las mismas (41.4%), aunque un porcentaje importante (26.8%) se situó sobre hojas de jacinto de agua. Casi siempre se hallan sobre plantas enraizadas dentro del agua (70.7%; n=41) o en la orilla (24.4%), y en el primer caso, la distancia media a la orilla es de 1.3 m (n=23). Las plantas utilizadas no suelen ser altas (0.35-2.50 m; \bar{x} =61.9; n=14), y en ellas se sitúan a una altura de 0-1.7 m (\bar{x} =0.45; n=41). Se trata de una especie no muy conspicua, aunque depende del medio; por ejemplo, en la enmarañada vegetación de la orilla del río es mucho más difícil de encontrar que en el Curichi del Capibara. En algunas zonas, como el brazo del agua que une el Curichi Grande con el río, o en el Curichi Negro, puede ser bastante evidente su presencia, dada la escasa cobertura vegetal de la orilla y de las plantas enraizadas dentro del agua.

Ciclo temporal y reproducción.-

Es una especie completamente nocturna (Duellman, 1990; Rodriguez y Cadle, 1990; Zimmermann y Rodriguez, 1990; Rodriguez, 1992). En Santa Cecilia presenta actividad todo el año, con machos cantando de Septiembre a Marzo (Crump, 1974; Duellman, 1978a). En Puerto Almacén, el primer año se oyeron cantos desde el 22-XI hasta al menos la segunda semana de Abril, y el segundo año, al menos desde el 19-XI hasta la primera semana de Abril. Es decir, aparentemente la especie comienza su actividad con la estación lluviosa ya empezada y la mantiene hasta después de ésta, durante un período cuya duración total ignoramos, pero que podría prolongarse hasta finales de Junio o más tarde; Hoogmoed y Gorzula (1979) encuentran en Venezuela un patrón temporal muy semejante. No obstante, tan temprano como finales de Noviembre, ya se observaron larvas en Puerto Almacén; Bokermann (1963) ya las observó en Septiembre en São Paulo, y Crump (1974), en Junio y Julio en Belém. Es una especie de reproducción continua a lo largo de la estación; Duellman (1978a) la cita como reproductora esporádica durante todo el año, tras fuertes lluvias, aunque Crump (1971) expone que el factor ambiental que determina la fenología reproductora de la especie en Belém, es desconocido. En Puerto Almacén se observó que las hembras son notablemente menos numerosas que los machos. Sólo se vieron cuatro hembras grávidas, el segundo año, entre el 29-XI y el 27-III, y sólo se observó un amplexus el 29-XI en el río. En Santa Cecilia, Duellman (1978a) halla hembras grávidas de Marzo a Noviembre, e indica que la puesta es realizada en forma de película flotante. Las cuatro hembras examinadas en Puerto Almacén, presentaron huevos de 1.4 mm, muy pigmentados, y en número de 1500-2500 ($x=2000$), dando así un $FTO=48.2$. Estos altos valores coinciden con los de Crump (1974), de 1780-4300 huevos ($\bar{x}=2797.1$; $n=7$) y $FTO=42.0$, y Duellman (1978a), que da un $FTO=50.3$. Hyla geographica se presenta así como un caso extremo de estrategia "r" dentro de los Hylidae de Puerto Almacén. Todas las hembras examinadas presentaron $CG=0$, y en los machos se observó una ligera tendencia al mayor desarrollo de estos al final de la estación, con valores de hasta $CG=5$.

Los renacuajos de H. geographica se agrupan en cardúmenes (Bokermann, 1963). Duellman y Lescure (1973) describieron el comportamiento de las larvas de esta especie (erróneamente considerándolas como larvas de Osteocephalus taurinus), las cuales forman cardúmenes de hasta más de 1000 individuos de tamaños heterogéneos, que se mueven a una profundidad de 0.5-1.0 m, con el fin de disminuir la depredación sobre ellas. Caldwell (1989) encuentra agrupaciones de 87-2040 larvas ($\bar{x}=609$; $n=11$), aunque manifiesta que pueden superar los 3000 individuos. Wassersurg (1973), manifiesta que las larvas tendrían toxinas en la piel que las haría impalatables para los peces, permitiéndoles así desarrollarse en charcas permanentes o semipermanentes y ríos; por el contrario, las larvas de insectos acuáticos, que sorben el contenido de sus víctimas, no se verían afectadas por estas toxinas; tales larvas abundan más en estos medios efímeros y temporales, que H. geographica evita. En Puerto

Almacén, observamos cardúmenes de larvas tanto en el río (10-I-88; 29-XI-88; 26-III-89) como en el Curichi del Capibara y en el Curichi Grande (16-III-89). Apenas se dispone de datos sobre desarrollo y reclutamiento. Bokermann (1963) encuentra larvas en fase de metamorfosis de Septiembre a Febrero, y Crump (1971) jóvenes recién metamorfoseados en Julio. Los jóvenes presentan notable cambios ontogénicos en la coloración y el diseño (Duellman, 1973).

Canto.-

Los machos emiten el canto desde sus posiciones en las matas palustres. No se forman coros estructurados, aunque a veces hay notables agrupaciones en las que todos emiten su llamada a la vez, pero el canto es variable, desordenado en su estructura y repetido erráticamente. Suena como una sucesión de gruñidos bajos o chirridos como de un gozne oxidado. Lutz (1973) lo describió como "clucking or whimpering noises". No es audible nada más que a unos pocos metros del emisor (Zimmermann y Bogart, 1984). Duellman (1973) indica que hay individuos que producen notas largas, otros que producen notas cortas y otros que producen ambas. De dos individuos de membranas rojas de Perú, dice que sólo producían notas cortas. El canto ha sido descrito por varios autores (Duellman, 1973; 1978a; Schlüter, 1979; Duellman y Pyles, 1983; Zimmermann y Bogart, 1984) y los datos de unos y otros no siempre son coincidentes, dada la heterogeneidad del canto de la especie y su amplia distribución geográfica, que puede influir también. En Puerto Almacén encontramos notas de duración variable, entre 27-130 ms, teniendo las más largas modulación de frecuencia. Cada llamada contiene 1-4 notas, las cuales tienen 6-15 pulsos (Fig. 4.20 C). La frecuencia dominante tiene un rango de 880-1120 Hz, comparable a la registrada por Schlüter (1979) y Zimmermann y Bogart (1984), y algo más baja que la indicada por Duellman (1978a) y Duellman y Pyles (1983).

Distribución.-

Se trata de uno de los hílidos más ampliamente distribuidos en Sudamérica, hallándose en todas sus regiones tropicales al E de los Andes, incluida la isla de Trinidad (Frost, 1985), toda la cuenca Orinoco-Amazónica, Guayanas y Costa Atlántica de Brasil desde Bahía a Santa Catarina (Duellman, 1973; Lutz, 1973). En Bolivia se halla en todas las tierras bajas tropicales y subtropicales.

Comentarios.-

Hyla geographica es una especie insectívora generalista. Duellman (1978a) encuentra que de 25 estómagos examinados, el 72% contenía ortópteros, el 24% coleópteros y el 8% arácnidos y había otros tipos de presas en menor proporción. En cuatro estómagos analizados,

encontramos en total sólo cuatro ortópteros, un díptero, un lepidóptero y curiosamente, huevos de anuro.

Hyla geographica debe de ser una de las especies que más sufre la depredación por parte de Caiman yacare, que se halla siempre exactamente en los mismos lugares que ella, esto es, la orilla del río y el Curichi del Capibara. En este último lugar también debe de ser presa frecuente de aves acuáticas. No se observaron parásitos en los ejemplares examinados.

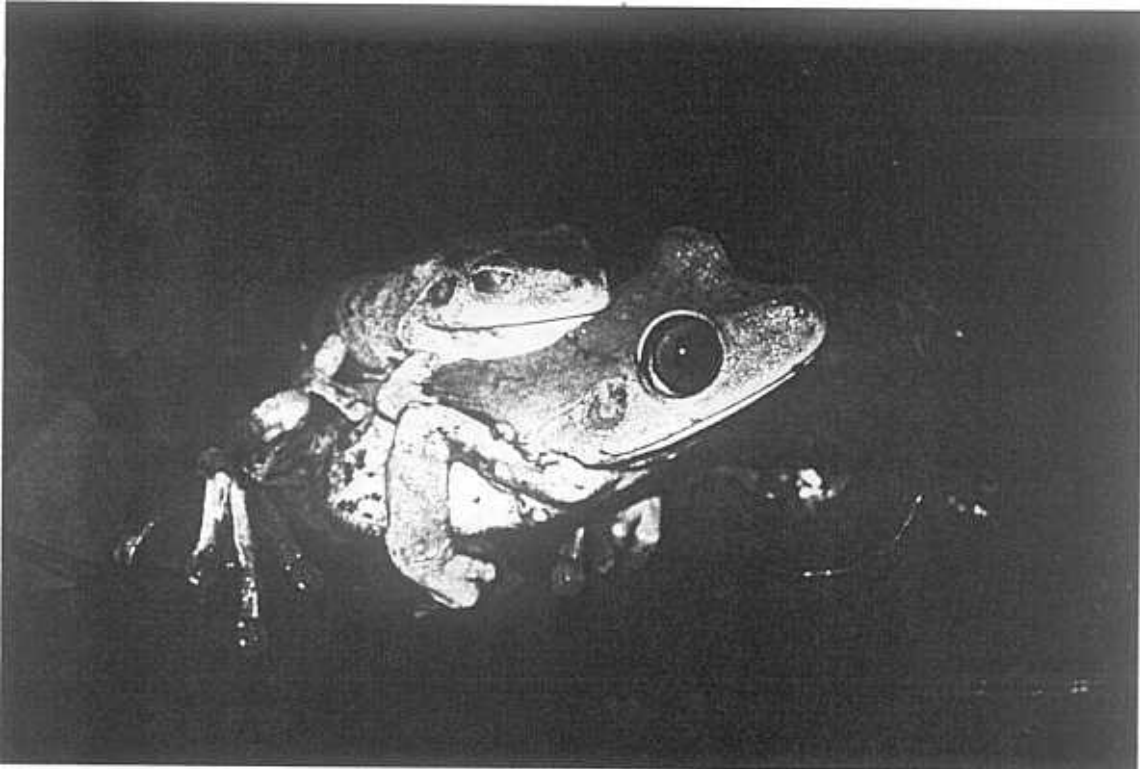


Fig. 4.20 A. Pareja de Hyla geographica en amplexus. Nótese el gran dimorfismo sexual en tamaño.

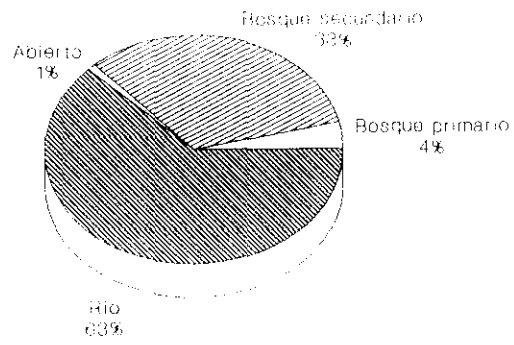


Figura 4. 20 B. Uso del macrohábitat en Hyla geographica.

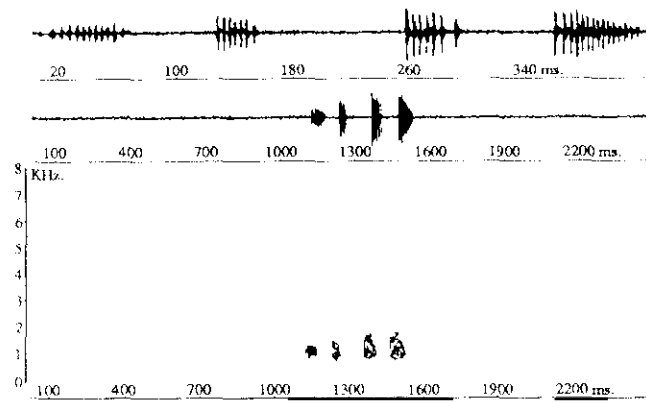


Figura 4. 20 C. Oscilograma y audioespectrograma de Hyla geographica.

Hyla leali Bokermann, 1964

Hyla leali Bokermann, 1964. Neotropica 10:3

Ejemplares examinados: 40 [35 (14 de Monteverde)/ 5]

Comentarios taxonómicos.-

La validez de la especie fue puesta en duda por Duellman (1974a), quien la consideró un sinónimo de H. rossalleni Goin, 1959. Posteriormente, Heyer (1977) revalida la especie, pero Duellman (1982) vuelve a dudar sobre su validez, para después reconocer a ambas como especies distintas (Duellman, 1990; Duellman y Salas, 1991). Varios autores entre tanto se han referido a H. rossalleni y no sabemos si en realidad no estarían tratando con H. leali (Duellman, 1978a; Schlüter, 1979; Aichinger, 1985). Ambas especies son bastante parecidas y las dos existen en Bolivia.

Diagnosis y descripción.-

Hyla leali se parece a otras especies de Hyla amarillentas y pequeñas como H. nana, H. minuta e H. riveroi. De H. nana se distingue por carecer de puntos oscuros dorsales dispuestos longitudinalmente; de H. minuta, por carecer de una gran mancha en forma de copa invertida o de reloj de arena sobre el dorso, y en todo caso, no presentar nunca manchas bordeadas de una fina línea crema claro; de H. riveroi difiere por la ausencia de mancha clara subocular y de contraste de color entre la parte superior de la cabeza y la región loreal (Fig. 4.21 A).

Piel lisa, excepto la ventral, que es granular. Cabeza subtrapezoidal en vista dorsal, con morro corto, truncado en vista de perfil; distancia entre narinas mayor o igual a la distancia ojo-narina; tímpano pequeño, menor que la mitad del diámetro del ojo. Manos con membrana basal. Tubérculo metacarpal interno ovalado, externo ausente; tubérculos subarticulares pequeños bífidos; tubérculos supernumerarios abundantes, pequeños; disco del tercer dedo mayor que el tímpano. Membrana axilar poco patente. Pies con membrana alcanzando al menos el penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo; tubérculo metatarsal interno ovalado, pequeño; externo ausente; tubérculos subarticulares del pie simples, pequeños y redondeados. Pliegue tarsal ausente. Dorso y miembros pardo claro con manchas oscuras difusas, normalmente una entre los ojos, otra en la región escapular y otra en la región sacral. Membranas amarillentas. Partes inferiores crema uniforme. Machos con un saco vocal externo, sólo ligeramente más pequeños que las hembras. Medidas: 24.5/29.0.

Hábitat.-

Es una especie bastante ecléctica, que se halla tanto en bosque como en espacios abiertos. Heyer (1976b), encuentra un 3% en bosque secundario y un 97% en zonas abiertas; Duellman (1978a) halla la especie en bosque secundario y claros; Rodríguez y Cadle (1990) y

Rodríguez (1992) la hallaron tanto en bosque primario como en espacios abiertos y lagos. Parece tener preferencia por los arbustos bajos (Bokermann, 1964b; Duellman, 1978a; 1990; Duellman y Salas, 1991). En Puerto Almacén, H. leali se encontró en un 28.9% de los casos en bosque primario, un 53.1% en bosque secundario, un 14.5% en espacios abiertos y un 3.2% en la orilla del río o del arroyo al principio de la estación (n=62) (Fig. 4.21 B). Es una especie moderadamente común, y fué bastante más abundante el primer año que el segundo. Representa el 2.19% de las observaciones totales. El lugar donde resultó más frecuente fué en las Charcas del Potrero, con un 29% de las observaciones, seguido de la Charca del Bosque con un 24.1%. En éste último lugar se llegaron a contabilizar 14 machos cantando simultáneamente. Como se ha citado ya, es una especie con gran querencia por los arbustos, que en Puerto Almacén representaron el 64% de las plantas elegidas para situarse (n=25); en ellos, H. leali se coloca casi siempre sobre hojas (88%). Algunos ejemplares se encontraron sobre pequeños árboles. La altura de la planta elegida varía entre 0.35-2.7 m (\bar{x} =1.65; n=15), donde los animales se situaron a una altura de 0.2-1.9 m (\bar{x} =0.7; n=25). A menudo cantan en zonas anegadas con una interfase agua-tierra confusa, o en caso contrario se sitúan preferentemente sobre la orilla (56%; n=25). Es una especie bastante conspicua, que se suele situar en la periferia de las plantas sobre las que se encarama.

Ciclo temporal y reproducción.-

Es una especie nocturna (Duellman, 1990; Duellman y Salas, 1991; Rodríguez, 1992). Se vieron ejemplares el primer año desde el 2-XI al 28-III, y el segundo, desde el 2-XI al 22-II. Como ya se ha indicado, el segundo año fué una especie escasa en Puerto Almacén, aunque extraordinariamente común en Monteverde, 40 Km más arriba. Su actividad es más notable tras fuertes lluvias en la primera mitad de la estación húmeda. Se observaron pocas hembras; se capturaron cuatro grávidas, entre el 14-I-88 y el 1-III-88. Correspondientemente, se vieron pocos amplexus, el primer año en Enero, y el segundo en Diciembre y Enero. Nunca hemos observado una puesta atribuible a esta especie. Aichinger (1985), dice de H. rossalleni que posiblemente realice puestas sobre vegetación, a la manera de las especies del grupo leucophyllata, basándose sobre todo en el bajo número de huevos hallados por este autor, de 103 en promedio (n=77; hembras midiendo en promedio 22 mm), midiendo 1.0 mm de diámetro (FTO = 4.7). Nuestros valores son bastante más altos; para empezar, las hembras son mayores (\bar{x} =27.4 mm), y los huevos más pequeños (0.8 mm) y en mayor número (350-800; \bar{x} =487.5) dando un FTO=14.2, lo que sugiere que Aichinger (1985) se refiere a la "auténtica" H. rossalleni y no a H. leali. De las hembras, cuatro presentaron CG=0 y una, CG=1, y los machos presentaron en Puerto Almacén una tendencia al aumento de los mismos a lo largo de la estación, desde CG=1-2 en Noviembre - Diciembre, a CG=4 en Febrero, aunque los de Monteverde, capturados en Marzo del 89, presentaron en promedio valores bajos.

Jóvenes recién metamorfoseados atribuibles a esta especie se vieron en las Charcas del Potrero el 14-II-88.

Canto.-

Los machos forman a veces coros bastante ruidosos, ya que pese a su pequeño tamaño, el canto es bastante potente, sonando como un pitido corto. Bokermann (1964b), lo comparó al de H. nana, al que en verdad se parece, aunque es más largo y grave. El canto es emitido a intervalos irregulares en grupos de llamadas con un número variable de ellas, la duración de las cuales es de 34-92 ms. Cada nota tiene de dos a siete pulsos. La frecuencia dominante es muy baja, de 118 Hz en promedio, presentando dos armónicos a frecuencias relativamente altas, 3240 y 6480 Hz (Fig. 4.21 C). Estos datos concuerdan sólo parcialmente con los de Hödl (1977) y Schlüter (1979) para H. rossalleni.

Distribución.-

Se encuentra en la parte alta de la Cuenca Amazónica en Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia. En este país la hemos observado en la región del Chapare, en Cochabamba, y presumiblemente se distribuye por toda la región tropical en los departamentos de Pando, La Paz, Beni, Cochabamba y Santa Cruz.

Comentarios.-

No se dispone de datos sobre alimentación. Presumiblemente es una entomófaga generalista que consume pequeños insectos.

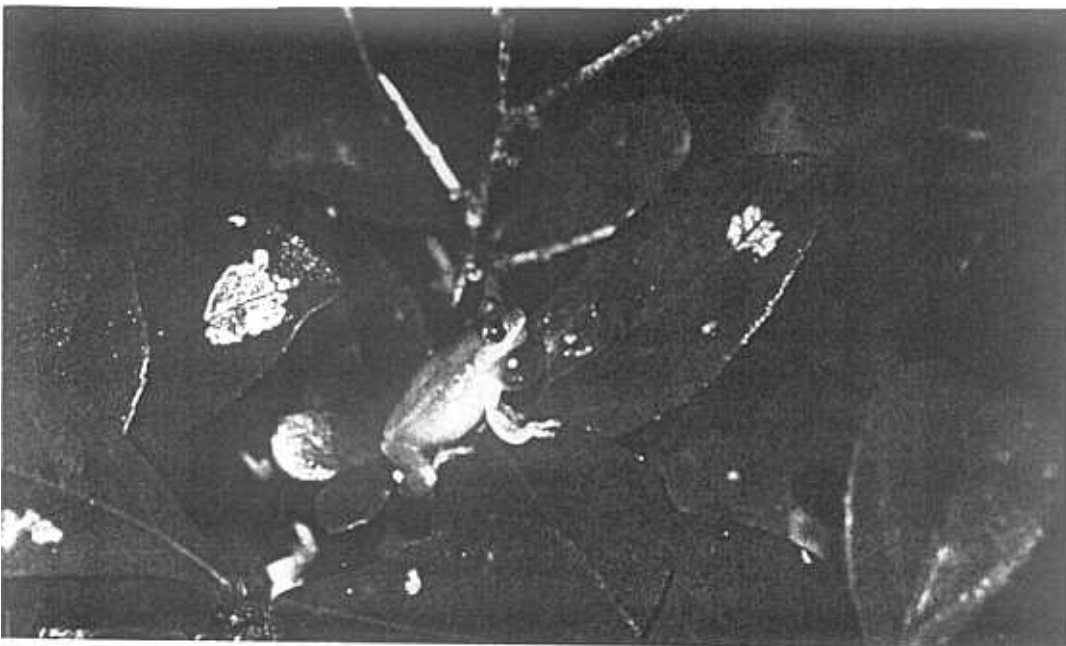


Fig. 4.21 A. Macho de Hyla leali cantando.

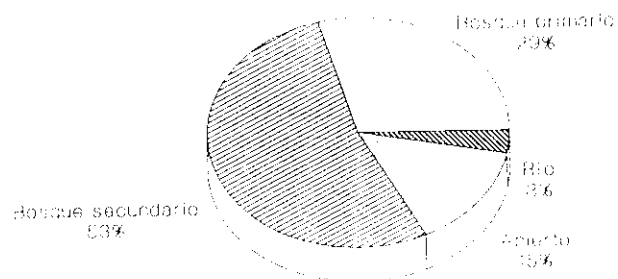


Figura 4. 21 B. Uso del macrohábitat en Hyla leali.

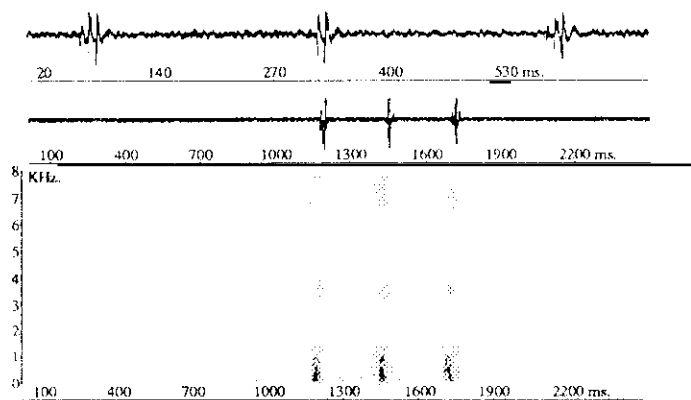


Figura 4. 21 C. Oscilograma y audioespectrograma de Hyla leali.

Hyla leucophyllata (Bereis, 1783)

Rana leucophyllata Bereis, 1783. Schr. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin, 4: 182

Hyla leucophyllata Gravenhorst, 1829. Delic. Mus. Zool. Bratislav., Batr.: 31

Ejemplares examinados: 31 [21(3 de Monteverde, 1 de Valle de Sajta)/10]

Diagnosis y descripción.-

La única especie con la que H. leucophyllata se podría confundir es H. bifurca, de la que difiere por tener (H. bifurca entre paréntesis): porción distal de las manchas laterodorsales, mancha sacral y manchas tibiales con contorno ligeramente festoneado (contorno liso); membranas interdigitales y caras anterior y posterior de los muslos naranja fuerte o rojo (naranja pálido) (Fig. 4.22 A).

Piel dorsal lisa, *vientre fuertemente granular*. Cabeza corta, *redondeada, con hocico redondeado en vista lateral*; distancia entre narinas aproximadamente igual a la distancia ojo-narina; tímpano menor que la mitad del diámetro del ojo. Membrana en la mano apenas alcanzando la mitad de la longitud del tercer dedo; tubérculo metacarpal interno grande, ovalado; externo ausente; tubérculos subarticulares bífidos, poco conspicuos; tubérculos supernumerarios pequeños y abundantes; disco del tercer dedo mayor o igual al tímpano. Membrana axilar patente. Membrana del pie alcanzando casi el último tubérculo subarticular del cuarto dedo; *tubérculo metatarsal interno ovalado, externo ausente; tubérculos subarticulares redondos; tubérculos supernumerarios escasos e inconspicuos*. Sin pliegue tarsal. Color de fondo pardo. Líneas laterodorsales amarillas (blancas de día) desde los ojos a la región sacral, normalmente no en contacto con una mancha sacral ovalada, y unida con un triángulo que une los párpados y el extremo del hocico. Una mancha amarilla en el antebrazo, otra sobre el codo, y tres sobre la tibia (*una en la rodilla, otra en el centro y otra en el talón*). Muslos y membranas de pies y manos de color naranja fuerte, casi rojo. Partes inferiores amarillentas. Machos con saco vocal amarillento. Hembras algo mayores que los machos.

Medidas: 32.8/36.7.

Hábitat.-

Es una especie bastante tolerante en cuanto a preferencias espaciales, aunque parece inclinarse por los espacios abiertos. Crump (1971) indica que en Belém es moderadamente común en la varzea, no común en el igapó (bosque inundado por aguas sin sedimentos) y abundante en espacios abiertos y borde de bosque; Heyer (1976b) halla un 11% en bosque primario, un 4% en secundario y un 85% en espacios abiertos; Duellman (1978a) la encuentra en bosque secundario y sobre todo en borde de bosque, al igual que Aichinger (1991a); Hoogmoed (1979) la cita en bosque y en borde de bosque, y Rivero - Blanco y Dixon (1979) en bosque seco tropical; Fugler (1986) dice que en Tumi Chucua está en bosque inundable y en lagos;

Rodríguez y Cadle (1990) y Rodríguez (1992), la encuentran en bosque inundable y también en espacios abiertos y lagos. En Puerto Almacén se hallaron en bosque primario el 10%, en secundario el 29.6%, y en espacios abiertos el 60.1%, incluyendo las Charcas del Potrero y la orilla del río, medio éste que con un 54.0% fué el que más continuamente registró la presencia de la especie, seguido del Curichi del Capibara, con un 17.0% (n=259) (Fig. 4.22 B). Dentro de éste y del Curichi Grande, H. leucophyllata se hallaba en las zonas centrales o despejadas. Es una especie relativamente común, acumulando un 9.18% de los registros totales, aunque ello se debe quizá más a su constancia a lo largo de los días que a una mayor abundancia real frente a otras especies. Un número máximo de nueve ejemplares se hallaron en 500 m de orilla del río. Aichinger (1987a) también indica agrupaciones superiores a cinco machos.

Diversos autores describen a H. leucophyllata como una especie arbórea, hallándose a baja-media altura en la vegetación que rodea los cuerpos de agua. Gans (1960) la encuentra a 25 cm de altura sobre juncos, hojas y tallos; Lescure (1986a; 1986b), dice que vive en vegetación baja, heliofílica; Hoogmoed (1990) la encuentra en praderas flotantes; Rodríguez (1992), da un límite superior de unos 2 m de altura como preferencia de la especie. El tipo de planta sobre el que más frecuentemente se encontró en Puerto Almacén, fueron matas palustres (27.6%; n=47) seguido de matorrales (19.1%) árboles pequeños (14.9%) y enredaderas (12.7%). De preferencia se situaron sobre hojas (57.4%), seguido de troncos o tallos (23.4%). Normalmente las plantas elegidas estaban enraizadas en el agua (76.0%; n=46), o en la orilla (15.8%), y la altura de las mismas era de 1.0-2.7 m ($\bar{x} = 144.2$; n=30); los animales se situaron a una altura de 0-2.5 m ($\bar{x}=0.85$; n=47). Es una especie bastante conspicua que no se oculta demasiado.

Ciclo temporal y reproducción.-

Es una especie nocturna (Duellman, 1978a; Aichinger, 1987; Rodríguez y Cadle, 1990; Rodríguez, 1992); en Puerto Almacén, los machos empezaban a cantar al anochecer y continuaban hasta muy tarde, en ocasiones hasta las 03:30.

En Belém, Crump (1971) halla la especie desde Enero a Julio, y en Santa Cecilia seguramente se reproduce esporádicamente a lo largo del año tras fuertes lluvias, aunque hembras grávidas se hallaron sólo de Abril a Octubre (Duellman, 1978a); Aichinger (1987), encuentra en Panguana que se reproduce durante cuatro meses, en la estación lluviosa. En Puerto Almacén es una de las especies con ciclo más largo. Se oyó cantar durante todo el período de estudio en los dos años, es decir, al menos desde Octubre (no parecía cantar a principios de Septiembre del 87) hasta mediados de Abril, y posiblemente bastante más; hay un testimonio ajeno que indicaría que al menos permanece cantando en el río hasta finales de Junio. Parece así mantener una actividad continua o casi continua. Sólo en los enclaves donde su presencia no era constante (como la Charca del Bosque), parecía haber una relación entre actividad y precipitaciones. Las hembras son escasas en relación a los machos. Se hallaron

hembras grávidas, el primer año del 27-I al 21-III, y el segundo, del 27-XI al 25-II. Una capturada el 23-X-87 presentaba huevos en vitelogénesis. Sólo se observó un amplexus el 14-XII-88. La puesta es depositada en vegetación sobre el agua, normalmente en el centro de una hoja, a una altura de 20-50 cm (Crump, 1974; Lamotte y Lescure, 1977; Duellman, 1978a; Aichinger, 1985); tras la eclosión que parece ser estimulada por la lluvia (Crump, 1974), las larvas caen al agua, donde continúan su desarrollo (modo 18 de Duellman y Trueb, 1986). La fertilidad de H. leucophyllata es moderadamente alta. Crump (1974), da un número de huevos de 420-910 (\bar{x} =587.8; n=6), los cuales miden 1.5 mm; el FTO=20.94; Duellman (1978a) da un número de huevos de 220-928 (\bar{x} =572.3; n=12), de 1.3 mm (1.5 mm en fresco); el FTO es de 17.7. Por su parte, Aichinger (1985) halla un número de huevos medio de 496, de 1.0 mm (n=3), en hembras de un promedio de 36.0 mm, dando así un FTO=13.7. En Puerto Almacén, examinamos siete hembras que portaban 230-580 huevos (\bar{x} =374.3) de 1.1 mm, teniendo un FTO=12.08. Los cuerpos grasos fueron siempre inexistentes en todas las hembras, excepto una inmadura capturada en Marzo que tuvo CG=7; en los machos no se apreciaron tendencias claras.

La eclosión de los huevos se produce en 3.6-4.0 días (Crump, 1974). En Puerto Almacén, el 16-III-89 se hallaron machos cantando con un tamaño bastante inferior al normal, presumiblemente nacidos al principio de la temporada, como lo sería una hembra de 27 mm capturada el 19-III-88, con ovario sin desarrollar.

Canto.-

Aunque los machos emiten en general su llamada de un modo errático, frecuentemente se oyen coros de varios machos que siguen a uno que empieza; esto es especialmente notable a altas horas de la noche, cuando la actividad va decayendo y las emisiones sonoras se producen ya más espaciadas. Estas consisten en una nota de 145-221 ms de duración, compuesta por una serie de 13-19 pulsos distribuidos desigualmente, y son emitidas en grupos de 6-18, regularmente separadas por intervalos de unos 220 ms. Algunas notas pueden mostrar ausencia de algunos pulsos. La frecuencia dominante de las notas se incrementa ligeramente, en un rango de 2410-2562 Hz, siendo las tasas de repetición media de 143 notas/minuto, y de 90 pulsos/s (Fig. 4.22 C). El canto ha sido analizado por otros autores. Duellman (1974a) da una frecuencia dominante media de 2304.2 Hz y presencia de tres armónicos. Dicho autor (1978a) distingue dos tipos de notas, que son una primaria larga seguida de otras más cortas, en número de 2-7. El ritmo de repetición de la primera es en promedio de 77.9 notas/minuto, y su duración es de 190 ms, frente a los 45 ms de las secundarias. El ritmo de pulsación es de 118.3 pulsos/s. Como vemos, hay algunas diferencias estructurales entre estos resultados y los nuestros. Las notas primarias de Duellman coinciden en líneas generales con las nuestras, y en Puerto Almacén no registramos las notas secundarias. Nuestra tasa de repetición de notas es algo superior y la de pulsos, algo inferior. Duellman y Pyles (1983) aportan datos de cantos de H. leucophyllata de

Belém; difieren de los de Santa Cecilia y de los nuestros por presentar frecuencias más altas y tasas de repetición y notas más cortas. Dichas frecuencias están de acuerdo con las diferencias morfológicas y de diseño observables en diferentes poblaciones a lo largo de la amplia distribución amazónica de la especie.

Distribución.-

Se halla en las Guayanas y en toda la Cuenca Amazónica (Lutz, 1973; Duellman, 1974a; Frost, 1985). En Bolivia se halla en toda la región húmeda del oriente, hasta los límites del Chaco

Comentarios.-

Es un insectívoro generalista. Duellman (1978a) halla sólo tres individuos con presas identificables, que fueron escarabajos, cucarachas y polillas. De nueve estómagos examinados en Puerto Almacén, cuatro estaban completamente vacíos. En los otros se hallaron en total un ortóptero, cuatro lepidópteros, dos orugas, una larva indeterminada y un insecto indeterminado.

Hyla leucophyllata debe sufrir bastante depredación por parte de Caiman yacare. No se detectaron parásitos.



Fig. 4.22 A. Macho de Hyla leucophyllata

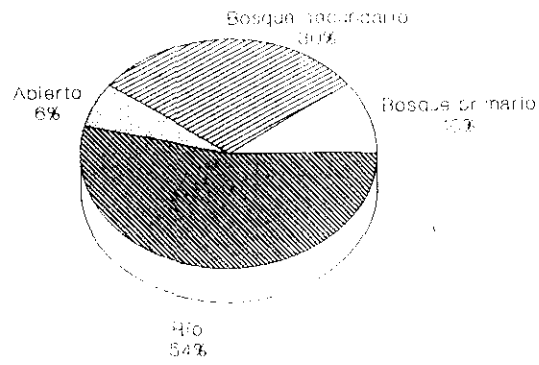


Figura 4. 22 B. Uso del macrohábitat en Hyla leucophyllata.

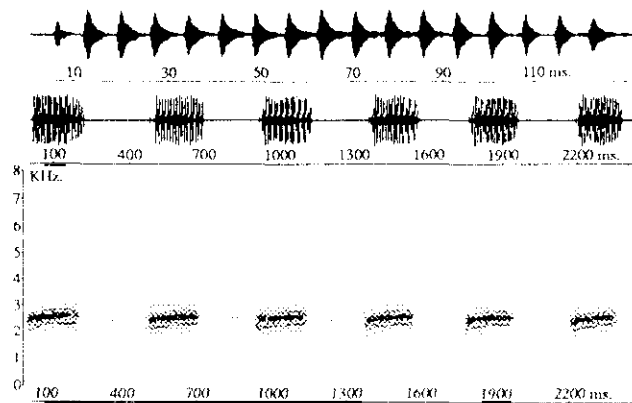


Figura 4. 22 C. Oscilograma y audioespectrograma de Hyla leucophyllata.

Hyla melanargyrea Cope, 1887

Hyla melanargyrea. Cope, 1887. Proc. Amer. Philos. Soc. 24: 45

Ejemplares examinados: 50 (37/13)

Diagnosis y descripción.-

Las únicas especies de color pardo grisáceo y con un diseño dorsal liquenoso en Puerto Almacén son H. acreana, H. parviceps e H. geographica. De ésta, H. melanargyrea difiere por no tener calcar. De H. parviceps, por no poseer manchas naranjas o amarillas en tibias y brazos; y de H. acreana, a la que se parece mucho, por poseer menor tamaño y parte inferior de muslos, tibia y porción distal del vientre de color pardo oscuro manchado de crema, y no amarillo, naranja o blanco con grandes manchas negras (Fig. 4.23 A).

Cuerpo de complejión normal. Piel dorsal lisa y fina pero pudiendo formar rugosidades. Cabeza pequeña, más o menos redondeada, con morro cuadrado en vista dorsal y truncado y retrocediendo algo en vista de perfil. Distancia entre narinas menor que la distancia ojo-narina. Tímpano algo mayor que la mitad del diámetro del ojo. Membrana de la mano alcanzando la mitad del tercer dedo. Tubérculo metacarpal interno ovalado, poco conspicuo, interno aplanado y casi inapreciable. Tubérculos subarticulares bífidos, pequeños. Sin tubérculos supernumerarios. Pliegue dérmico festoneado, desde el borde externo del cuarto dedo, a lo largo del brazo, hasta el codo. Membrana axilar bien desarrollada. Pie casi completamente palmeado. Tubérculo metatarsal interno ovalado, pequeño; externo ausente; tubérculos subarticulares sencillos, pequeños. Pliegue tarsal blanco, festoneado, desde el borde externo del quinto dedo hasta el talón. Partes superiores gris o beige -rosáceo, con manchas irregulares liquenosas grises o pardo oscuras que pueden ser de doble contorno. Suele estar presente una mancha escapular en forma de "X" y una banda ancha transversal en el tercio distal del cuerpo. Costados con una mancha oscura en la mitad anterior; región inguinal pardo oscura. Cara superior del muslo pardo oscura o negra, con grandes manchas claras. Cara inferior de los miembros pardo oscura. Garganta crema salpicada de gris; vientre crema salpicado de gris o pardo, sobre todo en la porción distal. Machos con un saco vocal muy dilatado. Hembras algo mayores que los machos. En ocasiones pueden desprender un fuerte olor a soja o a jara al ser manejados. Medidas: 36.2 43.3.

Hábitat.-

Es una especie propia de espacios abiertos o sólo moderadamente forestados. Crump (1971), en Belém, la encuentra rara en bosque en tierra firme, y abundante en espacios abiertos y borde de bosque, sobre vegetación baja. Gans (1960) encuentra ejemplares en orillas de charcas o en sus proximidades, hasta a 10 ó 15 m, y a 1.5 m de altura sobre matorrales. En Puerto Almacén se hallaron en bosque primario un 17.6% de las veces, en secundario un

40.5%, en espacios abiertos un 24.1%, y en el arroyo y orilla del río al principio de la estación, un 17.6% (n = 85) (Fig. 4.23 B). Aunque fué hallada en todos los puntos de muestreo, las Charcas del Potrero, que están en el límite entre espacio abierto y bosque secundario tipo B, cosecharon la mayor abundancia de la especie, con un 48.2% de las observaciones totales; en este lugar se detectó en el 32.0% de las visitas, y se llegaron en una ocasión a contabilizar hasta 72 ejemplares, a veces en concentraciones de hasta 10 individuos/m². En conjunto es una especie común, con un 3.01% de las observaciones totales.

Hyla melanargyrea se suele ubicar en matas y matorrales (63.1%; n=38), seguido de árboles, sobre todo de pequeño porte (23.6%). Dentro de la planta, prefiere las hojas (39.4%), aunque no desdeña el tronco o tallo (28.9%). Las plantas elegidas tienen una altura de 0.3-4.0 m (\bar{x} =204.4; n=27) y casi siempre están sobre tierra (84.2%; n=32), a veces a considerable distancia del agua, o como mucho, en la orilla (15.8%). La altura a la que se suelen situar los individuos es de 0.3-2.2 m (\bar{x} =1.19; n=38). Es una especie bastante conspicua, que no rehuye las situaciones expuestas en la periferia de las plantas, o plantas que ofrecen poca o casi ninguna cobertura, por ejemplo por estar secas.

Ciclo temporal y reproducción.-

Básicamente es una especie nocturna, aunque tras noches de actividad febril, pueden verse algunos individuos activos a la mañana siguiente. Es un reproductor explosivo tras fuertes lluvias, especialmente al inicio de la estación. Su actividad empieza a horas más tardías que la de su congénere H. acreana (aunque terminan por hacer grandes coros mixtos), y sólo muy rara vez, al contrario que ésta, es escuchada de día. Por ejemplo, el 23-I-84, a las 21:00, en las Charcas del Potrero había bastante actividad de anuros, pero H. melanargyrea no fué oída hasta las 23:15 h.

Se escuchó el primer año desde el 6-XI al 28-III, y el segundo al menos del 18-XI al 10-III. Crump (1971) halló machos cantando (y larvas) en Abril. Aunque los machos son más abundantes que las hembras, estas son bastante comunes; se obtuvieron hembras con huevos desde el 6-XI al 19-II el primer año, y del 1-XII al 6-XII el segundo, aunque en este caso estos datos reflejan más cuándo se colectaron, que el período real de presencia de hembras sexualmente maduras. De hecho, se observaron amplexus el primer año en un total de siete días entre el 6-XI y el 20-III, y el segundo año, en un total de diez días entre el 22-XI y el 29-XI. Así, el segundo año la actividad reproductora se concentró más al principio de la estación, como consecuencia de la propia concentración del grueso de las precipitaciones en igual período. Puestas de huevos atribuibles a esta especie consistían en agrupaciones flotantes de unos 6-7 cm de diámetro (modo 1 de Duellman y Trueb, 1986). Se examinó el estado reproductor en 12 hembras, casi todas capturadas en amplexus; de ellas, seis presentaron huevos en el útero, a punto para poner, en número de 360-620 (\bar{x} =466), con un diámetro de 1.2 mm; el ovario, o bien

estaba vacío o presentaba también huevos en diversos estadios, indicando seguramente en el primer caso que la puesta que se iba a hacer era la segunda, o en el segundo caso, que era la primera y todavía había huevos de reserva para una puesta posterior. Por otro lado, otras seis hembras presentaron complementos ováricos de 930-1500 huevos ($\bar{x}=1181$) en ovisaco, lo que apunta de nuevo a que el complemento ovárico total podría repartirse en dos puestas. Considerando este complemento ovárico total, el FTO=36.43. Los cuerpos grasos presentaron escaso volumen en las hembras; los machos mostraron enormes variaciones, con individuos capturados el mismo día presentando todos los valores posibles.

Los huevos, muy pigmentados, se desarrollan rápidamente; a las 24 horas, hay embriones todavía flotantes e inmóviles, conservando la estructura de la puesta. La eclosión se produce a las 48 horas de la puesta, y las larvas miden entonces 5 mm.

Canto.-

Como ya se ha indicado, los machos cantan en grandes agrupaciones y desde lugares expuestos, formando ruidosos coros. El canto consiste en una sola nota ligeramente descendente, emitida a intervalos irregulares, y muy parecida a la de H. acreana, pero algo más grave y larga. Está compuesta por un tren de 34-39 pulsos, a razón de 83-97 pulsos/s, con una duración aproximada de 400 ms. La frecuencia fundamental es de 1800 Hz y la dominante de 3500 Hz (Fig. 4.23 C) Duellman y Pyles (1983), dan un ritmo medio de repetición de 30.5 notas/minuto, una duración de 0.28 s, 136.3 pulsos/s, una frecuencia fundamental de 143 Hz y una dominante de 2241 Hz. Como se ve, dichos datos, obtenidos en Belém do Pará, no concuerdan demasiado con los nuestros, pero creemos que esto se debe interpretar antes como diferencias en los procedimientos de grabación y análisis, que como un reflejo de diferencias taxonómicas entre las dos poblaciones.

Distribución.-

Es una especie típica del cerrado y marginalmente chaqueña, distribuyéndose desde Mato Grosso do Sul al NE de Brasil y alcanzando Surinam (Hoogmoed en Frost, 1985). En Bolivia vive en la región E y S del departamento de Santa Cruz y en las pampas y cerrados del centro del mismo. A Puerto Almacén llega de forma marginal pues no es propia de medios tan cerrados, y probablemente no sea hallada mucho más al N.

Comentarios.-

Presumiblemente se trata de una especie insectívora generalista.

No se observaron parásitos internos.

Se encontraron tres ejemplares con caracteres intermedios entre H. melanargyrea e H. acreana. La semejanza entre estas dos especies en morfología, diseño, coloración, canto y ecología apuntan a que la hibridación no debe de ser un fenómeno infrecuente.

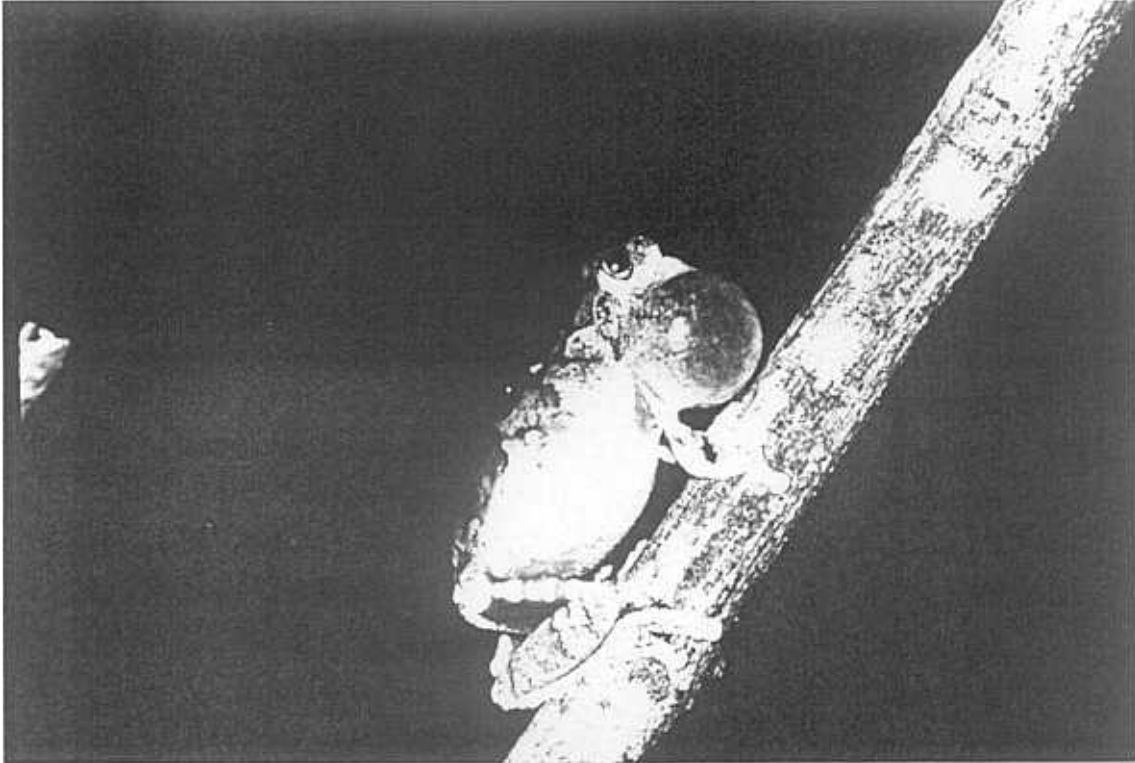


Fig. 4.23 A. Macho de Hyla melanargyrea cantando.

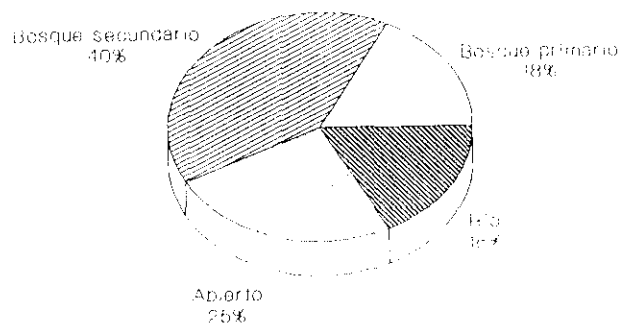


Figura 4. 23 B. Uso del macrohábitat en Hyla melanargyrea.

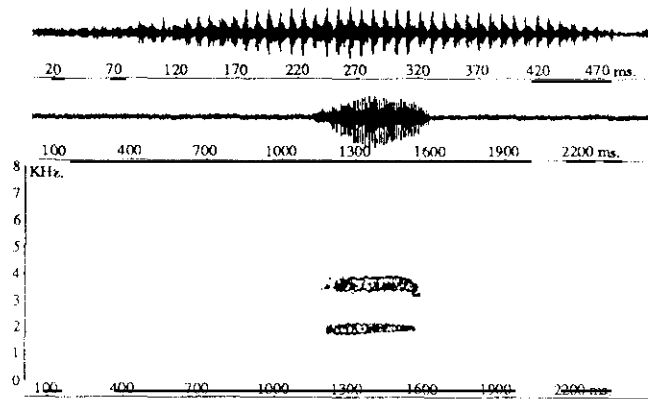


Figura 4. 23 C. Oscilograma y audioespectrograma de Hyla melanargyrea.

Hyla minuta Peters, 1872

Hyla minuta Peters, 1872. Monatsber. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, 1872: 680

Ejemplares examinados: 35 [27(dos de Monteverde)/ 8]

Diagnosis y descripción.-

Se distingue de las otras pequeñas especies de Hyla amarillas presentes en el área por presentar un diseño dorsal a base de manchas de contorno nítido, que pueden o no tener un fino reborde color crema. Estas manchas pueden tener forma de copa invertida o de reloj de arena. A veces H. leali puede tener manchas de forma parecida, pero siempre son más difusas y de menor extensión. Algunas H. riveroi pueden presentar una mancha oscura dorsal en forma de reloj de arena, pero ésta entonces es difusa, y además suele haber una manchita blanca bajo el ojo, y una nítida separación entre la coloración de la parte superior de la cabeza y la de la región loreal, rasgos no presentes en H. minuta (Fig. 4.24 A).

Especie pequeña, moderadamente robusta. Piel dorsal lisa, ventral granular. Cabeza corta, con hocico redondeado en vista dorsal y de perfil. Narinas más cerca del extremo del hocico que del ojo, la distancia entre ellas aproximadamente igual a la distancia ojo-narina. Tímpano poco conspicuo, menor que el ojo. Mano basalmente palmeada; tubérculo metacarpal interno ovalado; tubérculos subarticulares simples; tubérculos supernumerarios poco conspicuos. Pies palmeados hasta el penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo; tubérculo metatarsal interno ovalado, externo ausente; tubérculos subarticulares simples; tubérculos supernumerarios ausentes. Color dorsal pardo, beige o amarillo; diseño dorsal variable, normalmente consistente en un dibujo en forma de copa invertida con la base entre los ojos, y una o dos bandas transversales en el tercio posterior del dorso; miembros barreados. Todas estas manchas oscuras pueden o no estar bordeadas por una fina línea de color crema. Partes inferiores color crema o amarillo claro uniforme. Machos con un saco vocal gular amarillo. Medidas: 28.1/29.3.

Hábitat.-

Es una especie relativamente ecléctica, a juzgar por los diferentes ambientes en que ha sido registrada a lo largo de su extensa área de distribución. Gans (1960) la halla en el límite del chaco sobre las partes aéreas de plantas enraizadas en el agua, en una poza de 1 m de profundidad; Bokermann (1963) señala charcas pequeñas con vegetación baja; Rivero y Esteves (1969) la hallan en Venezuela en charcas rodeadas de Heliconia y Dieffenbachia; Crump (1971) la encuentra, común, sólo en zonas abiertas y borde de bosque, sobre vegetación baja; Duellman (1978a), de 17 ejemplares, encuentra dos en charcas en bosque primario y 15 en secundario, sobre vegetación baja (<1.5 m); Hoogmoed (1979), la cita en sabanas y espacios abiertos; Cei (1980), en Misiones, Argentina, da como hábitat zonas de juncos en aguas someras; Cardoso y

Haddad (1984) la encuentran tanto en la vegetación marginal de grandes charcas, a 0.2-1.0 m de altura, como en hojas de plantas en medio de lagos, a 0.1-0.8 m; Lescure (1986a) da como hábitat la vegetación baja en terrenos inundables; Haddad et al (1988) la encontraron sobre gramíneas hasta a 0.7 m de altura en charcas y pozas de riachuelos; Cardoso et al. (1989), en arbustos marginales de pozas profundas o someras o en agua corriente; Heyer et al (1990), en Boracéia, São Paulo, la hallan en bosque fuera de la reproducción, y durante ésta, sólo en vegetación baja de charcas permanentes y temporales de zonas abiertas; Zimmermann y Rodriguez (1990) la registraron en bosque primario; Rodriguez y Cadle (1990) y Rodriguez (1992), en bosque primario y pozas dentro del mismo; por último, Aichinger (1991) la registró también en bosque primario. En Puerto Almacén se encontró un 29.3% en bosque primario, un 37.25% en secundario y un 33.1% en espacio abierto (n=92) (Fig. 4.24 B). Donde más constante presencia tuvo fué en las Charcas del Potrero, con un 66.3% de las observaciones totales (presente en un 47.6% de las visitas a ese lugar; n=128) y en la Charca del Bosque (58.7%; n=46), lugar éste donde se hallaron hasta ocho ejemplares simultáneamente. Nunca se halló en el río ni en el Curichi Negro, y fué muy rara en las Charcas del Puente y el Curichi Grande, con un 1% de observaciones en cada sitio; curiosamente, el Curichi del Capibara, que en principio parece un lugar óptimo para la especie, sólo tiene un 2.1% de las observaciones. En conjunto es una especie moderadamente común, con un 3.26% de las observaciones totales.

El tipo de planta preferido fue, con diferencia, las hierbas o juncos (54.7%; n=53), donde se situaron sobre todo en el tallo (54.7%, seguido de las hojas (33.9%). Casi siempre, las plantas elegidas estaban enraizadas en el agua (88.6%; n=53), y en mucha menor proporción en la orilla (7.5%); la ubicación en tierra fué muy rara (3.7%); las plantas elegidas tenían una altura de 0.25-2.0 m (\bar{x} =88.6; n=11); estos datos, basados en una muestra demasiado pequeña, no son muy representativos, pues de muchos ejemplares sobre hierba no se midió la altura de la misma, de modo que los valores son en realidad mucho más bajos. Los ejemplares se situaron a una altura de 0-1.75 m (\bar{x} =0.37; n=53). Hyla minuta es una especie relativamente conspicua en noches sin luna o en noches oscuras; en noches de luna llena o muy luminosas, no disminuye su actividad, como hacen muchas otras especies, pero sí se vuelve más escondediza, situándose entonces más cerca de la base de las plantas y aprovechando así más su cobertura.

Ciclo temporal y reproducción.-

Aunque los cantos de los machos pueden comenzar algo antes del anochecer (Cardoso y Haddad, 1984), se trata de una especie nocturna, activa sólo durante la estación lluviosa, pero no desde el principio de la misma. Crump (1971) la encuentra de Enero a Julio, constatando reproducción en Abril, Mayo y Julio, y observando larvas en Abril; Duellman (1978a) la encuentra en Mayo, Julio y Agosto; Heyer et al (1990), de Octubre a Marzo; y Zimmermann y Rodriguez (1990) dicen que su actividad reproductora es temporal, con menos de 4 meses de

actividad al año, aunque los machos son oídos todo el año. En Puerto Almacén, el primer año se oyó por primera vez el 15-I y se dejó de oír el 31-III, y el segundo año, cantaron desde el 10-XII (aunque ya se observó algún ejemplar desde el 27-XI), al menos hasta el 6-IV. Así, vemos que el primer año su período de actividad fué menor, y también lo fué su abundancia. Es una especie de reproducción más o menos continua, sin patrones claros, aunque se deja progresivamente de oír tras varios días sin lluvia. Se colectaron hembras con huevos el primer año, del 22-I al 20-II; el segundo año, el 25-I. Se observaron amplexus el primer año el 22-I, y el segundo, el 7-III. Según Bokermann (1963), la puesta consiste en masas globulares de unos 100 huevos, pegados a vegetación sumergida (modo 1 de Duellman y Trueb, 1986). Se examinó el estado reproductor de ocho hembras, las cuales presentaron 420-600 huevos ($\bar{x}=532$) de 1.1 mm, dando un FTO=20.82. Este valor es bastante superior al dado por Duellman (1978a), de 8.9, ya que el número de huevos encontrado en la muestra de Santa Cecilia es bastante menor (de 160 a 265; $\bar{x}=211.63$; $n=5$), y son de menor tamaño (1.0 mm), aunque también las hembras son menores que las de Puerto Almacén (23.8 mm en promedio, frente a 28.1). Las hembras examinadas presentaron cuerpos grasos no desarrollados o escasamente, mientras que el valor promedio en nueve machos colectados en Enero, es de 4.3; de cinco examinados del mes de Febrero, el valor medio es 2.4, y en Marzo, de otros cinco, el valor medio es de 0.2. Probablemente, aunque aún no detectados, los machos están activos una temporada antes de empezar a cantar y tienen tiempo de acumular así reservas para su período reproductor, las cuales se van perdiendo a medida que éste avanza. No se dispone de datos sobre la duración del desarrollo y el reclutamiento de jóvenes.

Canto.-

Como ya se ha indicado, los machos se sitúan sobre la vegetación y defienden territorios (Haddad, 1988); cuando están próximos entre sí, se producen interacciones sonoras agresivas entre ellos. Cardoso y Haddad (1984) hallan concentraciones de hasta 30 machos y describen tres tipos de notas, dos de ellas implicadas principalmente en tales interacciones. El combate físico puede seguir al combate sonoro. Asimismo, se ha descrito en esta especie la existencia de machos satélites, de forma que un 38% de ellos conseguiría aparearse con la hembra atraída por otro macho (Haddad, 1988; 1991).

La llamada básica consiste en una nota aguda de corta duración, que puede ir precedida o seguida de notas secundarias más cortas. Los parámetros físicos del canto han sido descritos por numerosos autores en diferentes localidades repartidas por el gran área de distribución de la especie: Barrio (1967) en Misiones, Argentina; Bokermann (1967) en São Paulo, Brasil; Rivero (1969) en La Escalera, estado Bolívar, Venezuela; Duellman (1978a) en Belém do Pará, Brasil; Zimmermann (1983) en el Parque Nacional Tapajós, Brasil; Cardoso y Haddad (1984) en Río de Janeiro, Santa Catarina y Mato Grosso, Brasil; Haddad et al. (1988) en la Serra da Canastra,

Brasil; Heyer et al. (1990) en Boracéia, Brasil; y Donnelly y Myers (1991) en el Cerro Guaiquinima, Venezuela. Los resultados varían de unos estudios a otros, parte como efecto de los diferentes métodos de registro y análisis de los sonidos, parte debido a la propia variabilidad del canto intra e interpoblacionalmente. En Puerto Almacén analizamos notas adscribibles a las del tipo A y tipo C descritas por Cardoso y Haddad (1984). En las de tipo A, la frecuencia dominante es de 3841 Hz y la fundamental de 1925 Hz, con una duración de 119.3 ms, lo que concuerda bastante con los datos de dichos autores, así como con los de Haddad et al (1988) y Heyer et al (1990) (Fig. 4.24 C). La amplia distribución de H. minuta, junto con su variabilidad en diseño, tamaño y tipos de emisiones sonoras, podría hacer pensar en que en realidad nos hallemos ante un complejo compuesto de varias especies, como señalan Donnelly y Myers (1991). No obstante Cardoso y Haddad (1984), en su examen del canto de tres diferentes poblaciones brasileñas, señalan la conespecificidad de todas ellas pese a las diferencias halladas en las emisiones sonoras, aunque califican a dichas poblaciones de "especies emergentes".

Distribución.-

Como ya se ha indicado, H. minuta es una especie de amplia distribución en Sudamérica, en las tierras bajas al E de los Andes, desde Colombia, Venezuela, Trinidad y Guayanas, hasta Bolivia, Argentina (Misiones), Paraguay, Uruguay, a través de casi todo Brasil, desde el N hasta Río Grande do Sul. Su distribución periandina es dispersa e irregular. En Bolivia se distribuye por toda la región oriental entrando algo en la región chaqueña y en los valles mesotérmicos del departamento de Santa Cruz.

Comentarios.-

Duellman (1978a), halla orugas en el estómago de tres ejemplares examinados. De los ocho estómagos analizados en Puerto Almacén, tres estaban vacíos, y los otros cinco presentaron, respectivamente, un mosquito de 6 mm, una cucaracha, una larva de coleóptero de 15 mm, una araña y dos mariposas de 21 mm. Como casi todos los Hylidae, H. minuta parece por tanto un insectívoro generalista.

No se observaron parásitos.



Fig. 4.24 A. Pareja de Hyla minuta en amplexus.

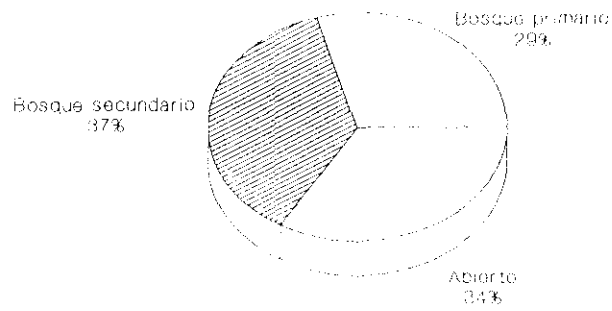


Figura 4. 24 B. Uso del macrohábitat en Hyla minuta.

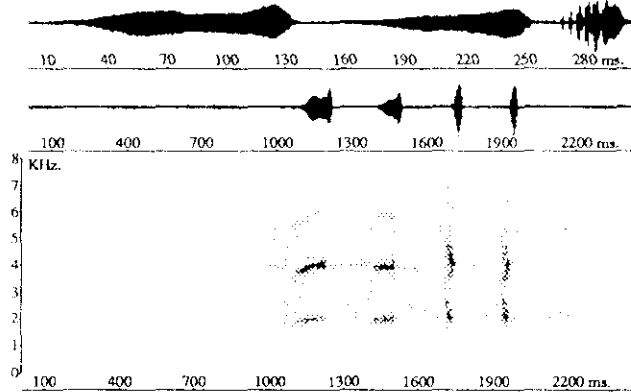


Figura 4. 24 C. Oscilograma y audioespectrograma de Hyla minuta.

Hyla nana Boulenger, 1889

Hyla nana Boulenger, 1889. Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova (2)7: 249

Ejemplares examinados: 55 [42 (4 de Monteverde)/13 (1 de Monteverde)]

Diagnosis y descripción.-

Se distingue de las demás pequeñas especies amarillas de Hyla, por poseer en el dorso puntitos oscuros que pueden formar líneas longitudinales, y color dorsal más oscuro que el de los costados, contrastando ambos a nivel dorsolateral (Fig. 4.25 A).

Tamaño muy pequeño. Piel dorsal lisa, ventral granular. Cabeza subtriangular, con hocico retrocediendo algo en vista lateral. Narinas cerca del hocico, la distancia entre ellas menor que la distancia ojo-narina. Tímpano algo menor que la mitad del diámetro del ojo. Manos palmeadas sólo basalmente. Tubérculo metacarpal interno conspicuo, ovalado; externo menor, redondo. Tubérculos subarticulares simples, excepto el penúltimo del cuarto dedo, bífido. Tubérculos supernumerarios irregulares. Discos adhesivos de tamaño semejante al tímpano. Pie con membrana alcanzando el penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo. Tubérculo metatarsal interno pequeño, ovalado; externo ausente. Tubérculos subarticulares sencillos. Tubérculos supernumerarios poco conspicuos. Dorso beige o pardo, nítidamente separado del color del costado, amarillento. Una serie de puntos o manchitas dorsales que pueden formar líneas discontinuas longitudinales. Patas no barreadas. Partes inferiores color crema o amarillo claro uniforme. Machos con un saco vocal gular amarillento. Medidas: 23.8/27.0.

Hábitat.-

Se trata de una especie propia de espacios abiertos o medianamente forestados, como el cerrado y el chaco, hallándose cerca de charcas, en orillas de lagos y corrientes, zonas anegadas, etc., donde haya juncos, matas, palmitos y bromeliáceas, como Eryngium, Juncus, Cyperus, praderas flotantes, etc. (Cochran, 1955; Gans, 1960; Cei, 1980; Gallardo, 1987; Hoogmoed, 1990). Para una especie muy próxima tanto morfológica como ecológicamente, H. walfordi, Heyer (1976b) da un 0% de presencia en bosque primario, 2% en secundario y 98% en espacios abiertos, lo que coincide con Crump (1971), quien bajo el nombre de H. nana debió referirse probablemente también a H. walfordi (Langone y Basso, 1987), y registra la especie como abundante en espacios abiertos y borde de bosque, pero rara en la tierra firme. En Puerto Almacén, H. nana es bastante ecléctica. Se halló en bosque primario en el 5.2% de los casos, en secundario el 46.5%, en espacios abiertos el 13.1% y en la orilla del río, el 25.0% (n=212) (Fig. 4.25 B). Globalmente es una especie común, con un 7.51% del total de observaciones. Aunque el máximo de observaciones lo tienen las Charcas del Potrero con un 36.3%, esto responde a una presencia continuada en ese enclave, frecuentemente muestreado, pero donde se producía la mayor densidad de población, con abundancias espectaculares, era en el Curichi del

Capibara, donde se llegaron a detectar 23 ejemplares en un perímetro de orilla de unos 50 m. En el río, H. nana es abundante sólo al principio de la estación lluviosa, y en las primeras semanas de ésta, donde es el único lugar en que se halla, hasta que la corriente se hace tan fuerte como para arrastrar las praderas flotantes; entonces la especie se desplaza a las charcas ya formadas en otras zonas y sólo muy ocasionalmente se vuelve a ver en el río, si la corriente vuelve a hacerse lenta por la falta de lluvias.

A nivel de microhábitat, H. nana se ubica con gran preferencia en la hierba o juncos (43.6%; n=780), seguido de plantas palustres (33.3%). Se muestra más o menos indiferente en cuanto a la ubicación dentro de la planta, con una proporción ligeramente menor en tallos (43.6%) que en hojas (52.5%). Las plantas elegidas suelen estar enraizadas en el agua (83.15; n=77) o, en menor medida, en la orilla (15.6%), siendo en el primer caso la distancia media a la orilla de 167 cm (n=34). La altura sobre el suelo de las plantas utilizadas es de 0-125 cm (\bar{x} =52.9; n=39), y en ellas las ranas se sitúan entre 0-0.7 m (\bar{x} =0.2; n=78). Hyla nana es una especie bastante conspicua, que es bien visible sobre las plantas en que se ubica. Sólo en las noches de luna llena o muy luminosas se aprecia que los machos buscan mayor cobertura, aunque sin disminuir su actividad notablemente.

Ciclo temporal y reproducción.-

Es una especie nocturna. El primer año se oyeron al menos desde el 23-X hasta el 13-IV, y el segundo, al menos desde el 16-XI al 7-IV; es decir su actividad empieza aún antes de las primeras lluvias y termina probablemente al principio de la estación seca. Ignoramos si en medio de ésta la especie está activa en el río, aunque probablemente no. Es un reproductor continuo a lo largo de toda la estación. Se hallaron hembras grávidas el primer año del 13-I al 1-II, y el segundo, del 29-X al 10-III; obviamente, los datos para el primer año reflejan cuándo se colectaron las hembras y no el período real de gravidez. Se observaron amplexus el 1-XII del primer año, y el segundo, los días 1-XII, 24-I, 31-I, 20-II y el 6-III. Aparentemente la puesta consiste en masas de huevos bastante sueltos depositados sobre las plantas acuáticas del fondo (modo 1 de Duellman y Trueb, 1986). Se examinó el estado reproductor de 13 hembras, que presentaron 350-800 (\bar{x} =492.5) huevos de 0.8 mm, con un FTO=15.5. Los cuerpos grasos en los machos presentaron diversos valores a lo largo de la estación, sin tendencias notables. Las hembras presentaron todas CG=0, excepto una con CG=3.

Se observaron abundantes jóvenes recién metamorfoseados en diversas ocasiones (17-I-88, 29-I-88, 11-II-89, 16-II-89), los cuales se situaban sobre plantas acuáticas, a unos 20 cm de altura; presentaban un tamaño corporal a veces casi semejante al de los adultos, pero portando todavía una larga cola. El 24-II-88, machos de tamaño inferior al normal cantaban en las Charcas del Potrero, y debían ser ejemplares nacidos en esa estación y es posible que ya se reprodujesen.

Canto.-

Los machos forman grandes concentraciones en las que emiten su canto, pero sin ninguna formación de coros organizados. Así, en conjunto se produce un gran ruido compuesto por infinidad de repiqueteos. El canto consiste en una simple nota corta y muy aguda, seca, aislada o en grupos de dos o tres. Su duración es de 38 ms y la frecuencia dominante es de 4526 Hz, pero hay una potencia notable entre 3500-4500 Hz (Fig. 4.25 C). Los datos concuerdan en general con los de Barrio (1967) y Cei (1987), cuyos registros pertenecen a poblaciones argentinas.

Distribución.-

Hyla nana es una especie de distribución fundamentalmente chaqueña, de donde irradia a otras regiones. Se extiende en Argentina desde Buenos Aires hacia el N a través de Entre Ríos, Corrientes, Misiones, Chaco, Formosa, Santa Fe, Salta y Jujuy, entrando en el N de Uruguay, SE de Brasil, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Rondônia y S y E de Bolivia (Vanzolini, 1986; Langone y Basso, 1987). En Bolivia se extiende por la región chaqueña y cerrados del departamento de Santa Cruz, y posiblemente más hacia el O hacia el departamento de Beni y más allá; las citas de Fugler (1984) para los departamentos de La Paz, Beni y Pando habría que tomarlas con reservas y quizá pertenezcan en realidad a H. walfordí (Langone y Basso, 1987), cuya distribución es más norteña, posiblemente con áreas de simpatría con H. nana de extensión aún no determinada.

Comentarios.-

Hyla nana es con seguridad un insectívoro generalista, dado que no presenta ninguna adaptación morfológica que indique una dieta especializada.

No se hallaron parásitos en los ejemplares examinados.

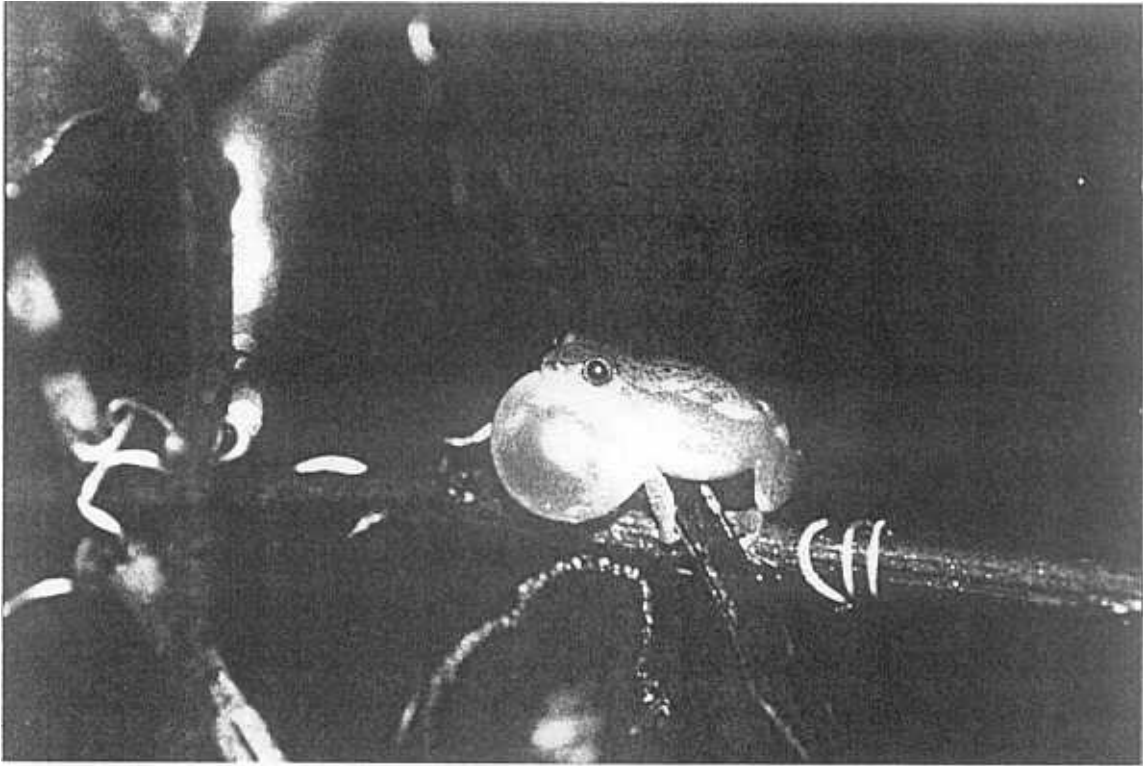


Fig. 4.25 A. Macho de Hyla nana cantando.

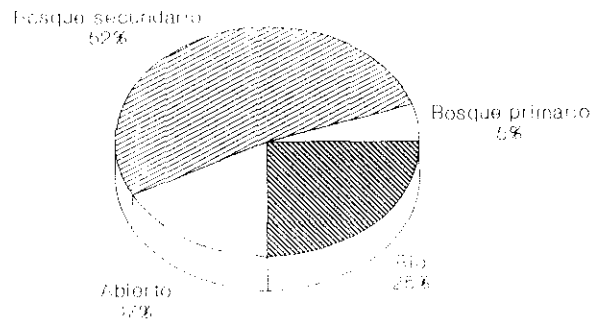


Figura 4. 25 B. Uso del macrohábitat en Hyla nana.

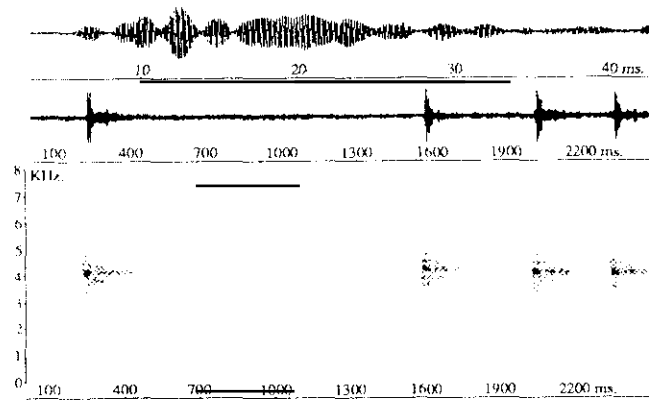


Figura 4. 25 C. Oscilograma y audioespectrograma de Hyla nana.

Hyla parviceps Boulenger, 1882

Hyla parviceps Boulenger, 1882. Cat. Batr. Sal. Brit. Mus.: 393

Ejemplares examinados: 42 [35 (1 de Monteverde) / 7]

Diagnosis y descripción.-

Todas las Hyla de pequeño tamaño de Puerto Almacén son amarillas o anaranjadas en vida, excepto H. parviceps, que además presenta una mancha naranja o amarilla en la cara posterior del antebrazo y otra en la cara inferior de la tibia (Fig. 4.26 A).

Especie pequeña, de aspecto compacto. Piel dorsal con muy pequeñas pustulitas, notablemente en el párpado superior; piel ventral granular. Cabeza corta, con hocico truncado. Narinas casi en el extremo del hocico, la distancia entre ellas menor que la distancia ojo-narina; canto rostral recto. Tímpano algo mayor que la mitad del diámetro del ojo. Manos con membrana hasta un tercio de la longitud del tercer dedo. Tubérculo palmar interno ovalado, externo bífido. Tubérculos subarticulares bífidos, apreciables sólo en el cuarto dedo. Sin tubérculos supernumerarios. Pliegue dérmico claro en el borde externo de la mano y cuarto dedo. Discos adhesivos del tamaño del tímpano. Membrana axilar poco desarrollada. Membrana del pie alcanzando el penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo. Tubérculo metatarsal interno ovalado, pequeño; externo ausente. Tubérculos subarticulares poco apreciables. Un reborde tarsal externo blanco, discontinuo, desde la punta del quinto dedo al talón. Color dorsal pardo o pardo - verdoso, con manchas oscuras irregulares, una en forma de "Y" tras la cabeza y otra transversal por encima del sacro. Las hembras pueden presentar unas bandas laterodorsales desde el ojo a la ingle. Manchas color crema en el costado e ingle, y hasta tres manchas de igual color en la cara superior del muslo sobre fondo negro. Una mancha amarilla en la inserción del brazo con el pecho, y otra en la cara interna de la tibia, junto a la rodilla. Labio superior con una manchita crema bajo el ojo y dos más entre ésta y el extremo del hocico. Garganta gris con manchas crema irregulares. Vientre grisáceo, manchado de crema y/o pardo. Machos bastante menores que las hembras, con saco vocal dilatable. Medidas: 24.6/28.7.

Hábitat.-

Hyla parviceps es una especie bastante ecléctica, que igual se encuentra en bosque que en espacios abiertos, pero nunca lejos de aquel. Diversos autores la citan en bosque tanto primario como secundario y en áreas alteradas abiertas (Duellman y Crump, 1974; Duellman 1978; Aichinger, 1991; Rodríguez, 1992); Heyer (1976b) da un 11% en bosque primario, 11% en secundario y 78% en áreas abiertas. Gusta de depresiones inundadas dentro del bosque ("swamp") (Crump, 1974; Duellman y Crump, 1974; Toft y Duellman, 1979; Rodríguez y Cadle, 1991; Rodríguez, 1992), aunque se puede hallar en otros medios, como corrientes temporales o permanentes o charcas permanentes (Aichinger, 1987). Usualmente se halla a

menos de 1.5 m de altura, sobre hojas, frecuentemente de Heliconia (Duellman y Crump, 1974; Duellman, 1978; Toft y Duellman, 1979; Duellman y Salas, 1991).

En Puerto Almacén, H. parviceps se comporta como una especie forestal y de borde de bosque. Se encontró el 19.1% en bosque primario, el 59.5% en secundario y el 21.3% en espacio abierto (n=68) (Fig. 4.26 B). El mayor número de observaciones se dió en las Charcas del Potrero, con un 42.6%, aunque sólo se vió aquí en un 22.6% de las visitas; en cambio, su presencia parece más constante en el Curichi Grande, donde se observó en el 56.2% de las visitas al lugar. En conjunto es una especie no muy común, con un 2.41% de las observaciones totales. Los machos cantaban desde plantas variadas, pero mostraron una preferencia por matorrales y matas (46.1%) y por las Heliconia (19.2%) (n=26), y dentro de las plantas, frecuentemente (69.2%) se sitúan sobre las hojas y más raramente en ramas secundarias (23%). En especial, les gusta situarse sobre el haz de las grandes hojas de Heliconia, siendo así una especie relativamente fácil de detectar. Las plantas utilizadas se hallan normalmente sobre la misma orilla del agua (46.1%; n=26), aunque pueden encontrarse también por igual en tierra o en agua, a una distancia media de la orilla de 1.4 m. La altura media de las plantas utilizadas es de 205 cm (n=12) y en ellas los ejemplares se situaron a 0.4-2.5 m (\bar{x} =1.0; n=26).

Ciclo temporal y reproducción.-

Aunque normalmente distintos autores la han considerado una especie nocturna (Duellman, 1990; Rodriguez, 1992; Duellman y Salas, 1992), en otras ocasiones se ha registrado también su actividad diurna (Toft y Duellman, 1979; Rodriguez y Cadle, 1991). En efecto, en Puerto Almacén hemos podido observar actividad aislada de algún macho cantando durante el día, o incluso coros de machos y parejas en amplexus, como ocurrió el 27-I-89 en la Charca del Bosque a las 10:00.

Duellman y Crump (1974) y Toft y Duellman (1979) apuntan su actividad continuada a lo largo del año, en Ecuador y Perú (aunque aquí, reproduciéndose probablemente sólo en la estación húmeda), y Aichinger (1987) da un período de actividad en Panguana de diez meses, centrado en la estación húmeda. En Puerto Almacén, el período reproductor es mucho más corto, en torno a dos meses y medio - tres meses. El primer año, se oyeron machos entre el 7-I y el 29-III, y el segundo año, en que fué más escasa, entre el 14-XII y el 27-I. Es una especie que se reproduce tras fuertes lluvias, como ya puso de manifiesto Crump (1974), aunque cierta actividad se puede mantener en enclaves favorables durante los períodos comprendidos entre ellas. Las hembras parecen bastante escasas en relación a los machos. Aunque la vez que más, sólo se observaron seis machos en la Charca del Bosque, Duellman y Crump (1974) citan agrupaciones de 100-150 machos y 20 hembras en una charca de 15 x 30 m, en la que parecía haber más actividad a medida que la charca tenía más agua, y no encontrándose la especie si había menos de 30 cm de profundidad. Se observaron amplexus tan sólo el 27-I-89,

detectándose hasta seis parejas en un metro cuadrado; junto a algunas de ellas se observaron películas flotantes de huevos, cada una de unos 5 x 3 cm y conteniendo unos 350 huevos; dichos conjuntos formaban dos masas juntas pero independientes, pertenecientes a cada uno de los ovarios. Así, y como ya apuntaron Duellman y Crump (1974), contrariamente a otras especies del grupo parviceps que realizan sus puestas sobre vegetación, H. parviceps realiza puestas flotantes (modo I de Duellman y Trueb, 1986). En el primer año se hallaron hembras grávidas entre el 7-I y el 1-III, frente a los datos de Duellman y Crump (1974) y Duellman (1978a), que hallaron hembras grávidas todo el año en Santa Cecilia, aunque con picos de reproducción en Octubre - Noviembre y Junio - Julio. De las siete hembras de Puerto Almacén examinadas, cinco presentaron huevos maduros en número 320-790 ($\bar{x}=592$), de un tamaño de 0.1 mm, dando un FTO=23.64. Diversos valores han sido dados por otros autores en distintas condiciones, pero en general, las hembras de Puerto Almacén parecen tener un tamaño de puesta mayor que las de Ecuador, probablemente porque sólo realizan una al año. Así, para aquel país, los tamaños medios de puesta observados en laboratorio son de 311.3 huevos (Crump, 1974), 302.8 (Duellman, 1978), 381.2 (Crump y Kaplan, 1979), y el observado mediante el examen de los ovarios, 234.1 (Crump, 1974; Duellman, 1978) y 290 (Aichinger, 1983). Así, los valores de FTO, varían, según los distintos autores y técnicas empleadas, entre 9.1-13.4; en todo caso, todas las cifras dadas son muy inferiores a las obtenidas a partir de los datos de Puerto Almacén. Tanto machos como hembras mostraron una tendencia a la disminución en el volumen de los cuerpos grasos a medida que avanzaba la estación reproductora.

Duellman y Crump (1974) dan una duración de 1.3-2.3 días, ($\bar{x}=1.9$) desde la puesta hasta la eclosión. No tenemos datos sobre larvas ni reclutamiento en Puerto Almacén.

Canto.-

El canto registrado en Puerto Almacén consiste en una sucesión de un número variable de notas pulsadas, emitidas a intervalos irregulares, con una tasa de repetición de 47-198 llamadas/minuto. Cada nota tiene una duración media de 162 ms y consta de 11-37 pulsos; hay modulación de frecuencia, con una frecuencia dominante entre 2476-3144 Hz (Fig. 4.26 C). Esta es más baja que la registrada por Schlüter (1979), de 3200-4700 Hz, y mucho más baja que las registradas por Duellman y Crump (1974) y Duellman y Pyles (1983) (6072-6341 Hz). Dada la gran repartición geográfica de la especie, no son de extrañar estas discrepancias, que podrían derivar también en parte de diferentes métodos de grabación y análisis.

Distribución.-

Hyla parviceps se extiende por toda la mitad occidental de la Cuenca Amazónica, desde el S de Venezuela (Schlüter y Magdefrau, 1991) hasta Bolivia (De la Riva, 1990a), a través de Colombia, Ecuador, Brasil y Perú (Duellman y Crump, 1974). En Bolivia sólo es conocida en

Puerto Almacén, pero presumiblemente ocupará toda la porción amazónica, en los departamentos de Santa Cruz, Beni, Cochabamba, La Paz y Pando.

Comentarios.-

Duellman (1978), encuentra que H. parviceps es un insectívoro generalista. De 25 estómagos analizados, halla coleópteros en el 36%, larvas de lepidópteros en el 32%, y otros artrópodos en el 12%. Los estómagos de un macho y dos hembras examinados en Puerto Almacén estaban vacíos.

No hay datos sobre depredación por parte de otras especies. En los ejemplares de Puerto Almacén no se observaron parásitos.

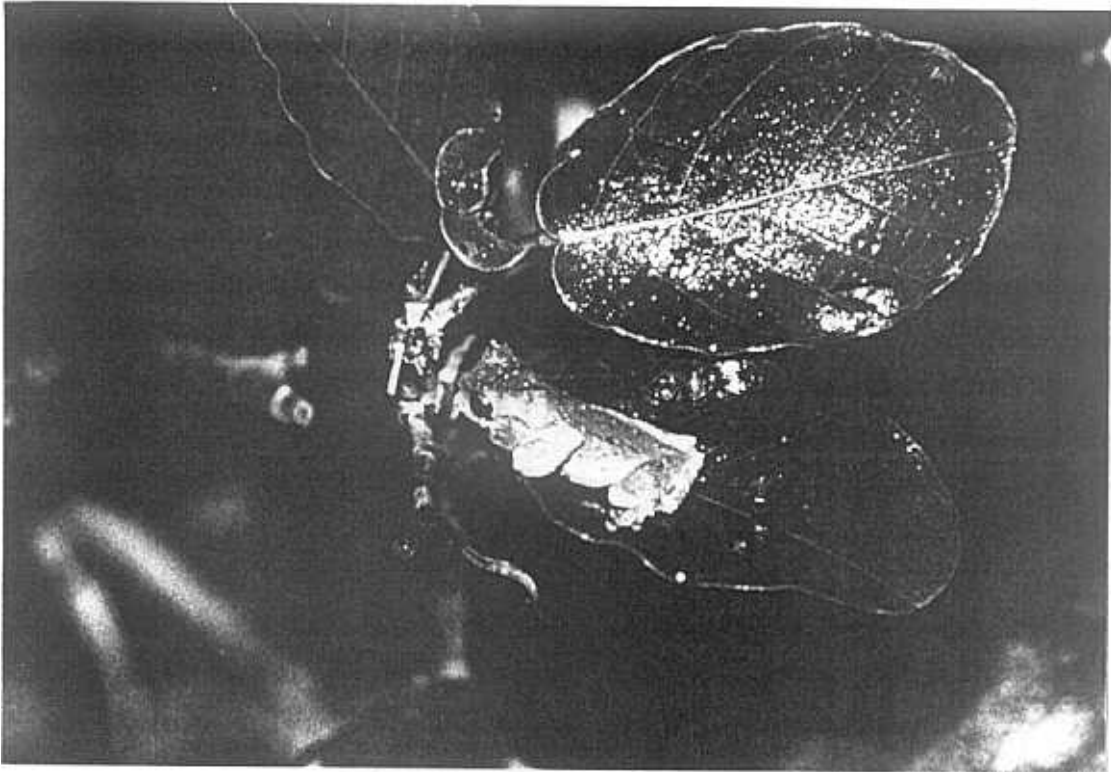


Fig. 4.26 A. Macho de Hyla parviceps.

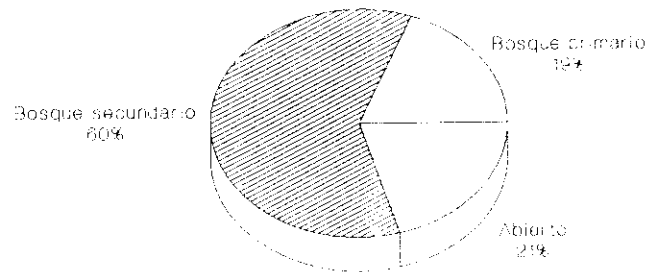


Figura 4. 26 B. Uso del macrohábitat en Hyla parviceps.

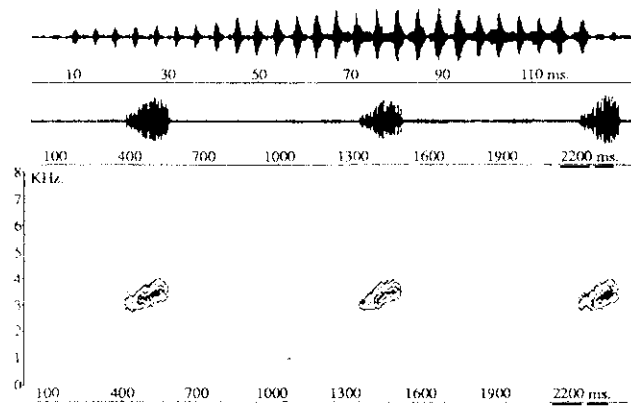


Figura 4. 26 C. Oscilograma y audioespectrograma de Hyla parviceps.

Hyla punctata (Schneider, 1799)

Calamita punctata Schneider, 1799. Hist. Amph. 1: 170

Hyla punctata Daudin, 1802. Hist. Nat. Rain. Gren. Crap. 41

Ejemplares examinados: 40 (27/13)

Diagnosis y descripción.-

La única especie de hílido de la zona con la que H. punctata comparte el tener una piel verde translúcida es Sphaenorhynchus lacteus, pero aquella tiene puntos rojos sobre el dorso y no presenta el extremo del hocico notablemente adelantado respecto al labio superior (Fig. 4.27 A).

Tamaño mediano, aspecto moderadamente robusto y patas delgadas. Piel dorsal muy finamente granular, sin pústulas; ventral granular. Cabeza ancha y aplanada, con hocico moderadamente largo, descendiendo bastante recto. Narinas cerca del hocico, la distancia entre narinas menor que la distancia ojo-narina; canto rostral recto y pronunciado; región loreal algo cóncava. Tímpano algo menor que el diámetro del ojo. Mano sólo basalmente palmeada. Tubérculo metacarpal interno largo, ovalado. Tubérculos subarticulares sencillos. Discos adhesivos de tamaño equivalente a la mitad del tímpano. Membrana del pie alcanzando el penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo. Tubérculo metatarsal interno redondeado y pequeño, poco conspicuo. Dorso verde translúcido con puntos rojos de noche, que durante el día se tornan amarillos; una fina línea roja desde el ojo a la ingle. Partes inferiores verde azuladas, translúcidas. Durante el día, el iris se puede tornar completamente blanco, presentando de noche finas reticulaciones negras. Huesos verdes. Sin dimorfismo sexual en tamaño. Machos con un saco vocal liso, de color verde. Medidas: 36.2/36.4.

Hábitat.-

Aunque algunos autores citan su presencia en bosque primario o secundario (Duellman, 1978a; Duellman y Salas, 1991), la mayor parte coinciden en señalar que se trata de una especie propia de espacios abiertos, como lagos, orillas fluviales, grandes zonas inundadas en la varzea, praderas encharcadas, etc. (Hoogmoed, 1979a; 1979b; Fugler, 1986; Rodríguez y Cadle, 1991; Rodríguez, 1992). Heyer (1976b) da un 100% de presencia en medios abiertos. Hödl (1977) indica su presencia en praderas flotantes de Paspalum y Reussia a menos de 40 cm de altura, y Hoogmoed (1990) en Perseverancia, la encuentra en praderas de Ludwigia. En general se halla entre tallos de gramíneas y ciperáceas, arbustos y vegetación por debajo de 1.5 m en zonas anegadas (Barrio, 1965c; Duellman, 1978a; Hoogmoed, 1979b; Cardoso et al., 1990; Duellman y Salas, 1991).

En Puerto Almacén, el 68.6% de las observaciones corresponden a espacios abiertos (orilla fluvial y potreros), un 31.6% a bosque secundario y sólo un 1.6% a bosque primario

(n=183) (Fig. 4.27 B). No obstante, estas cifras responden sólo parcialmente a la realidad. Parte de las observaciones en bosque secundario pertenecen al Curichi del Capibara, pero la mayoría de los ejemplares se situaban a veces en la prolongación del mismo que lo conectaba con el río, en una área que puede ser más bien considerada como abierta, en la cual se observaron las mayores concentraciones. En los potreros su presencia fué mínima (2.7%) debido a la carencia de grandes tablas de agua. En efecto, H. punctata prefiere las masas de agua permanentes o semipermanentes. Sólo en tres ocasiones se observó en la Charca del Bosque. En 200 m de orilla de río, se llegaron a localizar hasta 13 machos. Es una especie relativamente común, con un 6.48% de las observaciones totales de anfibios. No obstante, esta cifra puede ser algo excesiva y más bien es un reflejo de la gran detectabilidad de la especie, al mantener una actividad bastante uniforme a lo largo de la estación.

A nivel de microhábitat es una especie poco arbórea y que se mueve entre vegetación baja o al nivel del suelo. La mayoría de las observaciones corresponden a ejemplares sobre hierbas o juncos (51.7%; n=29), seguido de otras plantas palustres (17.6%); la mayoría de las veces se situaron sobre el tallo (62%), más que sobre hojas (31%) o ramas (6.9%). Normalmente los ejemplares se sitúan en la orilla (75.8%; n=29) o dentro de la masa de agua (17.2%); sólo en dos ocasiones (6.9%) se registraron ejemplares en tierra, y en ambos casos se trató de hembras, que además se encontraban a una altura muy superior a la normal en los machos, siendo el rango de 0-2.5 m ($\bar{x}=0.32$; n=29). Es una especie fácil de oír pero difícil de ver, ya que suele estar muy oculta por la vegetación y cerca del o en el suelo. Las noches oscuras están más expuestas, ocultándose más las noches de luna llena. Los únicos ejemplares observados en bosque primario, lo fueron en noches de gran luminosidad, cuando la actividad de la especie en las zonas abiertas estaba muy disminuida respecto a noches sin luna o nubladas.

Ciclo temporal o reproducción.-

Se trata de una especie nocturna (Hoogmoed, 1979b; Rodriguez y Cadle, 1991; Rodriguez, 1992). En Puerto Almacén hemos podido observar que mantiene su actividad durante toda la noche, como ya fué notado por Barrio (1965c) y Hoogmoed (1979b), incrementándola incluso al final de la misma. Frecuentemente, lo que en las primeras horas son cantos de machos aislados, termina por ser un concierto masivo en las horas previas al amanecer, cuando ya practicamente ninguna otra especie de anuro está cantando.

Es una especie de actividad continua a lo largo de toda la estación. Duellman (1978a), encuentra en Santa Cecilia actividad continua todo el año, excepto en Diciembre - Enero. En Surinam, Hoogmoed (1979b) dice que empieza a cantar al final de la estación seca y continúa durante toda la húmeda, no haciéndolo al principio de la estación seca. Este no es el patrón observado en Puerto Almacén, donde la especie comenzó a cantar al principio de la estación lluviosa y se prolongó durante toda ella hasta bien entrada la seca. Así, el primer año cantaron

por primera vez el 8-XI, y al menos lo hicieron hasta la última semana de Junio, y el segundo año, como tarde empezaron el 16-IX. Al igual que con otras especies, no se tiene idea de cuánto tiempo se puede prolongar la actividad en la estación seca. Nuestros datos parecen concordantes con los de Crump (1974) y Hödl (1977), que halla machos cantando de Diciembre a Agosto, y hembras grávidas o amplexus de Marzo a Julio. Duellman (1978a) dice que en Santa Cecilia la especie se reproduce esporádicamente tras fuertes lluvias en charcas temporales y permanentes, con picos de reproducción en Abril y Junio y de Octubre a Noviembre, y halla hembras grávidas de Abril a Julio, en Octubre y en Noviembre. Hoogmoed (1979b), las encuentra de Enero a Abril, manifestando que no hay hembras con huevos al principio de la estación seca. El patrón temporal en Surinam parece en este sentido, por tanto, diferente al de Puerto Almacén. Aunque Heyer (1976b) dice que aparentemente no se reproduce en la orilla fluvial, en Puerto Almacén sí parece hacerlo (modos 1 y 2 de Duellman y Trueb, 1986). Las hembras parecen relativamente abundantes. Se hallaron hembras grávidas el primer año entre el 16-XI y el 14-I, y el segundo año entre el 5-XII y el 1-IV. Sin embargo, nunca se observaron amplexus, aunque frecuentemente se vieran dos machos agarrados y en aparente combate; no sabemos si ello corresponde a amplexus erróneos o a luchas territoriales; durante los mismos, emitían un suave pitido audible desde bastante distancia. Posiblemente, la falta absoluta de dimorfismo, tanto en tamaño como en diseño, dificulte el reconocimiento sexual. No es descartable la existencia de machos satélites en esta especie. Las diez hembras examinadas presentaron siempre huevos en vitelogénesis, lo que apoya la hipótesis de un período continuo de reproducción. El número de huevos maduros, de 1.4 mm de diámetro, fué de 300-600 (\bar{x} =450.5), lo que da un FTO=18.6. Estos valores son algo superiores a los de Crump (1974) y Duellman (1978a), de complementos ováricos de 230-430 huevos (\bar{x} =325; n =20; FTO=13.1), o puestas de 310-420 (\bar{x} =353.4; n =2; FTO=12.2; Crump, 1974) y 279-447 (\bar{x} =303; n =2; FTO=10.4; Crump y Kaplan, 1979). El tiempo de eclosión es de 3.6 días (Crump, 1974; Duellman, 1978a). Sólo hubo una hembra con un volumen de cuerpos grasos igual a cuatro, y el resto no presentaron vestigio de ellos. Los machos presentaron valores variables a lo largo de la estación, entre 0 y 4, sin patrones definidos. No hay datos sobre larvas y reclutamiento en Puerto Almacén.

Canto.-

Como ya se ha indicado, grandes coros de machos se forman en las últimas horas de la noche y primeros minutos del alba. A medida que aumentan las interacciones acústicas, el canto cambia de estructura. Los machos aislados emiten un repiqueteo corto y rápido compuesto de 3-8 notas secas. Cada nota dura 15-22 ms y tiene 6-7 pulsos. La frecuencia dominante es en promedio de 970 Hz, con potencia en 2500 Hz (Fig. 4.27 C). Cuando se forman coros, las emisiones pasan a ser un rápido repiqueteo de larga duración. Los resultados del análisis de los cantos grabados en Puerto Almacén son semejantes a los obtenidos en otras zonas por Barrio

(1965c), Hödl (1977), Duellman 1978a), Hoogmoed 1979b), Duellman y Pyles 1983) y Cardoso y Viellard (1990).

Distribución.-

Es una especie de amplia distribución, desde el N de Colombia, Guayanas, Trinidad y la cuenca superior del Orinoco en Venezuela, hasta el chaco de Argentina y de Paraguay, a través de toda la parte central y occidental de la Cuenca Amazónica (Colombia, Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia) y centro de Brasil (Frost, 1985). En Bolivia se halla en toda la región amazónica, de cerrado y chaqueña.

Comentarios.-

Duellman (1978a) encontró en nueve estómagos analizados, cuatro homópteros, tres ortópteros, un himenóptero y un díptero.

Hoogmoed (1979b), cita como depredadores de H. punctata en Surinam, los colúbridos Liophis cobella, Leptodeira annulata, Leptophis ahetulla, Helicops angulatus y Thamnodynastes sp. Caiman yacare debe de ser un depredador importante para la especie en Puerto Almacén. No se observaron parásitos.



Fig. 4.27 A. Macho de Hyla punctata

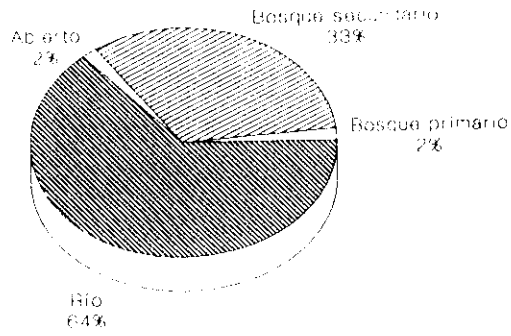


Figura 4. 27 B. Uso del macrohábitat en Hyla punctata.

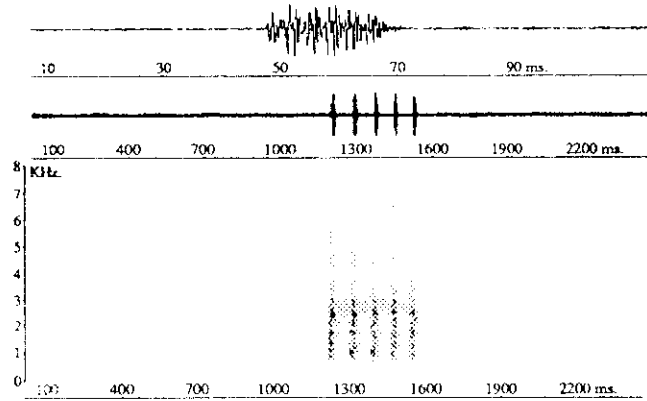


Figura 4. 27 C. Oscilograma y audioespectrograma de Hyla punctata.

Hyla raniceps (Cope, 1862)

Hypsiboas raniceps Cope, 1862. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 14: 353

Hyla raniceps Cochran, 1955. Bull. U. S. Nat. Mus. 206: 96

Ejemplares examinados: 1 (macho)

Diagnosis y descripción.-

Una Hyla de gran tamaño, con rayas transversales finas en costados, cara anterior del muslo e ingle, un pliegue dérmico pectoral entre los brazos y una mancha temporal oscura (Fig 4.28 A).

Aspecto robusto, con miembros largos. Piel dorsal lisa, ventral y de la cara posterior del muslo granular con muy pequeñas pústulas. Cabeza alargada, subtriangular. Hocico redondeado de perfil. Narinas más cerca del extremo del hocico que del ojo, la distancia entre ellas algo menor que la distancia ojo - narina. Canto rostral y región loreal ligeramente cóncavos. Tímpano dos tercios del tamaño del ojo. Manos con membrana basal. Tubérculo metacarpal interno alargado, con un saliente prepolical en el macho; tubérculo metacarpal externo grande, irregular, bífido. Tubérculos supernumerarios presentes. Tubérculos subarticulares grandes, redondeados. Discos adhesivos de tamaño equivalente a la mitad del tímpano. Membrana del pie alcanzando el penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo. Tubérculo metatarsal interno ovalado, conspicuo. Tubérculos supernumerarios poco conspicuos. Color dorsal pardo o beige, con manchas oscuras irregulares en tamaño y forma. Barras transversales difusas en miembros y costados. Zona loreal oscura, y mancha oscura difusa desde detrás del ojo a la mitad del costado o menos. Partes inferiores crema, salvo la garganta, manchada de gris. Labio inferior color crema. Machos con saco vocal gular. Medidas: 65 (1 macho).

Hábitat.-

Se trata de una especie de zonas abiertas, que se halla en orillas de ríos y lagos, zonas encharcadas y pantanos con vegetación baja (Lutz, 1973; Cei, 1980). Crump (1971) la encuentra rara en la varzea y abundante en borde de bosque y espacios abiertos, en vegetación a baja altura (aproximadamente unos 20 cm), cerca del agua; Heyer (1976b) encuentra el 2% en bosque secundario y el 98% en espacios abiertos. Hoogmoed (1979a) la cita como especie de sabana y espacios abiertos. Fugler (1986) la halla en la varzea en bosque primario y secundario. En Puerto Almacén sólo fue hallado un ejemplar macho en las Charcas del Potrero, el día 9-XI-88. Se hallaba a 2 m de altura, cantando encaramado en un arbusto a la orilla de la charca. La especie es abundante en las pampas cercanas, a 35 Km hacia el sur, en dirección a Concepción. Allí se encuentra en los bordes de charcas y lagunas. En Puerto Almacén se puede por tanto considerar una especie muy rara y ocasional (0.03% de las observaciones totales), que quizá llegue

esporádicamente arrastrada por las crecidas del río desde sus cabeceras (que atraviesan regiones de pampa), bien en forma de adulto o de larvas.

Ciclo temporal y reproducción.-

Es una especie nocturna. Crump (1971) dice que en Belém se reproduce en la estación seca, de Febrero a Julio. Hödl (1977) encuentra en Manaus actividad de Diciembre a Agosto, con hembras grávidas y/o amplexus de Mayo a Agosto. Fugler (1986) halla hembras grávidas de Octubre a Diciembre en el Beni. En cuanto al tamaño de puesta, Vizotto (1967) da un número de huevos de 2000 a 2200, con un diámetro de 1.7 mm y una duración total del desarrollo larvario de 76 días, y Hödl (1990), un número medio de 1272 huevos, de 1.0 mm y un FTO de 22.3. Hyla raniceps es por tanto un reproductor generalista (modo 1 de Duellman y Trueb, 1986) y con una fertilidad alta.

Canto.-

El canto consiste en una serie de notas pulsadas desordenadas y audibles desde bastante lejos, con una duración de 114-244 ms, y asociadas en grupos de dos a seis. Cada nota contiene cinco o seis pulsos, y la tasa de repetición es de 101-205 notas/minuto. La frecuencia dominante es de 761 Hz (Fig. 4.28 B). Los datos aportados por Hödl (1977) de ejemplares grabados en Manaus, difieren en algunos parámetros de los nuestros, pero la apariencia general de sus audioespectrogramas no difieren sustancialmente de los obtenidos en Puerto Almacén.

Distribución.-

Se encuentra en la mitad oriental de Sudamérica, desde la Guayana Francesa, a través del E de Brasil, hasta Paraguay, N de Argentina y E de Bolivia (Frost, 1985). En este país se distribuye por las zonas abiertas en los departamentos de Santa Cruz, Beni y La Paz. Como ya se ha indicado, su presencia en Puerto Almacén es puramente accidental dada la proximidad de las pampas abiertas en las que abunda.

Comentarios.-

Presumiblemente es una especie de alimentación generalista, capaz de devorar invertebrados de tamaño mediano-grande.

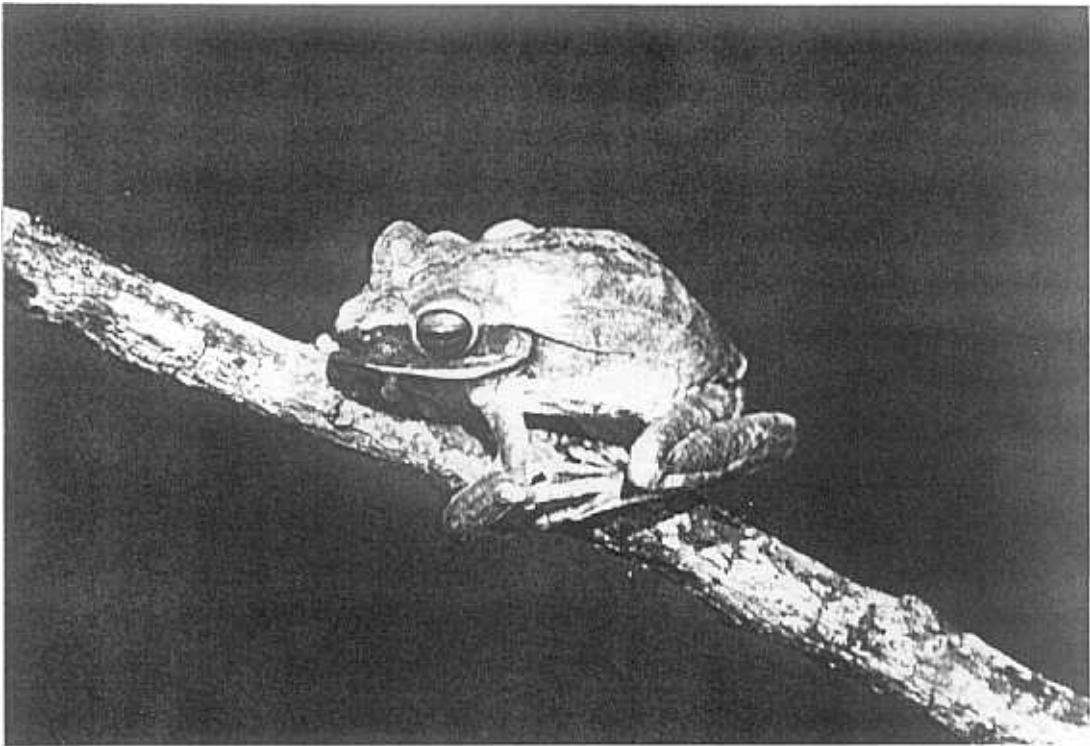


Fig. 4.28 A. *Hyla raniceps*.

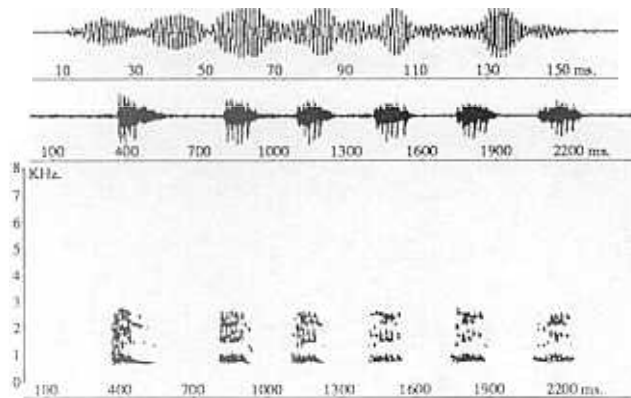


Figura 4. 28 B. Oscilograma y audioespectrograma de *Hyla raniceps*.

Hyla riveroi Cochran y Goin, 1959

Hyla riveroi Cochran y Goin, 1959. Bull. U. S. Nat. Mus. 288: 284

Ejemplares examinados: 35 [34(dos de Monteverde, uno de Valle de Sajta)/1]

Diagnosis y descripción.-

Hyla riveroi se distingue de las otras pequeñas especies de Hyla por tener un nítido canto rostral, una o dos pequeñas manchitas blancas supralabiales bajo el ojo y un diseño dorsal irregular oscuro sobre fondo beige (Fig. 4.29 A).

Tamaño muy pequeño. Piel dorsal lisa, con pequeñas pustulitas; piel ventral granular. Cabeza corta, con hocico redondeado y retrocediendo un poco. Narinas más cerca del extremo del hocico que del ojo, siendo la distancia entre ellas menor que la distancia ojo-narina; canto rostral recto. Tímpano menor que la mitad del ojo. Manos basalmente palmeadas. Tubérculo metacarpal interno ovalado, el externo oval y más pequeño; tubérculos subarticulares bífidos, sólo conspicuos en el cuarto dedo. Tubérculos supernumerarios poco conspicuos. Discos adhesivos de tamaño similar al tímpano. Pies palmeados hasta el penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo. Tubérculo metatarsal interno ovalado, pequeño, el externo ausente. Tubérculos subarticulares simples, poco conspicuos. Tubérculos supernumerarios pequeños. Partes superiores beige, pardo claro o pardo rojizo, con un diseño más oscuro, irregular, pero habitualmente formando una mancha en forma de "X" o de "H" en la región escapular, y una barra interocular difusa. Del extremo del hocico al costado, a través del canto rostral y el ojo, pasa una raya fina color crema, que delimita y separa la coloración de las partes superiores de la del resto de la cabeza, que es más oscura. Bandas difusas oscuras en tibias y brazos. Una o dos manchitas blancas suboculares. A veces se encuentran ejemplares con un diseño dorsal en forma de reloj de arena, recordando algo al de H. leucophyllata. Machos con un saco gular distensible, liso. Medidas: 22.8/24.5.

Hábitat.-

Es una especie ecléctica, que se encuentra en gran variedad de medios, tanto en bosque primario como secundario y en espacios abiertos (Duellman, 1978a; Toft y Duellman, 1979; Aichinger, 1991). No obstante, Heyer (1976b) da un 100% de presencia en espacios abiertos. Se encuentra en corrientes y en charcas en borde de bosque, sean temporales o permanentes, y aunque prefiere las temporales, aparece primero en las permanentes (Aichinger, 1987). Se sitúa sobre vegetación baja, a 30-60 cm (Goin y Layne, 1958) y normalmente por debajo de 1.5 m (Toft y Duellman, 1979).

En Puerto Almacén, se encontró en bosque primario el 16.2%, en secundario el 58.6%, en potreros el 1.2% y en orilla fluvial el 23.7% (n=80), demostrando así un carácter poco exigente (Fig.4.29 B). Es moderadamente común, nunca abundante, con un 2.83% de las

observaciones totales. En la orilla fluvial su presencia es más estable, y aquí se llegaron a contabilizar ocho especímenes en 500 m de orilla. No obstante, Aichinger (1987), cita concentraciones de machos superiores a los 50 ejemplares. El substrato preferido donde se sitúan son las plantas palustres, con un 50% (n=20), y en ellas se colocan con preferencia sobre hojas (90%). Las plantas utilizadas tienen una altura media de 1.1 m (n=14), y están preferentemente enraizadas en el agua (85%), a una distancia media de 3.1 m (n=5) de la orilla, cuando se hallan en charcas (en la orilla fluvial, se disponen más o menos sobre la misma orilla). La altura a que se encuentran los ejemplares es de 0.3-1.75 m (\bar{x} =0.6; n=20). Es moderadamente conspicua, no escondiéndose mucho, pero tampoco es fácil de detectar dado su diminuto tamaño.

Ciclo temporal y reproducción.-

Es una especie claramente nocturna (Toft y Duellman, 1979; Rodríguez y Cadle, 1990; Rodríguez, 1992). Duellman (1978a) la encuentra activa de Marzo a Junio en Santa Cecilia, manifestando que probablemente se reproduzca esporádicamente. Aichinger (1987) la halla activa sólo durante seis meses, en la estación lluviosa. En Puerto Almacén, el primer año cantaron desde el 28-X al 13-IV, y el segundo, del 25-XI hasta al menos el 16-IV. Las hembras parecen muy escasas. La única hembra capturada, del día 27-I-88, no tenía el ovario desarrollado y los únicos datos de reproducción conocidos para la especie son de Aichinger (1985), quien da un número medio de puesta de 394 huevos de 1 mm de diámetro (n=10), con un tamaño medio de las hembras de 23 mm, con lo que el FTO=17.1. Probablemente se reproduce tanto en charcas como en el río (modos 1 y 2 de Duellman y Trueb, 1986). Los machos examinados en Puerto Almacén mostraron valores de cuerpos grasos entre 0 y 4, con tendencia a acumular más grasa en el pico de lluvias de Diciembre - Enero.

Canto.-

Los machos emiten una nota corta y aguda, a intervalos irregulares, a veces en series de tres o cuatro; cada nota, compuesta de 6-8 pulsos, dura 20-29 ms, con una frecuencia fundamental de 5313 Hz y una tasa de repetición de 44.6 (Fig. 4. 29 C). Estos datos coinciden a grandes rasgos con los proporcionados por Duellman (1978a). El canto es bastante parecido al de H. nana y en agrupaciones mixtas puede no resultar fácil distinguirlos.

Distribución.-

Es una especie propia de la parte alta de la Cuenca Amazónica en Colombia, Ecuador, Perú, O de Brasil y Bolivia. En este país se distribuye presumiblemente por toda la región amazónica, habiéndola encontrado en la región del Chapare, en Cochabamba.

Comentarios.-

Duellman (1978a) encuentra tres dípteros en el estómago de un ejemplar

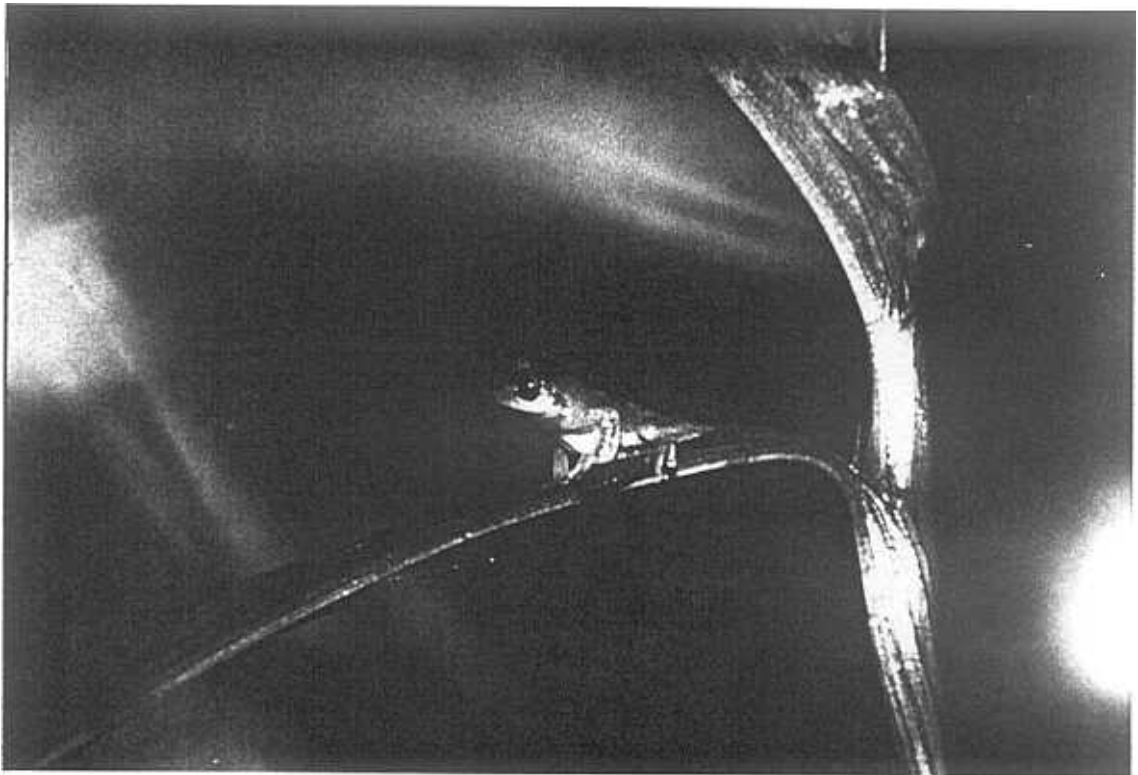


Fig. 4.29 A. Hyla riveroi.

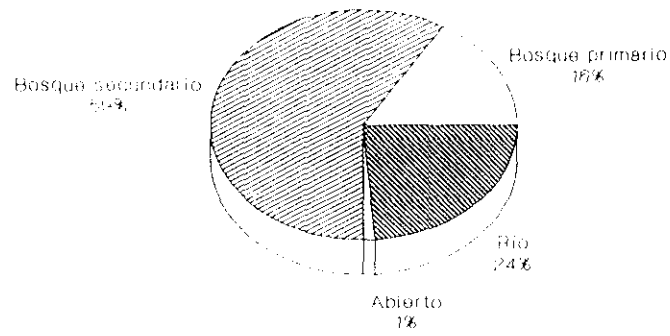


Figura 4. 29 B. Uso del macrohábitat en Hyla riveroi.

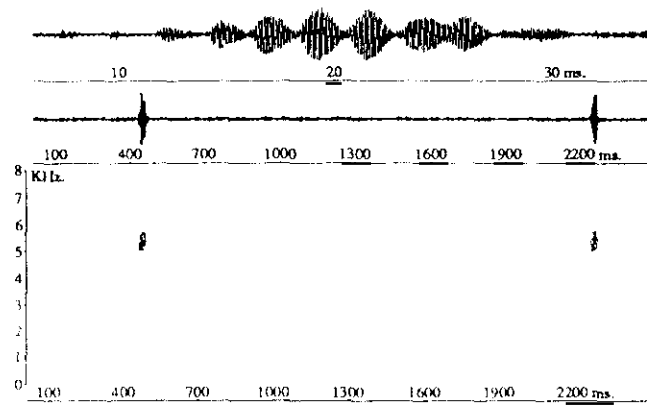


Figura 4. 29 C. Oscilograma y audioespectrograma de Hyla riveroi.

Osteocephalus leprieurii Duméril y Bibron, 1841

Hyla leprieurii Duméril y Bibron, 1841. *Erpetol. Gen.* 8: 553

Osteocephalus leprieurii Goin, 1961. *Ann. Carnegie Mus.* 36: 13

Ejemplares examinados: 1 (macho)

Diagnosis y descripción.-

Esta especie se distingue de otros hílidos de la zona por poseer los machos dos sacos vocales externos y piel espinosa y carecer de dos crestas óseas en la parte superior del cráneo, visibles bajo la piel (Fig. 4.30 A).

Aspecto moderadamente robusto. Piel dorsal en el macho cubierta de pequeñas espículas, lisa en la hembra; piel ventral granular. Cabeza ancha y aplanada, con morro cuadrado en vista dorsal y retrocediendo ligeramente de perfil. Narinas cerca del extremo del hocico; distancia entre narinas casi el doble que la distancia ojo - narina. Tímpano casi tan grande como el ojo. Manos palmeadas basalmente. Tubérculo metacarpal interno ovalado, pequeño. Machos con callosidad nupcial parda en toda la cara interna del primer dedo. Tubérculo metacarpal externo bífido, en conexión con un tubérculo carpal externo. Tubérculos subarticulares simples, excepto el penúltimo del cuarto dedo, que es bífido. Discos adhesivos aproximadamente como la mitad del tímpano. Pie con membrana rebasando algo el penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo. Tubérculo metatarsal interno ovalado, conspicuo, el externo puntiforme. Tubérculos subarticulares simples. Tubérculos supernumerarios poco conspicuos. Dorso beige - amarillento, con bandas transversales poco marcadas, la más nítida entre los ojos. Raya oscura difusa del ojo a la narina; región loreal más oscura que la región subocular. Tímpano pardo oscuro. Rayas transversales oscuras en brazos y piernas. Partes inferiores crema. Iris amarillo dorado, con reticulaciones negras. Machos con dos sacos vocales externos, uno a cada lado de la comisura bucal. Medidas: 49 mm (1 macho).

Hábitat.-

Es una especie muy arborícola hallada en bosque primario y secundario, y borde de bosque, usualmente a más de 1.5 m de altura (Duellman, 1978a; Toft y Duellman, 1979; Aichinger, 1991; Rodríguez y Cadle, 1991; Rodríguez, 1992). Aunque para la reproducción utiliza charcas y corrientes, sean efímeras o permanentes, es básicamente un habitante del dosel forestal (Trueb y Duellman, 1971; Duellman, 1978a; Hoogmoed, 1979a; Lescure y Gasc, 1986). Esto le hace pasar desapercibido, pero al margen de ello incluso, la especie puede ser considerada en Puerto Almacén como extraordinariamente escasa. Tan sólo un ejemplar (0.03% de las observaciones totales), macho adulto, fué hallado el 20-II-88, en borde de bosque secundario, en las Charcas del Puente. Estaba cantando desde el agua de un pequeño charco, entre la vegetación herbácea. A pesar de haber prospectado el lugar en noches sucesivas y a

distintas horas, nunca más volvió a ser observada ni oída esta especie. Probablemente es más común más hacia el N. La abundancia de la especie varía localmente. Toft y Duellman (1979) la encuentran común en ambas estaciones en el río Lullapichis, Perú; en cambio, Aichinger (1987) no halla concentraciones superiores a 5 machos, y Duellman y Salas (1991) la consideran rara en Cuzco Amazónico.

Ciclo temporal y reproducción.-

Se trata de una especie nocturna (Toft y Duellman, 1979; Duellman y Salas, 1991; Rodríguez y Cadle, 1991; Rodríguez, 1992). Como para el caso de H. raniceps, no disponemos de datos sobre reproducción en Puerto Almacén, salvo que un macho cantaba en Febrero. Trueb y Duellman (1971) dicen que probablemente se reproducen de Abril a Mayo, aunque Duellman (1978a) encuentra juveniles de Marzo a Noviembre. Contrariamente a lo observado en Puerto Almacén, diversos autores manifiestan que los machos, aunque seguramente se reproducen en charcas en el bosque (modo 1 de Duellman y Trueb, 1986), cantan desde los árboles, hasta a cinco metros de altura (Duellman, 1978a; Aichinger, 1987). Esto y el oírlos dispersos por el bosque, ha sugerido también la idea de que pudiese utilizar agua acumulada en huecos de árboles como lugar de reproducción (modo 19 de Duellman y Trueb, 1986) (Aichinger, 1985; 1991). Duellman (1978a) da un complemento ovárico de 480-1150 (\bar{x} =848; n=16) huevos de 1.2 mm, y un FTO=17.0, y Aichinger (1985), un promedio de 788 huevos (n=2) de 1.5 mm, deduciéndose un FTO=20.7.

Canto.-

El canto consiste en una nota pulsada, ronca, algo parecida a la de B. typhonius. La duración media de cada nota es de 235 ms, y consta de 7-8 pulsos; la frecuencia fundamental es de 878 Hz, y la dominante, de 2083 Hz (Fig. 4.30 B). Schlüter (1979) describió el canto de ejemplares de Perú, exponiendo que hay dos tipos de notas, una larga y más tonal y otra corta, más pulsada. Sus datos y audiospectrogramas no concuerdan con los obtenidos en Puerto Almacén.

Distribución.-

Se encuentra desde las Guayanas, a través de la parte occidental de la Cuenca Amazónica, en Colombia, Ecuador, Perú y O de Brasil (Frost, 1985), hasta el N de Bolivia. Puerto Almacén es la única localidad conocida para la especie en el país (De la Riva, 1990b), pero presumiblemente se ha de hallar en toda la región amazónica del mismo; a la longitud de Puerto Almacén, probablemente esta es la localidad más sureña de la especie.

Comentarios.-

Es una especie insectívora generalista. Duellman (1978a), analiza el contenido de 25 estómagos, encontrando ortópteros en el 36%, coleópteros en el 20%, dictiópteros en el 16%, lepidópteros en el 8%, larvas de coleóptero en el 8%, arácnidos en el 8%, dermápteros en el 8%, dípteros en el 4% y formícidos en el 4%.



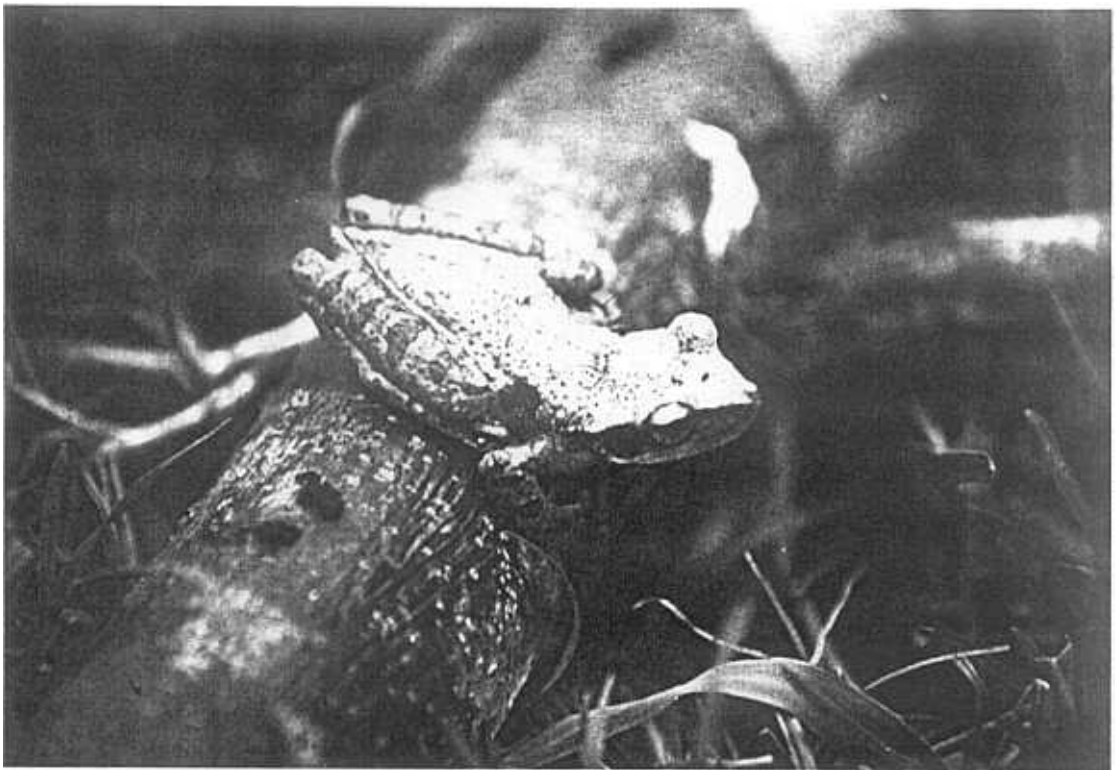


Fig. 4.30 A. Macho de Osteocephalus leprieurii.

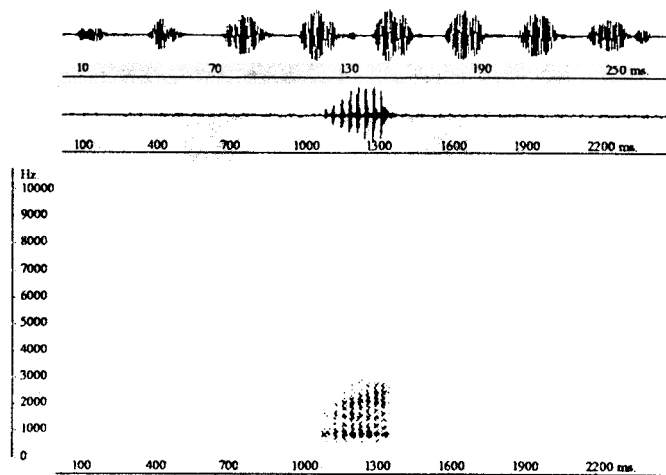


Figura 4. 30 B. Oscilograma y audioespectrograma de Osteocephalus leprieurii.

Osteocephalus taurinus Steindachner, 1862

Osteocephalus taurinus Steindachner, 1862. Arch. Zool. Anat. Physiol. Wiss. Med. 2: 77

Ejemplares examinados: 32 (24/8)

Diagnos y descripción.-

La combinación de caracteres de poseer dos sacos vocales externos, piel con pequeñas pústulas espinosas en los machos y dos crestas óseas craneales visibles bajo la piel, diferencian a O. taurinus de cualquier otra especie de hílido de la zona (Fig. 4.31 A).

Aspecto relativamente grácil, con patas largas. Piel dorsal en los machos con pequeñas espículas, en las hembras lisa con pequeños gránulos; piel ventral granular. Cabeza aplanada y redondeada, con dos crestas óseas frontoparietales paralelas que parten de la región interorbital hacia atrás. Hocico recto en vista dorsal y de perfil. Narinas casi en el extremo, abiertas lateralmente, la distancia entre ellas menor que la distancia ojo - narina. Canto rostral recto o ligeramente convexo. Tímpano aproximadamente tres cuartos del diámetro del ojo. Mano basalmente palmeada. Tubérculo metacarpal interno ovalado. Machos con una callosidad nupcial parda en la cara interna del primer dedo. Tubérculo subarticular simple, salvo el penúltimo del cuarto dedo, semibífido. Tubérculos supernumerarios escasos, muy poco conspicuos. Discos adhesivos algo mayores que la mitad del tímpano. Pie palmeado hasta algo más del penúltimo tubérculo del cuarto dedo. Tubérculo metatarsal interno ovalado, el externo redondeado. Tubérculos subarticulares sencillos. Tubérculos supernumerarios pequeños y escasos. Color dorsal variable, desde beige a pardo oscuro o pardo rojizo, con manchas oscuras o sin ellas; puede haber una raya clara vertebral y manchas o lunares color crema, dispersos. Bandas transversales en los miembros, poco marcadas. Coloración de las partes inferiores crema, con o sin manchitas pardas. Región subocular crema. Machos con dos sacos vocales grises, uno en cada comisura bucal. Iris dorado verdoso con retículo negro. Tímpano beige, translúcido. Huesos verdes. Medidas: 66.7/83.0.

Hábitat.-

Es una especie forestal, hallada tanto en bosque primario como secundario, aunque también se puede encontrar en borde de bosque (Bokermann, 1964c; Duellman, 1978a; Hoogmoed, 1979a; Toft y Duellman, 1979; Fugler, 1986; Rodríguez y Cadle, 1990; Zimmermann y Rodríguez, 1990; Aichinger, 1991; Rodríguez, 1992). Crump (1971) lo señala como raro en zonas abiertas y borde de bosque. Se ha señalado su carácter muy arborícola, destacándose el que se encuentre alto y su preferencia por los troncos; así, Zimmermann y Rodríguez (1990) indican que se halla hasta a tres metros, pero Rodríguez (1992), lo cita a más de 20 metros de altura. Toft y Duellman (1979) dicen que se halla alto durante el día y más bajo por la noche. Parece preferir ubicarse en los troncos (Bokermann, 1964c; Lescure y Gasc, 1986;

Duellman y Salas, 1991). Para reproducirse baja a charcas en el bosque, o en el límite de éste, que pueden ser efímeras (Aichinger, 1987), pero también se reproduce en corrientes dentro del bosque (Lutz y Kloss, 1952), sean efímeras o permanentes (Aichinger, 1987). Zimmermann y Rodríguez (1990), dan como lugares de reproducción en Manaus charcas temporales (menos de cuatro meses con agua) y permanentes o semipermanentes (ocho o más meses con agua) y charcas junto a corrientes. En Puerto Almacén, se encontró en bosque primario el 28.2%, en secundario el 63.1%, y en la orilla fluvial al principio de la estación, el 8.7% (n=36) (Fig. 4.31 B). El lugar donde la especie resultó más común fué el Curichi del Capibara, con un 34.8% del total de observaciones, y ahí se observó en el 31.3% de las visitas. Sin embargo, el mayor número de ejemplares en un sólo censo fué de diez y se contabilizaron en la Charca del Bosque. Aichinger (1987) cita una concentración de unos 25 machos, y Bokermann (1964c) habla de una agrupación de más de 50 ejemplares. En Puerto Almacén es una especie moderadamente común, con un 1.63% de las observaciones totales.

A nivel de microhábitat, *O. taurinus* prefiere ubicarse en árboles grandes (68.2%) (n=22), donde se sitúa preferentemente en los troncos (50%) o ramas primarias (31.8%). Las plantas utilizadas miden entre 1.70-5.50 m (\bar{x} =2.95; n=13), y se ubican sobre todo en la orilla (72.7%; n=22) o en tierra (27.3%), pero no se observaron en plantas sobre el agua. La altura a que se sitúan los ejemplares es de 0.3-2.5 m (\bar{x} =1.3; n=22). Dados su tamaño y su costumbre de situarse sobre troncos y tallos es una especie bastante conspicua.

Ciclo temporal y reproducción.-

Aunque Bokermann (1964c) cita el caso de machos cantando a las 13 h, la mayoría de los autores la señalan como una especie nocturna (Toft y Duellman, 1979; Zimmermann y Rodríguez, 1990; Rodríguez y Cadle, 1991; Duellman y Salas, 1991; Rodríguez, 1992). En Puerto Almacén también se detectó ocasionalmente actividad diurna; un ejemplar cantaba a las 11:30 de la mañana en el Curichi del Capibara el 11-XII-88.

En Santa Cecilia, Duellman (1978a) halla ejemplares de Abril a Agosto y uno solo en Noviembre. Aichinger (1987) da en Panguana cuatro meses de actividad durante la estación húmeda, mientras que según Zimmermann y Rodríguez (1990), en Manaus canta esporádicamente todo el año. Fugler (1986) halla hembras grávidas en Octubre, Trueb y Duellman (1971) en Mayo, y Duellman (1978a) en Julio; Bokermann (1964c), encuentra puestas en Rondônia en Noviembre. En Puerto Almacén, el primer año los machos empezaron a cantar el 1-XII y dejaron de hacerlo el 1-III, y se vieron hembras grávidas del 1-XII al 19-II. El segundo año, se oyeron machos del 24-XI al 31-I, aunque se observaron individuos activos hasta el 29-III, y se vieron hembras grávidas del 2-XII al 9-III. Las hembras son bastante abundantes, aunque menos que los machos. Se observaron amplexus el primer año el 28-XII, el 30-I y el 19-II, y el segundo año, el 29-XII y el 26-I. En ocasiones se vieron parejas en

amplexus a dos o tres m de altura, pero esto puede ser resultado de su tendencia a huir hacia las copas de los árboles al ser molestadas (Bokermann, 1964c; Trueb y Duellman, 1971). Osteocephalus taurinus deposita los huevos en una película flotante en el agua en charcas (modo 1 de Duellman y Trueb, 1986), dispersándose los huevos, que con la envuelta gelatinosa miden 5 mm de diámetro, de modo que se hallan unos 100 por decímetro cuadrado (Bokermann, 1964c). Se trata de una especie muy fértil, aunque los datos aportados por Crump (1974), Duellman (1978a) y Hödl (1990) no parecen indicarlo tanto. En efecto, los dos primeros autores encuentran sólo una hembra grávida de 76 mm, con 550 huevos de 1 mm (FTO=7.2), y el último da también los datos de una sola hembra de 74 mm, conteniendo 1479 huevos de 1 mm (FTO=20). Sin embargo, las cinco hembras con huevos maduros examinadas en Puerto Almacén mostraron un número de huevos entre 2400-3525 (\bar{x} =3080) de 1.5 mm, dando así un FTO=60.4, uno de los valores más altos de todos los anuros de la comunidad. Todas las hembras de Puerto Almacén examinadas presentaban cuerpos grasos sin desarrollar, excepto una con CG=1. Los machos oscilaron entre valores 0 y 2, con predominancia del primero.

No hay datos sobre desarrollo y reclutamiento. Los datos sobre comportamiento de las larvas proporcionados por Duellman y Lescure (1973) corresponden en realidad a Hyla geographica (Caldwell, 1989).

Canto.-

Los machos cantan desde el suelo (Trueb y Duellman, 1971; Duellman, 1978a) o desde plantas a menos de un metro de altura (Bokermann, 1964c), aunque en Puerto Almacén también los hemos observado cantando algo más altos. El canto consiste en una larga nota pulsada, como un ronquido y con modulación de frecuencia, la cual es emitida a razón de 31 notas/minuto, tiene un promedio de 43 pulsos, y una duración media de 761 ms. La frecuencia fundamental es de 901 Hz, y la dominante de 1330 Hz (Fig. 4.31 C). Raramente era emitida una nota secundaria más corta y tonal. Duellman y Lescure (1973) describen dos tipos de notas en Ecuador, una corta y más tonal, y otra más larga y pulsada, que es la única comparable a la registrada por nosotros, pero que aún así muestra un mayor número de pulsos y menor duración. Schlüter (1979) en Panguana también describe dos tipos de nota, aunque no exactamente correspondientes a los de Duellman y Lescure (1973), pero la nota larga descrita por este autor, aunque algo más larga que la nuestra, en general es semejante en rango y estructura. Zimmermann y Bogart (1984) obtienen grabaciones en el P. N. Tapajós, Brasil, que se corresponden bastante bien con las de Schlüter, y también con las nuestras, aunque su nota larga tiene también mayor duración y un más bajo ritmo de repetición de pulsos. La amplia distribución geográfica de O. taurinus no es raro que conlleve la existencia de variaciones regionales en las características de sus llamadas, tal como apuntan todos estos resultados.

Distribución.-

Es una especie de amplia distribución. Se encuentra en las Guayanas, la alta cuenca del Orinoco y toda la Cuenca Amazónica desde los Andes al Atlántico, alcanzando Mato Grosso y Bolivia por el S (Trueb y Duellman, 1971; Frost, 1985). En Bolivia ocupa toda la región amazónica

Comentarios.-

Duellman (1978a), encuentra en diez estómagos, ortópteros en ocho y dictiópteros en dos, y como presas adicionales, una araña, un amblipígido y una hormiga. De dos estómagos examinados en Puerto Almacén, uno estaba vacío y el otro contenía dos arañas, un díptero, un ortóptero y un formícido de 2.3 mm. Se debe alimentar por tanto, de artrópodos arbóricolas relativamente grandes. No se observaron parásitos.

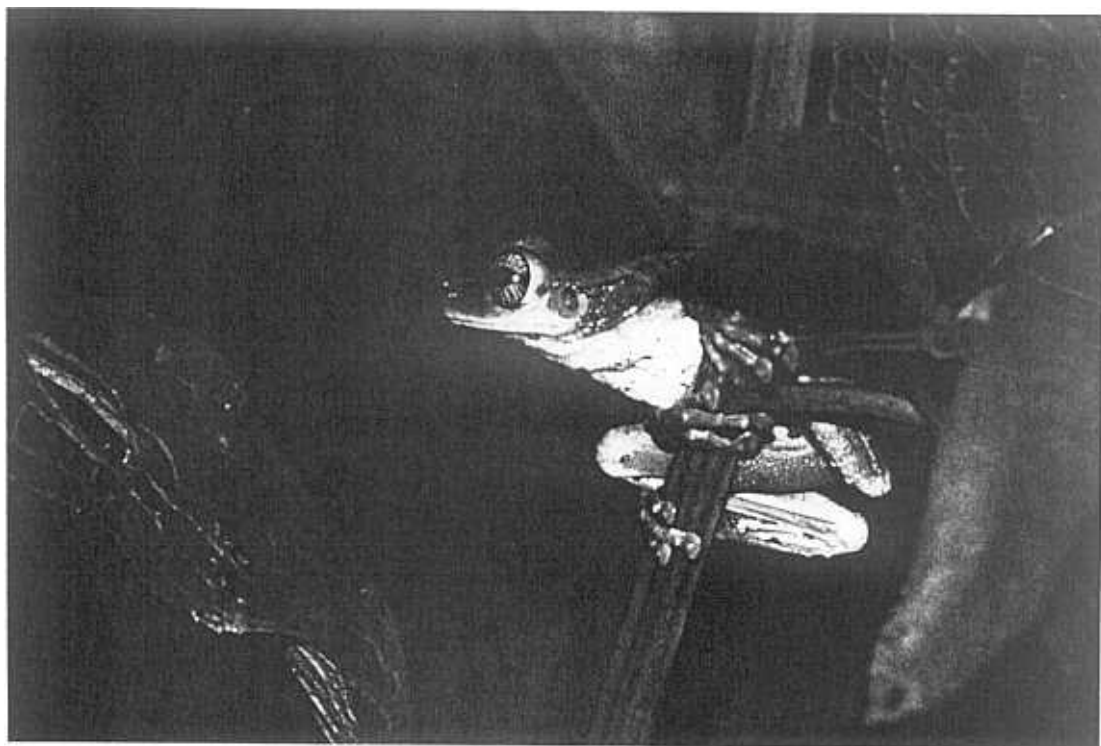


fig. 4.3 A. Osteocephalus taurinus.

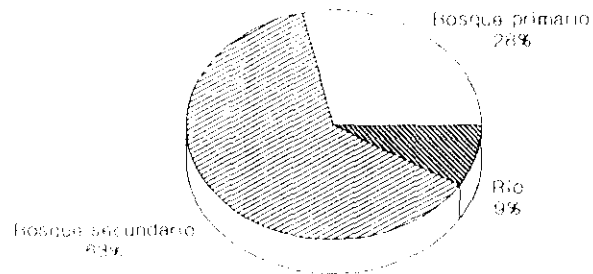


Figura 4. 31 B. Uso del macrohábitat en Osteocephalus taurinus.

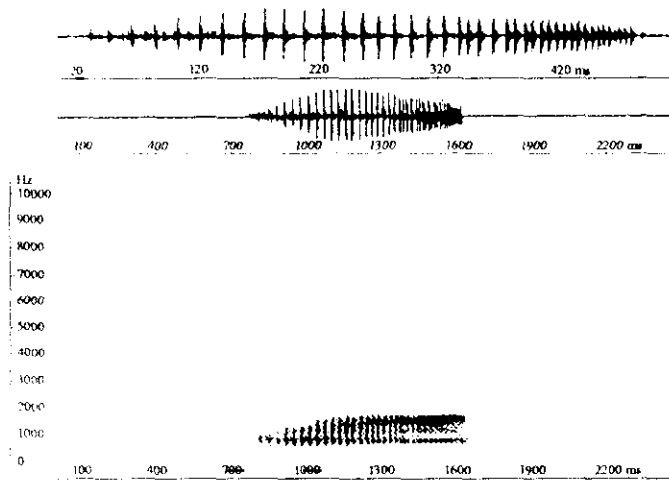


Figura 4. 31 C. Oscillograma y audioespectrograma de Osteocephalus taurinus.

Phrynohyas coriacea (Peters, 1867)

Hyla coriacea Peters, 1867. Monatsber. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, 1867: 11

Phrynohyas coriacea Duellman, 1968. Herpetologica 24: 205

Ejemplares examinados: 6 (3/3)

Diagnosis y descripción.-

Es la única especie de la zona que presenta combinados los caracteres de tener dos sacos vocales externos de color amarillo, piel lisa, ausencia de crestas óseas cefálicas y membranas interdigitales de color rojo (Fig. 4.32 A).

Cuerpo grueso y robusto. Piel dorsal lisa y gruesa, la ventral granular y la de los costados con arrugas formando celdillas. Cabeza ancha, subtriangular. Narinas un poco más cerca del extremo del hocico que del ojo, la distancia entre ellas igual o algo menor que la distancia ojo - narina. Región loreal oblicua y ligeramente cóncava. Tímpano algo menor que el ojo. Mano palmeada hasta la mitad del tercer dedo. Tubérculo metacarpal interno ovalado. Machos con una callosidad nupcial en la cara interna del primer dedo. Tubérculo metatarsal externo bífido y poco definido. Tubérculos subarticulares simples, salvo el penúltimo del cuarto dedo, que es bífido. Tubérculos supernumerarios abundantes, pequeños. Discos adhesivos algo menores que el tímpano. Pie palmeado casi completamente, sobrepasando el penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo. Tubérculo subarticular interno ovalado, pequeño; externo ausente; tubérculos subarticulares simples; tubérculos supernumerarios abundantes, pequeños. Dorso beige o pardo; aunque puede ser más o menos uniforme, normalmente hay una mancha oscura en forma de reloj de arena, con un extremo entre los ojos; otra mancha transversal sacral. Ambas están orladas por una fina raya de color crema. Bandas de igual diseño sobre la tibia. Una mancha negra de contorno difuso en el hombro. Partes inferiores color crema uniforme. Membranas interdigitales rojas. Iris anaranjado. Machos con dos sacos vocales amarillos, uno en cada comisura bucal. Medidas: 64.0/68.6.

Phrynohyas coriacea presenta un comportamiento defensivo hasta la fecha no descrito, consistente en inflar el cuerpo al sentirse en peligro, y de este modo, las dos manchas negras sobre el hombro se ven de frente como si fuesen dos grandes ojos, tal como pretende Physalaemus nattereri cuando se infla para mostrar hacia atrás sus glándulas inguinales.

Hábitat.-

Es una especie forestal que se halla tanto en bosque primario como en secundario (Duellman, 1978a; Hoogmoed, 1979a; Toft y Duellman, 1979; Aichinger, 1991; Rodríguez, 1992). Se halla a bastante altura (Toft y Duellman, 1979); Aichinger (1987) señala que canta a cinco m de altura, y Zimmermann y Rodríguez (1990) apuntan que es una especie arbórea que se encuentra alta. Utiliza para reproducirse charcas de bosque que pueden ser efímeras (Aichinger,

1987; Rodríguez y Cadle, 1990). En Puerto Almacén, como parece ser norma, es una especie escasa (0.14% de observaciones totales), y las pocas observaciones lo fueron todas en bosque primario (Fig. 4.32 B), el 75% de las veces en la Charca del Bosque (donde se encontraron hasta ocho ejemplares simultáneamente), y el 25% en el Curichí Negro (n=4). Aichinger (1987) señala concentraciones de machos inferiores a cinco ejemplares. El 60% fué visto sobre palmeras, y el 40% en enredaderas (n=5), estando el 100% en ramas primarias, aunque aquí incluimos los hallados en hojas de palmeras, que fueron el 80%. El 100% (n=5) de las plantas utilizadas estaban enraizadas en tierra, a una distancia media de la orilla de 2.6 m (n=3). No se midió la altura de las plantas utilizadas, pero la preferida por los ejemplares vistos, fué de 1.2-1.7 m (\bar{x} =1.3; n=5). Todos estos datos han de tratarse con muchas reservas dada la escasez de observaciones.

Ciclo temporal y reproducción.-

Se trata de una especie nocturna (Rodríguez y Cadle, 1990; Rodríguez, 1992). Duellman (1978a), halla en Santa Cecilia la especie activa de Mayo a Octubre, y Aichinger (1987), señala seis meses de actividad durante la estación húmeda en Panguana. Parece ser un reproductor explosivo tras fuertes lluvias, aunque se sabe muy poco sobre la biología de esta especie. Si bien Rodríguez (1992) especula con la posibilidad de que utilicen huecos llenos de agua en los árboles como lugar de reproducción (como hace P. resinifectrix), en Puerto Almacén hemos podido observar que se reproduce en charcas temporales (como P. venulosa). Dichas observaciones de machos cantando y en amplexus, corresponden sólo a dos noches seguidas, el 28 y 29 de Diciembre del 88, y otra noche aislada el 25 de Enero del 89. Todos los ejemplares vistos de P. coriacea lo fueron en el segundo año, en esos tres únicos días, más una hembra sola el día 10-XII. El primer día de canto, en la Charca del Bosque, tan solo había una delgada capa de agua que de no haber llovido al día siguiente, habría desaparecido del todo. Los huevos son depositados formando una película flotante (Duellman, 1978a). Crump (1974) examinó una hembra de 66 mm portando 1430 huevos de 2.0 mm (FTO=43.3); para la misma, Duellman (1978a) da un diámetro de huevo de 1.9 mm (FTO=41.2). Las tres hembras examinadas de Puerto Almacén presentaron 1075-1700 (\bar{x} =1375) huevos de 1.7 mm (FTO=35.12). Se puede considerar por tanto a P. coriacea como un reproductor generalista, de elevada fertilidad (modo I de Duellman y Trueb, 1986). Los valores de los cuerpos grasos en machos y hembras oscilaron entre 0 y 2. No se sabe nada sobre larvas y desarrollo.

Canto.-

El canto, emitido bien flotando en el agua, bien desde la vegetación circundante, es como una mezcla entre el de Q. taurinus y el de P. venulosa, al ser una sucesión de notas largas pulsadas y roncadas, con modulación de frecuencia. La duración media es de 608 ms, con un

promedio de 42 pulsos/nota, y la frecuencia dominante es de 2090 Hz (Fig. 4.32 C). Schlüter (1979) obtiene en Perú grabaciones en las cuales la modulación de frecuencia es muy acusada, y hay potencia en diferentes bandas, aproximadamente a 500, 1000, 2800 y 3800 Hz, mientras que nosotros sólo encontramos una banda con potencia, alrededor de los 2000 Hz.

Distribución.-

Se encuentra en la Cuenca Amazónica de Ecuador, Perú y Bolivia, y en las Guayanas (Frost, 1985). En Bolivia sólo está citada en Puerto Almacén (De la Riva, 1990b), pero probablemente se halle en gran parte de la región amazónica del país.

Comentarios.-

Duellman (1978a) encuentra en dos estómagos analizados una dieta variada de artrópodos.

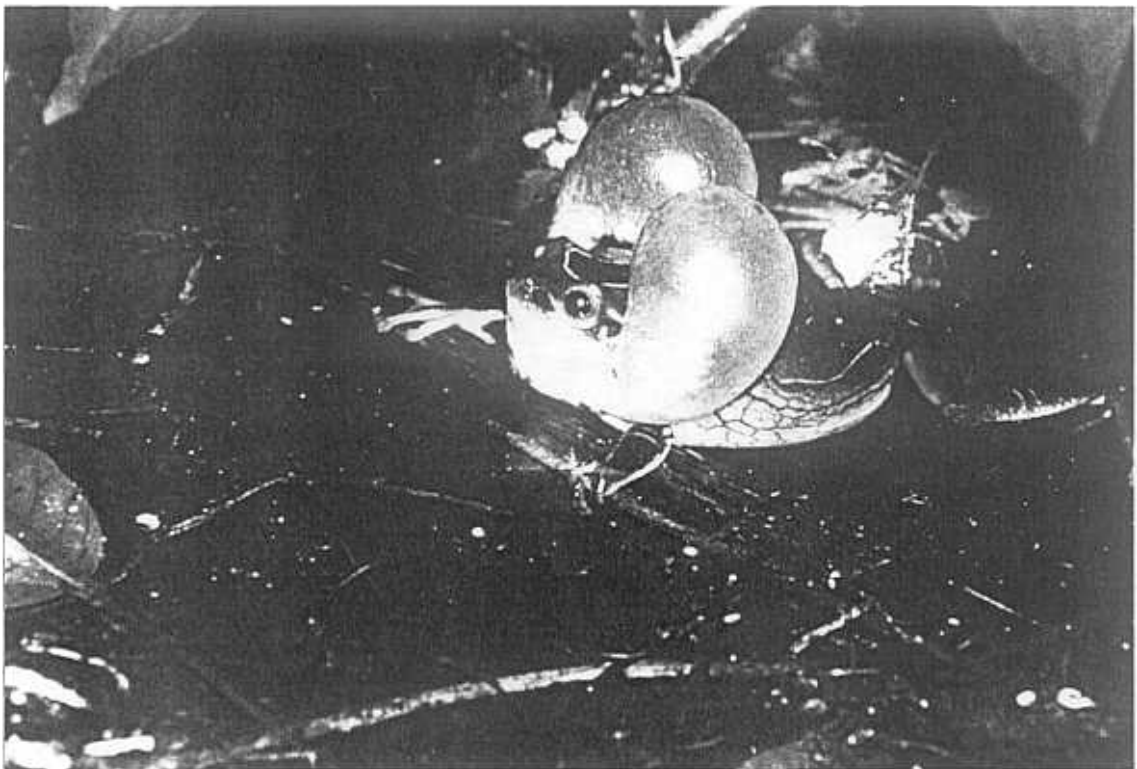


Fig. 4.32 A Macho de Phrynohyas coriacea cantando en el agua.

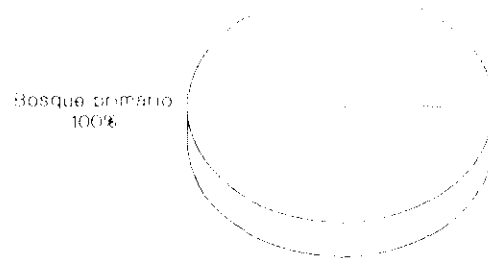


Figura 4. 32 B. Uso del macrohábitat en Phrynohyas coriacea.

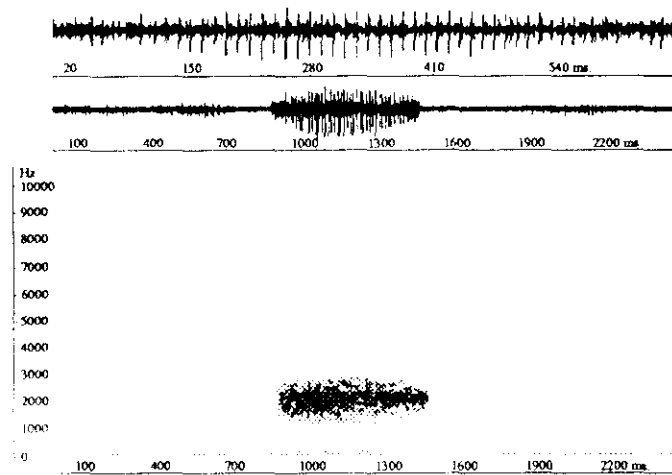


Figura 4. 32 C. Oscillograma y audioespectrograma de Phrynohyas coriacea.

Phrynohyas venulosa (Laurenti, 1768)

Rana venulosa Laurenti, 1768. Synops. Rept.: 31

Phrynohyas venulosa Hemming, 1958. Opin. Dechlar. Intl. Comm. Zool. Nomencl., 19: 172

Ejemplares examinados: 25 (19/6)

Diagnosis y descripción.-

Se trata de la especie de hílido más grande de la zona. La siguiente combinación de caracteres, la distingue de cualquier otra: dos sacos vocales externos de color pardo, piel pustulosa pero no con espículas, ausencia de crestas cefálicas y labio inferior de color crema (Fig. 4.33 A).

Especie grande y robusta. Piel dorsal gruesa, glandular y ligeramente rugosa, con pústulas aplanadas dispersas; piel ventral fuertemente granular. Piel de los costados con arrugas formando celdillas. Cabeza ancha y aplanada. Hocico redondeado en vista dorsal y lateral. Narinas cerca del extremo del hocico, la distancia entre ellas algo menor que la distancia ojo-narina. Tímpano algo menor que el ojo. Canto rostral poco conspicuo, región loreal ligeramente cóncava. Mano palmeada basalmente. Tubérculo metacarpal interno ovalado, externo aplastado, bífido. Machos con una extensa callosidad nupcial parda en la cara interna del primer dedo. Tubérculos subarticulares prominentes, el penúltimo del cuarto dedo, bífido. Tubérculos supernumerarios redondeados, irregulares en tamaño. Discos adhesivos de tamaño similar al tímpano. Membrana del pie sobrepasando algo el penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo. Tubérculo metatarsal interno ovoidal, externo redondeado, menor. Tubérculos subarticulares prominentes, subcónicos. Tubérculos supernumerarios pequeños, redondos. Pliegue dérmico supratimpánico. Dorso beige, pardo o pardo-verdoso, con diseño variable; puede ser casi uniforme, pero normalmente hay manchas oscuras irregulares, que pueden formar dos bandas laterodorsales. Puede haber manchas blancas dispersas. Miembros barreados. Labio inferior y partes inferiores de color crema uniforme. Iris color dorado con reticulaciones negras. Machos con dos sacos vocales comisurales de color pardo-grisáceo. Medidas: 93.5/103.3.

Al ser manejados, los ejemplares de P. venulosa exudan una secreción lechosa que se vuelve tremendamente pegajosa y puede resultar bastante tóxica (Smith, 1941; Lutz y Kloss, 1952; Duellman, 1956; Janzen, 1962). McDiarmid (1968) apunta un mayor desarrollo del tejido glandular en la época seca, como medio de paliar el riesgo de desecación.

Hábitat.-

Es una especie ecléctica y se halla en todo tipo de medios a lo largo de su área de distribución. Así, los estudios llevados a cabo en áreas cubiertas de bosque, sea éste primario o secundario, registran su presencia en él (Duellman, 1978a; Toft y Duellman, 1979; Fugler, 1986; Hoogmoed, 1990; Rodríguez y Cadle, 1990; Aichinger, 1991; Rodríguez, 1992), pero

también es citada en orilla fluvial (Lutz y Kloss, 1952; Lescure, 1986b), sabana o tierras cultivadas (Zweifel, 1964; Hoogmoed, 1979a; Hoogmoed y Gorzula, 1979), zonas de transición de bosque a sabana (Pyburn, 1967), y zonas abiertas en general (Zimmermann y Höld, 1983). Crump (1971) la halla rara en bosque, pero común en borde de bosque y áreas abiertas, y Heyer (1976b) da un 100% de presencia en zonas abiertas; ello puede deberse a que en el bosque es una especie que se suele encontrar a bastante altura, en copas y troncos (Duellman, 1987a; Toft y Duellman, 1979; Duellman y Salas, 1991). Se ha señalado asimismo su carácter antrópico (Lutz y Kloss, 1952; Hoogmoed y Gorzula, 1979; Hoogmoed, 1990). Efectivamente, en algunas ciudades y pueblos de Bolivia hemos podido encontrarla en patios de casas e incluso en cisternas en los cuartos de baño.

En Puerto Almacén, P. venulosa se halló en bosque primario un 22.7%, en secundario un 22.6%, en potreros un 11.3%, y en la orilla fluvial un 43.2% (n=44) (Fig. 4.33 B). La mayor parte de las observaciones en el río se deben a los días de las primeras lluvias de la temporada, en que la especie se reproducía en los nuevos charcos formados o en las balsas estancadas de agua del río. La otra parte corresponden a ejemplares aislados en los árboles de las orillas detectados a lo largo de toda la estación lluviosa, pero una vez que el río empezaba a correr, la especie lo abandonaba por completo como lugar de reproducción. Es una especie relativamente común, con un 1.56% de las observaciones totales.

A nivel de microhábitat, los árboles grandes y pequeños superan con mucho el porcentaje de utilización frente a otros tipos de plantas (55%; n=58), seguidos de las enredaderas y marañas vegetales (20.7%); nunca se observó en hierbas, plantas palustres o flotantes. La ubicación preferida fue en ramas primarias (50%; n=58), seguidas por igual por los troncos (20.7%) y ramas secundarias (20.7%). Las plantas elegidas estaban sobre todo en tierra (89.6%; n=58), y su altura osciló entre 2.0-8.0 m (\bar{x} =4.55; n=45). Los ejemplares se encontraron a una altura de 0.8-4.0 m (\bar{x} =2.0; n=58). Es una especie bastante conspicua, dados sus lugares de ubicación bastante expuestos y su gran tamaño.

Ciclo temporal y reproducción.-

Phrynohyas venulosa es una especie nocturna (Lutz y Kloss, 1952; Rodríguez y Cadle, 1990; Duellman y Salas, 1991; Rodríguez, 1992). No obstante, en Puerto Almacén hemos observado que algunos machos aislados pueden cantar por la tarde, muy de cuando en cuando.

Zweifel (1964) halla la especie activa en Panamá en la estación lluviosa (Mayo, Junio y Julio), al igual que Pyburn (1967) en Méjico (Julio y Agosto); en Venezuela, Staton y Dixon (1977) y Hoogmoed y Gorzula (1979) dicen que canta en la primera mitad de la estación lluviosa, empezando un mes después de que caigan las primeras lluvias. Duellman (1970b) dice que en la época seca se halla de día en agujeros de árboles, bajo cortezas, en bromelias y axilas de hojas de bananero, y que de noche se vuelven activas. En Puerto Almacén, el período de

actividad reproductora es relativamente corto. Como en otras partes, se dan masivas concentraciones reproductoras, de tipo explosivo, con las primeras lluvias torrenciales (Pyburn, 1967; Duellman, 1978a) y en seguida cesan. Así, el primer año cantaron entre el 2-XI y el 17-I, y se vieron amplexus los días 21-XI, 1-XII y 28-XII; el segundo año se oyeron al menos desde el 16-XI al 1-II, con amplexus observados los días 24-XI; 9, 10, 14 y 28-XII. Así, en realidad la actividad reproductora dura unos dos meses y medio, pero con pocos días reales de reproducción. No obstante, al contrario que a otras especies, se la puede seguir observando, aunque escasa, hasta más avanzada la estación; el primer año se vieron ejemplares hasta la tercera semana de Febrero, y el segundo, hasta la primera de Abril. Siguiendo a días de fuertes lluvias, los machos se congregan alrededor de charcas temporales y cantan desde la vegetación circundante y, sobre todo, flotando en el agua (Gans, 1960; Zweifel, 1964; Rivero y Esteves, 1969; Duellman, 1970b; Duellman, 1978a). Hasta 32 ejemplares se observaron en la Charca del Bosque en una de estas agrupaciones; al ser molestados, se suben a los árboles y siguen cantando; la actividad puede durar toda la noche. Se producen los amplexus en el agua, aunque también se pueden ver parejas copulando en la vegetación o en el suelo. La hembra se inclina hacia abajo y vibra en el momento de emitir los huevos, que se dispersan por la superficie (Pyburn, 1967); así, la puesta consiste en una película flotante que ocupa aproximadamente 1.5 m² y los huevos, de 3.5 mm (con cubierta gelatinosa), se hallan separados 1-1.5 mm unos de otros (Duellman, 1956; Zweifel, 1964; Pyburn, 1967) (Modo 1 de Duellman y Trueb, 1986). Fugler (1986) halla hembras con huevos en el Beni en Octubre y Noviembre. En Puerto Almacén, hallamos hembras grávidas en primer año entre el 29-X y el 1-XII, y el segundo año, del 10 al 16 del XII. Se examinaron las gónadas de seis hembras, de las cuales cuatro portaban huevos, y mostraron una fertilidad muy alta, con un número de huevos entre 5000-5775 (\bar{x} =5481.2), de 1.6 mm de diámetro. El FTO=90.86, un valor muy alto, sólo superado por Bufo paracnemis. La disposición interna de los huevos hace pensar en que sólo se realiza una puesta, ya que cuando todos están en el útero, aparecen sólo huevos atrésicos en el ovario, y no huevos en vitelogénesis. Las hembras examinadas presentaron todas carencia de cuerpos grasos, excepto una del 26-I-89, que no contenía huevos y tenía CG=6. En los machos, el valor varió entre 0 y 6, mostrando claramente tendencia a empezar a acumular grasa tras el período de máxima actividad reproductora.

Dado que la puesta es flotante y a menudo dejada en espacios abiertos, recibiendo así gran cantidad de radiación solar, la eclosión se produce rápido, en unas 24 h (Pyburn, 1967). Las larvas tienen, presumiblemente como adaptación a la baja tensión de oxígeno en charcas someras y recalentadas, unas grandes branquias externas en sus primeros días de desarrollo (Zweifel, 1964; Pyburn, 1967); en efecto, en algunas charcas con puestas recientes de esta especie en Puerto Almacén, se llegaron a registrar a las 17 h temperaturas del agua de hasta 39.6°C y posiblemente lleguen a alcanzar aún temperaturas más altas. Larvas criadas en

condiciones artificiales midieron al eclosionar 4.6 mm y al alcanzar 8 mm estaban en estadio 23 de Gosner (1960). Zweifel (1964) da un período de desarrollo larvario máximo de 37 días, también en laboratorio. En Puerto Almacén hallamos jóvenes recién metamorfoseados atribuibles a esta especie el 27-XII-88 en las Charcas del Potrero, y un joven de 45 mm en el Curichi Negro el 22-II-89.

Canto.-

Como ya se ha indicado, los machos se reúnen en notables concentraciones para cantar. Dado el gran tamaño de la especie y de los dos sacos vocales que se proyectan hacia arriba al llenarse con el aire de los pulmones, las llamadas alcanzan un gran volumen, y un coro puede ser oído así a un kilómetro de distancia (Duellman y Trueb, 1986). De hecho, dichas agrupaciones sonoras son de gran utilidad para el investigador para descubrir por el oído la existencia de charcas. El canto consiste en una nota grave repetida intensamente y con *modulación de frecuencia*. *Análisis del mismo han sido llevados a cabo por Porter (1962) en México, Zweifel (1964) en Panamá, Rivero y Esteves (1967) en Venezuela, Duellman (1970b) en Panamá y Costa Rica y Zimmermann y Hödl (1983), quienes compararon los datos de las diferentes regiones anteriores con otros de Perú y Guayana Francesa. Las grabaciones efectuadas en Puerto Almacén muestran una nota de una duración media de 343 ms, compuesta por 45-60 pulsos, con una frecuencia fundamental de 652 Hz y una dominante de 2143 Hz, y emitida a razón de 54.8 notas/minuto (Fig. 4.33 C). A pesar de la amplísima distribución de esta especie, los datos provenientes de todas las zonas indicadas apuntan a una llamada de características bastante homogéneas en toda el área..*

Distribución.-

Phrynohyas venulosa posee la distribución geográfica más amplia entre todos los anfibios de Puerto Almacén. Se halla desde las tierras bajas de Méjico, a través de todo Centro América (donde alcanza 2500 m de altitud en Guatemala), toda la Cuenca Amazónica, Guayanas y Trinidad y Tobago, hasta la latitud de Santiago del Estero en Argentina, y Paraná en Brasil (Frost, 1985; Scrocchi y Lavilla, 1988). Se halla así en una gran variedad de medios, como bosques templados, selvas tropicales, chaco, cerrado, etc., normalmente por debajo de 1000 m de altitud. Parece escasa en las áreas próximas al piedemonte andino. En Bolivia ocupa todas las zonas bajas y está presente en todos los departamentos con excepción de Oruro y Potosí.

Comentarios.-

Duellman (1978a) indica que se alimenta de una amplia variedad de artrópodos. En Puerto Almacén la hemos visto alimentándose de lepidópteros nocturnos. De dos estómagos

examinados, uno estaba vacío y el otro contenía un ortóptero de más de 27 mm y un insecto indeterminado.

La mortalidad de la especie parece alta tras las concentraciones reproductoras. Varios ejemplares se observaron muertos en el Curichi del Capibara el día 3-XII-87, aparentemente sin restos de haber sido atacados por un depredador; en cambio, otro ejemplar se halló semidevorado el 11-XII-87.

Los especímenes examinados mostraron a veces nematodos en la cavidad peritoneal, y trematodos del género Polystoma en la vejiga urinaria.



Fig. 4.33 A. Macho de Phrynohyas venulosa cantando.

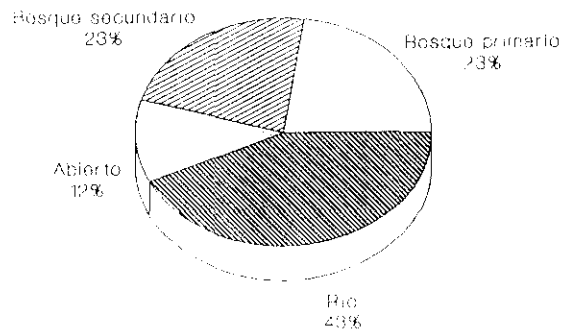


Figura 4. 33 B. Uso del macrohábitat en Phrynohyas venulosa.

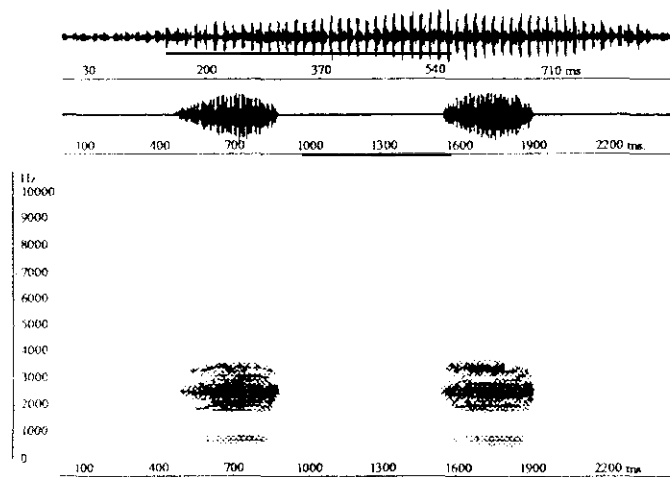


Figura 4. 33 C. Oscilograma y audioespectrograma de Phrynohyas venulosa.

Scinax chiquitana (De la Riva, 1990)

Ololygon chiquitana De la Riva, 1990. Rev. Esp. Herp. 4: 82

Scinax chiquitana Duellman y Wiens, 1992. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 151: 22

Ejemplares examinados: 16 (13/3)

Diagnosis y descripción.-

Se diferencia de las otras Scinax de Puerto Almacén por no poseer ni calcar ni diseño de la cara superior del muslo con contrastadas manchas amarillas o blancas rodeadas de pardo o negro, y un diseño dorsal casi siempre uniformemente amarillo o naranja (Fig. 4.34 A).

Una especie mediana, más bien grácil. Piel dorsal finamente granular, ventral granular. Cabeza algo más larga que ancha, ligeramente apuntada en vista dorsal, con hocico sobresaliendo un poco en vista lateral; narinas cerca del extremo del hocico, abiertas lateralmente, siendo la distancia entre ellas la mitad que la distancia ojo - narina; diámetro del tímpano algo más que la mitad del diámetro del ojo; pliegue supratimpánico débil. Manos no palmeadas; tubérculo metacarpal interno ovalado, siendo el externo grande, bífido; machos con callosidad nupcial parda en la cara interna del primer dedo; tubérculos subarticulares simples; tubérculos supernumerarios pequeños; discos adhesivos algo menores que el tímpano. Membrana del pie apenas alcanzando el penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo. Tubérculo metatarsal interno grande, ovalado y protuberante; externo pequeño y redondeado; tubérculos subarticulares redondos, simples; tubérculos supernumerarios poco conspicuos. Partes superiores de color amarillo o anaranjado, casi inmaculado, con costados de tono más claro; puede haber pequeñas manchas dispersas de color pardo claro, pudiendo llegar a formar dos bandas laterodorsales difusas, englobando o no pequeños ocelos de color claro, que pueden hallarse también en el centro del dorso. Partes inferiores amarillentas. Iris dorado claro. Machos con un saco vocal gular pequeño, amarillo. Hembras mayores que los machos, de color beige o pardo claro y diseño como el de los machos. De día pueden tomarse muy oscuros. Medidas: 32.0/35.3.

Hábitat.-

En Cuzco Amazónico, Perú, Duellman y Salas (1991) señalan la especie como un habitante de los arbustos de bosque primario. En Perseverancia, Hoogmoed (1990) habla de una especie de Ololygon (posiblemente S. chiquitana) presente en el bosque primario (varzea) y bosque galería. En Puerto Almacén, ya se indicó a la especie como presente sobre todo en bosque y en borde de bosque (De la Riva, 1990a). En efecto, el 40.5% se halló en bosque primario, el 45.1% en bosque secundario y el 14% en borde de bosque o zona abierta (n=32) (Fig. 4.34 B). Nunca se halló en la orilla fluvial. Es una especie moderadamente común, con el 1.13% de las observaciones totales. El enclave donde se halló con mayor frecuencia fue la

Charca del Bosque, con el 31.2%. En este lugar se encontraron a veces concentraciones muy numerosas, llegándose en una ocasión a contabilizar 93 ejemplares en unos 50 m de transecto. No obstante, es posible que tras una noche de tal abundancia, venga otra en la que no se ve un solo ejemplar. A nivel de microhábitat, se ubica con frecuencia en plantas palustres (44.8%; n=29), matorrales (31%) y Heliconia (17.2%). En las plantas, los ejemplares se sitúan preferentemente sobre hojas (79.3%). Las plantas utilizadas están sobre todo en tierra (55.1%), seguido de la orilla (27.6%) y el agua (17.2%; n=29), y tienen una altura de 0.6-4.0 m (\bar{x} =2.56; n=20), situándose las ranas a 0.2-1.8 m (\bar{x} =0.8; n=29). Es una especie bastante conspicua dada su abundancia y el no utilizar plantas con mucha cobertura.

Ciclo temporal y reproducción.-

Es una especie nocturna, aunque algunos ejemplares pueden verse de día tras noches de gran actividad, y está activa sólo durante la estación lluviosa. El primer año se oyeron del 20-II al 28-III, si bien se observaron ejemplares aislados desde el 28-XII; el segundo año, se oyeron del 13-XII al 3-II, aunque se observaron ejemplares aislados en un período más amplio, entre el 30-XI y el 5-III. Es decir, parece que el período efectivo de reproducción comprende tan sólo la porción más lluviosa de la estación húmeda, abarcando aproximadamente un mes y medio y reproduciéndose explosivamente. La proporción de sexos está muy desviada a favor de los machos (De la Riva, 1990a) y se vieron pocos amplexus, el primer año el día 1-III y el segundo, los días 14-XII, 29-XII y 3-II. Los mismos, parecen tener lugar a altas horas de la noche (De la Riva, 1990a). Presumiblemente, la puesta es flotante y abandonada en las charcas temporales (Modo 1 de Duellman y Trueb, 1986). De las tres hembras examinadas, dos contenían 1250 huevos de 0.9 mm cada una (FTO=32.7). No hay datos sobre duración del desarrollo y reclutamiento. Las tres hembras no presentaron cuerpos grasos, y en los machos varió el valor erráticamente entre 0 y 3, sin tendencias temporales definidas.

Canto.-

El canto de S. chiquitana es raramente oído. Estructural y temporalmente es bastante parecido al de S. rubra, pero perfectamente distinguible por ser más agudo y nasal. Consiste en una nota con una duración media de 243 ms, conteniendo 23-42 pulsos, con una frecuencia dominante de 2172 Hz, y emitida a un promedio de 64 llamadas/minuto (Fig. 4.34 C).

Distribución.-

Hasta el presente se conoce sólo del sur de Perú (Cuzco Amazónico y Tambopata) y de Puerto Almacén (Duellman y Salas, 1991). Posiblemente ocupe todo el N de Bolivia, alcanzando quizá los estados brasileños de Mato Grosso, Rôndonia y Acre, y Madre de Dios en

Perú. Como se ha indicado, las citas de Hoogmoed (1990) de Ololygon sp. en Perseverancia debe corresponder a esta especie, y también la hemos encontrado en Monteverde.

Comentarios.-

No hay datos sobre alimentación; presumiblemente, como otras Scinax, es un insectívoro generalista. No se hallaron parásitos.

Un espécimen macho capturado el 2-XI-87 parece ser un híbrido entre S. chiquitana y S. rubra, a juzgar por sus caracteres morfológicos externos intermedios, incluyendo el tamaño corporal (33.9 mm de longitud cabeza-cuerpo; el máximo en las demás S. chiquitana machos es 32.0, el mínimo en S. rubra, 31.5, y el máximo, 36.1). Especialmente sospechoso es el tamaño de los testículos. Mientras que en S. chiquitana el rango es (para el testículo más desarrollado) de 2.6-4.0 mm de longitud por 0.7-1.5 de anchura, en S. rubra es de 5.7-10.0 x 2.5-3.6 mm. El testículo más desarrollado del ejemplar presuntamente híbrido mide 9.0 x 3.5 mm.

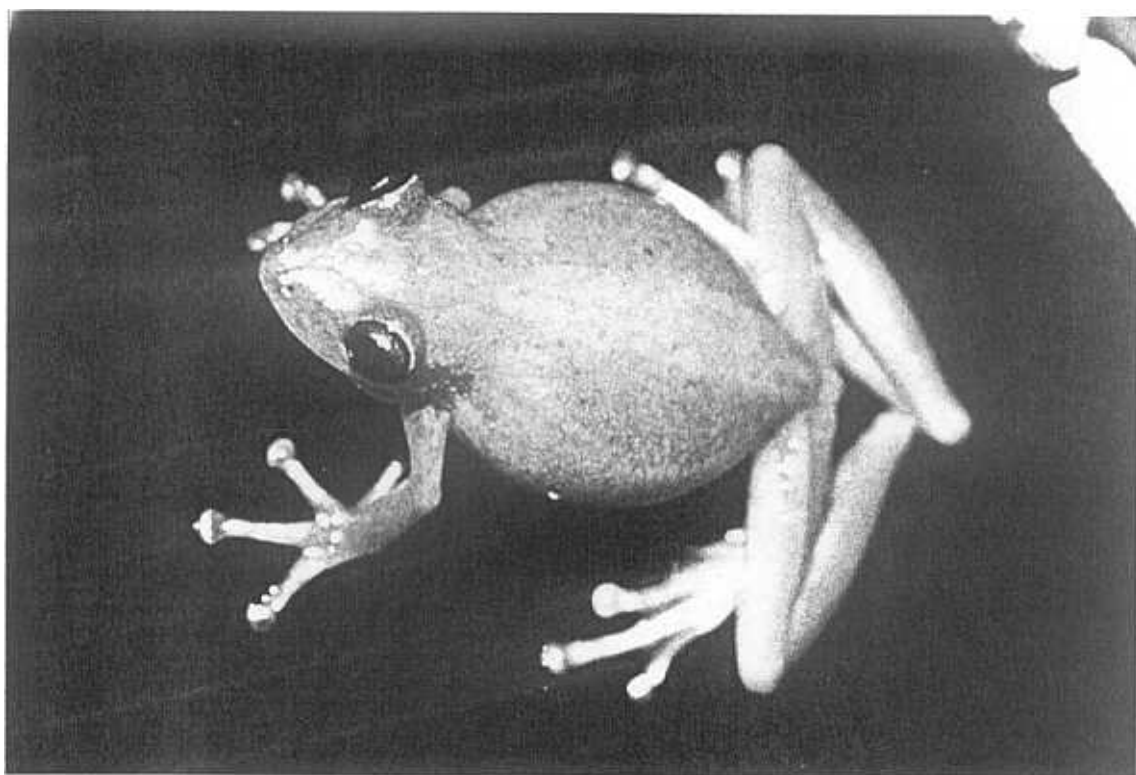


Fig. 4.34 A. Macho de Scinax chiquitana.

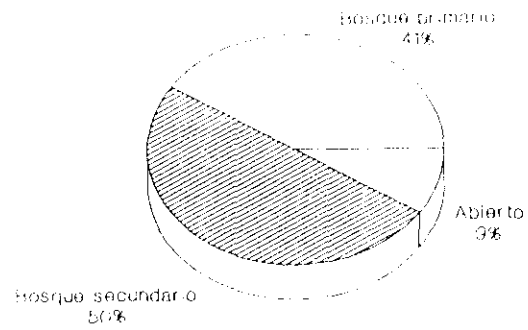


Figura 4. 34 B. Uso del macrohábitat en Scinax chiquitana.

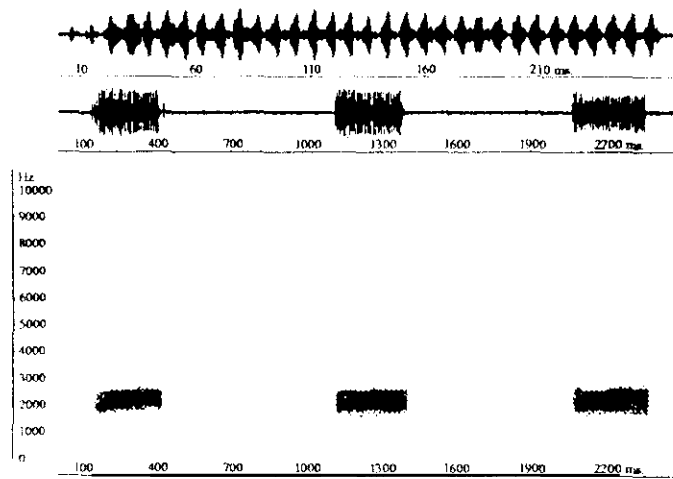


Figura 4. 34 C. Oscilograma y audioespectrograma de Scinax chiquitana.

Scinax fuscovaria (Lutz, 1925)

Hyla fuscovaria Lutz, 1925. C.R. Séances. Soc. Biol. París, 93: 212

Scinax fuscovaria Duellman y Wiens, 1992. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 151: 22

Ejemplares Examinados: 18 (12/6)

Diagnosis y descripción.-

Una especie grande de Scinax, caracterizada por la ausencia de calcar y por tener tibias robustas y manchas oscuras dispersas en el dorso, pero no formando dos manchas laterodorsales. La especie más parecida es S. rubra de la que difiere sobre todo por su mayor tamaño (Fig. 4.35 A).

Tamaño mediano - grande; aspecto relativamente robusto. Piel dorsal ligeramente rugosa, ventral rugosa. Cabeza triangular, con hocico moderadamente apuntado en vistas dorsal y lateral; distancia entre narinas algo mayor que la mitad de la distancia ojo-narina; tímpano 3/4 del diámetro del ojo; pliegue timpánico conspicuo. Manos sin palmear; tubérculo metacarpal interno ovalado, el externo grande y bífido; machos con callosidad nupcial amarillenta en el primer dedo; tubérculos subarticulares redondos, conspicuos; tubérculos supernumerarios pequeños, moderadamente marcados; discos adhesivos aproximadamente la mitad de tamaño del tímpano. Tibia robusta. Pie palmeado casi hasta el penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo. Tubérculo metatarsal interno ovalado y muy marcado, el externo redondo, menor; tubérculos subarticulares redondeados, sobresalientes; tubérculos supernumerarios pequeños, dispersos. Dorso beige, pardo, amarillento o pardo - verdoso, con manchas oscuras dispersas, habiendo siempre una entre los ojos; costados amarillentos; miembros irregularmente barrados; cara posterior del muslo con manchas amarillas y negras; partes inferiores crema amarillento; machos con un saco gular ligeramente bilobulado, amarillo. En la población de Puerto Almacén no se han observado las callosidades nupciales pectorales registradas en otras zonas (ver Lutz, 1973). Medidas: 50.2/53.2.

Hábitat.-

No hay muchos datos publicados sobre las preferencias de uso del espacio en esta especie. Gans (1960) la encuentra en tallos de arbustos y hierbas e incluso en el suelo en charcas y zonas anegadas en áreas abiertas del S de Bolivia; Lutz (1973) y Cei (1980) la consideran una especie de áreas abiertas, no forestales; Haddad et al (1988) la hallan en áreas de matorral cercanas a lagunas, sobre el suelo o en vegetación baja, normalmente gramíneas, hasta a 30 cm de altura. Hemos observado cierta tendencia antropofílica, y no es raro hallarla en casas y patios de los pueblos, como otras Scinax. En Puerto Almacén, S. fuscovaria se comporta como una especie polivalente, hallándose tanto en bosque primario (16.0%), como en secundario (45.5%), potreros (33%) y orilla fluvial (5.3%) (n=56) (Fig. 4.35 B), aunque esto último sólo al

comienzo de la estación lluviosa. Es una especie moderadamente común, con un 1.98% de las observaciones totales. Hasta 13 ejemplares se hallaron en 125 m de transecto en las Charcas del Potrero, lugar donde resultó más abundante, con un total del 62.5% de las observaciones realizadas (27.3% de las vistas al lugar).

A nivel de microhábitat, se halla sobre todo en pequeños árboles (45.4%; n=22), seguido de marañas vegetales (27.3%), y dentro de la planta se ubica sobre todo en ramas primarias o el mismo tronco (59%; n=18), seguido de ramas secundarias (18.2%) y muy raramente en hojas (4.5%). Las plantas elegidas están más o menos por igual en tierra (36.3%; n=22) que en agua (40.9%) o en la orilla (22.7%), pero pueden alejarse bastante de ella. La altura de las plantas varía entre 0.4-4.5 m (\bar{x} =2.56; n=15), y en ella, las ranas se sitúan a 0.1-1.8 m (\bar{x} =1.0; n=22). No es una especie fácil de ver, pues tiene tendencia a ocultarse en vegetación densa.

Ciclo temporal y reproducción.-

Es una especie completamente nocturna. Diversos autores sitúan su período de actividad reproductora en la época de lluvias. Gans (1960) observó amplexus en Febrero; Gonzaga de Almeida y Cardoso (1985) dan un período de Septiembre a Marzo, y Cardoso et al. (1989), de Noviembre a Abril. En Puerto Almacén, se muestra como un reproductor explosivo, con un período de reproducción centrado en los primeros dos tercios de la estación lluviosa. El primer año, se oyeron los machos desde el 21-XI (aunque se vió un ejemplar el 19-XI) al 7-III (y se vieron ejemplares hasta el 17-III), y el segundo año cantaron del 24-XI al 10-III. Se encontraron hembras con huevos el primer año entre el 22-I y el 19-III, y se observaron amplexus el primer año los días 7-I, 22-I, 16-II y 20-II, y el segundo año, los días 10-XII, 14-XII, 28-XII, 29-XII y 25-I. Las parejas en amplexus se encuentran a veces lejos del agua, y por el suelo o hasta a 2.5 m de altura. Los huevos son depositados en charcas temporales, presumiblemente formando una película flotante (Modo 1 de Duellman y Trueb, 1986). Es una especie muy fértil. Las seis hembras examinadas presentaron 1600-2850 (\bar{x} =2025) huevos de 1.2 mm, y el FTO=47.24, un valor muy alto. Todas las hembras examinadas presentaron CG=0. De nueve machos examinados entre Diciembre y Febrero, uno de Enero presentó CG=4 y dos del mismo mes, CG=1, y el resto todos CG=0.

Puestas realizadas la noche del 22-II-89, el día 24 por la mañana eran larvas móviles, pero aún en la cubierta gelatinosa. El 16-II-89 se encontraron muchos jóvenes recién metamorfoseados en las Charcas del Potrero.

Canto.-

La llamada de apareamiento es realizada por los machos a veces en grandes coros pero sin estructura social alguna. Se parece en estructura y sonido a la de S. rubra, pero es más

grave. En Puerto Almacén, el canto consiste en una nota grave, como un carraspeo, compuesta por 7-9 pulsos, con una duración media de 162 ms y emitida a un ritmo de 100 notas/minuto; la frecuencia dominante es de unos 850 Hz (De la Riva, 1993). (Fig. 4.35 C).

Distribución.-

Se encuentra en el E y centro del Brasil, desde Goiás y Bahía, a través de Minas Gerais, Matogrosso y Paraná hasta Río Grande do Sul; se distribuye además por la región chaqueña y, a través de todo Paraguay hacia el S, alcanza las provincias argentinas de Misiones, Entre Ríos y Corrientes; hacia el O, se extiende desde Formosa y Chaco hasta el piedemonte andino en las provincias de Jujuy, Salta y Tucumán (Lutz, 1973; Cei, 1980; Frost, 1985). En Bolivia ocupa gran parte de la región oriental y S del departamento de Santa Cruz, y las regiones chaqueñas de Chuquisaca y Tarija. Puerto Almacén debe de representar una de las localidades más norteñas para la especie en el país, ya que se puede considerar su presencia como una intromisión desde las cercanas zonas abiertas de la Chiquitania.

Comentarios.-

Presumiblemente es un insectívoro generalista. De cuatro estómagos examinados, dos estaban vacíos, uno contenía una araña de 13 mm y otro dos homópteros de 8.4 mm.

El aparato digestivo contenía nematodos.



Fig. 4.35 A. Scinax fuscovaria.

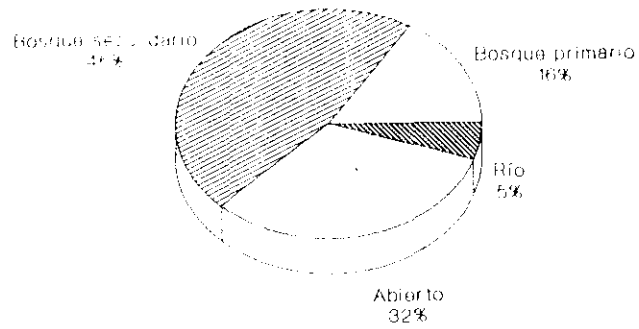


Figura 4. 35 B. Uso del macrohábitat en Scinax fuscovaria.

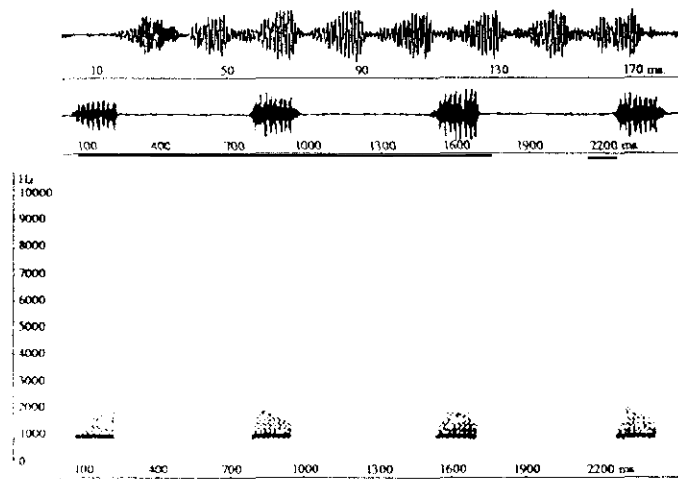


Figura 4. 35 C. Oscilograma y audioespectrograma de Scinax fuscovaria.

Scinax garbei (Miranda-Ribeiro, 1926)

Garbeana garbei Miranda-Ribeiro, 1926. Arq. Mus. Nac. Río de Janeiro, 27: 96

Scinax garbei Duellman y Wiens, 1992. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 151: 22

Ejemplares examinados: 27 (19/8)

Diagnosis y descripción.-

Se distingue de las otras especies de Scinax de Puerto Almacén por presentar un calcar en el talón y manchas amarillas o anaranjadas en la cara posterior del muslo. Scinax nebulosa es semejante, pero su calcar es muy pequeño y tiene sólo manchas negras en el muslo (Fig. 4.36 A).

Aspecto grácil. Piel dorsal lisa, con pequeñas pustulitas dispersas por todo el cuerpo; un pequeño calcar en el talón; piel ventral granular. Cabeza alargada, con hocico puntiagudo en vista dorsal, retrocediendo notablemente en vista de perfil; distancia entre narinas algo menos del doble que la distancia ojo - narina; tímpano algo mayor que la mitad del ojo, con ligero pliegue supratimpánico. Manos sin palmear; tubérculo metacarpal interno oval, largo, el externo dividido en tres; machos con callosidad nupcial blanquecina; tubérculos subarticulares redondeados, el penúltimo del cuarto dedo muy desarrollado; tubérculos supernumerarios abundantes, pequeños; discos adhesivos algo menores que el tímpano. Pie palmeado hasta algo menos del penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo; tubérculo metatarsal interno redondeado, ligeramente mayor que el externo; tubérculos subarticulares redondos, notables; tubérculos supernumerarios pequeños y escasos. Dorso gris o beige-dorado, con un triángulo invertido gris entre los ojos, y una raya oscura fina sobre el tímpano; patas barreadas difusamente de gris; caras posterior y anterior del muslo con manchas amarillentas y grises; partes inferiores crema sucio; machos con saco vocal gular crema salpicado de gris, de tamaño moderado. Medidas: 39.8/42.1.

Hábitat.-

Es una especie no muy exigente, y se halla en diferentes medios. Heyer (1976b), da un 83% en bosque primario y un 17% en secundario; Duellman (1978a), de 82 ejemplares halla sólo uno en bosque primario, y el resto más o menos por igual en áreas abiertas y en bosque secundario, en este caso reproduciéndose en charcas, donde los machos están a menos de 1.5 m de altura y a más o menos 1 m de la orilla. Dicho autor manifiesta que la especie se fué haciendo mas común a medida que el bosque era clareado. Hoogmoed (1979a), la considera una especie de espacios abiertos; Toft y Duellman (1979) la citan en bosque secundario y Aichinger (1991) en bosque secundario, borde de bosque y tierras cultivadas; Rodríguez (1992) la halla en bosque y en áreas abiertas. Utiliza para reproducirse lagos y charcas de bosque (Rodríguez y Cadle, 1990), así como corrientes temporales y charcas en borde de bosque (Aichinger, 1987). En Puerto Almacén, S. garbei se encontró en bosque primario el 12%, en secundario el 78.7% y

en orilla del río el 9% (n=33), lo que confirma la preferencia ya citada por el bosque secundario (Fig. 4.36 B). En la orilla fluvial apareció tardíamente y los registros (sólo tres), se deben a ejemplares aislados; la especie no se reproduce en el río. El lugar donde resultó más común fueron el Curichi Grande (33.3% de las observaciones; detectada allí el 68.7% de las visitas al lugar; n=16) y en el Curichi del Capibara (45.4% de las observaciones; 29.4% de las visitas; n=51), donde se detectaron hasta cuatro machos en 35 m de transecto lineal. Aichinger (1987) cita agrupaciones de más de cinco machos. En el Curichi Grande, llegaron a verse cuatro machos y una hembra en 1 m² de superficie, pero estas pequeñas agrupaciones se disponen muy irregularmente en el entorno. Scinax garbei se coloca sobre todo en marañas vegetales (37.9%; n=29) y Heliconia (37.9%), y en ellos utiliza preferentemente las hojas (53.6%; n=28), seguido de ramas primarias o secundarias (35.7%) y raramente el tronco o tallo (10.7%); este resultado contrasta con el indicado por Heyer (1977) y Duellman y Salas (1991), que apunta a que S. garbei se ubica preferentemente en troncos de árboles y arbustos, aunque sí hemos observado lo indicado por Heyer (1977) y Duellman (1978a) respecto a la costumbre de la especie de colocarse cabeza abajo, medio oculta por la vegetación, carácter que ha sido considerado como una posible sinapomorfía del grupo rostrata (Duellman y Wiens, 1992). Las plantas utilizadas, de una altura de 1.0-2.5 m (\bar{x} =1.71; n=7), se ubican sobre todo en la orilla (55.1%; n=29), seguido de en tierra (31.0%) y más raramente en el agua (13.8%); en el primer caso, la distancia media a la orilla es de 0.95 m (n=7), lo que coincide con lo indicado por Duellman (1978a). La altura a que se sitúan los ejemplares es de 0.2-2.2 m (\bar{x} =1.0; n=29).

Como ya se ha dicho, es una especie bastante escondediza, que pese a no estar muy metida en la vegetación, suele buscar estar cubierta por alguna hoja, haciéndose así difícil de descubrir.

Ciclo temporal y reproducción.-

Se trata de una especie nocturna (Duellman, 1978a; Aichinger, 1987; Rodríguez y Cadle, 1990; Duellman y Salas, 1991; Rodríguez, 1992). Heyer (1977) indica haberla visto de día, cabeza abajo sobre troncos a 20 cm del suelo; probablemente, se trataba sin embargo de ejemplares en reposo, no activos. En Santa Cecilia, se muestra activa todo el año y con reproducción seguramente continua (Duellman, 1978a), pero en Panguana se halla activa seis meses, reproduciéndose sólo en la estación húmeda (Aichinger, 1987). Crump (1974) indica que para reproducirse necesita que las charcas temporales tengan al menos 60 cm de profundidad. Desde luego, no se muestra como un reproductor explosivo. En Puerto Almacén empieza relativamente tarde su actividad, aunque se mantiene luego de modo más o menos continuo. El primer año empezaron los cantos el 30-I y acabaron el 29-III; el segundo año, empezaron el 13-XII y siguieron al menos hasta la segunda semana de Abril. El hecho de que el segundo año se detectase la especie un mes y medio antes que el primero, se debe en parte a que

el primer año no se había descubierto el Curichi Grande, en el que como se ha dicho, S. garbei era común. Pero también es cierto que el segundo año, se encontraron en el Curichi del Capibara ya desde el día 27-XII, o sea, un mes antes que el año anterior en el mismo lugar. Es decir, que realmente hubo un adelanto considerable en el inicio de la actividad reproductora de un año respecto a otro, y de nuevo debe ser un reflejo de la diferente distribución de las precipitaciones en ambos, lo que se tradujo en que los enclaves de reproducción se llenaron de agua mucho antes.

Se hallaron hembras con huevos el primer año entre el 30-I y el 8-II (no se observaron amplexus) y el segundo del 31-I al 5-IV, con amplexus observados los días 7-III y 16-III, a 20 cm sobre el agua. Los huevos son puestos en forma de película flotante (modo 1 de Duellman y Trueb, 1986). Es posible que en esta especie se dé el fenómeno de los machos satélites, por cuanto aparecen grupos de machos próximos entre sí, algunos de ellos silentes.

Se examinaron las gónadas de ocho hembras, que mostraron entre 240-950 (\bar{x} =708.7) huevos de 1.4 mm, dando un FTO=25.6. Este valor es algo superior al dado por Crump (1974) y Duellman (1978a), de un número de huevos de 280-793 (\bar{x} =551; n=21) y FTO=19.7; de puestas realizadas en laboratorio, dichos autores obtuvieron 445-905 (\bar{x} =727; n=18) huevos (FTO=26.4), valores mucho más próximos a los obtenidos en Puerto Almacén. Hay más datos a cerca de la fertilidad en S. garbei; Crump y Kaplan (1979) dan puestas de 544-880 (\bar{x} =695.6; n=5; FTO=19.1); Crump (1981), de 280-1138 (\bar{x} =647.2; n=45; FTO= 23.1); por último, Aichinger (1985) da puestas de un número medio de 810 huevos (n=4; FTO=18.4). Estos valores de FTO tan bajos se deben a que las hembras de Puerto Almacén no alcanzan un tamaño tan grande como las de otras regiones, como el piedemonte andino en Perú (38.7 mm en promedio, frente a los 43.0 mm dados por Aichinger, 1985). Todas las hembras examinadas en Puerto Almacén carecían de cuerpos grasos y los machos presentaron a lo largo de la estación valores entre 0-5, de modo errático y sin tendencias temporales claras.

Respecto a la duración del desarrollo, Crump (1974) y Duellman (1978a) dan un período de eclosión de 55-79 horas, y hallan larvas de Marzo a Agosto.

Canto.-

El canto de esta especie ha sido analizado en diversas ocasiones (Duellman, 1970a; Duellman, 1972; Duellman, 1978a; Duellman y Pyles, 1983; Zimmermann, 1983). Los machos no forman coros, pero interacciones sonoras se pueden producir entre 2 ó 3 ejemplares cantando próximos. La llamada consiste en una larga nota pulsada, grave, precedida o no de alguna nota corta más aguda. Tiene una duración de 295-1469 ms, con 53-57 pulsos/s, y una frecuencia dominante de 3453-3958 Hz (Fig. 4.36 C). Estos valores discrepan en parte de los hallados para la Amazonia ecuatoriana por los autores antes mencionados: S. garbei es una especie bastante

variable y las diferencias encontradas en sus cantos a lo largo de su área de distribución, podrían tener algún significado taxonómico.

Distribución.-

Se encuentra en la Cuenca Amazónica central y occidental, en Brasil, Colombia, Ecuador, Perú (Frost, 1985) y N de Bolivia, donde presumiblemente se distribuye por toda la región amazónica hasta la latitud de Buenavista (De la Riva, 1990b).

Comentarios.-

Duellman (1978a) examina 23 estómagos, y halla ortópteros en el 70%, arañas en el 30% y dípteros y larvas de coleópteros en el 4%. En Puerto Almacén examinamos el contenido de cuatro estómagos, de los cuales uno estaba vacío, y los otros mostraron entre los tres, una hormiga, un homóptero, un coleóptero de 7.5 mm y cuatro arañas de más de 3 mm. Parece ser que S. garbei consume arañas en proporciones más altas que otras especies de ranas de la zona.

Se hallaron parásitos intestinales.



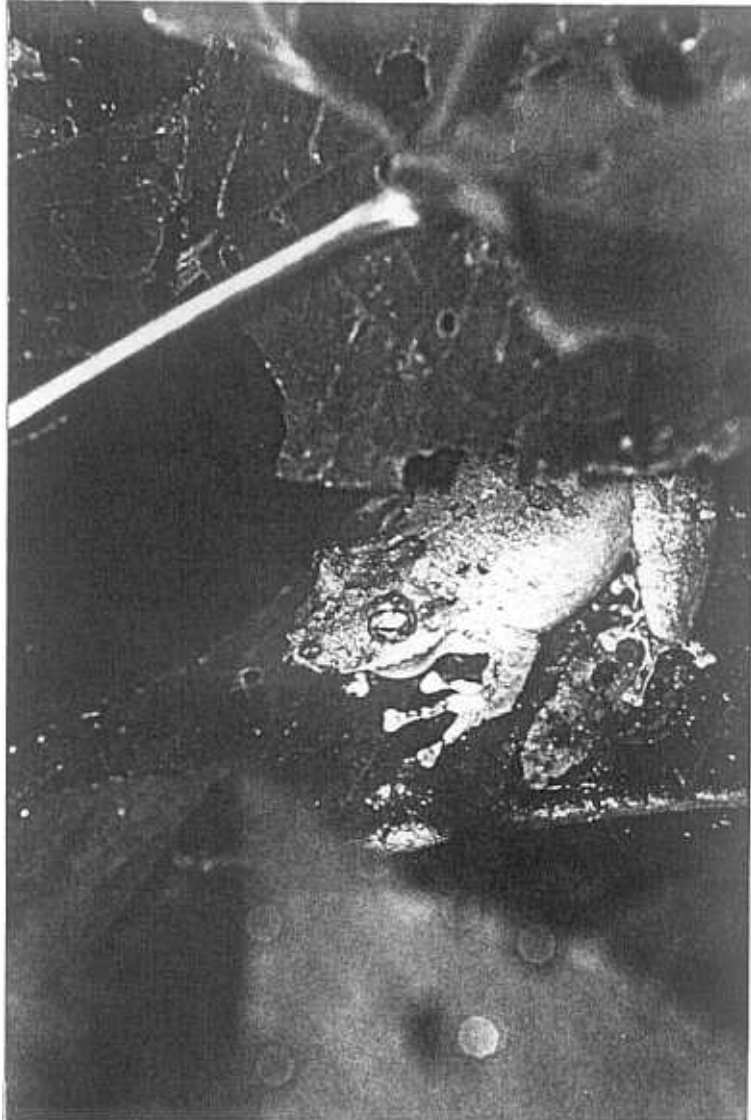


Fig. 4.36 A. Macho de Scinax garbei.

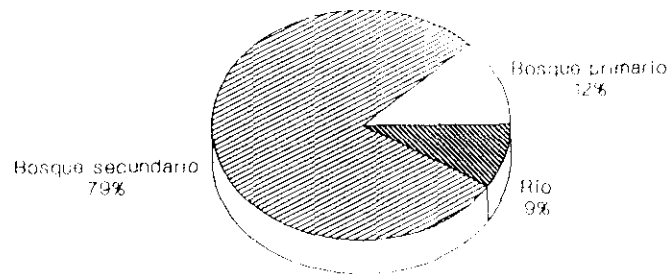


Figura 4. 36 B. Uso del macrohábitat en Scinax garbei.

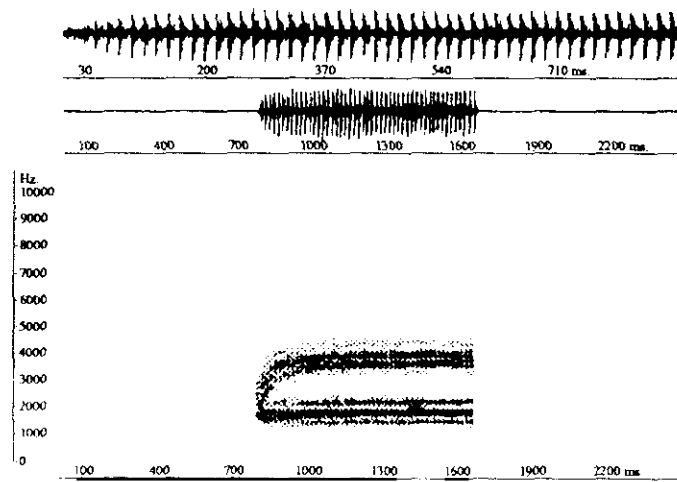


Figura 4. 36 C. Oscilograma y audioespectrograma de Scinax garbei.

Scinax nebulosa (Spix, 1824)

Hyla nebulosa Spix, 1824. Spec. Nov. Testud. Ran. Brasil: 30

Scinax nebulosa Duellman y Wiens, 1992. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 151: 23

Ejemplares examinados: 25 (23/2)

Diagnosis y descripción.-

Una Scinax pequeña, con cabeza alargada, y aplanada, extremo del hocico prominente y un minúsculo calcar en el talón; se distingue de S. garbei sobre todo por carecer de manchas anaranjadas o amarillas en el muslo (Fig. 37 A).

Especie pequeña y más bien grácil. Piel dorsal ligeramente rugosa, con pequeñas pustulitas dispersas; un pequeño calcar en el talón; piel ventral rugosa. Cabeza alargada, con hocico apuntado en vista dorsal y lateral; distancia entre narinas algo mayor que la mitad que la distancia ojo - narina; tímpano algo mayor que la mitad del diámetro del ojo; un ligero pliegue supratimpánico. Manos sin palmear; tubérculo metacarpal interno ovalado, el externo dividido en tres; tubérculos subarticulares simples, el penúltimo del cuarto dedo más desarrollado; tubérculos supernumerarios pequeños, escasos; discos adhesivos aproximadamente la mitad del tamaño del tímpano. Pie palmeado hasta algo menos del penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo; tubérculo metatarsal interno pequeño, redondo, el externo menor y también redondo; tubérculos subarticulares redondos, notables; tubérculos supernumerarios escasos y poco conspicuos. Dorso pardo o gris, con un triángulo o trapecio oscuro invertido entre los ojos, bordeado o no completamente por una línea crema; mancha oscura irregular en el centro del dorso, otra sobre la axila, y otras dispersas en partes superiores y labios; miembros difusamente barreados. Caras anterior y posterior del muslo con manchas oscuras y gris claro, irregulares; partes inferiores crema sucio; garganta con saco vocal pequeño en los machos, difusamente manchado de gris. Medidas: 29.5/36.0.

Hábitat.-

Se trata de una especie fundamentalmente de áreas abiertas. Crump (1971) la encuentra moderadamente común en tierra firme, común en la varzea, moderadamente común en el igapó, y abundante en borde de bosque y espacios abiertos, especialmente en áreas herbáceas húmedas y vegetación baja, de donde se desplazaría también a las charcas para reproducirse. Duellman (1972) da como hábitat las charcas en borde de bosque. Hödl (1977) la encuentra en orilla fluvial, en la zona de transición entre formaciones de Paspalum y el bosque inundado; Hoogmoed (1979a) la cita como de espacios abiertos y borde de bosque. Lescure (1986a) la cita en pantanos, en vegetación baja. En Puerto Almacén, S. nebulosa se encuentra muy raramente en bosque primario (0.6%), raramente en secundario (20.9%), y sobre todo está en la orilla del río (78.4%; n=148) (Fig. 4.37 B); las cifras de bosque secundario corresponden en un 16.9% al

Curichi del Capibara, que como hemos comentado en otros casos, se puede considerar a efectos de algunas especies como un área abierta, y muy influenciada por el río; en éste, su presencia es muy constante (80% de las visitas realizadas; n=145). Es una especie que a juzgar por su porcentaje de registro respecto a otras especies (5.24%), parece de las más abundantes, pero en realidad esta cifra está magnificada por el gran número de visitas realizadas al río respecto a otros medios (28.71%) y la citada constancia de la especie en ese hábitat. Por el contrario, es una especie sólo moderadamente común. Se contaron, la vez que más, ocho ejemplares en 170 m de orilla fluvial, pero quizá las mayores concentraciones se daban en el Curichi del Capibara, donde su aparición es muy tardía. Crump (1971) indica agrupaciones de hasta diez machos.

A nivel de microhábitat, S. nebulosa se ubica sobre todo en plantas y hierbas palustres (41.6%; n=12), seguido de arbolillos (25%), Heliconia (16.6%) y marañas vegetales (16.6%), y el lugar preferido son las hojas (66.6%), seguido de tallos y ramas (33.35). Las plantas se encuentran sobre todo en la orilla (50%; n=12), seguido del agua (33.3%) y tierra (16.6%), y cuando están en agua, la distancia media a la orilla es de 1.6 m (n=3). La altura de las plantas elegidas es de 1.2-3.0 m (\bar{x} =1.9; n=5), y en ellas las ranas se sitúan a 0.2-1.6 m (\bar{x} =0.9; n=12). Es una especie conspicua por su canto, pero no muy fácil de ver.

Ciclo temporal y reproducción.-

Es de costumbres nocturnas; los machos cantan durante gran parte de la noche, y parece ser que las noches luminosas les estimulan. Crump (1971) la encuentra activa al menos de Enero a Julio, y observa actividad sexual y larvas de Marzo a Julio, y Hödl (1977), dice que en Manaus se reproduce de Mayo a Agosto. En Puerto Almacén, se muestra activa a lo largo de toda la estación húmeda, sin que podamos precisar cuándo no lo está. Así, siempre se detectó desde el primer día de llegada, al principio de cada período de estudio, hasta el final. Al principio sólo se halla en el río, y en los demás enclaves, ya más entrada la estación. Ignoramos si se reproducirá en plena época seca, pero probablemente no. Desde luego, la actividad, aunque continuada, es más intensa en mitad de la estación húmeda. Las hembras parecen bastante escasas. Se encontraron sólo dos hembras con huevos, el 30-I-88 y el 14-II-88; una de ellas fué el único ejemplar de la especie hallado en la Charca del Bosque; nunca se observaron amplexus. Parece reproducirse dejando una película flotante de huevos en ríos y charcas temporales (Modos 1 y 2 de Duellman y Trueb, 1986); Crump (1971) indica que se reproduce igual en charcas grandes o pequeñas, profundas o someras. Los únicos datos publicados sobre la fertilidad de la especie son los de Hödl (1990), quien da un número medio de huevos de 527 (de 1.0 mm de diámetro) (n=5), para hembras con un tamaño medio de 32 mm, con lo que el FTO=16.46, valor muy semejante al de las dos hembras de Puerto Almacén, que contuvieron una 400 y otra 600 huevos de 1.1 mm de diámetro (\bar{x} =500), con lo que el FTO=15.9. La hembra del 30-I-88 tenía CG=0, y la del 14-II, CG=3. Los machos variaron entre 0 y 6, con

una clara tendencia al aumento del volumen de los cuerpos grasos a medida que avanza la estación húmeda, para ir luego disminuyendo hasta desaparecer al final de la estación seca.

No hay datos sobre larvas, desarrollo y reclutamiento.

Canto.-

Como ya fue indicado por Hödl (1977), los machos cantan frecuentemente cabeza abajo, como también hemos podido constatar en Puerto Almacén. También este autor manifiesta que el canto es emitido a largos intervalos de tiempo. Sólo en algunas ocasiones en que algunos machos interactuaban, se pudo escuchar el canto en Puerto Almacén de un modo bastante continuo, pero efectivamente, lo normal es que transcurran a veces varios minutos entre llamada y llamada. El canto ha sido descrito por Duellman (1972), Hödl (1977) y Duellman y Pyles (1983), siempre bajo el nombre de Hyla egleri. En ningún caso los datos proporcionados por dichos autores son concordantes con los registrados en Puerto Almacén. La llamada consiste en una nota formada por 11-17 pulsos, con una duración media de 240 ms, una tasa media de repetición de pulsos de 55.6 pulsos/s, frecuencia fundamental de 2374 Hz, y dominante de 2867 Hz (Fig. 4.37 C). De un modo general, estos datos concuerdan con los de Duellman (1972) y Duellman y Pyles (1983) en lo referente a la tasa de repetición de pulsos dada por estos autores (58 y 60, respectivamente), pero difieren en casi todos los demás parámetros, y tampoco están de acuerdo con los de Hödl (1977), quien manifiesta que hay dos tipos de notas en cada llamada. No obstante, creemos que dichas diferencias deben de responder más a distintas formas de grabar y analizar determinados sectores de los cantos, que a diferencias taxonómicas reales entre las poblaciones estudiadas.

Distribución.-

Es una especie propia de la mitad oriental de la Cuenca Amazónica, desde el sur de Venezuela y las Guayanas hasta Alagoas en el NE de Brasil, Rôndonia, Mato Grosso, Amazonia Central y NE de Bolivia. Aquí sólo se conoce de Puerto Almacén (De la Riva, 1990,b), localidad que debe de constituir una de las más sureñas en que se halle la especie, que probablemente sólo ocupa el N del departamento de Santa Cruz, y quizá el oriente de Beni y Pando.

Comentarios.-

El único estómago examinado contenía una araña. Posiblemente, las arañas, como en el caso de S. garbei (ambas especies del grupo rostrata y con similar morfología), constituyan una parte importante de su dieta.

No se hallaron parásitos.



Fig. 4.37 A. Scinax nebulosa

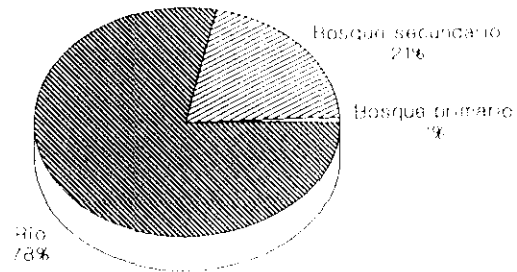


Figura 4. 37 B. Uso del macrohábitat en Scinax nebulosa.

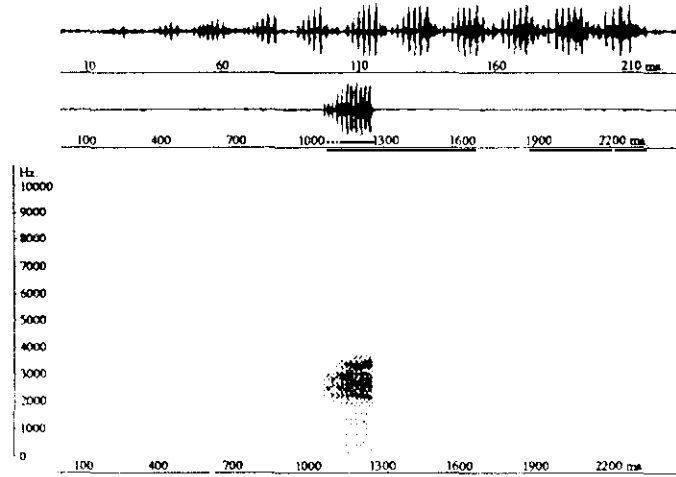


Figura 4. 37 C. Oscilograma y audioespectrograma de Scinax nebulosa.

Scinax rubra (Laurenti, 1768)

Hyla rubra Laurenti, 1768. Synops. Rept.: 5

Scinax rubra Duellman y Wiens, 1992. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 151; 23

Ejemplares examinados: 45 (20/25)

Comentarios taxonómicos.-

Scinax rubra es hoy por hoy una especie con una distribución muy vasta, desde el E de Panamá al S de Bolivia, a través de toda la Cuenca Amazónica y Guayanas. Presenta una gran variabilidad interpoblacional en talla, diseño, coloración e incluso llamada de apareamiento, siendo una de las especies taxonómicamente más problemáticas dentro de los hílidos neotropicales. Aquí consideraremos como S. rubra todo lo así denominado hasta la fecha, pero es seguro que determinadas poblaciones cambiarán su estatus taxonómico cuando una revisión del género o del grupo rubra sea llevada a cabo.

Diagnos y descripción.-

Es una especie semejante a S. fuscovaria, de la que se distingue por su menor tamaño y por tener a menudo dos bandas dorsales irregulares de color pardo oscuro, a veces con forma de "X". De S. chiquitana se distingue por poseer siempre algo de diseño dorsal y presentar manchas amarillas o anaranjadas en el muslo (Fig. 4.38 A).

Tamaño mediano, aspecto moderadamente grácil. Piel dorsal finamente rugosa, ventral rugosa; un pliegue dérmico pectoral. Cabeza más larga que ancha, con hocico ligeramente apuntado en vista dorsal, retrocediendo en vista lateral; narinas separadas por una distancia algo mayor que la mitad de la distancia ojo - narina; tímpano algo menor que el ojo; pliegue supratimpánico poco conspicuo. Mano sin palmear; tubérculo metacarpal interno ovalado, externo mayor, ligeramente bifido; tubérculos subarticulares redondeados; tubérculos supernumerarios escasos, poco conspicuos; discos adhesivos algo menores que el tímpano. Pie palmeado casi hasta el penúltimo tubérculo subarticular del cuarto dedo; tubérculo metatarsal interno ligeramente ovalado, el externo menor, redondo; tubérculos subarticulares redondos; tubérculos supernumerarios escasos y poco conspicuos. Partes superiores amarillentas o beige, normalmente con dos bandas oscuras laterodorsales difusas, y otras dos manchas en el centro del dorso, con forma de "X" abierta; caras anterior y posterior del muslo con manchas amarillentas o anaranjadas englobadas en manchas pardo claro; partes inferiores amarillentas; machos con saco gular pequeño, amarillo. Medidas: 36.1/43.6.

Hábitat.-

Se ha señalado repetidamente la preferencia de S. rubra por las áreas abiertas y el medio antrópico en general, desde tierras de labor a la proximidad de construcciones; de hecho, la

alteración del medio parece favorecer a la especie (Duellman, 1978a; Aichinger, 1991); sin embargo, también muchos autores la citan en medio forestal. Campbell (1971) halla la especie en Panamá en charcas junto a borde de bosque, a 30-90 cm en los troncos; Crump (1971) la encuentra rara en tierra firme, común en la varzea y el igapó, y abundante en áreas abiertas y borde de bosque, en el suelo y vegetación bajos. Heyer (1976b) da un 1% de presencia en bosque primario, 2% en secundario y 97% en áreas abiertas. Staton y Dixon (1977) señalan su presencia en charcas en borde de bosque y en medio antrópico, sobre árboles y arbustos y en suelo; Duellman (1978a) no la encuentra en bosque primario, y halla un 42% en secundario y un 58% en áreas abiertas, normalmente en vegetación a menos de 1.5 m, pero a veces en el suelo; Hoogmoed (1979a) la considera una especie de áreas abiertas en gran parte de su distribución; Rivero-Blanco y Dixon (1979), la hallan en Venezuela en bosque seco tropical; Hoogmoed y Gorzula (1979) la encuentran en bromelias terrestres, en bosque primario, e indican que en áreas abiertas sólo se halla en las proximidades de medios humanizados; Toft y Duellman (1979), señalan su presencia en claros de bosque, a menos de 1.5 m de altura; Fugler (1986) la encuentra en bosque secundario y orilla de lago; Hoogmoed (1990) indica su presencia en bosque secundario en Perseverancia (así como en las áreas abiertas aledañas a la pista de aterrizaje); Rodríguez y Cadle (1990) señalan que es una especie arbórea de bosque primario; Aichinger (1991), la encuentra en bosque primario, secundario, borde de bosque y tierras cultivadas; Duellman y Salas (1991) indican que se halla en arbustos por debajo de 1.5 m, pero también en el suelo y habitaciones humanas; por último, Rodríguez (1992) la encuentra en bosque primario y zonas abiertas. Como vemos, de la bibliografía se desprende que S. rubra es una especie ecléctica a todos los niveles de ocupación espacial. En Puerto Almacén, se encontró un 24.5% en bosque primario, un 48.5% en secundario, un 16.5% en espacios abiertos y un 10.3% en la orilla fluvial (sólo al principio de la estación lluviosa) (n=106) (Fig. 4.38 B). Donde más frecuentemente se encontró fué en la Charca del Bosque, con un 19.8%, de presencia (45.6% de todas las visitas al lugar; n=46), aunque la mayor concentración contabilizada se produjo en las Charcas del Potrero, con 27 ejemplares en 125 m de transecto. Aichinger (1987) la encuentra reproduciéndose en concentraciones de más de 50 machos. Este autor indica que S. rubra prefiere las charcas temporales, aunque al principio de la reproducción se la ve en pequeño número en charcas y corrientes permanentes. En Puerto Almacén, los primeros ejemplares siempre se vieron en orilla fluvial y Charcos del Arroyo, de donde desaparecía al empezar a correr el agua. Es una especie bastante común, con un 3.75% de los registros totales. Scinax rubra utiliza como soporte variados tipos de vegetación, destacando matas y matorrales (43%; n=79), árboles y arbolillos (26.6%), marañas vegetales (19%) y palmeras (7.6%). No tienen preferencias especiales en cuanto a selección dentro de las plantas; el 32.4% se halló en hojas, el 28.6% en ramas secundarias, el 24.6% en troncos y el 14.3% en ramas primarias (n=77). Las plantas utilizadas estaban enraizadas normalmente en tierra

(55.7%), o en la orilla (77.9), más raramente en el agua (6.3%) (n=79), y su altura varió entre 0.6-5.0 m, con un promedio de 2.75 m (n=49). En ellas, las ranas se sitúan a 0.1-2.4 m (\bar{x} =1.3; n=79).

Es una especie conspicua en grandes concentraciones, pero tiende a ocultarse bastante hacia el centro de la vegetación cuando hay pocos ejemplares, haciéndose así difícil de ver, como ha sido notado también por Bourne (1992).

Ciclo temporal y reproducción.-

Se trata de una especie nocturna (Aichinger, 1987; Duellman, 1990; Rodriguez y Cadle, 1990; Duellman y Salas, 1991; Rodriguez, 1992). Sin embargo, en Puerto Almacén hemos observado que en días de fuertes lluvias puede mostrarse activa de día, sobre todo por la tarde tras llenarse súbitamente las charcas, o a la mañana siguiente tras una noche de intensa actividad reproductora. Esto último se debe además a ser una especie que, contrariamente a muchas otras, retrasa mucho el momento de los amplexus y puestas, que no se producen hasta altas horas de la noche. Así, por ejemplo, la noche del 14-XII-88, a las 23.00, no se encontró en la Charca del Bosque a esta especie, aunque otras mostraban gran actividad; a las 03.00 era en cambio la especie dominante en cuanto a vocalizaciones, y a las 04:20 dominaba ya por completo sobre todas las demás, con parejas en amplexus; a las 05:30, totalmente de día estaban todos los ejemplares aún activos en la charca y sus inmediaciones. Igualmente, el día 10-III-89, en el mismo lugar, cantaban aún a las 06:00 de la mañana, y se las veía abundantes saliendo de la charca, presentando un color pardo oscuro diferente al amarillo que muestran por la noche.

Campbell (1971) dice que en Panamá se reproduce hasta Junio, época en la que encuentra recién metamorfoseados. Crump (1971) la halla activa de Enero a Julio, con reproducción de Enero a Abril. Duellman (1978a) la cita como activa durante todo el año en Santa Cecilia; en Perú, Toft y Duellman (1979) la registran en la estación húmeda, al igual que Aichinger (1987), que da ocho meses de actividad centrados en la estación húmeda. Fugler (1986), ya en Bolivia, las halla activas de Septiembre a Diciembre. En Ecuador, *S. rubra* es una especie oportunista que se reproduce tras fuertes lluvias durante todo el año, y que canta todas las noches excepto las más secas y luminosas (Crump, 1974; Duellman, 1978a). En cambio, en Puerto Almacén, al igual que en Guyana, donde tiene dos estaciones reproductivas totalizando seis meses (Bourne, 1992), se puede considerar una reproductora explosiva, que normalmente sólo canta y se reproduce tras copiosas precipitaciones, y sólo durante un período de 4-5 meses. El primer año se oyeron los cantos del 2-X al 29-III (aunque se vieron ejemplares hasta el 7-IV), y el segundo año, del 21-XI al 28-III. Las hembras parecen bastante abundantes en comparación con otras especies. Sin embargo Bourne (1992) indica en Guyana una razón de sexos a favor de los machos de 17:1 \pm 9:1. Se encontraron hembras grávidas en el primer año entre la primera semana de Enero y la última de Febrero, y el segundo año, del 1-XII al 12-I, pero esto no refleja

la realidad de la especie, sino la de los ejemplares colectados, ya que al ser las hembras tan comunes, no se colectaron, ni mucho menos, todas las que se observaron. Duellman (1978a), halla hembras grávidas todos los meses salvo Agosto y Diciembre; Hoogmoed y Gorzula (1979), de Abril a Junio, y Fugler (1986), en Octubre, Noviembre y Diciembre. Como los amplexus se producen a altas horas de la noche, no se observaron muchos; tan sólo dos días, el 27-I-88 y el 10-XII-88. Las puestas son abandonadas en las charcas en forma de película flotante (modo 1 de Duellman y Trueb, 1986). Sin embargo Bourne (1992) indica que durante el amplexus, que tiene una duración de 2-6 horas, las hembras van dejando sucesivas puestas de 20-40 huevos, enredadas entre la vegetación sumergida y de la superficie, hasta totalizar 121-337 huevos. Esta cifra tan baja y el pequeño tamaño de los ejemplares de Guyana (hembras, 31.4-2.7 mm; machos 27.7-2.4 mm), junto a la ya comentada variabilidad de S. rubra a lo largo de su extensa área de distribución, pueden hacer pensar que no se trata de la misma especie. El mismo autor describe por primera vez para un anuro un comportamiento reproductor basado en la formación de "leks" (agrupaciones de machos para atraer a las hembras, pero en las que el macho sólo aporta su dotación genética, sin cuidado parental paterno ni elección de la hembra por parte del macho, y sin ofrecer un lugar de reproducción in situ). Asimismo, Bourne (1992) indica la presencia en la especie de machos satélites, con un 7% de éxito en el apareamiento.

La fertilidad de S. rubra es bastante alta; las cifras dadas por Bourne (1992) son las más bajas dadas para la especie. Crump (1974), da un número de huevos de, 1.5 mm, de 315-960 (\bar{x} =591; n=66), con un FTO=22.4, y de puestas obtenidas en laboratorio, un número de 620-807 (\bar{x} =738; n=4) con un FTO=28.0; otros datos son 440-780 huevos (\bar{x} =642.6) y FTO=23.9. Duellman (1978a), da un número de huevos de 68-960 (\bar{x} =521; n= 66), y un FTO=19.8. Crump y Kaplan (1979), dan un número de huevos, de 1.4 mm, de 564-726 (\bar{x} =647.5; n=3), y un FTO=22.2. Aichinger (1985), da un número medio de 1170 huevos (n=10) de 1.0 mm, con un FTO=30.0. En Puerto Almacén se examinaron las gónadas de 25 hembras, de las que 19 presentaron huevos maduros, de 1.1 mm en número de 950-2450 (\bar{x} =1735.5), valor mucho más alto que los registrados por los autores anteriores. Así, el FTO=47.2, mucho mayor a pesar de que el tamaño de huevo obtenido en Puerto Almacén es menor que el citado por dichos autores. Probablemente esta cifra tan superior guarda relación con un período reproductor más comprimido, en que se producen menos puestas pero más copiosas, como parece pasar también en otras especies. Todos los ejemplares examinados, tanto machos como hembras, presentaron CG=0, excepto un macho del 7-IX-87, con CG=4.

La eclosión se produce entre 48-55 horas después de la puesta, y las larvas miden entonces 4.5-5.0 mm (Crump, 1974; Duellman, 1978a). Campbell (1971) encuentra en Panamá jóvenes recién metamorfoseados en Junio, y Crump (1971) larvas y jóvenes entre Abril y Julio. Bourne (1992) da un tiempo de eclosión de 28-32 horas y 32-65 días hasta completar la metamorfosis. En Puerto Almacén se halló un juvenil de 2.8 mm el 7-IV-88, y jóvenes recién

metamorfosados atribuibles a esta especie eran abundantes en las charcas del Potrero el 16-II-89.

Canto.-

Los machos emiten sus llamadas desde vegetación baja. Crump (1971) indica que se sitúan a 20 cm del agua, pero que si canta otra especie semejante, cantan más alto. Parece que sufre la interferencia de otros cantos, de modo que en general, si hay gran actividad y ruido procedente de otras especies, S. rubra puede estar presente en la misma charca pero sin cantar, lo que explicaría el citado retraso horario de su reproducción respecto a otras especies. El canto consiste en una nota pulsada corta y ronca, muy semejante a la de S. fuscovaria pero no tan grave, y que puede ir precedida de algunas notas más cortas.

El canto ha sido descrito por Rivero (1969b) en Venezuela, Campbell (1971) en Panamá, Duellman (1978a) en Ecuador y Schlüter (1979) en Perú. En Puerto Almacén encontramos dos tipos de notas, la más larga de las cuales consta de 10-14 pulsos, tiene una duración de 142-197 ms, una tasa de repetición de pulsos de 67-74 pulsos/s, y una frecuencia dominante de 2096 Hz; la nota corta dura sólo 24-34 ms, y su frecuencia fundamental es de 1865 Hz (Fig. 4.38 C).

En general, nuestros datos están de acuerdo con las descripciones de los citados autores, aunque siempre mostrando algunas diferencias que pueden tener significado taxonómico. En el caso de Rivero (1969b), las diferencias son tales que es imposible que se trate de la misma especie. De hecho, Rivero compara sus resultados para S. rubra (como Hyla rubra) con los obtenidos para S. x-signata, y nos inclinamos a creer que en realidad ambas especies están confundidas, pues los resultados obtenidos en Puerto Almacén concuerdan más con los de la segunda que con los de la primera.

Distribución.-

La distribución de S. rubra es muy amplia, alcanzando desde el E de Panamá, a través de la costa N de Sudamérica en Colombia, Venezuela y Guayanas, hasta el estado brasileño de Espírito Santo, así como toda la Cuenca Amazónica y las islas de Trinidad y Tobago y Santa Lucía. En Bolivia ocupa toda la región amazónica. Su presencia en Puerto Almacén es perfectamente comprensible, pero probablemente se haya visto favorecida por la colonización humana.

Comentarios.-

Es una especie insectívora generalista. Duellman (1978a), examina 25 estómagos, hallando ortópteros en el 40%, orugas en el 24%, polillas en el 20%, coleópteros en el 20% y dípteros en el 18%. De cuatro estómagos analizados en Puerto Almacén, dos estaban vacíos y uno contenía una araña de 4 mm. No se hallaron parásitos.

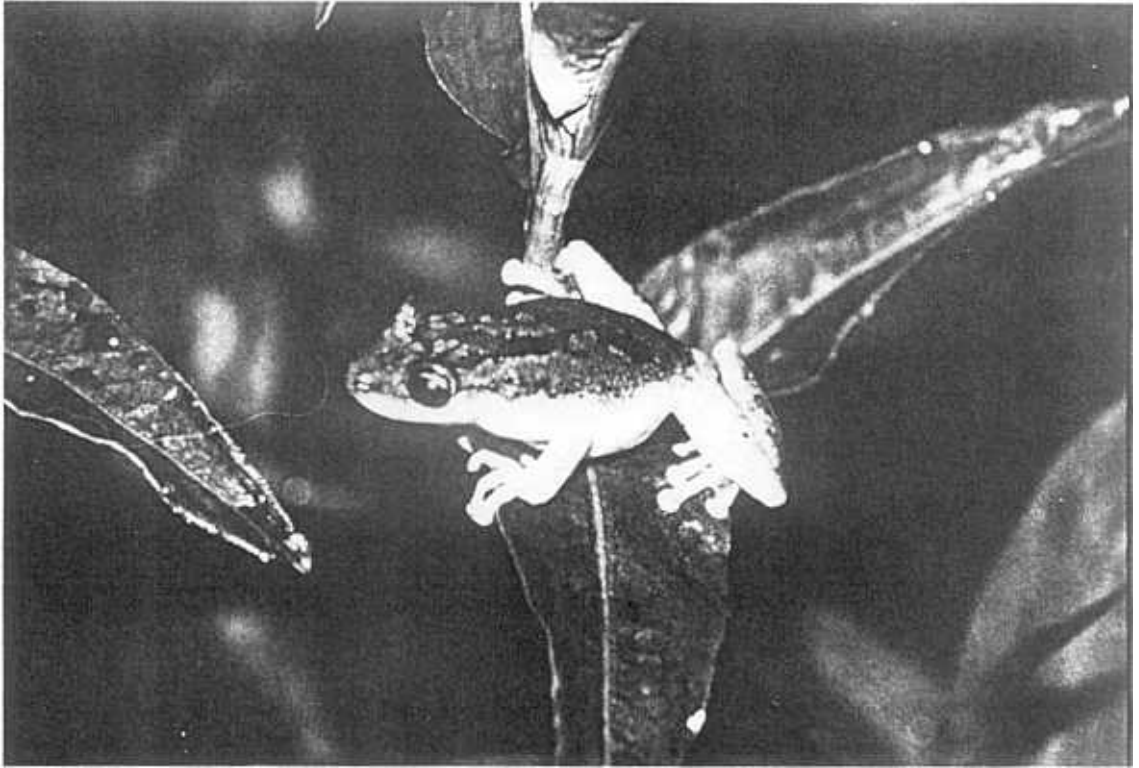


Fig. 4.38 A. Scinax rubra.

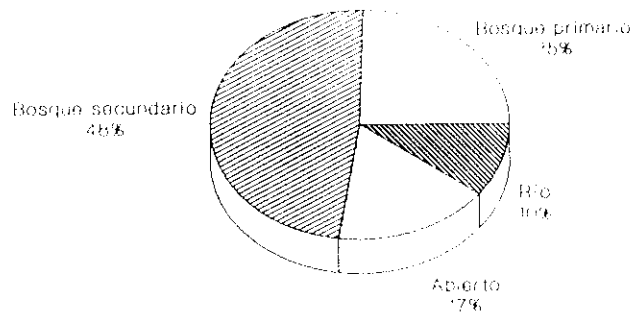


Figura 4. 38 B. Uso del macrohábitat en Scinax rubra.

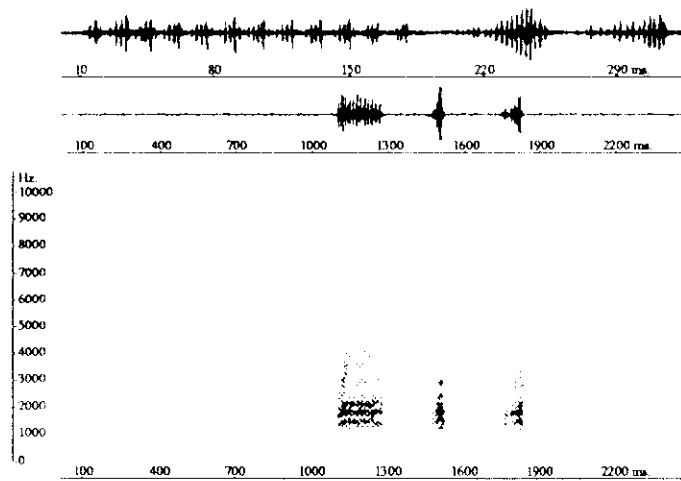


Figura 4. 38 C. Oscilograma y audioespectrograma de Scinax rubra.

Sphaenorhynchus lacteus (Daudin, 1802)

Hyla lactea Daudin, 1802. Hist. Nat. Rain. Gran Crap.: 20

Sphaenorhynchus lacteus Duellman y Lynch, 1981. J. Herpetol 15 (2): 238

Ejemplares examinados: 38 (31/7)

Diagnosis y descripción.-

Es la única especie del área con color verde translúcido, ojo pequeño, morro prominente y un gran saco gular muy dilatado en los machos (Fig. 4.39 A).

Cuerpo robusto. Piel dorsal muy finamente granular; piel ventral granular. Cabeza con perfil triangular en vista dorsal; hocico apuntado y retrocediendo mucho hacia el labio inferior en vista lateral; distancia entre narinas menor que distancia ojo - narina; ojo pequeño; tímpano poco conspicuo, menor que el ojo, con pliegue supratimpánico no muy marcado. Mano palmeada basalmente; tubérculo metacarpal interno ovalado, aplastado; tubérculo metacarpal externo dividido en tres, aplastado; tubérculos subarticulares aplastados, poco conspicuos; tubérculos supernumerarios pequeños y abundantes; pliegue dérmico en la cara externa del antebrazo, de la mano al codo. Pies casi completamente palmeados; tubérculo metatarsal interno delgado, ovalado; externo ausente; tubérculos subarticulares simples, pequeños, poco conspicuos; tubérculos supernumerarios abundantes, pequeños; un pliegue tarsal externo hasta el talón. Pliegue dérmico supraclavical. Partes superiores de color verde translúcido, las inferiores verde - azulado translúcidas; una raya difusa de color pardo claro del ojo al extremo del hocico; puede haber pequeños lunares oscuros sobre el dorso; los pliegues dérmicos de brazos, tarso y cloaca son de color blanco. Machos con un gran saco vocal gular, muy dilatado. Medidas: 37.0/42.4.

Hábitat.-

Parece una especie bastante ecléctica, hallándose tanto en bosque como en áreas abiertas, siempre que haya masas de agua con vegetación flotante o emergente; la querencia de la especie por la vegetación flotante es muy notable y ha sido múltiples veces señalada. Así Lutz y Kloss (1952) citan su presencia en hierbas flotantes en las orillas; Crump (1971) la encuentra común en borde de bosque y áreas abiertas, sobre vegetación baja; Heyer (1976b), encuentra un 45% en bosque primario, 0% en secundario y 55% en áreas abiertas, en vegetación flotante sobre charcas, bien en hierba o plantas del género Pistia; por su parte, Hódl (1977) lo encuentra en praderas flotantes, entre 2 y 10 cm de altura sobre tallos de Reussia y Paspalum; Duellman (1978a) indica su presencia sobre arbustos en borde de bosque; Hoogmoed (1979a) lo considera especie de sabana; Hoogmoed y Gorzula (1979) lo registran en lagunas y áreas inundadas con vegetación en sabanas, estando los machos en plantas de la orilla, entre 5-50 cm de altura; Rivero-Blanco y Dixon (1979) lo citan en bosque seco tropical; Fugler (1986) lo halla en orilla de lago; Lescure (1986a) lo cita en la banda costera de la Guayana Francesa, sobre plantas

flotantes de la especie Pistia stratiotes; Hoogmoed (1990) lo halla en praderas flotantes de ríos y lagunas en Perseverancia; Rodriguez y Cadle (1990) lo halla en bosque primario y lagos, sobre vegetación baja; Duellman y Salas (1991) lo registran en Cuzco Amazónico en bosque primario por debajo de 1.5 m de altura; por último, Rodriguez (1992), lo encuentra en bosque primario y lo describe como semiacuático.

En Puerto Almacén, S. lacteus mostró el mismo patrón de poca exigencia en cuanto a macrohábitat, y mucha respecto al microhábitat. Se halló en bosque primario el 35%, en secundario el 62.4% y en el río el 2.5% (n=80) (Fig. 4.39 B). El total de observaciones en bosque primario corresponde a la Charca del Bosque, y las de bosque secundario pertenecen en un 46.2% al Curichi del Capibara, primer lugar donde la especie aparecía, y donde mantenía su actividad más constante (72.5%, presente en el de las visitas al lugar; n=46). Su actividad aún parecía más alta en el menos visitado Curichi Grande (81.2%; n=16). En el río se observaron algunos escasos ejemplares un poco empezada ya la estación, cuando éste presentaba notables praderas flotantes que luego desaparecían al subir el nivel y aumentar la corriente; algún ejemplar se escuchó más tarde, aislado, por la orilla. Días antes de empezar la actividad, se oían machos aislados lejos del agua, en arbolillos en el bosque o en los potreros, y unos pocos días más tarde ya se reunían en los cuerpos de agua formados, siempre y cuando estos fueran a permanecer durante toda la estación. Es una especie bastante común, con un 2.83% de los registros totales.

A nivel de microhábitat, S. lacteus se halló en plantas palustres un 66.6%, en plantas flotantes un 25% y sobre Heliconia un 8.3% (n=24); los ejemplares sobre Heliconia eran hembras y se hallaban a una altura muy superior a la normal para la especie. Dentro de las plantas, los ejemplares se disponían sobre hojas (83.3%) y más raramente sobre tallos (16.6%; n= 24). Las plantas se hallaban en el agua casi siempre (87.5%), rara vez en la orilla (12.5%; n=24) y nunca en tierra. La distancia media a la orilla fué de 4.5 m (n=2). La altura de las plantas osciló entre 0-1.7 m (\bar{x} =0.53; n=19), y los animales se dispusieron a una altura de 0-1.6 m (\bar{x} =0.3; n=24). Es una especie conspicua por estar en lugares relativamente abiertos, pero su color verde la hace a veces difícil de descubrir en el entorno.

Ciclo temporal y reproducción.-

Se trata de una especie nocturna (Rodriguez y Cadle, 1990; Duellman y Salas, 1991; Rodriguez, 1992), aunque puede empezar a cantar tímidamente todavía con bastante luz, antes del anochecer. Su actividad reproductora es continua a lo largo de la estación lluviosa, cantando todas las noches. Crump (1971) halla activa la especie entre Febrero y Abril en Belém, y Hödl, de Diciembre a Julio (con hembras grávidas o amplexus de Enero a Mayo) en Manaus. En Puerto Almacén, la actividad comenzó el primer año el 27-XII y continuó al menos hasta la primera semana de Abril. La especie empieza su actividad con la estación lluviosa algo avanzada, cuando se empiezan a inundar las zonas que tendrán agua con permanencia suficiente como para

permitir el crecimiento de plantas acuáticas, y al parecer, la prolonga mientras tales enclaves conserven el agua, hasta bien entrada la época seca. Se observaron amplexus el primer año el 20-II, y el segundo, el 27-XII, el 25-I y el 16-III, y se hallaron hembras grávidas del 14-I al 20-III y del 13-XII al 16-III respectivamente. Durante el amplexus, machos y hembras se mueven sobre la vegetación flotante, y los huevos son depositados en masas dispersas en el agua, entre las plantas (modo 1 de Duellman y Trueb, 1986).

No hay muchos datos publicados sobre la fertilidad de S. lacteus. Duellman (1978a), halla una hembra de 48 mm con 550 huevos de 1.2 mm (FTO=13.8) y Hödl (1990), en cinco hembras halla un número medio de 478 huevos de 1.0 mm (FTO=10.4). En Puerto Almacén, examinamos las gónadas de cuatro hembras, que contuvieron 270-450 huevos (\bar{x} =350) de 1.3 mm (FTO=11.3), cifras como vemos no muy distintas a las de los citados autores.

El grado de desarrollo de cuerpos grasos es parecido al de H. bifurca, al tener las hembras CG=0 y los machos, valores variables entre 0 y 6, pero en general bastante altos y sin un patrón estacional claro.

No se dispone de datos sobre desarrollo y reclutamiento.

Canto.-

Los machos cantan inflando su enorme saco gular, que mantienen inflado entre emisión y emisión. El canto consiste en tres tipos de notas, una primera consistente en un chirrido corto y grave, seguido de un número variable de notas cortas y secas. La primera nota (A) es la más larga, con 83 ms, su frecuencia dominante es de 2049 Hz y consta de 9-12 pulsos. La segunda (B) dura 19 ms, su frecuencia dominante es de 2169 Hz y consta de 4-8 pulsos. Por último, la tercera nota (C) es la más corta, con sólo 13 ms, una frecuencia dominante de 1982 Hz, y 4-5 pulsos. La sucesión normal es A-B-C (tres últimas notas en la Fig. 4.39 C), pero en ocasiones la nota B puede ser repetida muchas veces seguidas, mientras que la A puede faltar. Hödl (1977) registra el canto de esta especie en Manaus, y sus datos concuerdan en general con lo aquí expuesto. Duellman (1978a) describe el canto de ejemplares de Guyana, con una frecuencia dominante de 1050-1230 Hz, bastante más baja que la de Puerto Almacén y Manaus.

Distribución.-

Se extiende por toda la cuenca Orinoco - Amazónica, Guayanas y Trinidad (Frost, 1985). En Bolivia se conoce de pocas localidades (De la Riva, 1990b), pero debe ocupar toda la región amazónica, hasta su límite con el cerrado por el E, y con el Chaco por el S (hemos encontrado la especie a la latitud de Santa Cruz de la Sierra en un área chaqueña, junto con fauna característica de éste medio). Su presencia en Puerto Almacén es por tanto esperable, aunque no se debe hallar mucho más hacia el E.

Comentarios.-

Duellman (1978a) y Rodriguez y Cadle (1990). indican que la dieta de S. lacteus es eminentemente mirmeecófaga. El examen de tres estómagos de Puerto Almacén lo confirma, al hallar en ellos un total de 16 hormigas (de entre 2.3 y 6.5 mm) y un homóptero de más de 2.5 mm

No se hallaron parásitos.

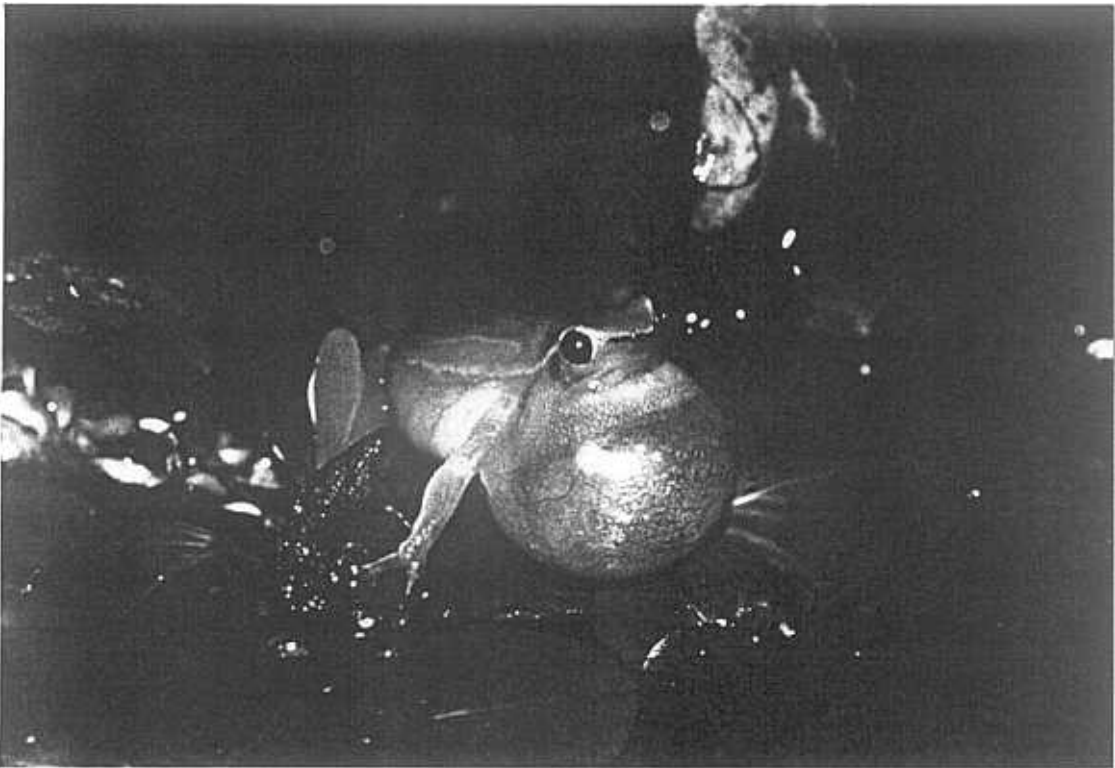


Fig. 4.39 A. Macho de Sphaenorhynchus lacteus cantando.

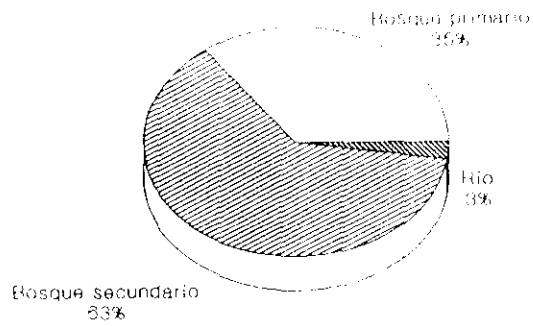


Figura 4. 39 B. Uso del macrohábitat en Sphaenorhynchus lacteus.

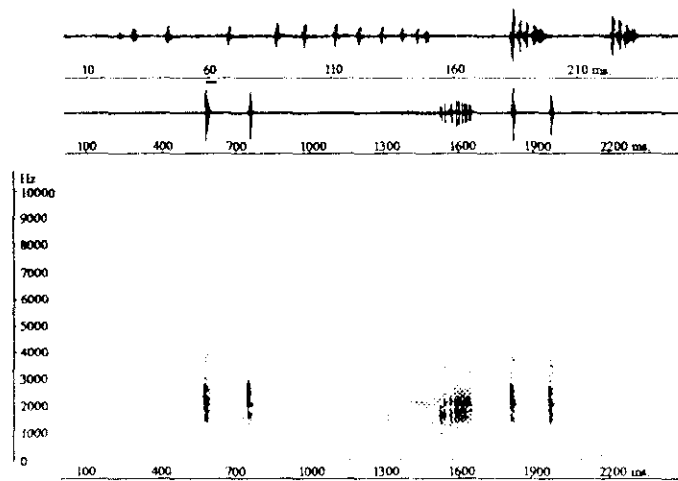


Figura 4. 39 C. Oscilograma y audioespectrograma de Sphaenorhynchus lacteus.

Phyllomedusa vaillanti, Boulenger, 1882

Phyllomedusa vaillanti, Boulenger, 1882. Cant. Batr. Sal. Brit. Mus.: 427

Ejemplares examinados: 7 [6/1 (de Cuzco Amazónico, Perú)]

Diagnosis y descripción.-

La otra única especie en el área con el primer dedo del pie más largo que el segundo y la pupila vertical, es Phyllomedusa s.p., que difiere de P. vaillanti porque ésta no posee iris negro (Fig. 4.40 A).

Tamaño mediano; cabeza grande y miembros finos. Piel dorsal lisa, con una fila dorsolateral de pequeños tubérculos sobre las parótidas; piel ventral granular. Cabeza ancha, con hocico subtriangular en vista dorsal, en vista lateral bajando en ángulo abierto desde el nivel de las narinas; distancia entre narinas igual a la distancia ojo - narina; tímpano poco conspicuo, algo mayor que la mitad del diámetro del ojo; pliegue timpánico poco evidente. Manos sin palmear; tubérculo metacarpal interno ovalado, grande; machos con callosidad nupcial parda; tubérculo metacarpal externo irregular; tubérculos subarticulares redondos, simples; tubérculos supernumerarios poco marcados; discos adhesivos menores que la mitad del tímpano. Pie sin membranas, el primer dedo más largo que el segundo, prensiles; tubérculo metatarsal interno redondeado, poco conspicuo; externo ausente; tubérculos subarticulares simples y prominentes; tubérculos supernumerarios escasos y poco marcados. Dorso verde uniforme; borde del párpado rojo; contorno de labios superior e inferior crema; línea fina color crema en el borde externo del antebrazo, tarso y sobre la cloaca; ingles y caras anterior y posterior del muslo de color púrpura, con pequeños puntos blancos difusos; costados con una línea crema irregular separando la coloración dorsal de la del vientre, que es crema sucio; algunas manchas blancas en garganta y en la cara inferior del muslo, cerca de la cloaca. Tímpano del color del dorso; iris plateado. Machos con saco vocal gular, interno. Medidas: 48.9/66.4.

Al ser capturada cierra los ojos y se encoge, arqueando el dorso, y adoptando una actitud inerte.

Hábitat.-

Es una especie eminentemente forestal. Crump (1971) indica que es rara en la varzea; Duellman (1978a) la halla en bosque primario y secundario, en arbustos y árboles hasta a cuatro metros de altura, aunque Toft y Duellman (1979), dicen que se halla tanto a alta como a baja altura, en bosque primario; Hoogmoed (1979a) la considera una especie de bosque y Lescure (1986b) dice que es un habitante del dosel; Branch (1983) la señala en bosque secundario; Rodríguez y Cadle (1990) la hallan en bosque primario y secundario; Zimmermann y Rodríguez (1990) en bosque primario tanto en valles como en colinas, entre 1-2.5 m de altura; Aichinger (1991) la encuentra en bosque primario, secundario y borde de bosque; Duellman y Salas (1991)

la citan en bosque primario, en arbustos y ramas de árboles; por último, Rodríguez (1992) la encuentra en árboles en bosque primario. En Puerto Almacén, se halló en bosque primario el 33.3% y en secundario, el 66.6% (n=12) (Fig. 4.40 B). Estas cifras corresponden respectivamente al Curichi Negro y al Curichi Grande, únicos enclaves donde se halló, por lo que, al ser estos conocidos sólo el segundo año, no se detectó la especie el primero. Phyllomedusa vaillanti es muy rara en Puerto Almacén, con sólo el 0.42% de las observaciones totales, contrariamente a otras localidades por ejemplo de Perú, donde parece una especie común (Toft y Duellman, 1979; Duellman y Salas, 1991). En el Curichi Negro se contaron siete machos el 27-XII; Aichinger (1987) no encuentra grupos de más de cinco machos. Los dos enclaves donde se halló en Puerto Almacén, tienen en común poseer aguas muy eutrofizadas y oscuras, ricas en taninos, y desprovistas de vegetación acuática; este tipo de charca ya ha sido señalado como querencioso para la especie por Branch (1983) y también lo hemos podido comprobar en el P.N. Amboró. Duellman (1978a) dice que se encuentran pequeños grupos de ejemplares dispersos por el bosque junto a pequeñas charcas temporales, y que nunca se reproduce donde lo haga otra especie de Phyllomedusa. Sin embargo, Phyllomedusa sp. sí se reproduce también en el Curichi Negro. Aichinger (1987) da una mayor variedad de medios donde se reproduce la especie, como charcas en borde de bosque, permanentes o temporales, y corrientes permanentes, como también señalan Zimmermann y Rodríguez (1990). A nivel de microhábitat, se halló un 50% en árboles y otro 50% en marañas vegetales (n=4), situándose el 75% en ramas secundarias y el 25% en hojas. Las plantas elegidas tenían una altura de 3.7-4.3 m (\bar{x} =4.0; n=2), ubicándose el 50% en tierra, el 25% en la orilla y el 25% en agua (n=4); los ejemplares se hallaron a una altura de 2.5-4.3 m (\bar{x} =3.4; n=3). Es una especie poco conspicua por la altura a que se mueve, su color que la camufla contra el follaje, y el distanciamiento temporal entre un canto y otro.

Ciclo temporal y reproducción.-

Es completamente nocturna (Rodríguez y Cadle, 1990; Zimmermann y Rodríguez, 1990; Duellman y Salas, 1991; Rodríguez, 1992). Su actividad en Puerto Almacén parece continua a lo largo de la época de lluvias, pero Duellman (1978a) halla en Santa Cecilia ejemplares activos todos los meses, menos Noviembre y Diciembre, y Zimmermann y Rodríguez (1990) dicen que en Manaus canta esporádicamente todo el año. Sin embargo, Aichinger (1987) ya restringe su actividad a ocho meses al año, centrados en la estación húmeda. Parece que se reproduce de modo esporádico (Crump, 1974). En Puerto Almacén, se oyeron ejemplares del 13-XII al 16-III. Duellman (1978a), halla hembras grávidas de Marzo a Agosto. En Puerto Almacén nunca se hallaron hembras, y por lo tanto no se vieron amplexus, pero una puesta reciente de esta especie se halló en el Curichi Negro el 22-II-89. Las especies del género Phyllomedusa depositan los huevos sobre hojas situadas a variable altura sobre el agua, y las mismas son pegadas entre sí

para proteger el conjunto de huevos, o enroscadas sobre sí mismas si la puesta se realiza en una sola hoja; tras la eclosión, las larvas caen al agua, donde continúan su desarrollo (modo 18 de Duellman y Trueb, 1986). La puesta observada, estaba adherida al haz de una hoja que había sido envuelta sobre sí misma, a unos 50 cm de la orilla y a 70 cm sobre la superficie del agua; contenía unos 450 huevos blancos de hasta 2.5 mm (Fig. 4.40 C). Una hembra capturada el día 12-II-90 en Cuzco Amazónico (Perú), cuyas gónadas se examinaron, contenía 925 huevos de 1.4 mm (FTO=19.5). Crump (1974), obtiene valores más altos, con complementos ováricos de 912-1250 huevos (\bar{x} =1114.4; n=5) de 2.0 mm (FTO=28.28), y en laboratorio obtuvo una puesta de 645 huevos; Duellman (1978a), da cifras de 645-1250 huevos (\bar{x} =1036.2; n=6) de 2.0 mm (FTO=26.3); por último, Aichinger (1985) da un número medio de 703 huevos de 2.5 mm (n=2), y FTO=29.78. De los cinco machos examinados, cuatro de ellos contuvieron CG=0 y uno, CG=1.

Crump (1971) halla larvas en junio. La puesta observada en Puerto Almacén, estaba muy avanzada el día 5-III-89, unos 12 días después de la puesta; presentaba embriones móviles, que eclosionaban al contacto con el agua, y estaban más desarrollados los que ocupaban las posiciones periféricas de la puesta; el 10-III sólo quedaban cápsulas gelatinosas, algunos huevos estériles y 20 larvas secas que no habían podido resbalar al agua y habían muerto. En el mismo lugar, el 26-III había larvas bastante crecidas. Jóvenes de 2-3 cm se hallaron cerca del Curichi Grande el 16-III y el 27-III, bastante lejos de la charca donde se reproducían; presentaban un color pardo rojizo muy distinto al de los adultos (aunque se volvieron verdes al rato de capturarlos). Este cambio ontogénico de color ya fue señalado por Duellman et al. (1988).

Canto.-

Los machos no realizan nada parecido a un coro, sino que sus llamadas son esporádicas y espaciadas en el tiempo. Estas consisten en una sola nota seca. No se pudieron hacer grabaciones analizables en Puerto Almacén. Duellman (1978a), describe el sonido como un "cluck" seco, emitido 13.3 veces por minuto y con una duración de 0.5 s, 240 pulsos/s, y una frecuencia dominante de alrededor de 1800 Hz. En cambio, el sonograma aportado por Schlüter (1979) muestra una duración de la nota de unos 0.2 s y una frecuencia en torno a los 1000 Hz.

Distribución.-

Se extiende por las Guayanas y toda la Cuenca Amazónica, desde el NE de Brasil a los Andes. En Bolivia se halla en todas las regiones forestales de la región amazónica, hasta la latitud de Santa Cruz. A la longitud de Puerto Almacén, esta debe ser una de las localidades más sureñas.

Comentarios.-

Duellman (1978a), de 18 estómagos examinados, encuentra ortópteros en 16 y arañas en los otros dos.

La puesta observada en Puerto Almacén presentaba en su fase madura pequeñas avispas y hormigas que quizá parasiten o depreden sobre los huevos. Se sabe que la culebra Leptodeira annulata devora las puestas de Phyllomedusa (Duellman, 1978a).



Fig. 4.40 A. Macho de Phyllomedusa vaillanti.

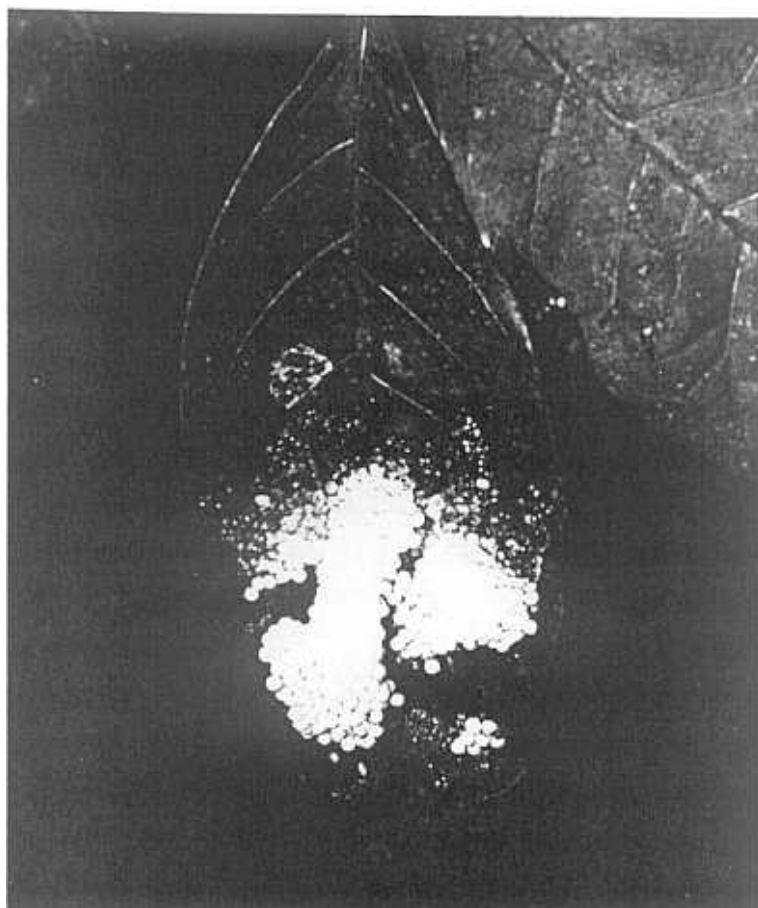
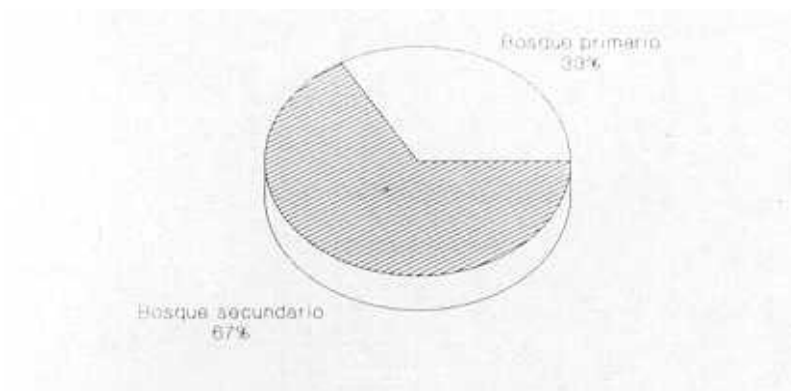


Fig. 4.40 C. Puesta de Phyllomedusa vaillanti.

Phyllomedusa sp.

Ejemplares examinados: 26 [21 (2 de Valle de Sajta, 1 del P.N. Amboró)/5]

Comentarios taxonómicos.-

Aunque ha habido diversas referencias a esta especie, en la bibliografía, sea reconociéndola como una forma innominada, sea confundiéndola con P. boliviana Boulenger, 1902, lo cierto es que hasta el presente continúa sin ser descrita. La primera referencia es la de Funkhouser (1957), quien, tal como puso de manifiesto Cannatella (1983), se basó erróneamente en ejemplares de esta especie para el tratamiento de P. boliviana en su revisión del género Phyllomedusa. Funkhouser (1957), además de ejemplares bolivianos, citó dos ejemplares para la Amazonia ecuatoriana (Abitagua, Rio Pastaza). Posteriormente, Cochran y Goin (1970) citan Phyllomedusa sp. en La Providencia (Caquetá, Colombia), basándose probablemente en un ejemplar de la misma especie innominada que confundió Funkhouser. Por último, Heyer (1977a), cita un ejemplar de P. aff. boliviana de Restauração, en el río Madeira (Amazonas, Brasil). Cannatella (1983) aclaró la cuestión al poner a P. pailona Shreve, 1959 en la sinonimia de P. boliviana, y poner de manifiesto que los ejemplares descritos por Shreve se basaron en la comparación con los mal identificados como P. boliviana por Funkhouser, que como hemos dicho pertenecían a la misma especie innominada que estamos tratando ahora. Posteriormente, la misma ha sido citada en Tambopata (McDiarmid y Cocroft, 1987), en Cuzco Amazónico (Duellman et al, 1988; Duellman y Salas, 1991) (indicando que estaba siendo nominada por Cannatella y Crombie) y en el P.N. Manu (Rodríguez y Cadle, 1990; Rodríguez, 1992). Cannatella y Crombie (com. pers.) manifiestan estar describiendo esta especie, que por eso aparece aquí todavía sin nombre.

Diagnosis y descripción.-

Es la única especie de anuro de la zona con el segundo dedo del pie más corto que el primero, glándulas parótidas muy desarrolladas, iris pardo oscuro casi negro y pupila vertical (Fig 4.41 A).

Cuerpo y miembros delgados, cabeza grande. Piel dorsal lisa, ventral granular; glándulas parótidas grandes, alargadas. Cabeza ancha, subtriangular, con hocico redondeado en vista dorsal, bajando en ángulo abierto en vista lateral; ojos muy grandes; distancia entre narinas igual a la distancia ojo - narina; tímpano poco conspicuo, aproximadamente la mitad del tamaño del ojo, con pliegue timpánico sólo presente posteriormente. Manos sin palmear; tubérculo metacarpal interno ovalado, poco marcado; externo irregular, poco marcado; tubérculos subarticulares redondeados, conspicuos; tubérculos supernumerarios escasos y poco marcados; discos adhesivos algo menores que la mitad del tímpano; machos con callosidad nupcial pardo oscura. Pie sin palmear; primer dedo más largo que el segundo; tubérculo metatarsal interno

ligeramente ovalado, poco conspicuo; tubérculo metatarsal externo ausente; tubérculos subarticulares grandes, redondeados; tubérculos supernumerarios ausentes. Partes superiores del cuerpo y miembros verde uniforme; borde del párpado amarillento; borde de los labios crema; una línea crema desde la punta del cuarto dedo de la mano hasta el codo, y otra desde el quinto dedo del pie al talón, ésta menos conspicua que aquella; costados separando coloración dorsal y ventral por medio de una serie de manchas crema o rosa pálido, irregulares, que conectan por medio de una línea clara con el labio inferior; ingles y caras anterior y posterior del muslo color purpura pálido; garganta y caras inferiores del tronco y miembros crema sucio; algunas manchas blancas irregulares en garganta y cara inferior del muslo, cerca de la cloaca; tímpano del color del dorso; iris pardo oscuro, prácticamente negro. Machos con un saco vocal gular, interno. Medidas: 70.86/84.0.

Hábitat.-

En principio es un habitante de bosque primario, donde se halla en los árboles (Rodríguez y Cadle, 1990; Duellman y Salas, 1991; Rodríguez, 1992). Sin embargo, hemos encontrado un ejemplar de esta especie en las pampas arboladas entre Puerto Almacén y Concepción. No obstante, no parece tan ecléctica como P. boliviana (que hemos hallado en simpatria en sitios como el P.N. Amboró), la cual se presenta indistintamente en bosque tropical, bosque montano, chaco y zonas abiertas. En Puerto Almacén, se halló la especie en bosque primario el 60.8% de las veces, en secundario el 37.1% y en zonas abiertas (potreros), el 1.8% (n=51) (Fig. 4.41 B). Nunca se halló en orilla fluvial. El enclave donde se encontró más veces fue la Charca del Bosque, con el 53% de las observaciones totales, estando presente en el 58.7% de las visitas al lugar (n=46). Se llegaron a observar aquí hasta nueve ejemplares en 50 m de transecto lineal. Como lugares de reproducción, busca charcas rodeadas de bosque o borde de bosque, aunque no desdeña charcas formadas en los caminos. Duellman (1978a) habla de cientos de P. tarsijs en una charca una noche. Es una especie relativamente común, con un 1.80% de las observaciones totales. En Cuzco Amazónico es rara (Duellman y Salas, 1991).

A nivel de microhábitat, los ejemplares se hallaron un 33.9% de las veces en árboles, un 28.6% en marañas vegetales (normalmente colgantes de árboles), un 23.2% en palmeras y un 14.3% en plantas variadas como Heliconia, matas y matorrales (n=56). Dentro de las plantas, se ubicaron sobre todo, con un 48.2%, en ramas secundarias, 21.4% en hojas (sobre todo de Heliconia), 17.8% en ramas primarias y 12.5% en troncos y tallos (n=56). Las plantas usadas se hallaban tanto en tierra (58.1%), como en agua (34.5%) u orilla (7.2%) (n=55), y su altura fué de 2.0-10.0 m (\bar{x} =257.2; n=21) (no se consideraron árboles más altos, que obviamente existían y eran utilizados), y los ejemplares se hallaron a 0.8-5.0 m (\bar{x} =2.1; n=55). Es una especie bastante conspicua, que se mueve por zonas despejadas y ramas finas, lo que la hace fácil de descubrir.

Ciclo temporal y reproducción.-

Es completamente nocturna (Rodríguez y Cadle, 1990; Rodríguez, 1992). Como P. tarsius (Duellman, 1978a; Crump, 1974; Zimmermann y Rodríguez, 1990), se reproduce esporádicamente, apareciendo con las primeras lluvias fuertes. El primer año se oyeron los primeros ejemplares el 27-XII y los últimos el 24-III, y el segundo año, se oyeron del 27-XI al 15-III; de nuevo, el segundo año, como en otras especies, la actividad se adelantó un mes respecto al primero. Se hallaron hembras grávidas del 15-I-88 al 1-III-88, y una el 10-XII-88; no se observaron amplexus el primer año, y el segundo, se observaron el 10-XII, 14-XII, 28-XII y 25-I. Las parejas se hallaron a veces en el suelo, a veces a gran altura, pero, por observaciones llevadas a cabo en el P.N. Amboró, parece que machos y hembras, a menudo se encuentran en o cerca del suelo y luego suben a los árboles. Probablemente esto se debe a la necesidad que tiene la hembra de meterse en el agua para llenar su vejiga urinaria de agua, a fin de hidratar las cápsulas gelatinosas de los huevos según van siendo puestos, tal como indicó Pyburn (1970) en el género Agalychnis. En el P.N. Amboró, el 22-XI-89 se pudo observar el proceso de apareamiento completo de una pareja de Phyllomedusa sp., sobre un limonero en el que también se encontraba P. boliviana. Tras subir desde el suelo al árbol, estuvieron durante casi una hora moviéndose por las ramas periféricas del mismo, hasta que se situaron en unas hojas sobre el centro de la charca, a unos dos metros y medio sobre el nivel del agua; después se agarraron, colgando boca arriba, a un conjunto de hojas, las cuales median seis cm de largo. El macho se situaba en una posición adelantada respecto a la hembra, de modo que él agarraba la hoja cerca del peciolo, y ella cerca del ápice, pero las cloacas se mantenían cercanas. La hembra se hallaba envuelta en las hojas, y el macho estaba por encima de ellas, dejando fluir el semen por la ranura formada. La suelta de los huevos, que se realiza bastante rápido, comenzó por el ápice y fué avanzando hacia el peciolo; en total, seis hojas quedaron implicadas en la construcción del nido. Todo el proceso de la puesta tuvo una duración de una hora y quince minutos, tras lo cual el macho, que no dejó de cantar ((lo que ya se ha observado en otros Phyllomedusinae (Pyburn, 1970)), se separó de la hembra y se fué. Esta permaneció en el lugar una hora más, dedicada a compactar el conjunto de puesta y hojas, envolviéndolo con los dos tarsos, manteniendo las patas traseras de modo que los talones estaban en contacto. Un segundo macho intentó, durante el amplexus de la pareja, acoplarse a su vez, e incluso se vio otra pareja con otros dos machos intentando acoplarse. Este comportamiento en los Phyllomedusinae ya fué señalado por Pyburn (1970). Se encontró otra puesta a una altura de 3.5 m. Sorprendentemente, Rodríguez (1992) afirma que la especie usa, aparte de charcas, agujeros de árboles para la reproducción.

La fertilidad de Phyllomedusa sp. se examinó en cinco hembras, de las cuales una parecía haber puesto ya, pues sólo mostraba 40 huevos en el útero. Las otras cuatro presentaron

250-375 (\bar{x} =311.2) huevos de 2.5 mm, dando un FTO=10.0. Estos son unos valores mucho más bajos que los de P. vaillanti, y mucho más próximos. aunque bajos todavía, a los de P. tarsius dados por Crump (1974) (FTO=15.6), Duellman (1978a) (FTO=16.2) y Aichinger (1985) (FTO=15.5). Cannatella (1983) observa en P. boliviana dos puestas de 154 y 142 huevos, de 2-6 mm, valores más bajos que los vistos en Phyllomedusa sp.

Todas las hembras de Puerto Almacén presentaron huevos en el útero, junto a cápsulas gelatinosas vacías que sirven de protección, y al mismo tiempo tenían huevos ováricos en vitelogénesis, como indicador de su actividad reproductora continua durante la estación lluviosa. Todas las hembras examinadas carecían de cuerpos grasos y los machos presentaron valores entre 0-4, sin mostrar un patrón temporal definido.

De las larvas y reclutamiento poco se sabe. Una puesta eclosionada se halló en un curichi cercano al Curichi Negro, el día 22-II-89. Se hallaron larvas bastante desarrolladas en un charco del camino, a final del segundo año, y en la Charca del Bosque el 29-III-89. No se encontraron juveniles.

Canto.-

Los machos, sin formar coros estructurados, pueden concurrir en gran número en los lugares de reproducción, y se oyen continuamente como un bajo ruido de fondo. La llamada es una nota corta y grave; su duración media es de 48 ms, consta de 4-6 pulsos y la frecuencia dominante es de 917 Hz (Fig. 41.4 C).

Distribución.-

Aunque no bien conocida, probablemente el área de distribución de esta especie se extiende desde la Amazonia colombiana, por toda la alta Cuenca Amazónica, hasta el centro de Bolivia, sin entrar en la región chaqueña.

Comentarios.-

Presumiblemente, como P. tarsius, consume sobre todo ortópteros y algunas arañas (Duellman, 1978a). Un ejemplar de Puerto Almacén, presentó en el estómago un ortóptero (Tettigonoidea) mayor de 21 mm. Parece por tanto que las especies del género Phyllomedusa se alimentan principalmente de ortópteros, presas muy abundantes en la vegetación arbórea durante la noche.

Se observaron gusanos parásitos bajo la piel y trematodos del género Polystoma en la vejiga.

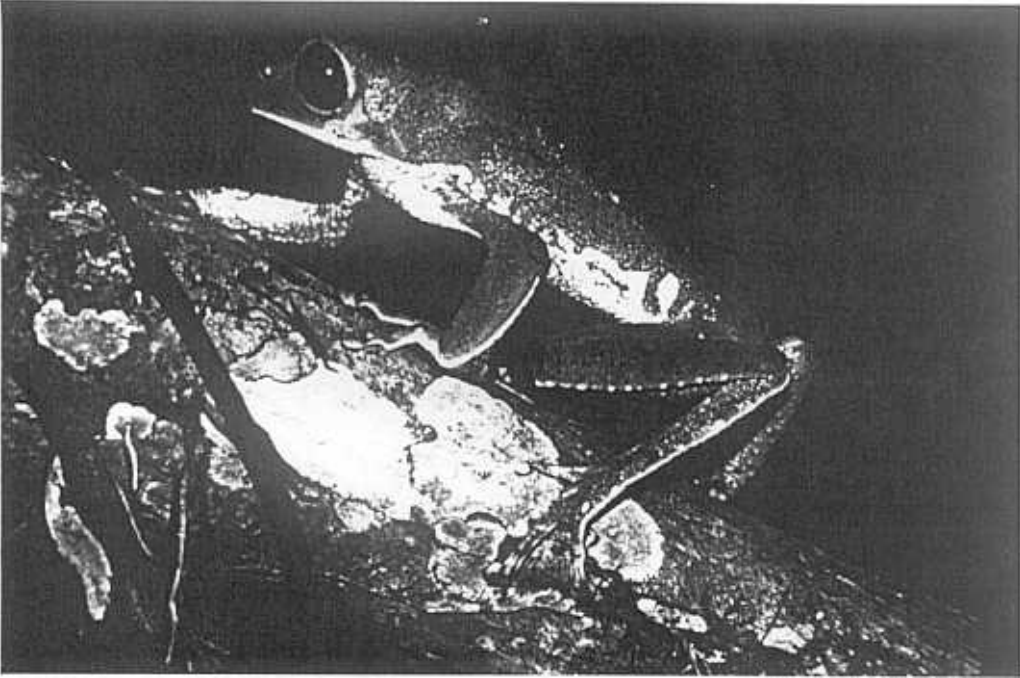


Fig.4. 41 A. Macho de Phyllomedusa sp.

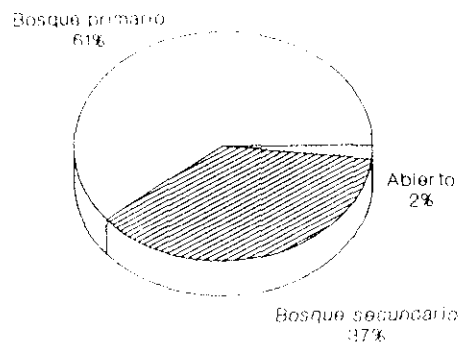


Figura 4. 41 B. Uso del macrohábitat en Phyllomedusa sp.

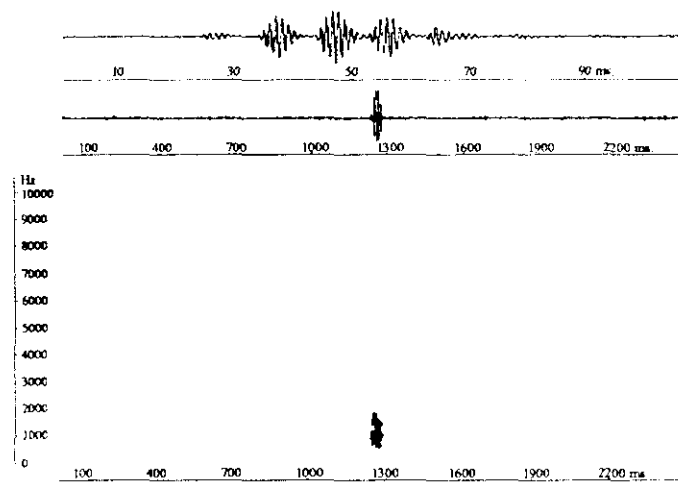


Figura 4. 41 C. Oscilograma y audioespectrograma de Phyllomedusa sp.

5) ECOLOGIA DE LA COMUNIDAD.-

5.1.- Introducción.-

Después de haber tratado una por una cada especie de anfibio de Puerto Almacén, los resultados de la integración y comparación de los datos individuales relativos al uso del espacio, uso del tiempo, patrones de reproducción y vocalizaciones, pueden arrojar cierta luz sobre la estructura de la taxocenosis de anfibios, siempre sin perder de vista que el estudio ha sido hecho dentro del contexto reproductivo. En este capítulo intentaremos tan sólo agrupar los resultados obtenidos, de una manera muy escueta y preliminar.

5.2.- Uso del espacio.-

Aunque es difícil categorizar los tipos de hábitat dadas las difusas fronteras entre los mismos o el mosaico de diferentes tipos encontrados en ciertas áreas, hemos venido considerando cuatro tipos principales: bosque primario, bosque secundario (agrupando dos tipos), áreas abiertas y orilla fluvial. Las dos últimas categorías son a veces consideradas por algunos autores como una sola, puesto que las orillas de los ríos siempre son una zona más despejada que el interior del bosque. La mayoría de las especies de anfibios estudiadas aparecen en distintas proporciones en cada hábitat y rara vez son exclusivas de alguno en particular, de modo que no hay grandes diferencias cualitativas entre cada uno de ellos. Los valores obtenidos de los coeficientes de comunidad de Whittaker son mostrados en la Tabla 5.1. Como vemos, la mayor similitud se da entre bosque primario y secundario, y probablemente, la ausencia de datos sobre algunas especies muy escasas es lo que hace que el valor del coeficiente entre estos dos medios no sea aún más alto. El valor más bajo se da entre la comunidad de espacios abiertos y la fluvial, siempre que desechemos en ésta a las 11 especies presentes en ella sólo al principio de la estación húmeda, cuando ciertos tramos del lecho del río presentan sólo pozas estancadas y dichas especies aparecen ahí o en los charcos recién formados en el lecho de los arroyos secos aledaños. En general, no se observa una fuerte estratificación a nivel de macrohábitats.

Si exceptuamos las observaciones de B. paracnemis, E. pictus y A. hylaedactyla, que o no fueron cuantificadas o lo fueron de otro modo, 2758 contactos de especies (no de individuos) fueron realizados en un total de ocho enclaves, visitados en conjunto 505 veces a lo largo de las dos temporadas de estudio. De estos contactos, 471 (17.07 %) fueron hechos en bosque primario, 1128 (40.89 %) en bosque secundario, 519 (18.81 %) en espacios abiertos, y 640 (23.20 %) en orilla fluvial; el porcentaje de visitas a cada uno de los medios fue respectivamente 11.08 %, 31.26 %, 28.90 % y 28.71 %. Vemos así que pese a que el bosque primario fue visitado tan sólo un tercio de lo que lo fueron los otros tres medios (que se

muestrearon con una intensidad semejante entre sí), el porcentaje de contactos en él es proporcionalmente más alto y, sobre todo, corresponde a un mayor número de especies (37), seguido por el bosque secundario (34), los espacios abiertos (27) y el río, el cual si bien al principio de la estación alberga hasta 24 especies, en realidad sólo 13 son moradores más o menos constantes de este hábitat.

La importancia relativa de cada hábitat para cada especie ya ha sido expresada en los apartados correspondientes de cada una de ellas, pero además puede ser interesante comparar la importancia relativa de cada especie para cada medio, esto es, en qué medida contribuye una determinada especie a la composición total de la anurofauna de un hábitat determinado. En las figuras 5.1-5.4 podemos ver los valores del % I_j (ver apartado 3.2.3.1) para cada especie y medio. Contrastando estas con las correspondientes figuras derivadas del valor % I_i (que indica la importancia de cada medio para cada especie, y es el valor expuesto en las figuras de uso del espacio correspondientes a cada una de ellas y mostradas en sus correspondientes apartados), vemos que por ejemplo, pese a lo importante que es el bosque primario para C. cornuta, L. bolivianus, L. lineatus y P. coriacea, tales especies representan una parte muy escasa de la anurofauna en este medio, lo que se podría expresar en términos de densidad poblacional y/o biomasa. La importancia de B. typhonius en el bosque primario está subestimada en la figura 5.1 (y en la 4.3 B), al ser una especie diurna y normalmente no presente por la noche en los enclaves acuáticos muestreados. De nuevo conviene recordar que algunas de las especies mostradas en la fig 5.4 sólo tienen cierta presencia en el río al principio de la estación lluviosa, aunque desde luego, las de mayor participación porcentual en la comunidad fluvial, sí se reproducen en este medio y se hallan habitualmente en él.

Pocas especies se presentan en uno solo de los hábitats exclusivamente. Estas son normalmente aquellas muy raras, en las que lo que realmente ocurre es que se tienen pocos datos. Ceratophrys cornuta, L. bolivianus, L. lineatus y P. coriacea son exclusivas de bosque primario; al menos la primera y la última parecen en verdad muy forestales. Osteocephalus leprieurii sólo se ha hallado en bosque secundario, e H. raniceps sólo en espacios abiertos. Entre las especies de que sí se dispone de suficiente información, está claro que algunas tienen una preferencia muy clara por el medio forestal, sea este bosque primario o secundario (E. pictus, H. fasciata, S. chiquitana, O. taurinus, Phyllomedusa sp. y H. boliviana) y otras por los espacios abiertos y/o la orilla fluvial (L. elenae, H. geographica, H. punctata, S. nebulosa, E. ovalis), aunque estos dos últimos hábitats no presentan ninguna especie exclusiva.

El enclave de mayor diversidad fue la Charca del Bosque, donde se hallaron 33 especies de anuros (82.5 %), seguido del Curichi Grande con 28 (70 %), y el menos diverso, los potreros, con sólo 14 especies (35 %).

A nivel de microhábitat, las especies terrestres pueden ser en algún grado fosoriales (microhílicos) o emplazarse preferentemente dentro o en las proximidades de nidos de hormigas (L. lineatus); otras se mueven libremente por el suelo (B. typhonius, Leptodactylus spp., P.

albonotatus) o pueden buscar casi siempre cierta cobertura arbustiva (E. pictus, A. hylaedactyla). Por último, B. paracnemis se mueve siempre en el medio antropógeno o en la orilla fluvial, en áreas despejadas. Por su parte, los dos cecílicos son subterráneos y sus patrones de uso del espacio difieren enormemente de los de los demás anfibios.

Dado el carácter arborícola de los hílidos, su estudio a nivel de microhábitat presenta mayor complejidad que el del resto de las especies. En el anexo 3 se muestra la estadística descriptiva de los datos correspondientes al uso del microhábitat en 23 especies de hílidos (excluyendo H. raniceps y O. lepieurii), respecto a la altura, distancia al eje de la planta y distancia a la periferia, donde se pueden apreciar diferencias. Por otro lado, se ponen de manifiesto distintos patrones de utilización de tipos de planta y ubicación en las mismas. Como hemos visto, las marañas vegetales formadas por enredaderas y ramas de árboles, son uno de los puntos utilizados globalmente en mayor porcentaje (18.21 %) y por más especies (22). Asimismo, las plantas palustres constituyen un 15.34 % del total de registros de uso de plantas, aunque sólo son utilizadas por 12 especies de mediano y pequeño tamaño; inversamente, las especies de mayor tamaño son las que más usan árboles grandes y pequeños (6.23 % y 15.59 % respectivamente), siendo en total 19 especies. El soporte menos usado es el de las palmeras marayahú, probablemente porque son muy espinosas y cerradas, y sólo tres especies hacen uso de él. Tampoco las plantas flotantes son utilizadas nada más que por cuatro especies, aunque para dos de ellas, H. bifurca y S. lacteus, este soporte es muy importante. En general, en la mayoría de los casos (43.89 %), los anuros se disponen sobre hojas, sean estas de palmeras, patujús, árboles o arbustos. Las 23 especies usan en mayor o menos medida las hojas, aunque para algunas como H. leali e H. riveroi, este punto de la planta es utilizado casi exclusivamente. Los tallos y/o troncos son usados en segundo lugar, con un 25.66 % de utilización global, llevada a cabo por 20 especies. Las ramas secundarias, con un 19.44 %, son utilizadas por 22 especies.

El grado de interferencia espacial entre las diferentes especies se ve disminuído al considerar todas las diferentes variables. Teniendo en cuenta por ejemplo sólo el tipo de planta utilizado, se ven casos de usos diferenciales, como se observa en la tabla 5.2, donde se muestran los valores del solapamiento simétrico. Este resulta ser máximo entre algunos pares de especies como H. punctata - H. nana, H. bifurca - S. lacteus, S. chiquitana - H. parviceps, S. chiquitana - H. leali, S. rubra - H. parviceps, P. vaillanti - Phyllomedusa sp., etc. y nulo entre los pares S. lacteus - H. melanargyrea, S. lacteus - S. fuscovaria, S. lacteus - O. taurinus, S. lacteus - P. coriacea y S. lacteus - P. vaillanti.

Algunas especies presentan un patrón de uso del espacio muy semejante a nivel de todas las variables. Dentro de las especies con preferencia por las plantas flotantes y/o hierbas bajas o plantas palustres, las cuales se mueven en un microhábitat de escasas posibilidades en cuanto a heterogeneidad espacial, algunas como H. punctata o H. minuta prefieren los tallos, pero el escaso porte de las plantas utilizadas, les hace estar potencialmente cercanas a aquellas

que prefieren las hojas, como H. bifurca y S. lacteus, aunque por ejemplo en el caso del par H. punctata - H. minuta, la coincidencia a nivel de macrohábitat es escasa. Algunos pares de especies, como por ejemplo H. acreana - H. melanargyrea, H. nana - H. riveroi, H. acreana - S. fuscovaria e H. bifurca - S. lacteus, presentan muy semejantes patrones de uso del espacio tanto a nivel de micro como de macrohábitat. En las Figs. 5.5 A y 5.5 B se propociona una representación esquemática del uso del espacio de toda la comunidad de anfibios.

5.3.- Uso del tiempo y reproducción.-

Entre los anuros de Puerto Amacén, 37 especies (92.5 %) son casi exclusivamente nocturnas. No obstante, algunos pueden mostrar cierta actividad diurna ocasional. Esta es rara en los hílidos, y si bien muchos de ellos empiezan su habitual actividad al atardecer y/o la pueden mantener algo durante el amanecer, sólo H. acreana canta regularmente de día, aunque de un modo espaciado en tiempo y espacio, y sin fines de apareamiento. Por su parte, H. bifurca, H. parviceps y S. rubra, pueden cantar y reproducirse a la mañana siguiente a una noche de intensa actividad, y algunas otras especies de hílidos pueden también mostrarse algo activas tras una noche así. No obstante, en términos generales, los hílidos pueden considerarse estrictamente nocturnos en las comunidades neotropicales, como ya fue apuntado por Duellman (1989).

Entre las 15 especies terrestres, los cinco Leptodactylus y C. cornuta pueden cantar de día, bien tras fuertes lluvias y reproduciéndose (C. cornuta, L. bolivianus y L. labyrinthicus), bien de un modo más regular, desde sus refugios (L. elenae, L. mystaceus y L. wagneri). De este último modo también se comportan P. albonotatus y L. lineatus. Elachistocleis ovalis puede cantar de día tras fuertes lluvias, y en tales circunstancias, H. boliviana mantiene su actividad incluso todo un día seguido o más. No obstante, todas las especies citadas son básicamente nocturnas.

Sólo dos especies (5 %) son tanto diurnas como nocturnas. Bufo typhonius se alimenta durante el día y se reproduce durante la noche, y A. hylaedactyla canta y se muestra activa tanto de noche como de día. Sólo una especie (2.5 %), E. pictus es exclusivamente diurna.

En las especies nocturnas congregadas en los cuerpos de agua, se aprecia cierta estratificación horaria: especies como H. bifurca, H. leucophyllata, H. nana e H. punctata empiezan su actividad a la caída del sol, y poco después se unen otras como H. melanargyrea, H. parviceps, y S. rubra, pero mientras que H. nana deja de oírse alrededor de la media noche, H. leucophyllata canta hasta más tarde, S. rubra e H. punctata están mucho más activas a altas horas de la madrugada que en las primeras de la noche, e H. bifurca, H. melanargyrea e H. parviceps pueden seguir activas en las primeras horas de la mañana, aunque este extremo sólo se dé tras noches de gran actividad.

Dentro de la estación lluviosa se presentan diferentes patrones relativos al inicio de la actividad y su continuidad, de modo que se da cierta estratificación cronológica (De la Riva, 1988). La actividad reproductora tiene lugar durante la estación húmeda en 39 especies (97.5 %) y sólo una (2.5. %), B. paracnemis se reproduce exclusivamente en la estación seca. Respecto al inicio de las llamadas de reproducción, podemos distinguir seis grupos, a saber (se excluyen L. lineatus, H. raniceps y O. lepieurii):

a) Especies que presentan actividad continua o casi continua durante todo el año; son, presumiblemente, al menos tres: A. hylaedactyla, H. leucophyllata y S. nebulosa. Posiblemente haya alguna otra, pero al no haber hecho prospecciones en la zona durante la época seca, no podemos asegurarlo.

b) Especies que empiezan a cantar al final de la época seca; son seis: E. pictus, L. elenae, L. labyrinthicus, H. nana, H. punctata e H. riveroi; probablemente la reproducción no tiene lugar antes de las primeras lluvias.

c) Especies que empiezan a cantar con las primeras lluvias ligeras que forman los primeros charcos; es el grupo más numeroso, compuesto por 14 especies: B. typhonijs, L. mystaceus, L. wagneri, P. albonotatus, C. albopunctata, E. ovalis, H. acreana, H. geographica, H. leali, H. melanargyrea, O. taurinus, P. venulosa, S. fuscovaria, y S. rubra. Probablemente B. typhonijs está activo gran parte del año.

d) Especies que empiezan a cantar con las primeras lluvias fuertes; son siete: C. cornuta, L. bolivianus, H. boliviana, H. parviceps, P. coriacea, S. lacteus y Phyllomedusa sp.

e) Especies que empiezan más o menos escalonadamente después del pico de máxima pluviosidad; son seis: H. bifurca, H. fasciata, H. minuta, S. chiquitana, S. garbei y P. vaillanti.

f) Especies que cantan sólo en la época seca y principios de la húmeda; es solamente B. paracnemis, aunque está activo todo el año.

Con respecto al final de las emisiones sonoras dentro de los cinco grupos de actividad no continua, podemos distinguir tres categorías:

1) Especies con período de reproducción muy breve: son dos, ambas del grupo d): C. cornuta y L. bolivianus, las cuales tienen a lo sumo tres o cuatro días de reproducción, seguidos o casi seguidos.

2) Especies con período reproductor corto (< 3 meses); son seis: L. labyrinthicus, H. boliviana, O. taurinus, P. coriacea, P. venulosa y S. chiquitana.

3) Especies con período reproductor largo (> 3 meses); son todas las demás, y entre ellas, algunas como H. geographica siguen activas al inicio de la estación seca.

Todo esto no implica que la actividad reproductora (cantos y amplexus) sea continua durante todo el período, sino que se refiere a que los eventos reproductivos tienen lugar dentro de ese intervalo. Así, de un modo fuertemente correlacionado con las precipitaciones, 19 especies (47.5 %) (B. typhoni, C. cornuta, L. bolivianus, L. labyrinthicus, L. wagneri, P. albonotatus, C. albopunctata, E. ovalis, H. boliviana, H. acreana, H. leali, H. melanargyrea, H. parviceps, O. taurinus, P. coriacea, P. venulosa, S. chiquitana, S. fuscovaria y S. rubra) presentan reproducción explosiva tras fuertes lluvias, y el resto, actividad más o menos continua. En las figuras 5.6-5.9 se puede ver cómo a grandes rasgos, los picos de alta precipitación coinciden con el inicio de la actividad y/o los amplexus de muchas especies. Al final del período húmedo, la caída de fuertes lluvias puede causar ya poco efecto en la actividad reproductora.

Entre los 40 anuros de Puerto Almacén se presentan un total de seis modos de reproducción, con un continuo en el gradiente "r" - "K", desde el máximo exponente de la estrategia "r", B. paracnemis, a los máximos representantes de la "K", A. hylaedactyla y E. pictus, si lo medimos en función del FTO y de la presencia de cuidado parental (Tabla 5.3). Especies generalistas son los tres microhílicos, los dos bufónidos y 21 (84 %) de las 25 especies de hílicos, todos los cuales presentan modos 1 y/o 2. Los más especializados son el único dendrobátido y los leptodactílidos, de los cuales sólo uno (14.3 %), C. cornuta, es generalista.

5.4.- Dieta.-

Aunque apenas se dispone de información para hablar de la alimentación de los anuros de Puerto Almacén, los datos disponibles en la bibliografía sobre los mismos en otras áreas, los escasos datos propios y las inferencias acerca de la falta de especialización en la dieta a partir de la ausencia de caracteres morfológicos peculiares, permiten esquematizar los patrones de alimentación de todas las especies de la taxocenosis. Así, podemos distinguir tres patrones de alimentación:

a) Mirmecófagas; son seis especies (15 %): B. typhoni, E. pictus, C. albopunctata, E. ovalis, H. boliviana y S. lacteus. Los dos primeros se alimentan de día activamente en el suelo del

bosque; los tres microhílicos se alimentan de noche activamente, y S. lacteus el el único hílico con dieta especializada, y es un estrategia de "sentarse y esperar".

b) Carnívoras; lo son con seguridad dos especies: C. cornuta y L. labyrinthicus, y posiblemente una tercera, L. bolivianus (7.5 %). Por supuesto, también devoran invertebrados, pero gran parte de la energía obtenida viene de la ingestión de, sobre todo, otros anuros. Las tres son nocturnas, y mientras C. cornuta es un estrategia de "sentarse y esperar", las otras dos también buscan activamente a sus presas.

c) Generalistas; son las 31 especies restantes (77.5 %); todas son nocturnas, y en general, estrategias de "sentarse y esperar". Dentro de este conjunto, puede haber cierto grado de especialización. Por ejemplo, S. garbei y S. nebulosa parecen consumir bastantes arañas, y las dos especies de Phyllomedusa, bastantes ortópteros. Por su parte, B. paracnemis ingiere duros coleópteros y puede ser un carnívoro ocasional.

Por último, las dos especies de cecílicos se alimentan de insectos y lombrices en el subsuelo.

5.5.- Cantos.-

Las vocalizaciones de 38 de las 40 especies de anuros ha sido analizadas. Sólo B. paracnemis y P. vaillanti no pudieron ser grabados. Para el oído humano, casi todas las especies pueden ser diferenciadas con facilidad por su canto, salvo el par H. nana - H. riveroi y, sobre todo, H. acreana - H. melanargyrea. Al menos dentro de los hílicos, los lugares donde es emitido el canto pareció importante en la segregación de los mismos (De la Riva, 1989). En la Fig. 5.10 se puede ver la afinidad fenética de los cantos de todos los hílicos grabados en Puerto Almacén, y en la Fig. 5.11, la de todas las especies de Hyla. En el primer caso, la mayor similitud entre dos cantos, se da entre los de H. acreana e H. melanargyrea, seguidos de los de H. parviceps y S. chiquitana, O. taurinus y P. coriacea e H. nana e H. riveroi. Dentro sólo del género Hyla, de nuevo la menor distancia se da entre H. acreana e H. melanargyrea; en esta ocasión, H. leucophyllata aparece ligada a H. parviceps, y les siguen en similitud la pareja H. nana - H. riveroi.

	Bosque 1 ^{ario}	Bosque 2 ^{ario}	Abierto	Orilla fluvial
Bosque 1 ^{ario}	37	0.868	0.641	0.315
Bosque 2 ^{ario}	33	34	0.694	0.342
Abierto	25	25	27	0.290
Orilla fluvial	12	12	9	13

Tabla 5.1. Coeficientes de comunidad entre los cuatro tipos de hábitats. En la orilla fluvial se han suprimido las especies que aparecen ahí exclusivamente al principio de la estación lluviosa. En negrita, número de especies de cada hábitat, en letra normal, número de especies compartidas entre dos hábitats, y en cursiva, coeficientes de comunidad.

	LT Hembras				Complemento ovárico				
	Modo	Media	Rango	N	Media	Rango	N	Ø H	FTO
<i>B. paracnemis</i>	2	165.10	142.50-190.00	9	29.870	24.000-34.650	3	1.4	249.60
<i>P. venulosa</i>	1	94.76	86.60-103.30	4	5381.25	5000-5775	4	1.6	90.86
<i>O. taurinus</i>	1	76.47	66.60-83.00	7	3080	2400-3525	5	1.5	60.41
<i>H. geographica</i>	1,2	58.10	49.50-59.80	4	2000	1500-2500	4	1.4	48.20
<i>S. fuscovaria</i>	1	51.43	47.60-53.20	6	2025	1600-2850	6	1.2	47.24
<i>S. rubra</i>	1	40.46	38.00-43.60	24	1735.50	950-2450	19	1.1	47.20
<i>H. boliviana</i>	1	39.66	38.50-40.30	3	1800	1200-2400	2	1.0	45.38
<i>H. acreana</i>	1	43.90	42.20-46.40	10	1615.50	525-2200	10	1.2	44.10
<i>C. cornuta</i>	1	99.57	94.50-102.60	3	1783.30	1350-2000	3	2.4	43.00
<i>H. fasciata</i>	1	42.20	40.80-43.90	4	1375	1225-1550	4	1.3	42.30
<i>B. typhonius</i>	1,2	53.47	49.10-59.40	14	1521.40	1100-1900	14	1.4	39.83
<i>H. melanargyrea</i>	1	38.90	33.20-43.30	6	1181	930-1500	6	1.2	36.43
<i>P. coriacea</i>	1	66.56	62.70-68.60	3	1375	1075-1700	3	1.7	35.12
<i>S. chiquitana</i>	1	34.40	33.00-35.30	2	1250	1250	2	0.9	32.70
<i>S. garbei</i>	1	38.72	34.80-42.10	8	708.70	240-950	8	1.4	25.60
<i>H. parviceps</i>	1	27.54	25.80-28.70	7	592	320-790	5	1.1	23.64
<i>E. ovatis</i>	1	37.25	32.60-41.70	8	721.42	500-1000	7	1.2	23.24
<i>H. minuta</i>	1	28.10	27.20-29.30	8	532	420-600	8	1.1	20.82
<i>H. punctata</i>	1,2	33.93	32.30-35.70	10	450.50	300-600	10	1.4	18.58
<i>S. nebulosa</i>	1,2	34.60	32.20-36.00	2	500	400-600	2	1.1	15.90
<i>H. nana</i>	1,2	25.43	23.40-27.00	13	492.50	350-800	8	0.8	15.50
<i>H. leali</i>	1	27.40	25.90-29.00	4	487.50	350-800	4	0.8	14.20
<i>C. albopunctata</i>	1	29.22	25.80-31.60	4	256.25	175-350	4	1.4	12.27
<i>S. lacteus</i>	1	40.26	38.60-42.40	4	350	270-450	4	1.3	11.30
<i>L. wagneri</i>	8	44.50	41.70-46.70	6	1893.75	1575-2375	4	1.0	42.55
<i>P. albonotatus</i>	8	30.95	28.60-33.80	9	900.80	580-1550	6	0.9	26.20
<i>E. pictus</i>	14	26.80	24.10-29.00	10	16.60	11-21	9	1.9	1.17
<i>P. vaillanti</i>	18	66.40	66.40	1	925	925	1	1.4	19.50
<i>H. bifurca</i>	18	35.00	33.40-37.00	16	340.30	150-525	16	1.3	12.60
<i>H. leucophyllata</i>	18	34.08	29.40-36.70	7	374.30	230-580	7	1.1	12.08
<i>Phyllomedusa sp.</i>	18	77.90	71.20-84.00	5	311.25	250-375	4	2.5	9.98
<i>L. labyrinthicus</i>	21	147.33	125.40-165.00	3	5037.50	3325-6750	2	1.8	61.54
<i>L. mystaceus</i>	21	55.90	54.40-57.30	2	310	270-350	2	2.4	13.30
<i>L. elenae</i>	21	43.90	41.00-49.80	16	242.50	130-325	16	1.9	10.49
<i>A. hylaedactyla</i>	22	24.45	23.10-25.80	2	17.50	17-18	2	2.6	1.86

Tabla 5.3. Fertilidad de 35 especies de anuros ordenados por modos de reproducción (según Duellman y Trueb, 1986) y, dentro de estos, por valores decrecientes del Factor Tamaño Ovárico. Los modos 1 y 2 se han agrupado. Ø H = diámetro máximo del huevo.

BOSQUE PRIMARIO

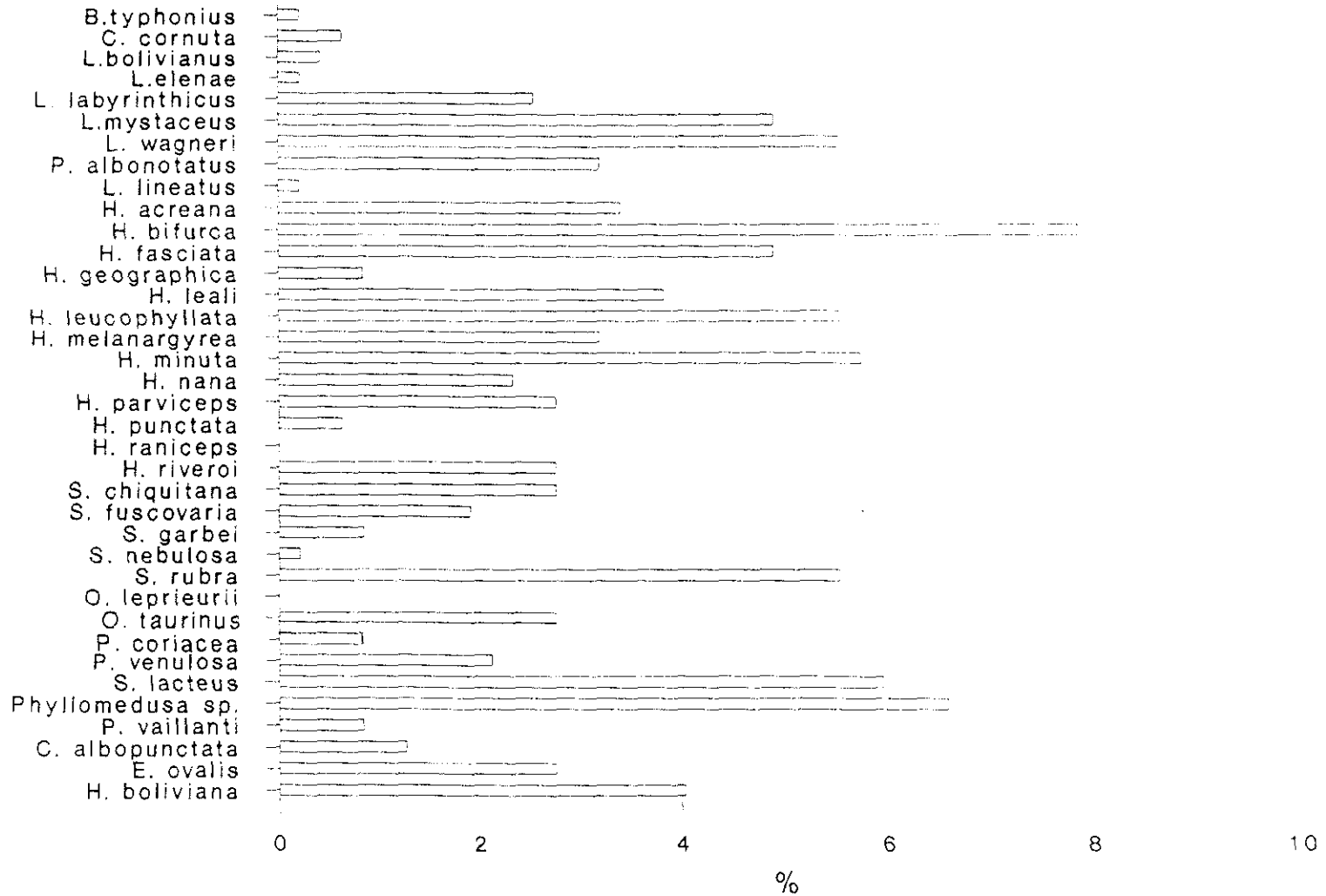


Fig. 5.1 Participación de cada especie a la fauna de anuros del bosque primario

BOSQUE SECUNDARIO

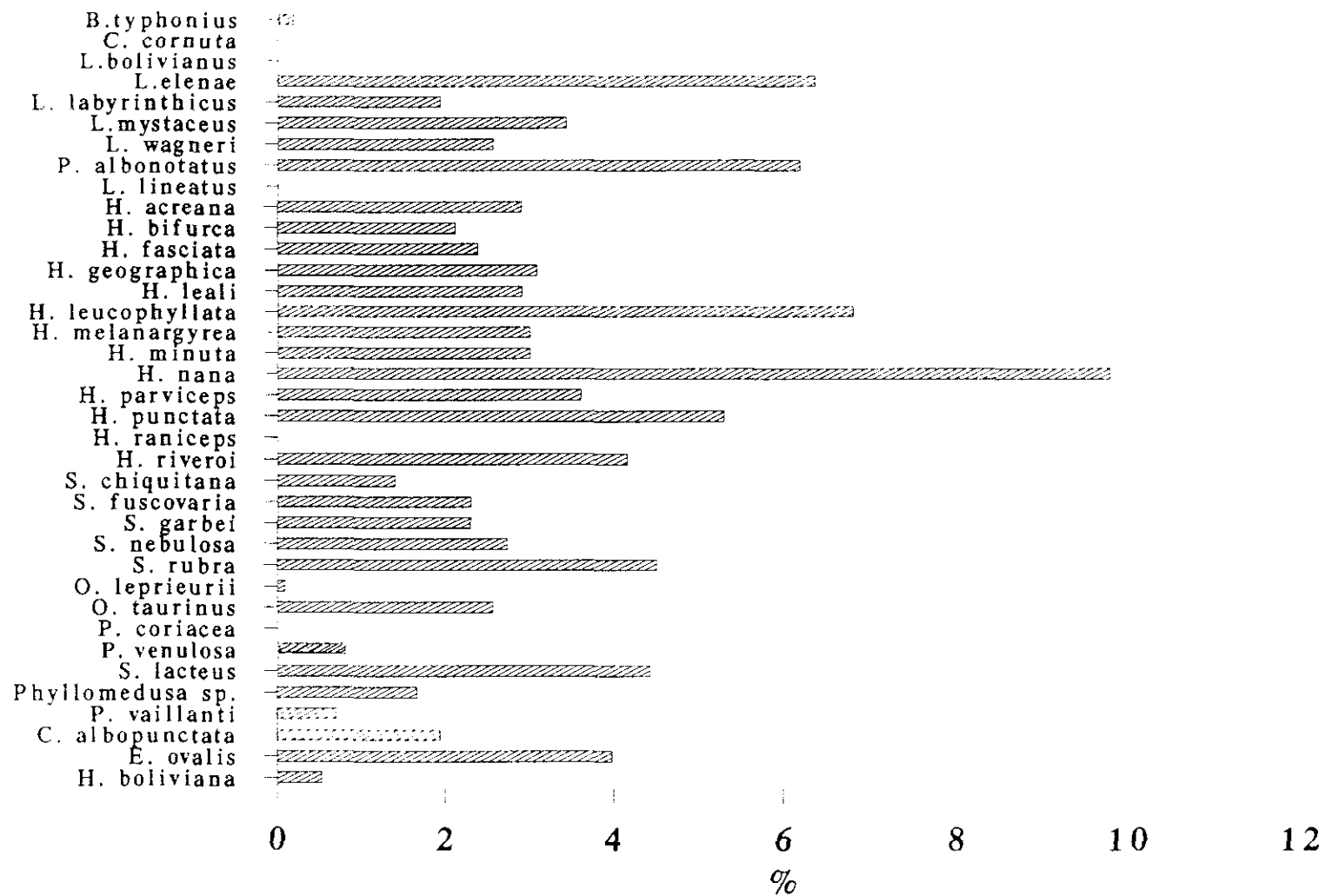


Fig. 5.2 Participación de cada especie a la fauna de anuros del bosque secundario

ABIERTO

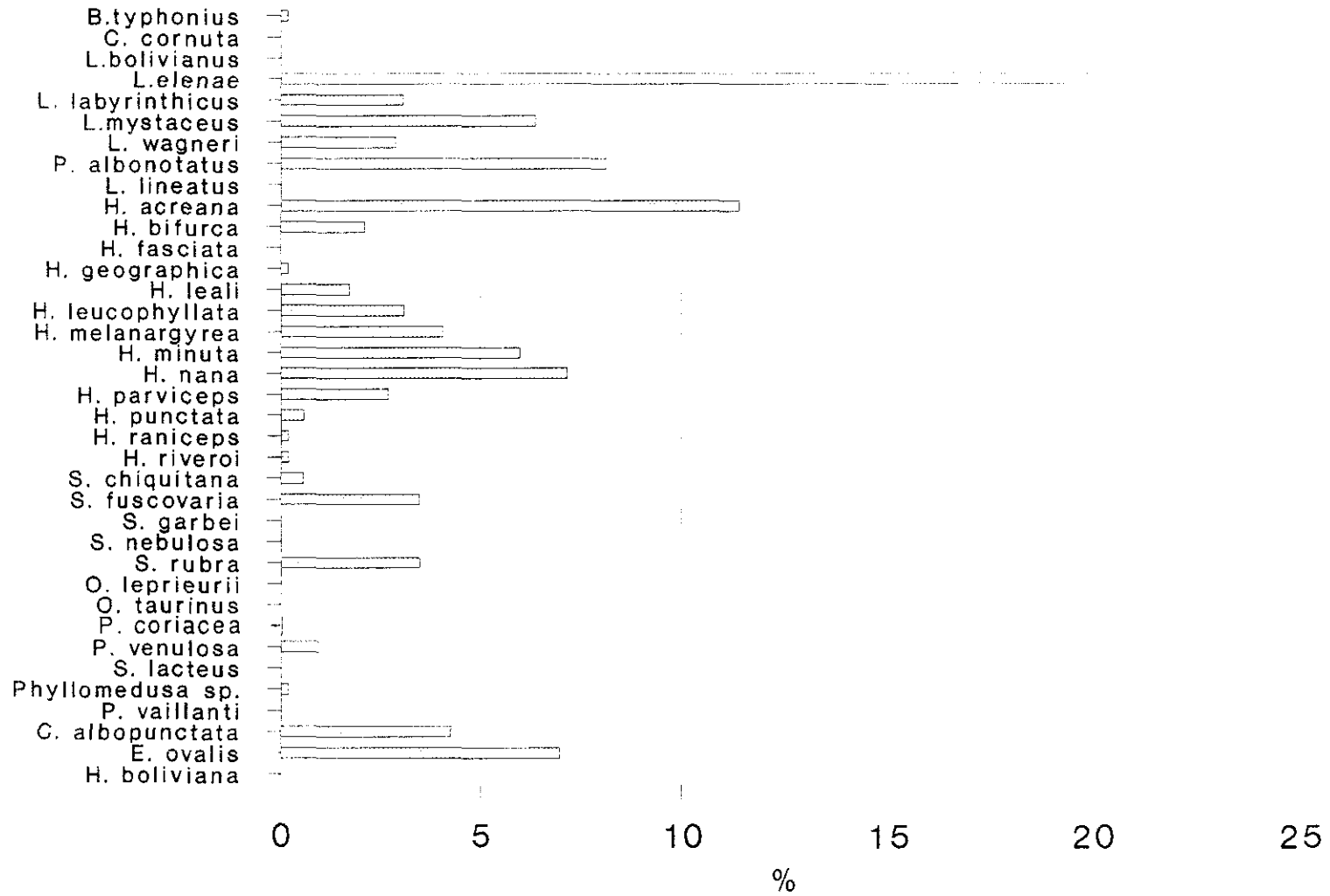


Fig. 5.3 Participación de cada especie a la fauna de anuros de los espacios abiertos

RIO

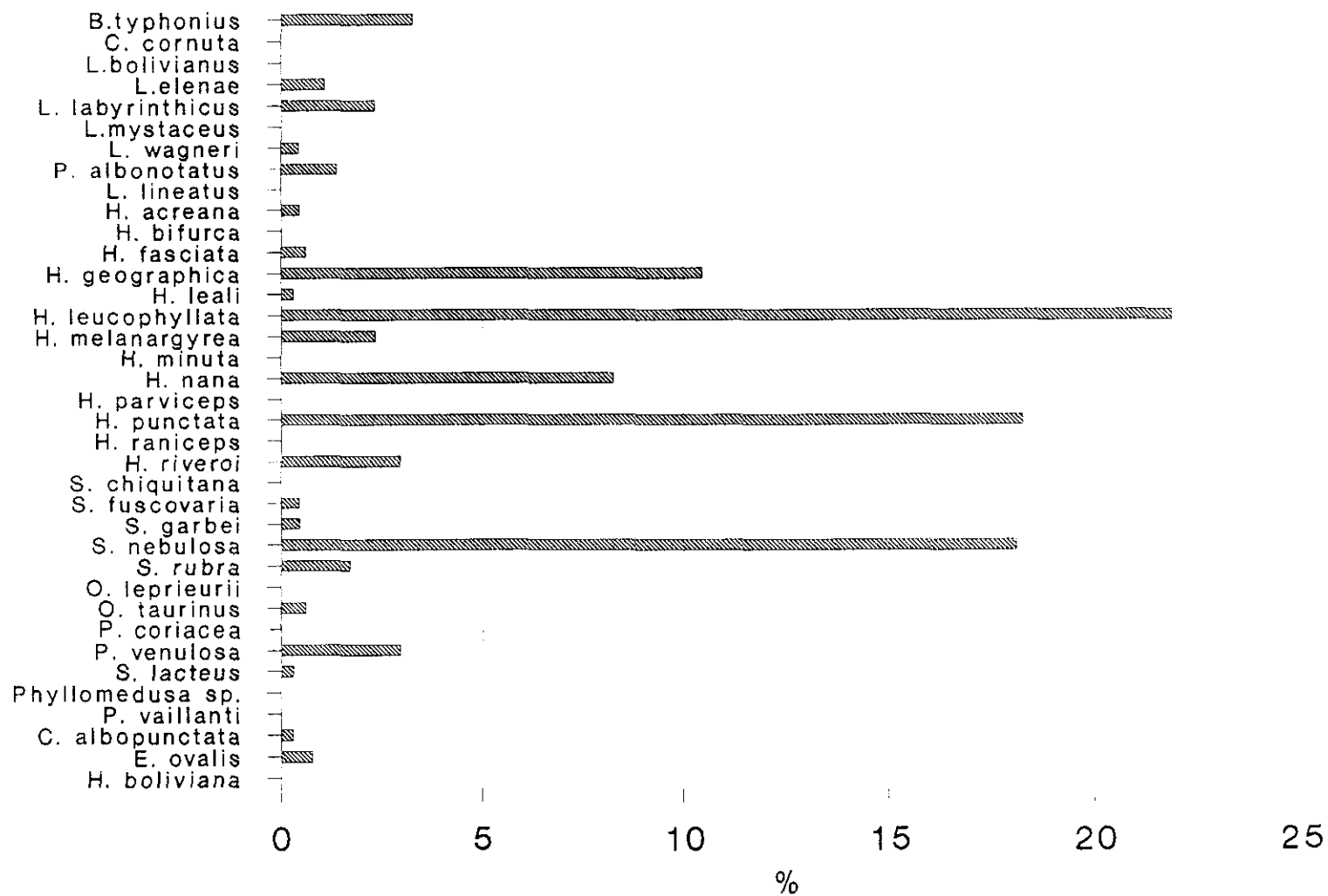


Fig. 5.4 Participación de cada especie a la fauna de anuros de la orilla fluvial



Fig. 5.5 A Uso del espacio y lugares de reproducción en 17 especies terrestres de anfibios de Puerto Almacén

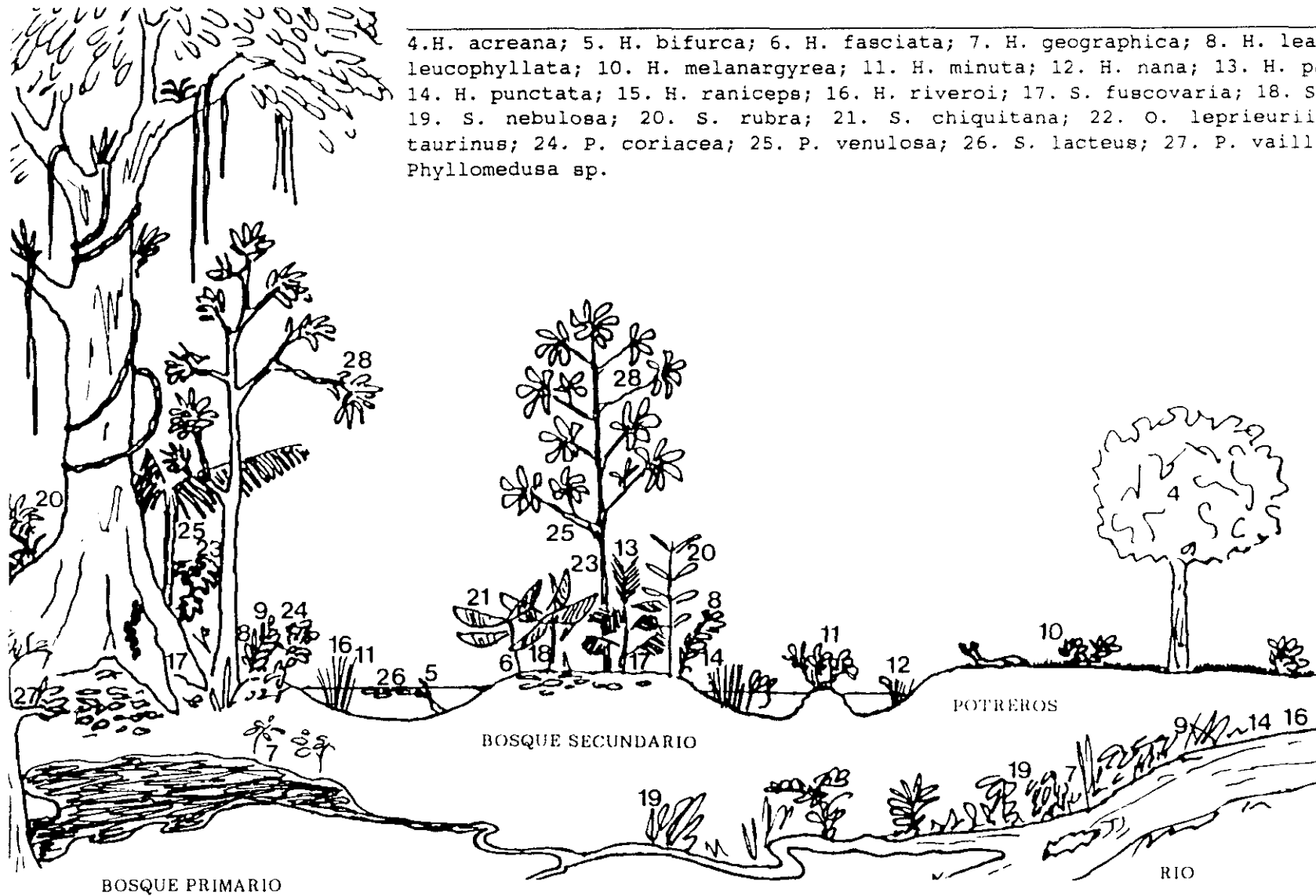


Fig. 5.5 B Uso del espacio y lugares de reproducción en 25 especies de hílidos de Puerto Almacén

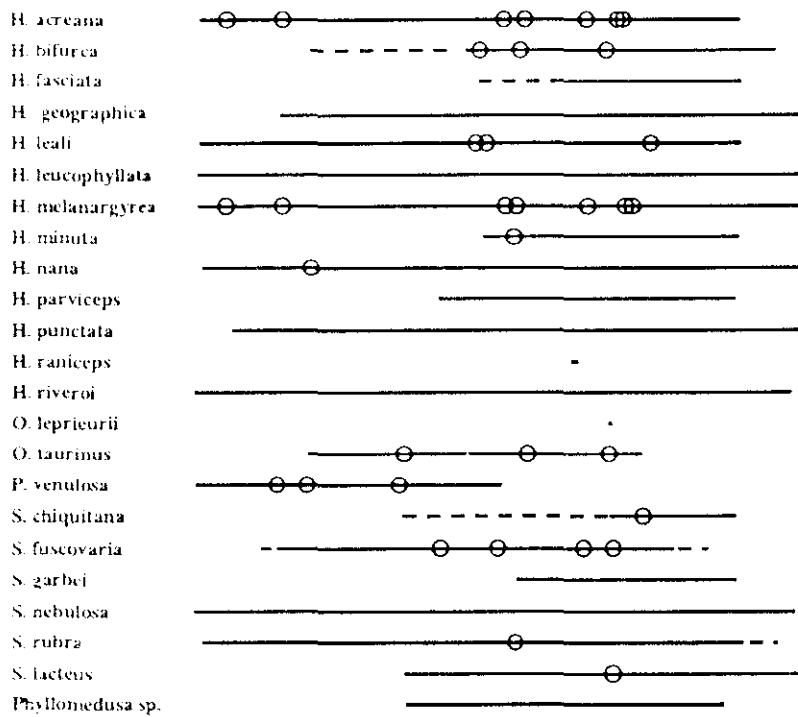
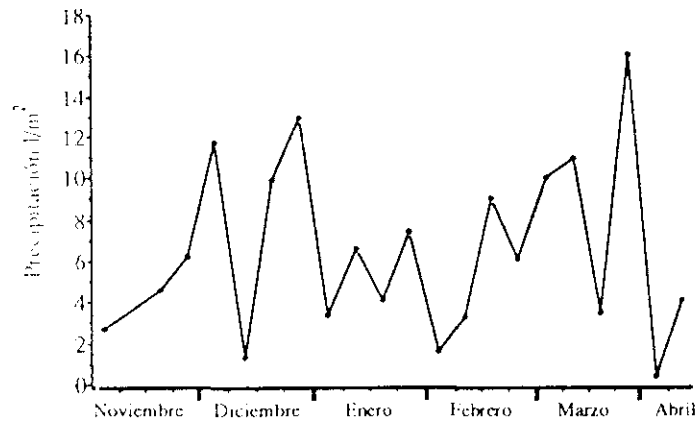


Fig. 5.7 Actividad reproductora de 23 especies de hílidos durante el primer año. La curva indica medias semanales de precipitación. En cada especie la raya continua representa periodo de canto; la discontinua, periodo en que fué observada pero no se escucharon vocalizaciones. Los círculos son observaciones de amplexus.

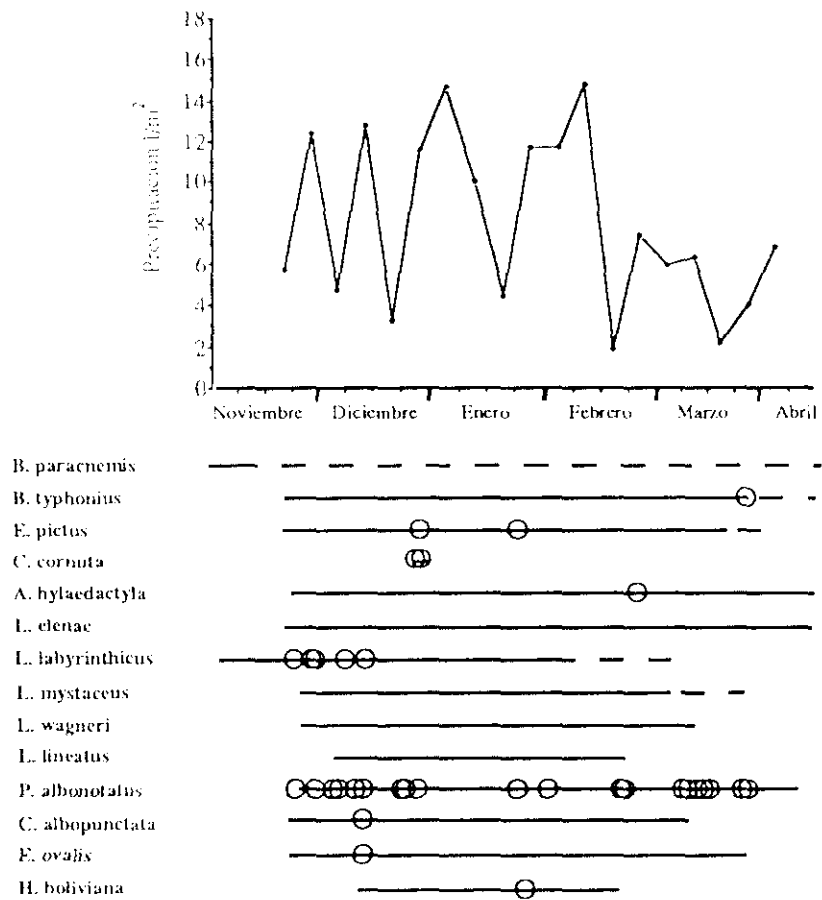


Fig. 5.8 Actividad reproductora de 14 especies de anfibios terrestres durante el segundo año. La curva indica medias semanales de precipitación. En cada especie la raya continua representa periodo de canto; la discontinua, periodo en que fué observada pero no se escucharon vocalizaciones. Los círculos son observaciones de amplexus (o de ejemplares portando larvas en el caso de *E. pictus*).

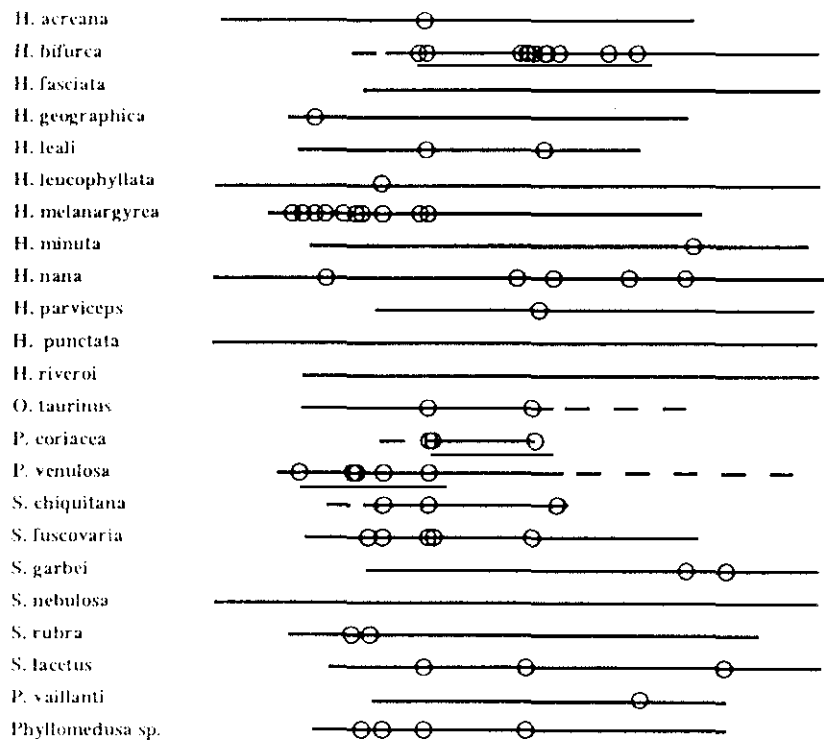
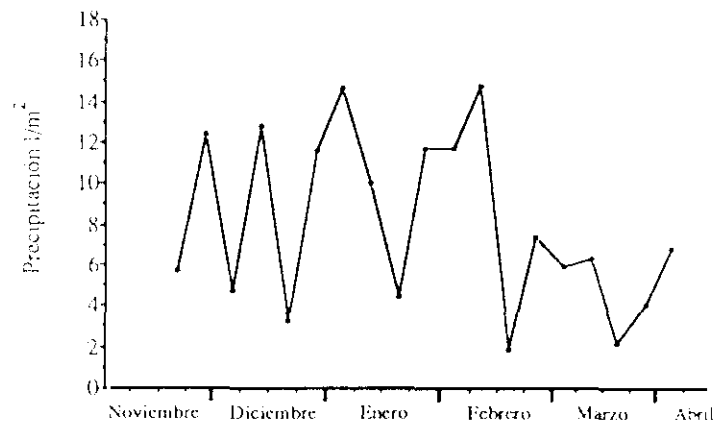


Fig. 5.9 Actividad reproductora de 23 especies de hílidos durante el segundo año. La curva indica medias semanales de precipitación. En cada especie la raya continua representa periodo de canto; la discontinua, periodo en que fué observada pero no se escucharon vocalizaciones. Los círculos son observaciones de amplexus.

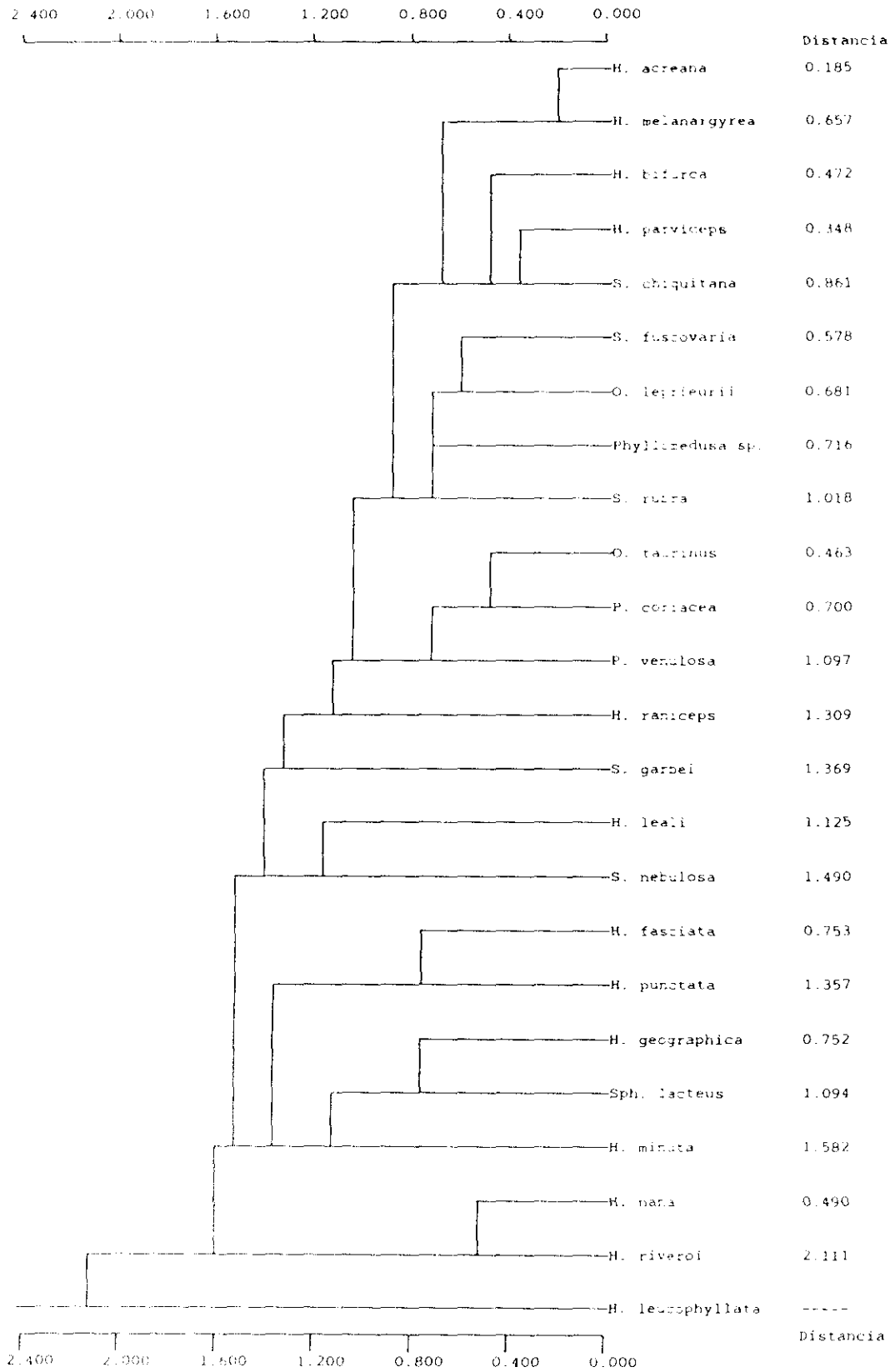


Fig. 5.10 Dendrograma de afinidades del canto de 24 especies de hílidos

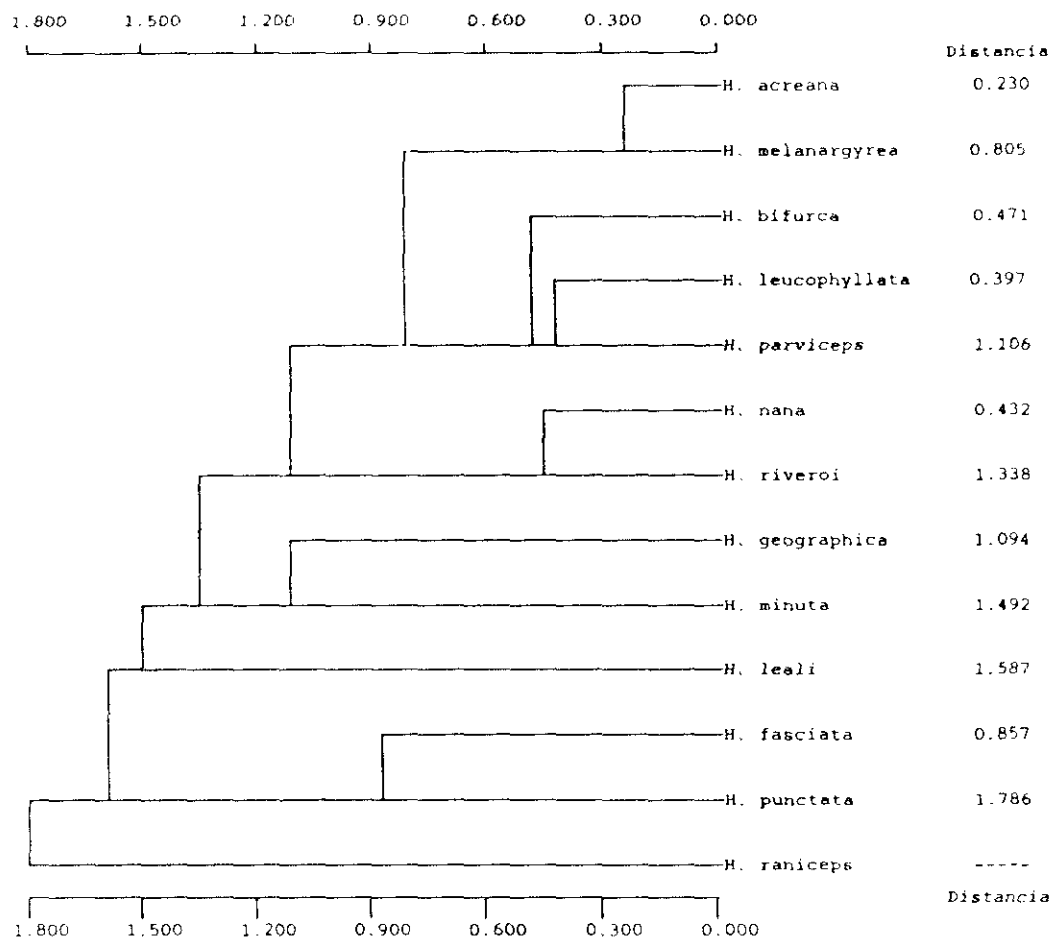


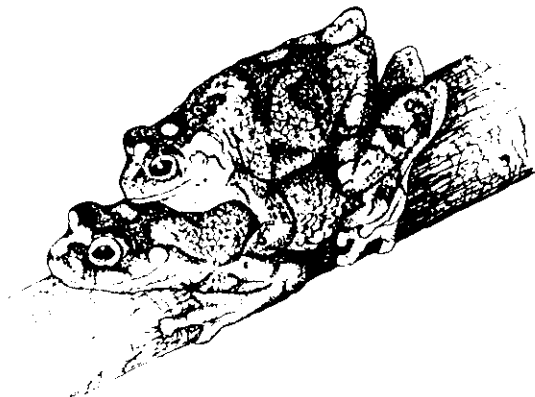
Fig. 5.11 Dendrograma de afinidades del canto de 13 especies de *Hyla*

6) BIOGEOGRAFIA DE LA COMUNIDAD

6.1) Introducción.-

La composición de una comunidad biológica es el resultado de una combinación de factores ecológicos y biogeográficos interrelacionados de modo que en última instancia el proceso de construcción de la misma se basa en la invasión y la especiación (ver Akçakaya y Ginzburg, 1991). La influencia del componente histórico en la composición y estructura de las comunidades de anfibios ha sido demasiadas veces no tenida en cuenta, y en este sentido se debería contemplar tanto la historia de las especies componentes como la del área de estudio (Duellman, 1989; Duellman y Pianka, 1990). Por otro lado, tal como insistieron Heyer y Maxon (1982b), el conocimiento de la preferencia de hábitat de cada especie (forestal o de espacios abiertos) es un dato de crucial importancia para las interpretaciones no sólo ecológicas sino biogeográficas.

Con objeto de conocer el origen de la actual composición de la comunidad de anuros de Puerto Almacén, expondremos a continuación cuáles son los patrones generales de distribución y diversidad de sus especies. No obstante, hay que tener en cuenta de antemano que los análisis de este tipo requieren un mínimo de conocimiento de la distribución y la sistemática de las especies si se quiere evitar llegar a interpretaciones erróneas; en nuestro caso, la comprensión de la distribución pasada y presente de los anuros sudamericanos se ve complicada por el hecho de que hace falta aún mucho trabajo taxonómico básico (Heyer y Maxon, 1982b). De un modo general, a medida que aumente el conocimiento de la anfibiofauna Neotropical, se verá que para las distintas zonas consideradas, aumentará el porcentaje de endemismos (Lynch, 1979). Sin embargo, a grandes rasgos, el conocimiento actual de la distribución de las especies presentes en Puerto Almacén, es aceptable y permite, cuando menos, hacer algunas especulaciones.



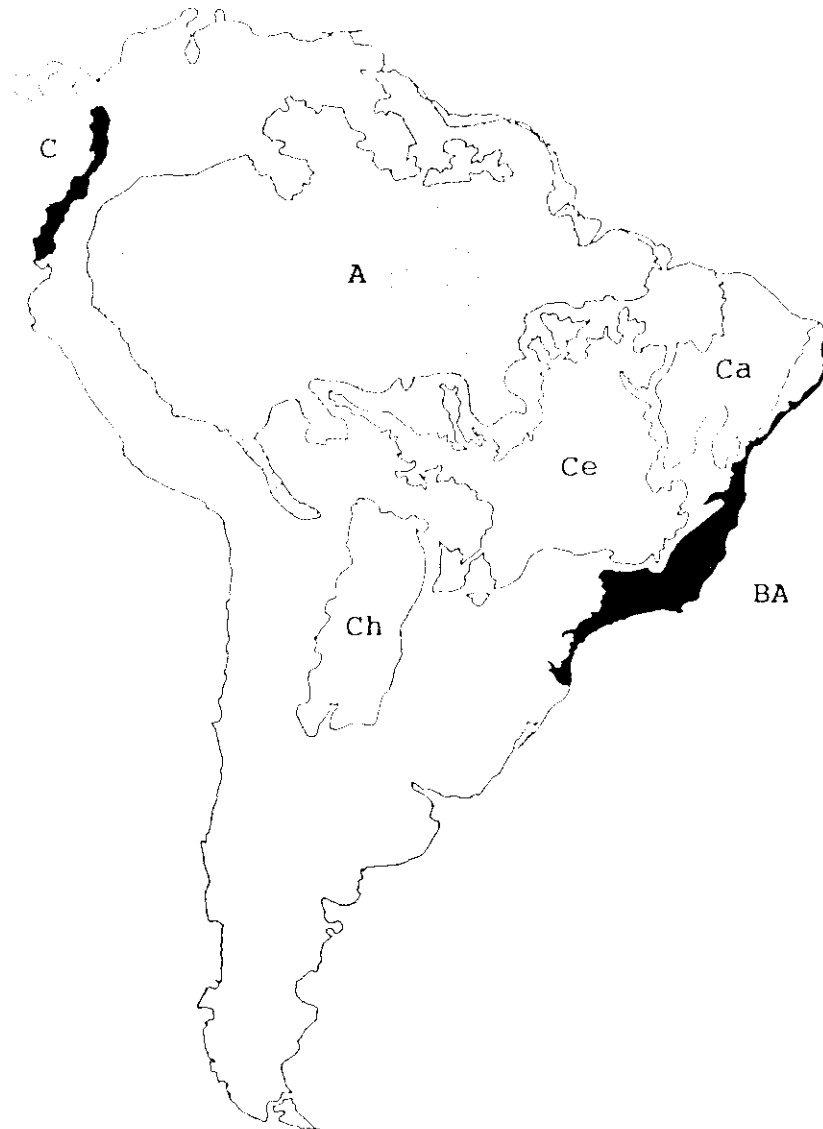


Fig. 6.1 Algunos dominios morfoclimáticos de América del Sur. C = Chocó; A = Amazonia; Ca = Caatingas; Ce = Cerrado; Ch = Chaco; BA = Bosque Atlántico. (Modificado de Ab'Saber, 1977)

6.2) Distribución de las especies de la comunidad.-

La distribución de los anuros sudamericanos se adapta razonablemente a la de los distintos dominios morfoclimáticos (Heyer, 1988). En la figura 6.1 podemos ver cuáles son estos dominios según Ab'Saber (1977). Las 40 especies de anuros de Puerto Almacén presentan distribuciones correspondientes a un total de ocho grandes patrones, todos ellos propios de tierras bajas. En ciertos casos, algunas de las especies englobadas bajo un mismo patrón biogeográfico no se ajustan perfectamente a éste. Las especies cuyo status taxonómico es menos conocido, son sobre todo aquellas englobadas en las categorías geográficas más extensas, de modo que cuando se sepa más, caerán en categorías más restringidas, pero por el momento, a la hora de hacer interpretaciones biogeográficas, hemos de conformarnos con la información disponible.

Los ocho patrones biogeográficos de los anfibios de Puerto Almacén son los siguientes:

1) Neotropical.- Es el patrón peor caracterizado y lo constituyen especies cuya distribución se extiende por gran parte de la región Neotropical, desde Centroamérica hasta la costa del sudeste de Brasil, excluyendo las islas del Caribe (aunque algunas especies se hallan en Trinidad y alguna otra isla), la mayoría de los territorios al oeste de la Cordillera Andina y el cono sur (Fig. 6.2). Cinco especies (12.5% del total) se adaptan a este patrón: B. typhonius, L. bolivianus, E. ovalis, P. venulosa y S. rubra. Bufo typhonius es un típico habitante forestal, E. ovalis es de espacios abiertos y las otras tres especies son eurioicas en cuanto al tipo de hábitat utilizado. Todas excepto E. ovalis penetran en mayor o menor grado en la región del Chocó, en la costa del Pacífico de Colombia y Ecuador. Hemos considerado Leptodactylus insularum como sinónimo de L. bolivianus; aún así, dentro de este patrón, es la especie de distribución más restringida, llegando por el Norte a Costa Rica, pero no alcanzando por el Sur el sudeste de Brasil, y ni siquiera penetrando en el cerrado. Elachistocleis ovalis llega desde Panamá al sudeste de Brasil, pero está ausente en gran parte de la Amazonía Occidental. Phrynohyas venulosa, con ser la especie de mas amplia distribución, parece en cambio la única realmente monotípica y no constituida por un complejo de especies. Presumiblemente, la clarificación del status taxonómico de las otras cuatro especies, haría caer a las poblaciones de Puerto Almacén de B. typhonius en el patrón 7, a las de L. bolivianus en el 3 o en el 5, a las de E. ovalis en el 8, y a las de S. rubra en el 3, 4 ó 5.

2) Sudamericano.- Comprende la mayor parte de Sudamérica tropical al este de los Andes, desde Colombia, Venezuela, isla de Trinidad y Guayanas hasta el sudeste de Brasil y/o norte de Argentina (Fig. 6.3). Incluye a cuatro especies (10%): L. wagneri, H. geographica, H. minuta e H. punctata; salvo esta última, exclusiva de medios abiertos, las demás se hallan tanto en bosque como en medios abiertos. Hyla minuta es la de distribución más amplia, alcanzando el

norte de Uruguay, aunque no el norte de Colombia; L. wagneri e H. geographica no alcanzan la región chaqueña, e H. punctata no se halla en el sudeste de Brasil. Con la excepción quizá de H. punctata, algunas poblaciones de las demás especies podrían ver cambiado su estatus taxonómico tras ulteriores estudios, adaptándose así las poblaciones de Puerto Almacén a otro patrón de distribución, pero la probabilidad de que esto ocurra es menor que en el caso de las especies incluídas en el patrón Neotropical.

3) Orinoco-Amazónico.- Comprende la parte alta de la cuenca del Orinoco, las Guayanas y toda la Cuenca Amazónica (Fig. 6.4). Siete especies (17.5%) se incluyen en este patrón, tres de ellas, E. pictus, C. cornuta y O. taurinus, son eminentemente forestales, y las otras cuatro, A. hylaedactyla, L. mystaceus, H. leucophyllata y S. lacteus, se encuentran tanto en bosque como en áreas abiertas.

4) Amazónico occidental.- Abarca aproximadamente la mitad occidental de la Cuenca Amazónica, desde los Andes hasta el sur de Venezuela por el Norte y los estados brasileños de Amazonas y Mato Grosso por el Sur (Fig. 6.5). Comprende seis especies (15%) de las cuales Phyllomedusa sp. es forestal y las otras cinco, H. bifurca, H. leali, H. parviceps, H. riveroi y S. garbei son eurioicas respecto al tipo de hábitat. Hyla parviceps y S. garbei son las únicas que alcanzan Venezuela, y Phyllomedusa sp. y las poblaciones bolivianas de H. bifurca quizá podrían caer en la categoría 7.

5) Amazónico occidental y Guayanas.- Es un patrón de distribución llamativo, presentado por seis especies (15%) que tienen distribuciones que pueden ser disjuntas, hallándose por un lado en la mitad occidental de la Cuenca Amazónica, y por otro en las Guayanas (Fig. 6.6). Las seis especies, L. lineatus, H. boliviana, H. fasciata, O. lepieurii, P. coriacea y P. vaillanti, son forestales. Lithodytes lineatus parece presentar una distribución continua entre las dos áreas, a través del sur de Venezuela; es probable que en algún otro caso, la aparente distribución disjunta responda en realidad a insuficiencia de prospecciones en el área intermedia. Hyla fasciata se extiende bastante hacia el centro de la Cuenca Amazónica (Heyer, 1988), y podría estar en el citado caso. Otras, como H. boliviana y O. lepieurii parecen seguir desde Guayanas una distribución en arco amazónico que llega hasta Rondônia pero no alcanza Manaus.

6) Amazónico oriental.- Comprende la mitad oriental de la Cuenca Amazónica, desde los estados brasileños de Amazonas, Rondônia y Mato Grosso hasta el Océano Atlántico, e incluyendo Guayanas y sur de Venezuela (Fig. 6.7). La única especie incluida en este patrón es S. nebulosa y es propia de formaciones abiertas.

7) Amazónico sudoccidental.- Abarca las cuencas de los ríos Purus y Madeira, en el sudeste de Perú, oeste de Brasil y norte de Bolivia (Fig. 6.8). Este patrón lo presentan sólo dos especies (5%), H. acreana y S. chiquitana, al parecer endémicas de la región, y ambas son forestales.

8) Cerrado-Chaqueño.- Incluye la región del cerrado, en el centro de Brasil (principalmente los estados de Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais y São Paulo) y este de Bolivia, y la del chaco, en el norte de Argentina, norte de Paraguay y sur de Bolivia (Fig. 6.9). La separación entre estas dos regiones no es tan brusca como la que se da entre selva y sabana, pues ambas pertenecen al dominio de los espacios abiertos. Algunas especies del cerrado penetran tanto en el chaco como en los bosques subtropicales del este de Paraguay, nordeste de Argentina y sudeste de Brasil. Nueve especies (22.5%) se incluyen en este patrón, todas propias de espacios abiertos: B. paracnemis, L. elenae, L. labyrinthicus, P. albonotatus, C. albopunctata, H. melanargyrea, H. nana, H. raniceps y S. fuscovaria. De ellas, B. paracnemis, H. raniceps y S. fuscovaria poseen amplia distribución en ambas regiones, H. raniceps alcanzando por la costa atlántica hasta la Guayana Francesa. Leptodactylus elenae, P. albonotatus e H. nana, aunque penetran en el cerrado brasileño, son especies predominantemente chaqueñas, aunque L. elenae alcanza hacia el NO el peruano valle de Huallaga, e H. nana alcanza por sur hasta el Mar del Plata. Por último, L. labyrinthicus, C. albopunctata e H. melanargyrea son especies predominantemente del cerrado. La primera se extiende hasta las caatingas del nordeste de Brasil y también tiene poblaciones aisladas en la Amazonía Central y costa de Venezuela, y la última alcanza por el Norte hasta Surinam a lo largo de la costa atlántica. A Puerto Almacén no llegan por tanto especies estrictamente chaqueñas, como por ejemplo Leptodactylus laticeps o Chacophrys pierotti.

Agrupando resultados, podemos unir los patrones 1 y 2 en un solo patrón de amplia distribución, y los patrones 3-7 en un patrón amazónico en sentido amplio. En conjunto, vemos así que de las 40 especies de anuros de Puerto Almacén, 22 (55%) son de distribución amazónica, 9 (22.5%) son de amplia distribución (aunque sudamericanas en origen) y 9 (22.5%) son cerrado-chaqueñas. Entre las 13 especies de anuros forestales, 12 (92.3%) son amazónicas y 1 (7.7%) es de amplia distribución. Entre las 12 especies de espacios abiertos, 9 (75%) son cerrado-chaqueñas, 2 (16.6%) son de amplia distribución y sólo 1 (8.3%) es amazónica. Por último, entre las 15 especies eurioicas a nivel de hábitat, 9 (60%) son amazónicas y 6 (40%) son de amplia distribución.



Fig. 6.2 Patrón de distribución neotropical.

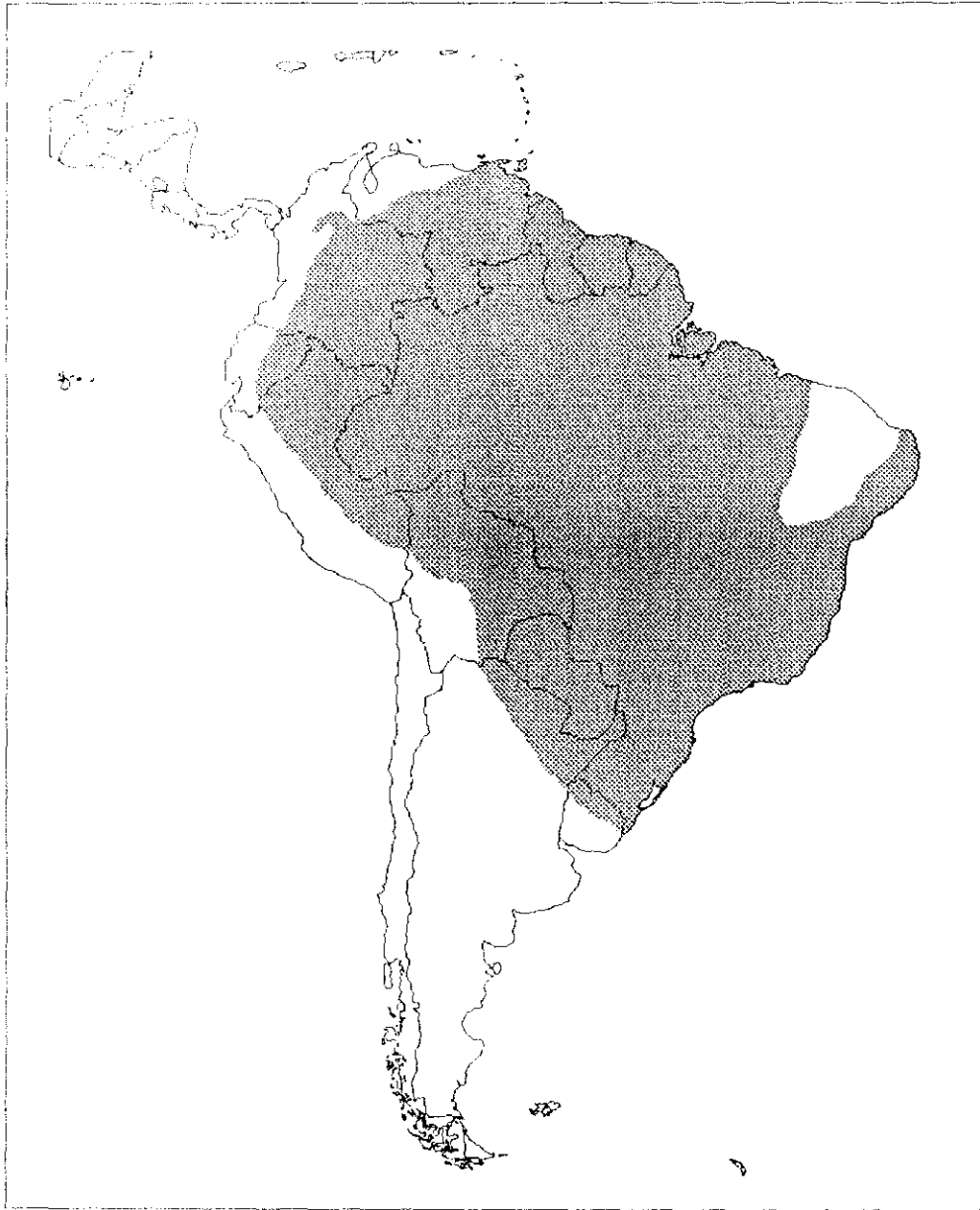


Fig. 6.3 Patrón de distribución sudamericano.

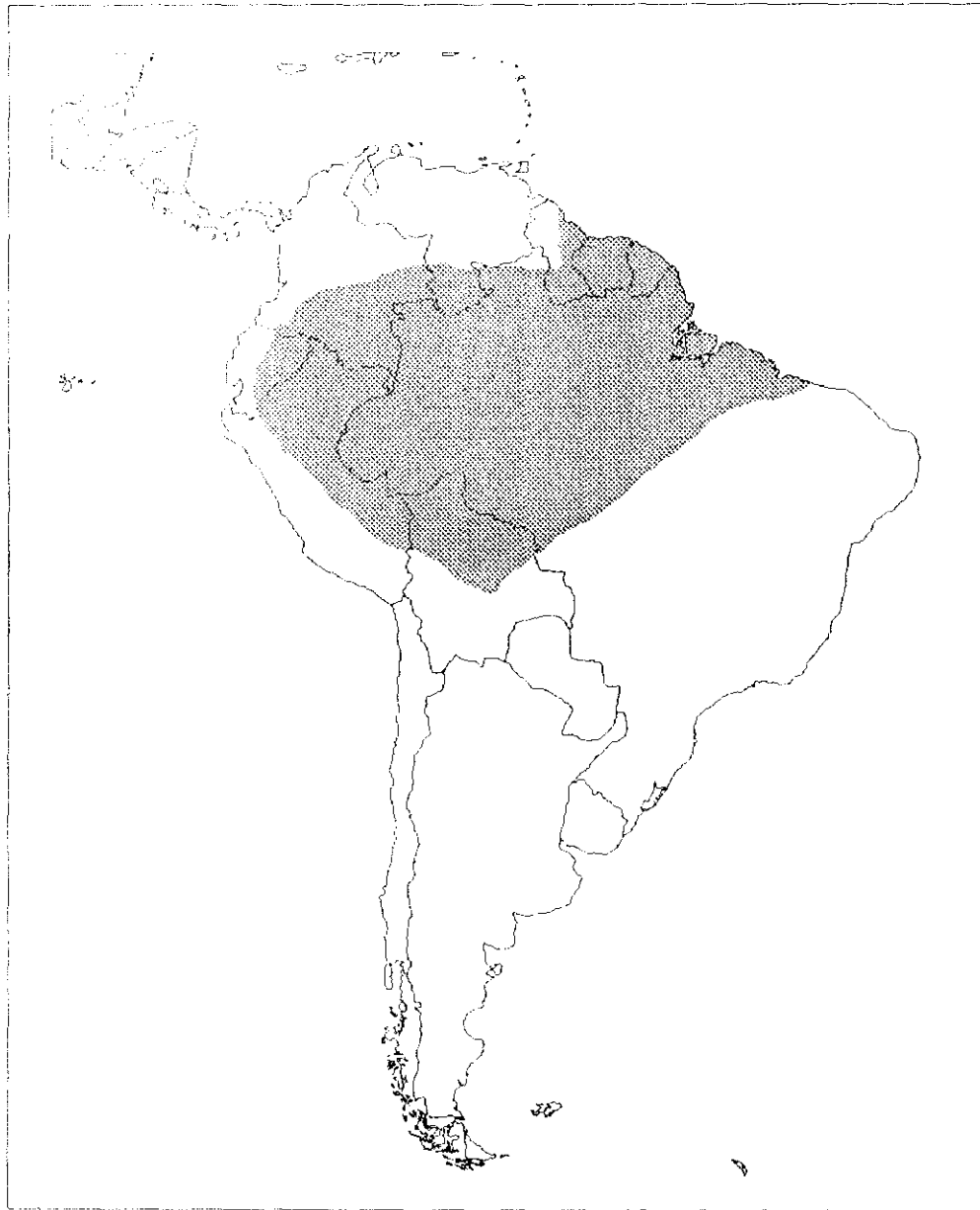


Fig. 6.4 Patrón de distribución Orinoco-Amazónico.

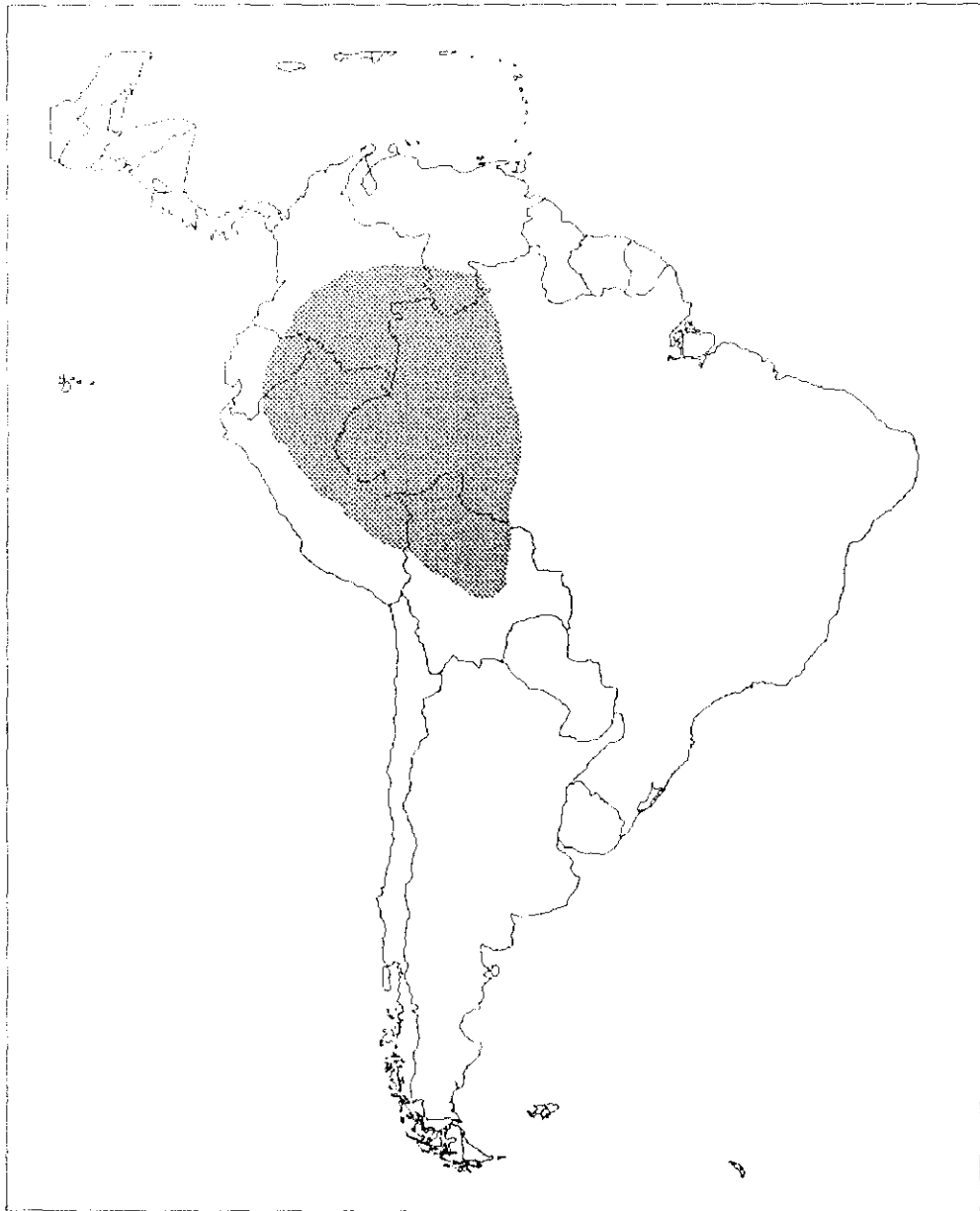


Fig. 6.5 Patrón de distribución Amazónico-Occidental.

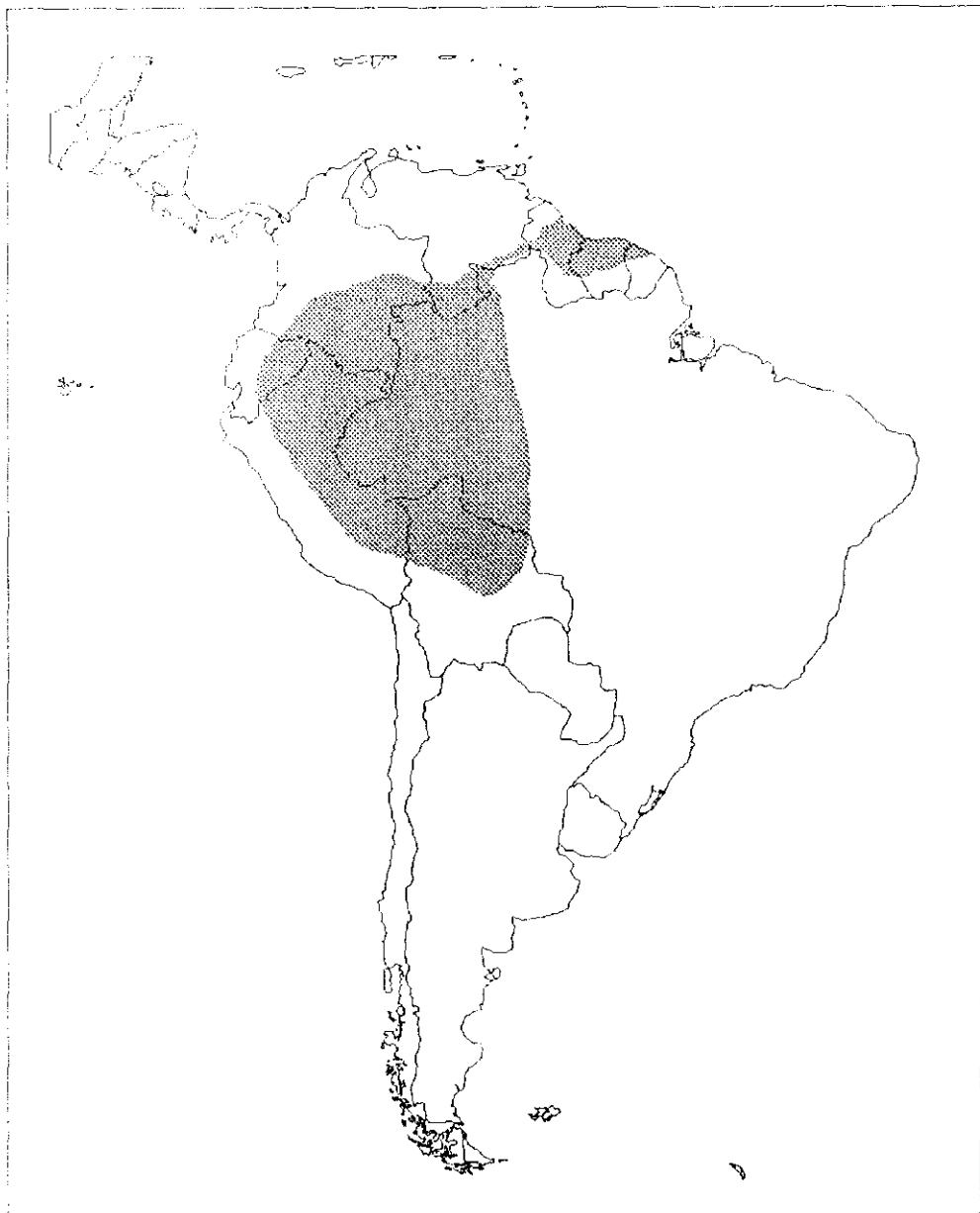


Fig. 6.6 Patrón de distribución Amazónico-Occidental y Guayanas.

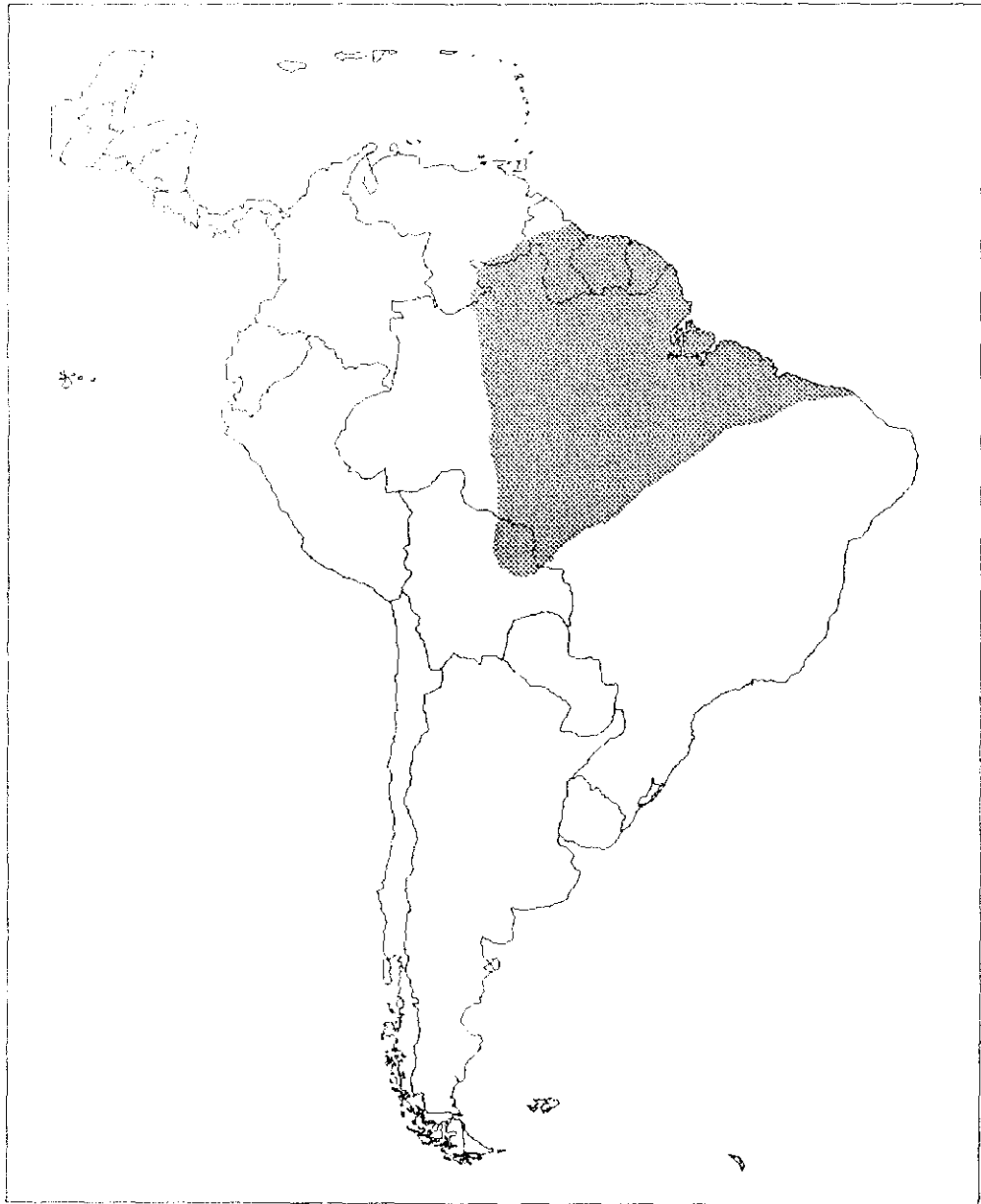


Fig. 6.7 Patrón de distribución Amazónico-Oriental.

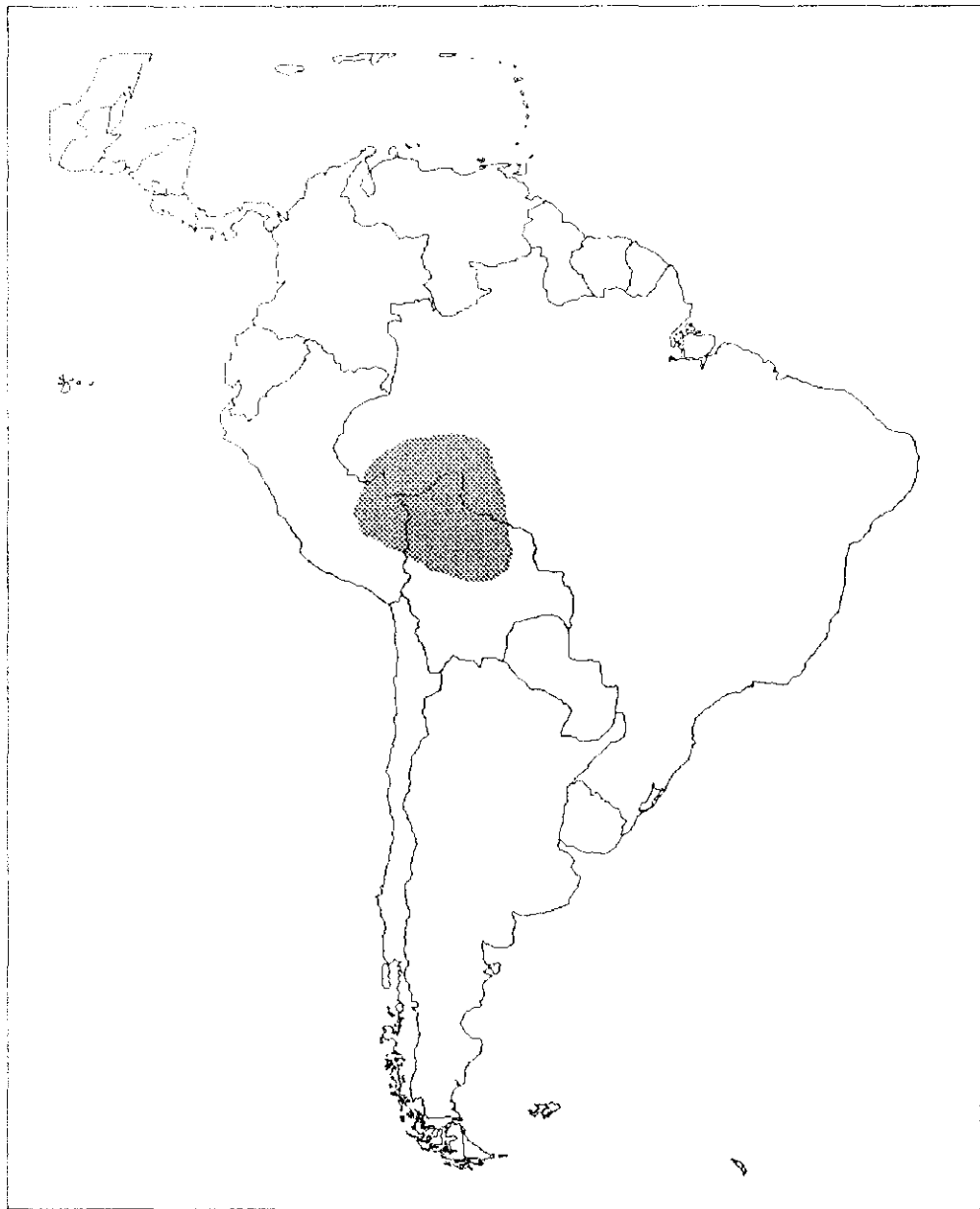


Fig. 6.8 Patrón de distribución Amazónico sudoccidental.

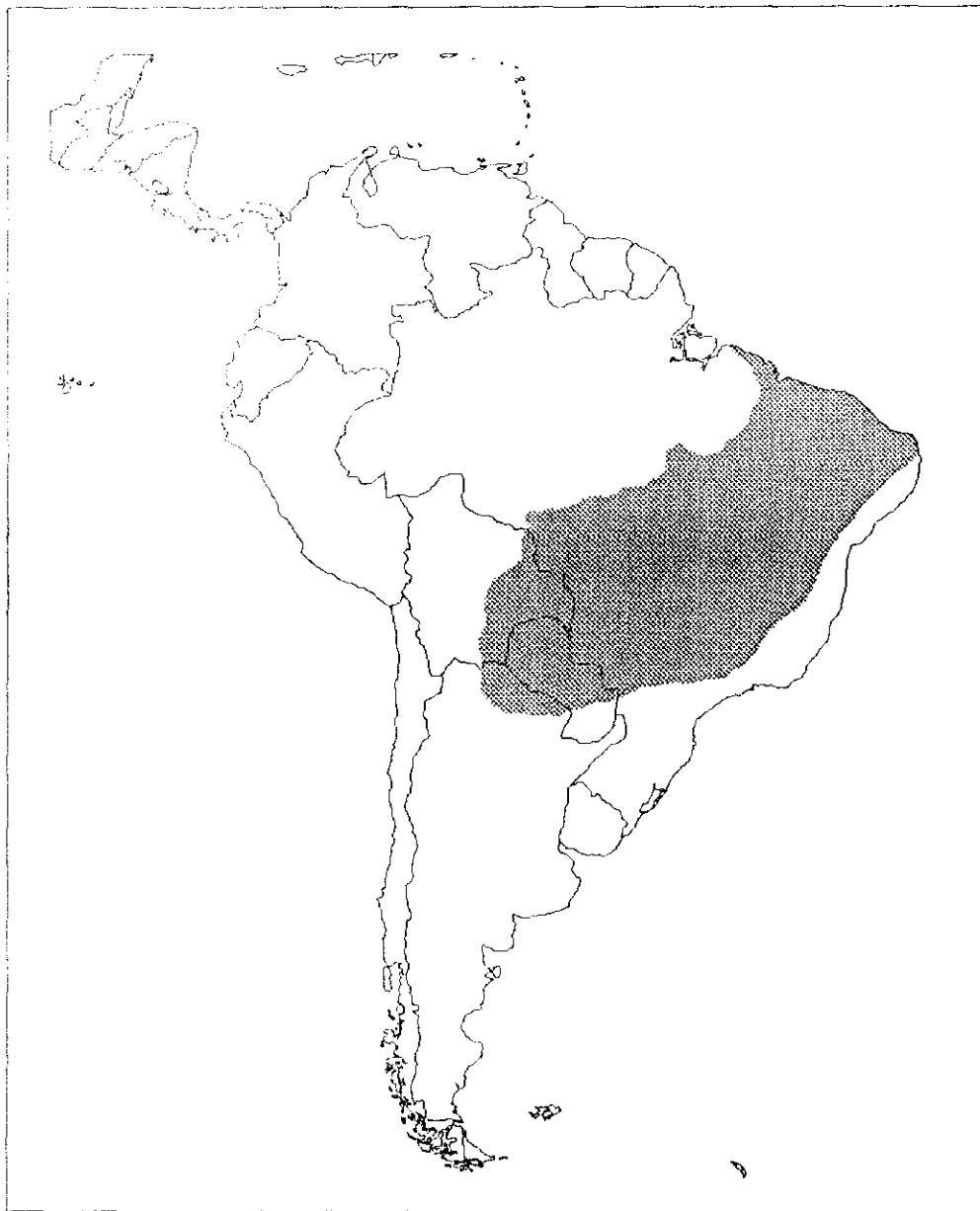


Fig. 6.9 Patrón de distribución Cerrado-Chaqueño.

	LS	BC	SC	M	CA	Ms	B	G	PA
La Selva	48	<i>0.50</i>	<i>0.03</i>	<i>0.04</i>	<i>0.03</i>	<i>0.03</i>	<i>0.00</i>	<i>0.01</i>	<i>0.00</i>
Barro Colorado	25	52	<i>0.07</i>	<i>0.09</i>	<i>0.12</i>	<i>0.05</i>	<i>0.00</i>	<i>0.06</i>	<i>0.10</i>
Santa Cecilia	2	5	93	<i>0.60</i>	<i>0.54</i>	<i>0.38</i>	<i>0.01</i>	<i>0.38</i>	<i>0.35</i>
Manu	2	6	48	77	<i>0.68</i>	<i>0.40</i>	<i>0.01</i>	<i>0.33</i>	<i>0.45</i>
Cuzco Amazónico	2	7	43	49	64	<i>0.33</i>	<i>0.00</i>	<i>0.37</i>	<i>0.47</i>
Manaus	1	2	26	24	18	44	<i>0.02</i>	<i>0.42</i>	<i>0.21</i>
Boracéia	0	0	1	1	0	1	65	<i>0.00</i>	<i>0.01</i>
Guayanas	1	4	30	24	24	23	0	65	<i>0.28</i>
Puerto Almacén	0	5	24	27	25	9	1	15	42

Tabla 6.1. Semejanza biogeográfica entre las comunidades de anfibios de nueve localidades neotropicales. En negrita, número de especies de la comunidad, en letra normal, número de especies compartidas entre dos comunidades, y en cursiva, coeficientes de semejanza biogeográfica.

6.3) Comparación con otras comunidades.-

Una forma útil de comparar la riqueza y la afinidad biogeográfica entre dos comunidades bióticas cualesquiera, es relacionar el número y composición en especies de las mismas mediante un algoritmo, y se han propuesto diferentes fórmulas para ello. En nuestro caso, la tarea se ve facilitada, ya que Duellman (1990) comparó cinco comunidades herpetológicas neotropicales para las cuales había sido hecha una aceptable inventariación de la fauna, a saber: La Selva (Costa Rica), Barro Colorado (Panamá), Manaus (Brasil), Manu (Perú) y Santa Cecilia (Ecuador). Aunque Duellman (1990) comparó la comunidad herpetológica a varios niveles, ahora sólo nos interesa la comunidad de anfibios. Añadiremos aquí comparaciones con la comunidad de Boracéia [Brasil (Heyer et al., 1990)], Cuzco Amazónico [Perú (Duellman y Salas, 1991)] y Trois Sauts [Guayana Francesa (Lescure, 1986b)].

Los valores del Coeficiente de Semejanza Biogeográfica obtenidos se muestran en la Tabla 6.1. Para Puerto Almacén, el coeficiente más alto se obtiene con Cuzco Amazónico (0.47), localidad situada a unos 850 km al NO, seguido de Manu (0.45), a unos 1050 km en igual dirección, y de Santa Cecilia (0.35), a 2400 km también hacia el NO. En cambio, los coeficientes son bastante más bajos con Manaus, que está a 1400 km hacia el N, y con Guayana, a 2200 km también hacia el N (0.21 y 0.28 respectivamente). El hecho de que la distancia pesa menos que los componentes biogeográficos, aun asentándose las comunidades en medios semejantes como el bosque tropical o subtropical, se pone de manifiesto por el hecho de que el coeficiente es un orden de magnitud mayor con Barro Colorado (0.10) que con Boracéia (0.01), a pesar de que la primera localidad dista de Puerto Almacén casi 3500 km hacia el NO, y la segunda 2000 km hacia el SE. Esto es un reflejo de la peculiar historia biogeográfica del bosque atlántico brasileño y su altísimo porcentaje de endemismos (Duellman, 1988; Heyer, 1988). Los datos ponen de manifiesto además la gran componente amazónico-occidental de la anfibiofauna de Puerto Almacén, como ya se apuntó anteriormente. Aunque en los datos sobre Manaus no se incluyen especies propias de medios abiertos (como H. punctata, S. garbei, S. nebulosa, S. rubra, S. lacteus), si incluyésemos éstas y otras no consideradas por Zimmermann y Rodrigues (1990) (como B. marinus, B. granulosus, H. multifasciata, etc.), todavía obtendríamos coeficientes más bajos a los obtenidos con las tres localidades de la Amazonia Occidental, pero mayores que con el obtenido con la Guayana Francesa. Por otro lado, las contribuciones a que el CBR no sea siempre igual a 0 entre localidades alejadas geográfica o biogeográficamente, como Barro Colorado y Boracéia, se deben en su mayor parte a especies eurioicas y de amplia distribución, como P. venulosa e H. minuta.

Uno de los primeros factores aparentemente correlacionados con el aumento de la diversidad de especies, parece ser la latitud, de modo que la primera aumenta en relación inversa a la segunda; las razones que se han argumentado son variadas, y el fenómeno se debería a la actuación de variados mecanismos ecológicos no mutuamente excluyentes, tal como

intentan explicar las diversas teorías propuestas (para una revisión del tema, ver Rohde, 1978). No obstante, a este aumento de la diversidad a medida que nos acercamos a la latitud 0°, que se cumple de un modo general, le afectan muchas excepciones y alteraciones, en función de las particularidades de cada área y tipo de organismos considerados. Por ejemplo, para las plantas de la Cuenca Amazónica se ha dicho que el gradiente de diversidad sigue más bien la longitud que la latitud, de modo que la diversidad es más alta a medida que nos desplazamos de E a O (Ducke y Black, 1953). Lo mismo parece ser cierto para el caso de los anuros, probablemente debido a una menor precipitación anual en la parte inferior de la cuenca, y a la existencia de una marcada estacionalidad (Duellman, 1988); también, a grandes rasgos y por los mismos motivos, la diversidad disminuye según nos vamos alejando de la línea del ecuador. Siguiendo una dirección NO-SE desde el piedemonte andino ecuatoriano, encontramos un gradiente de diversidad de anuros desde las 86 especies de Santa Cecilia a las 22 de Filadelfia, en Paraguay (Duellman, 1988), aunque el origen de las diferentes especies varía, y en el caso de esta última localidad casi todas son ya cerrado-chaqueñas. Puerto Almacén, con sus 40 especies, se halla en una posición intermedia. Sin embargo, es interesante considerar que 9 de ellas no son de origen amazónico y que más al norte de Puerto Almacén no necesariamente encontraríamos un número total de especies mayor, al no ser quizá sustituidas estas 9 especies por otras tantas amazónicas. Así, la latitud más sureña de Puerto Almacén respecto a Perseverancia, puede suponer en este caso una mayor diversidad, pues sin ser en los dos lugares la vegetación muy diferente, el cerrado queda en cambio muy lejos de Perseverancia y casi no se aportarían por tanto especies propias de tal formación.

6.4) Origen de la anurofauna.-

6.4.1) El Terciario.-

Aunque no abundaremos en los datos existentes sobre la distribución de los anfibios en el Terciario (ver por ejemplo Lynch, 1971; Estes y Reig, 1973; Savage, 1973), sí es importante al menos señalar que, tal como apunta Savage (1973), la historia evolutiva de los anfibios actuales está asociada sobre todo al gran continente de Gondwana, y varios de los grupos existentes tienen su origen en las tierras emergidas durante el Jurásico que constituirían la actual Sudamérica. En general, se admite una evolución *in situ* para los anfibios sudamericanos desde el Cretácico, en que Sudamérica y Africa se separaron, aunque hubo intercambio de faunas con Centroamérica y la región holártica en el Cretácico tardío y muy especialmente en el Plioceno, con la conexión definitiva de los dos subcontinentes a través de Panamá (Savage, 1982; Vanzolini y Heyer, 1985). La existencia de grupos de herpetos holárticos y/o centroamericanos evolucionados en Centroamérica es notable en el norte de Sudamérica, y sobre todo en la región del Chocó (Duellman, 1988), mientras que en el centro y sur de Sudamérica se hallan pocos representantes de tales grupos. Dentro de los anfibios, llegan a Bolivia algunos ejemplos,

como Bolitoglossa altamazonica (única salamandra presente en el país) y Rana palmipes (único Ranidae), pero ningún elemento de origen centro o norteamericano está presente en Puerto Almacén. Los eventos evolutivos acaecidos durante el Terciario en Sudamérica, donde imperaron 60 millones de años de relativa estabilidad climática (Haffer, 1969), no explican prácticamente la distribución actual de las especies. Si bien la especiación tuvo lugar en el Paleoceno-Mioceno para muchos leptodactílidos (Heyer y Maxon, 1982a; 1982b; Maxon y Heyer, 1988) y probablemente también para los hílidos de las zonas elevadas de los escudos guayanés y brasileño, y en el Plio-Pleistoceno para los hílidos andinos (Duellman, 1986), la distribución actual de gran parte de la fauna de tierras bajas se explicaría sobre todo como consecuencia de los eventos climáticos pleistocénicos. Así, las distribuciones de las familias y de los géneros de anuros responderían a los eventos terciarios y las de las especies a los cuaternarios (Simpson y Haffer, 1978). Según Haffer (1979) casi todas las especies actuales de vertebrados amazónicos serían de origen pleistocénico y sólo unas pocas serían pliocénicas.

6.4.2) El Cuaternario.-

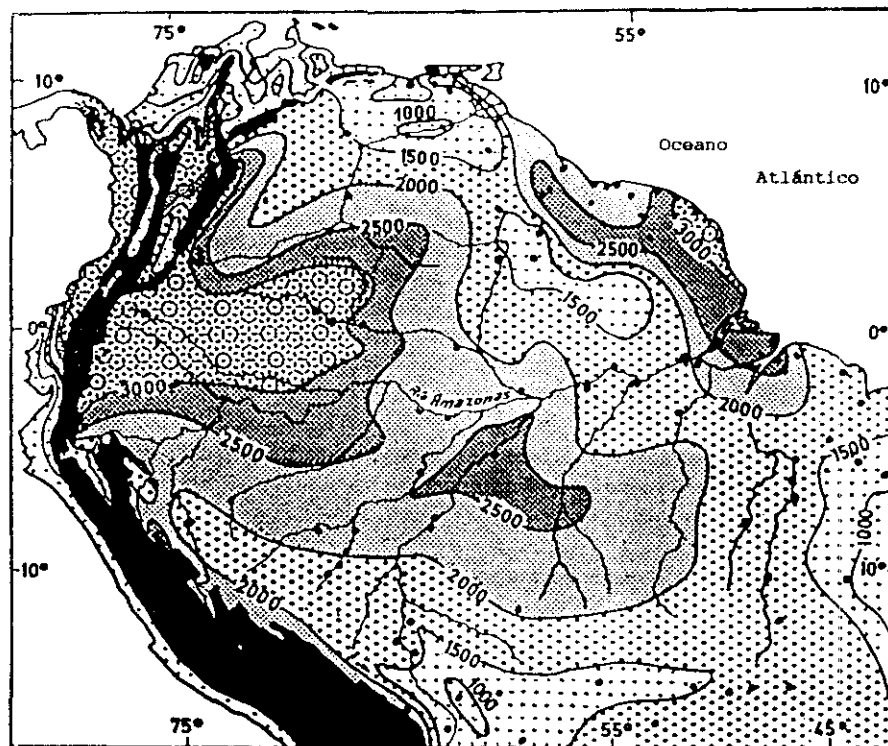
Durante largo tiempo y hasta no hace mucho (ver por ejemplo Schwabe, 1969) se consideró que la altísima diversidad biológica de los bosques tropicales era en gran parte debida a la inmutabilidad de estos a lo largo de millones de años ("teoría de la constancia"; ver Fischer, 1960; Connel y Orias, 1964). La estabilidad de los recursos y de las condiciones ambientales permitiría mayores especializaciones en dieta y uso del microhábitat, y por tanto los nichos se harían más pequeños (Klopfer y Mac Arthur, 1961), llevando así a un "empaquetamiento de especies" (Mac Arthur, 1969; 1970). Sin embargo, a este factor, que desde luego favorece la diversificación, se ha añadido otro igualmente diversificador. Sobre todo a partir de las ideas de Moreau (1963; 1966), se ha venido aceptando que, contrariamente a lo que antes se pensaba, los bosques tropicales del planeta normalmente no permanecieron inalterados a lo largo del Pleistoceno, sino que sufrieron contracciones y extensiones en su área de distribución, correspondientes a la alternancia de periodos fríos y secos con periodos cálidos y húmedos como el actual. La evidencia biológica de tales cambios en la región Neotropical se ha ido poniendo de manifiesto con importantes estudios de los patrones de distribución actuales en diversos grupos de organismos, destacando los mamíferos (Herschkovitz, 1969), aves (Haffer, 1969; 1974), reptiles (Vanzolini y Williams, 1970; Jackson, 1978), anfibios (Duellman, 1972; 1982; Heyer, 1973a; Duellman y Crump, 1974), insectos (Spassky et al., 1971; Brown et al., 1974), árboles (Prance, 1973), etc. Además, existe también evidencia palinológica y geomorfológica (Damuth y Fairbridge, 1970) [para una recopilación de trabajos sobre el tema, ver Prance (1982)]. Este creciente saber ha fortalecido la llamada "teoría de los refugios" (Haffer, 1969), según la cual, durante los periodos glaciales, fríos y secos, el bosque tropical se habría conservado únicamente en algunos enclaves favorables que habrían servido como

refugio a la fauna forestal (Haffer, 1969; 1974; 1979; Vanzolini y Williams, 1970; Vuilleumier, 1971; Müller, 1972). A pesar de que los refugios son en última instancia no un fenómeno biológico, sino el resultado de un fenómeno geológico y paleoclimatológico (Haffer, 1979), sus consecuencias biológicas son enormes, ya que una especie podría verse disgregada en dos o más poblaciones aisladas, las cuales podrían ponerse de nuevo en contacto tras restablecerse las condiciones de partida, y en este punto, la diferenciación de dichas poblaciones podría haber sido suficiente como para haberse alcanzado el aislamiento reproductivo. La repetición de varios de estos ciclos a lo largo del Pleistoceno puede explicar la presencia en simpatria de dos o más especies filogenéticamente muy próximas, ya que este proceso vicariante podría dar, a partir de una sola especie, hasta ocho especies después de cumplirse tres ciclos (Duellman y Crump, 1974; Duellman, 1982). Además, todo el proceso de especiación se podría ver catalizado por mecanismos previos de "diferenciación por distancia", según la cual en una especie cuyos individuos poseen áreas de campeo varios órdenes de magnitud menores que el área de distribución de la misma, el flujo genético entre poblaciones extremas es mínimo o nulo, favoreciéndose así su diferenciación (ver White, 1978). Sin embargo, aunque es indudable que el proceso vicariante postulado por la teoría de los refugios junto con la predictibilidad del ambiente a corto y medio plazo han de ser en gran medida la causa de la altísima biodiversidad del bosque tropical, la teoría no explica por sí misma toda la diversidad de la biota amazónica ni, en todos los casos, la coexistencia en simpatria de varias especies filogenéticamente cercanas (Simpson y Haffer, 1978). En este sentido, hay que tener en cuenta que los periodos secos también provocaron extinciones y que los bosques amazónicos antes del Pleistoceno soportarían ya una alta diversidad biológica (Simpson, 1982). La teoría de los refugios, con ser ampliamente aceptada, tiene de todos modos algunos inconvenientes derivados no sólo de la falta de algunas pruebas geológicas y paleoclimáticas concluyentes, sino de la ausencia de consenso y claridad en los postulados de muchos autores. En efecto, un aspecto tan básico como cuál fue la correlación temporal entre periodos glaciales e interglaciales, con periodos secos y húmedos y/o fríos y cálidos, ha sido tratado de distintas formas y presentando variadas combinaciones (ver por ejemplo Haffer, 1969; 1979; Vuilleumier, 1971; Simpson y Haffer, 1978). De un modo general se admite no obstante que los periodos glaciales fueron los áridos y fríos, y que los interglaciales (como el actual), los húmedos y cálidos. La teoría, tal como fue propuesta por Haffer (1969), ha sido parcialmente cuestionada por diversos autores, aunque normalmente sus argumentos se basan en la ausencia de adecuación entre los postulados de la teoría y los resultados obtenidos en sus estudios particulares, o en la posibilidad de explicar los fenómenos observados por medio de otras hipótesis alternativas (ver por ejemplo, Lynch, 1982; 1988; Beven et al., 1984; Connor, 1986; Salo et al., 1986; Salo, 1987; Colinvaux, 1989). A pesar de todo, la teoría de los refugios continúa siendo la más plausible hipótesis para dar cuenta de los patrones de distribución y diversidad observados en la biota amazónica. En

síntesis, el panorama de la Amazonía y zonas aledañas durante el Pleistoceno y el Holoceno, ha sido más o menos el que exponemos a continuación.

Hasta el Plioceno, el bosque tropical ocupaba más o menos toda la Cuenca Amazónica, cuyo relieve y geomorfología eran ya básicamente los actuales. Así, las alturas más notables se daban y se dan en las zonas periféricas de la cuenca (Andes, escudos guayanés y brasileño) y tanto antes como ahora, la pluviosidad era ahí más alta debido al choque de las capas húmedas de la atmósfera con las laderas, su ascensión, y su consecuente enfriamiento (Simpson y Haffer, 1978). Se produjeron quizá 13 glaciaciones pleistocénicas, en las que la precipitación global disminuyó en un 20% (Colinvaux, 1989), pero en las regiones citadas y en algunas otras, la precipitación siguió siendo suficiente para el mantenimiento del bosque tropical; así, se formaron una serie de refugios periféricos, determinados en última instancia por el relieve (Ab'Saber, 1968), quedando el resto del paisaje dominado por sabanas y cerrados. En tales periodos áridos, la temperatura bajó entre 3° y 4.5° C, haciendo las zonas bajas más secas y frías que en la actualidad; el bosque montano se desplazó entonces a menores altitudes y el bosque tropical de llanura se alejó más o menos de las zonas altas, más frías (Haffer, 1979; Liu y Colinvaux, 1985). En los últimos 100.000 años, al menos hubo tres fases áridas, cada una con una duración de 5-10.000 años (Simpson y Haffer, 1978). Estas fases tuvieron lugar hace aproximadamente 21-13.000 años, 11-9500 años y 4500-2500 años (Vanzolini y Ab'Saber, 1968; Damuth y Fairbridge, 1970; Vanzolini y Williams, 1970; Van Geel y Van der Hammen, 1973; Heine, 1974). Durante ellas, los bosques se vieron reducidos a manchas relictas en lugares propicios, y estas manchas casi siempre fueron las mismas, produciendo sobre la diferenciación de la fauna un "efecto de resonancia", al verse de nuevo aisladas poblaciones que ya habían divergido por aislamiento previamente (Vanzolini, 1973). Al menos algunos periodos interglaciales fueron más cálidos que el presente (Vuilleumier, 1971), lo que dió lugar a introgresiones marinas notables en el cauce del Amazonas (Haffer, 1969). En estos periodos [por ejemplo, hace 7000 años (Müller, 1968)] se produjeron contactos, aunque no muy extensamente, entre la selva amazónica y la selva atlántica del sudeste de Brasil (Haffer, 1969). Dichos contactos tuvieron lugar varias veces y por diferentes vías: Norte, centro y Sur (Dixon, 1979). Durante la última fase árida, ya en el Holoceno (hace 4000-2500 años) hubo una creciente expansión del cerrado, pero la fragmentación del bosque fue menos intensa y básicamente quedó partido en dos grandes bloques, uno en la parte alta de la cuenca y otro en la parte baja, divididos por un corredor seco con dirección SE-NO, que va aproximadamente de Santarem a Obidos ("Corredor de Reinke"); hoy, esa región presenta manchas aisladas de cerrado y recibe menos de 2000 mm de precipitación (menos de 1500 mm en su área central), abriéndose hacia el Noroeste hasta el norte de Colombia y hacia el Suroeste alcanzando, a través de Bolivia, el valle de Huallaga, en Perú (Reinke, 1962; Vanzolini y Ab'Saber, 1968; Haffer, 1969; 1979) (Fig. 6.10). El corredor de Reinke fue así la vía de conexión entre el chaco y el Caribe durante el Pleistoceno y quizá el Plioceno (Sarmiento, 1976; Solbrig, 1976). Además,

en esta época debieron de permanecer bosques galería a lo largo de los principales cursos fluviales, los cuales pudieron también servir de refugios, como lo son en la actualidad (Meave et al., 1991). Tras este último periodo de expansión del cerrado, comenzó hace unos 4000 años un periodo más húmedo y cálido (Van der Hammen y González, 1960), pero menos que otros anteriores (Vanzolini, 1974); la tendencia natural actual parece ser hacia una regresión del bosque tropical en el norte de la Amazonía y una expansión en el sur (Journaux, 1975).



132

Fig. 6.10 Precipitación anual total en la Cuenca Amazónica (Modificado de Reinke, 1962)

6.5) Bolivia y la teoría de los refugios pleistocénicos.-

Diferentes autores han propuesto multitud de refugios pleistocénicos en el Neotrópico, y correspondientes centros de distribución (para una recopilación de los mismos, ver Müller, 1972; Brown, 1976; Haffer, 1979). A nivel específico, a la fauna boliviana de las tierras bajas le han afectado o le podrían haber afectado principalmente los siguientes refugios amazónicos (compilados por Haffer, 1979) (Fig. 6.11):

- Napo-Ucayali; incluye todos los subrefugios del piedemonte andino desde el sur de Colombia hasta el centro de Perú (Putumayo, Abitagua, Napo, Marañón, Huallaga y Ucayali).
- Inambari; cuenca del río Madre de Dios, en el sur de Perú.
- Yungas; centro de Bolivia, desde los Yungas de La Paz a la región del Amboró en Santa Cruz, a través de todo el Chapare cochabambino.
- Guaporé; región de la Serra dos Parecís, en Mato Grosso, junto a la frontera boliviana del nordeste del departamento de Santa Cruz.
- Rondônia; región entre las cuencas altas de los ríos Jipiraná y Roosvelt.
- Madeira; región entre los ríos Madeira y Purus al norte de Humaitá, Brasil.
- Belém; área próxima al Océano Atlántico al sur de la desembocadura del Amazonas.
- Escudo Guayanés; incluye varios refugios dentro de esta formación precámbrica (Roraima, Imerí, Guayana, etc.).

Haffer (1969) encuentra tres centros principales de distribución en la Amazonía, que agrupan a los refugios propuestos. Uno abarca la mitad occidental, desde el río Negro al Madeira; otro, del río Tapajós al Océano Atlántico, y otro se ubica en las Guayanas. Adicionalmente, habría otros centros menos importantes, uno de los cuales estaría entre el Madeira y el Tapajós. Aunque esa última región se ha considerado más pobre en anfibios que otras, y una barrera para las especies con distribución en arco amazónico (Lynch, 1979; Duellman, 1982), Heyer (1977a; 1988) ha mostrado que estas interpretaciones no corresponden a la realidad y sí a una insuficiente prospección de la zona. De un modo general, los grandes ríos habrían servido más para frenar la dispersión que para inducir diferenciación (Simpson y Haffer, 1978), pero en el caso de los anfibios tampoco parecen haber sido barreras eficientes.

Además de los centros de distribución mencionados, para la fauna boliviana han tenido también crucial importancia dos de los centros de dispersión propuestos por Müller (1972): el del Chaco y el del Cerrado.

Todo lo dicho nos permite imaginar que durante las fases áridas del Pleistoceno, las tierras amazónicas de Bolivia fueron una gran extensión de cerrado cruzando de Este a Oeste, con una gran mancha de bosque tropical en la región del Chapare, y probablemente, bosques galería irradiando hacia el Norte, siguiendo los cursos de grandes ríos como el Beni y el Mamoré. Hasta qué punto estos bosques galería sirvieron como vía de contacto entre unos refugios y otros es difícil de evaluar. La cuenca amazónica boliviana podría incluso haber sufrido catastróficas inundaciones holocénicas y el aspecto actual de sus ríos no tener nada que ver con el aspecto pre-holocénico (Campbell et al., 1985). Esto, no obstante, presumiblemente no habría afectado tanto a los anfibios como a otros seres vivos.

La vegetación de Puerto Almacén fue con seguridad de cerrado, durante las fases áridas pleistocénicas, pues hay evidencia de que en el norte de Rondônia era esta la vegetación que existía (Absy y Van der Hammen, 1976; Haffer, 1979). Todavía hoy, tal formación está a sólo unos 40 km hacia el sur de Puerto Almacén, y penetra hacia el Oeste a través de los departamentos de Santa Cruz, Beni y La Paz hasta alcanzar Perú (Pampas del Heath). Las conexiones del bosque de Puerto Almacén con otras regiones selváticas como la del Chapare o los refugios de Rondônia y Guaporé, con seguridad sólo se han dado en periodos al menos tan húmedos como el actual.

6.6) Origen de los anfibios de Puerto Almacén.-

Fijándose ya en los patrones de distribución actual de las especies de anuros de Puerto Almacén, podemos hipotetizar sobre el posible origen de ellas. Pero antes es importante establecer algunas consideraciones sobre sus preferencias ecológicas en cuanto al tipo de hábitat (bosque o espacios abiertos) y dominios ocupados, y sobre la distribución. Como ya se comentó anteriormente, según Heyer y Maxon (1982a), dentro del género *Leptodactylus* no hay especies propias de bosque que entren en el dominio de los espacios abiertos (chaco y cerrado), pero sí se da el fenómeno contrario (y es una de las causas de la mayor diversidad en el medio forestal). Así, dentro del dominio forestal se pueden hallar especies pertenecientes a tres modelos de evolución: 1) especies adaptadas al bosque que evolucionaron en el dominio forestal; 2) especies adaptadas a espacios abiertos pero evolucionados dentro del dominio forestal; y 3) especies propias de espacios abiertos, que evolucionaron en dominios morfoclimáticos de espacios abiertos y conquistaron después el dominio forestal. El caso 2) respondería al modelo de especiación propuesto por Vanzolini y Williams (1981), según el cual una especie forestal con preadaptaciones para vivir en espacios abiertos, podría adaptarse definitivamente a ellos y así no extinguirse en el caso de que el refugio al que se vio recluída

desapareciera progresivamente ("vanishing refuge"). Los tres modelos anteriores son generalizables a todos los anuros y obviamente se podría añadir otro cuarto modelo, de interés para el estudio de la distribución de los anuros de Puerto Almacén, y es el de las especies adaptadas a espacios abiertos, que viven y evolucionaron dentro del dominio de los espacios abiertos. Con frecuencia, los modelos 3) y 4) se presentan simultáneamente para una misma especie. Por otro lado, veremos que las especies indiferentes en cuanto al hábitat, normalmente pertenecen al modelo 2); su distribución está dentro del dominio morfoclimático forestal, pero ocupan en él tanto áreas abiertas como el propio bosque, y su dispersión podría estar ligada tanto a los periodos húmedos como a los áridos. Por su parte, Vanzolini (1963) opina que en realidad no existe una fauna característica del cerrado, sino que desde las Guayanas al sudeste de Brasil, hay una fauna forestal y una fauna de espacios abiertos interrelacionadas, y que por ejemplo, las especies selváticas heliófilas provienen en algunos casos del cerrado. Gallardo (1966; 1979) manifiesta que la fauna chaqueña proviene de la litoral - mesopotámica, que a su vez tiene su origen en la guayano - brasileña, y Heyer (1988) opina que en realidad aún no conocemos casi nada de la interrelación entre las faunas de las caatingas, la Amazonia, el cerrado y el chaco.

Dentro de las especies que hemos considerado de distribución neotropical, B. typhonius es un ejemplo del modelo 1); las poblaciones de Puerto Almacén probablemente correspondan a una forma vicariante endémica del sudoeste de la Cuenca Amazónica, diferenciada en alguno de sus refugios; no hemos comparado con ejemplares de Mato Grosso o Rondônia, pero los de Puerto Almacén no parecen diferir a primera vista de los del Chapare, de modo que su origen bien podría estar en el refugio Imeri o en el Yungas.

Elachistocleis ovalis puede ser considerado tentativamente un ejemplo del modelo 4) (y en menor medida también del 3), con origen en el área del cerrado y posterior dispersión por los espacios abiertos, entrando algo en el dominio forestal.

Leptodactylus bolivianus, P. venulosa y S. rubra son especies indiferentes en cuanto al tipo de hábitat, y se podrían englobar en el modelo 2); parece claro que al menos P. venulosa y S. rubra son especies evolucionadas en el dominio forestal, bien adaptadas a los dos tipos de hábitat, y serían por tanto candidatas a diferenciarse en especies exclusivas de espacios abiertos ante otro evento glacial. El origen geográfico de ambas en la biota amazónica es, con la información actual, difícil de hipotetizar. Por su parte, L. bolivianus es, junto con L. macrosternum, la única especie del grupo ocellatus que ocupa el dominio forestal, y parece por tanto ser un ejemplo del modelo 3). No obstante, como ya se ha dicho, hay que tener en cuenta que en el género Leptodactylus la especiación fue anterior al Pleistoceno (Heyer y Maxon, 1982b; Maxon y Heyer, 1988) y la teoría de los refugios explica así pocos patrones de distribución y ninguno de especiación (Heyer y Maxon, 1982a).

Dentro de las especies con distribución categorizada como sudamericana, H. punctata parece un representante típico del segundo modelo, y se habría diferenciado siguiendo el

esquema propuesto por la teoría del refugio evanescente de Vanzolini y Williams (1981). El origen del grupo granosa, en el que se engloba H. punctata, parece estar en las Guayanas (Duellman, 1986), y dicha especie habría sufrido una expansión hacia el sur durante alguna fase árida, hasta alcanzar incluso el dominio chaqueño. El caso de H. geographica es en todo igual al anterior, salvo que no alcanzó el dominio chaqueño, pero sí el sudeste de Brasil desde el Oeste, a través de las tierras altas del escudo brasileño (Lynch, 1979). Las poblaciones peruano-bolivianas con membranas rojas, representan en cambio una diferenciación reciente ligada al refugio Inambari. Hyla minuta pertenece a los modelos 3) y 4) y su origen es difícil de establecer en tanto en cuanto no están claras sus relaciones filogenéticas (ver Donnelly y Myers, 1991). Leptodactylus wagneri representa de nuevo al modelo 2), tiene su origen en Guayanas (Heyer, 1970) y alcanzó las costas de Brasil por el Norte (Lynch, 1979); su distribución, dado su carácter eurioico, no debió de verse reducida sustancialmente en los periodos áridos (Heyer, 1973).

Dentro de las especies con amplia distribución orinoco-amazónica, E. pictus pertenece al modelo 1) y su origen parece estar en el centro de distribución alto-amazónico, pero es difícil dar mayor detalle, pues más de una especie está implicada en lo que hoy se entiende por E. pictus; las poblaciones del noroeste de Bolivia y sureste de Perú representan casi seguro una especie no descrita, evolucionada en el refugio Inambari. Ceratophrys cornuta es también del modelo 1); la práctica ausencia de variabilidad consistente a lo largo de su extensa área de distribución indica que posiblemente, más que tratarse de una especie cuyas poblaciones aisladas en refugios pleistocénicos coalescieron después, lo que ocurre es que reconquistó toda la Amazonía a partir de un sólo refugio (Lynch, 1982); cuál fue éste es una incógnita. Osteocephalus taurinus es también del modelo 1) y probablemente evolucionó en la Amazonía Occidental, pero su amplia distribución y ausencia de tendencias claras en la variabilidad (Trueb y Duellman, 1971) no permiten concretar más. Las otras cuatro especies orinoco-amazónicas son indiferentes respecto al hábitat. Adenomera hylaedactyla se incluye en el modelo 2); no está presente en la región septentrional del refugio Napo-Ucayali, pero sí en el resto de la Cuenca Amazónica, alcanzando incluso el norte del cerrado y puede que las inmediaciones del chaco (Heyer, 1973); asimismo, alcanzó el norte del bosque atlántico desde el Norte (Lynch, 1979). Su origen podría estar en Guayanas, pero la sistemática del género y especialmente del par andreae-hylaedactyla, es demasiado compleja y mal comprendida como para proponer de momento un modelo de su evolución. De L. mystaceus no se puede tampoco conocer su origen en base a los refugios pleistocénicos, dada su antigüedad pliocénica (Heyer y Maxon, 1982a). No obstante, las otras especies del grupo fuscus son todas de espacios abiertos y casi siempre habitan en el dominio abierto; algunas entran en el dominio forestal, pero no en la medida en que lo hace L. mystaceus. Por tanto, es lícito considerar que se trata de una especie del modelo 3), probablemente evolucionada en los límites de la región cerrado-amazónica. Hyla leucophyllata es un claro exponente del modelo 2); un esquema de la filogenia y biogeografía

del grupo ha sido propuesto por Duellman (1982), según el cual su centro de diversificación fue el refugio Napo-Ucayali, pero H. leucophyllata tendría su origen en Guayanas. Por último, S. lacteus parece una forma de origen amazónico o guayanés, aunque con los conocimientos actuales no es posible precisar su origen con más exactitud.

Dentro del grupo de especies de distribución amazónico-occidental, Phyllomedusa sp. está dentro del primer modelo y tiene su origen en el refugio Inambari o en el Yungas, aunque tampoco es descartable un origen en el Madeira [recordemos que de no ser ciertas las citas de Cochran y Goin (1970) en Colombia, la especie tendría la categoría de amazónico-sudoccidental]. Poco se sabe de la distribución de esta especie no descrita, que parece ser una forma vicaria de P. tarsi. Las otras cinco especies son más o menos indiferentes respecto al hábitat. Hyla bifurca es un representante de los modelos 1) ó 2), y su caso merece un tratamiento más detallado. Las poblaciones de Puerto Almacén pueden pertenecer a una forma aislada en el refugio Inambari o en el Yungas durante un episodio glaciario reciente, pues presentan ciertas diferencias con las poblaciones de su centro de origen en el refugio Napo-Ucayali, pero sin alcanzar aparentemente el nivel específico. El polimorfismo observado en el diseño de las poblaciones del extremo noroeste de Bolivia, con ejemplares iguales a los de Puerto Almacén, ejemplares iguales a los de Ecuador, y ejemplares intermedios, quizá responda a la hibridación producida durante un contacto secundario antes de otra fase de aislamiento de las poblaciones correspondiente a otro período árido. Si el hecho de no conocerse poblaciones a medio camino entre las de Ecuador y las del sur de Perú y Bolivia se debe sólo a la falta de prospección y no a una ausencia real, el polimorfismo indicado se podría explicar con un solo ciclo de aridez, y la zona de la frontera Bolivia-Brasil-Perú sería un área de contacto actual entre poblaciones antaño separadas. Por el contrario, si esa falta en el centro de Perú es real, dicho polimorfismo podría ser explicado mediante dos ciclos de aridez. Hyla leali, también dentro de los modelos 1) ó 2), es una especie propia del amplio centro de distribución Negro-Madeira. La distribución conocida de la especie no permite por el momento decir más que su origen ha de estar en uno cualquiera de los refugios amazónico-occidentales. La zoogeografía de H. parviceps ha sido estudiada por Duellman y Crump (1974), quienes proponen para el grupo un modelo de evolución basado en tres expansiones y dos contracciones de la masa forestal. Aunque actualmente H. parviceps es de distribución amazónico-occidental, un ancestro suyo debió de estar más extendido, ya que la especie es filogenéticamente más próxima a H. microps, del sudeste de Brasil, que a otras especies amazónico-occidentales. El ancestro reciente de H. parviceps debió no obstante aislarse en el refugio Napo-Ucayali. Hyla riveroi es otra especie dentro del modelo 1) ó 2) y con origen en algún refugio dentro del centro de distribución Negro-Madeira. Scinax garbei es otro representante de los casos 1) ó 2); para el grupo rostrata, al que pertenece, Duellman (1986) da como origen las Guayanas, desde donde se habría expandido; posteriormente, se habría diferenciado en el refugio Napo-Ucayali y colonizado después la mitad occidental de la Cuenca Amazónica (Duellman, 1972).

Las seis especies con el patrón de distribución en Amazonia Occidental y Guayanas tienen en común pertenecer todas al modelo 1). Este patrón tiene su explicación en que en un período húmedo como el actual, ciertas especies han reunido sus poblaciones siguiendo el "Arco de Roraima" (Lescure, 1977). El corredor de Reinke ha impedido en cambio la dispersión pleistocénica hacia el Sur de los anuros forestales que alcanzaron los refugios guayaneses o se diferenciaron en ellos (Lescure, 1975). Sin embargo, Hoogmoed (1979) manifiesta que el citado patrón de distribución a través del arco de Roraima no es fácil de explicar si no es en términos de competencia. El hecho de que las seis especies sean del modelo 1) y no haya especies del modelo 2) con igual distribución, se explicaría porque estas últimas no habrían tenido tantas dificultades en colonizar otras zonas de la Amazonía vía corredor de Reinke. Las seis especies se han diferenciado en el refugio Napo-Ucayali o en alguno de los de Guayanas, pero cuáles en cada uno, ya es más difícil de saber.

La única especie amazónico-oriental, *S. nebulosa*, es un claro ejemplo del modelo 2). Perteneciente al grupo *rostrata*, de origen guayanés, esta especie es la única de Puerto Almacén que se diferenció en el refugio de Belém (Duellman, 1972; 1986), desde donde se expandió alcanzando la Amazonía Central, Guayanas y el norte del bosque atlántico (Lynch, 1979). Su especiación seguiría el modelo del refugio evanescente.

Las dos especies de la Amazonia Sudoccidental pertenecen ambas al modelo 1) y están obviamente ligadas a refugios de la zona. *Hyla acreana*, registrada en Perú sólo en la parte sudoriental (Henle, 1992) y aparentemente ausente de Rondônia (Vanzolini, 1986), pero registrada en el oeste de Brasil tan al Norte como Pauini (Heyer, 1977), tiene su origen probablemente en el refugio Madeira. La dispersión de la especie hacia el Sur hasta la latitud del Parque Nacional Amboró, bien pudo verse facilitada por los bosques galería de los ríos Mamoré e Ichilo. *Scinax chiquitana* podría haberse diferenciado en el refugio Inambari, pero poco se conoce aún de la distribución de esta especie.

Por último, las nueve especies con distribución cerrado-chaqueña se engloban todas en el modelo 4); no obstante, en una banda más o menos ancha hacia el interior del dominio forestal en la zona de contacto entre selva y cerrado (en la que se halla Puerto Almacén), se comportan como pertenecientes al modelo 3), esto es, como especies que viven en formaciones abiertas, evolucionaron en el dominio del cerrado o en el del chaco, y se dispersaron luego por el dominio forestal, ocupando en él los enclaves abiertos. Obviamente, todas pertenecen a los centros de dispersión del chaco y el cerrado. *Bufo paracnemis* parece capaz de penetrar bastante en el dominio forestal a través de las orillas de los ríos y de los medios antropógenos. Las fases áridas y la actual vegetación le han permitido alcanzar por el Oeste el piedemonte andino. Allí donde existe su congénere *B. marinus*, que ocupa los mismos enclaves abiertos, *B. paracnemis* no existe actualmente, como por ejemplo en Rondônia o en la región del Chapare. *Leptodactylus elenae* debió de ser una especie más extendida durante las fases áridas del Pleistoceno, como lo atestigua su presencia actual en el peruano valle de Huallaga,

aparentemente constituyendo una población aislada del resto; lo hemos hallado en Pando y su presencia en las Pampas del Heath no es en absoluto descartable. Más espectacular es el caso de L. labyrinthicus, que, al margen de su gran área de distribución por el chaco, cerrado y caatingas, muestra un rosario de poblaciones en pampas aisladas a lo largo del corredor de Reinke, y una población en la costa venezolana. Según Heyer y Maxon (1982a) esta última población, más diferenciada, tiene un origen pliocénico, y las del corredor de Reinke, pleistocénico. Dichos autores también exponen que la región más rica en especies del género Leptodactylus, con un total de siete, es precisamente la zona de unión entre Argentina, Bolivia, Brasil y Paraguay, donde confluyen tres dominios morfoclimáticos, pero que ninguna de ellas tiene realmente ahí su centro de distribución. Hyla raniceps presenta una distribución semejante a la de B. paracnemis pero algo más amplia, alcanzando la Amazonia Central y Guayanas, aunque a esta última región llegó vía caatingas-costa atlántica, y sólo se halla cerca del litoral. Duellman (1982) propone un modelo de especiación dentro del grupo lanciformis (o albopunctata), según el cual H. raniceps tendría un ancestro originalmente distribuido por la Amazonia durante una fase árida del Pleistoceno, que se habría visto relegado a la región del cerrado durante una fase húmeda; Hyla multifasciata sería una forma vicariante de H. raniceps en las Guayanas. Las poblaciones periféricas de H. raniceps contactan actualmente con las de las demás especies del grupo. Hyla melanargyrea es otra especie que alcanza Guayanas vía caatingas-costa atlántica (Hoogmoed, 1979). Hyla nana tiene una forma vicaria en la Amazonia Central, H. walfordi, y no se sabe bien si algunas poblaciones hoy atribuidas a la primera, pertenecen en realidad a la segunda, en cuyo caso H. nana no alcanzaría las Guayanas. Su distribución sería a grandes rasgos semejante a la de B. paracnemis, L. elenae y S. fuscovaria, especies que no llegaron a utilizar el corredor de Reinke para dispersarse hacia el Norte, y que tampoco traspasaron por la costa el nivel de las caatingas. Por su parte, C. albopunctata tiene una distribución relativamente restringida, ocupando el centro del cerrado, y P. albonotatus se distribuye en cambio sobre todo por el chaco, presentando ambas, especies vicariantes parapátricas. No conocemos bien el grado de penetración de todo este grupo de especies hacia el Oeste en Bolivia; al menos B. paracnemis, L. elenae, H. nana e H. raniceps alcanzaron hasta las fronteras entre los departamentos de Beni, La Paz y Pando.



Fig. 6.11 Situación de los principales refugios o grupos de refugios pleistocénicos implicados en la distribución de los anuros de Puerto Almacén. 1. Refugios Napo y Ucayali; 2. Inambari; 3. Yungas; 4. Guaporé; 5. Rondônia; 6. Madeira; 7. Belém; 8. Refugios guayaneses.

7) DISCUSION GENERAL

Aunque esta visión ya ha cambiado mucho, desde la década de los 60, la competencia se vino considerando como la principal fuerza modeladora de la estructura de las comunidades biológicas, y el término competencia incluso ha sido utilizado como sinónimo de reparto de recursos (ver Toft, 1985). Sin embargo, el papel preponderante de la competencia ha sido por otro lado muy cuestionado (ver Wiens, 1977; Schoener, 1982; Connell, 1983) y se ha puesto énfasis en otros factores como la depredación o la disponibilidad de recursos como importantes reguladores de la estructura de las comunidades (ver Connell, 1975), especialmente en áreas tropicales.

Schoener (1974) estableció que el número más común de dimensiones del nicho ecológico en las cuales las especies pueden diferir para evitar la competencia, es tres si no hay límite en el máximo de dimensiones, o dos si tres es el máximo, y que las principales dimensiones, por orden decreciente de importancia, son espacio, alimento y tiempo. Si dos especies son similares en una dimensión, deben ser disimilares en otra. Las tres dimensiones se pueden subdividir en un total de seis, a saber: macrohábitat, microhábitat, tipo de comida, tamaño de comida, actividad diaria y actividad anual.

Por otro lado, desde hace tiempo se tuvo conciencia de la mayor diversidad biológica de las zonas tropicales respecto a las templadas, y han sido varias las teorías e interpretaciones que se han postulado para explicar este fenómeno. Cada una de ellas pone énfasis en un factor, sea éste biótico o abiótico, como responsable del patrón de alta diversidad observado. Las principales teorías son las que dan prioridad a: la gran productividad del medio (Connell y Orias, 1964); la estabilidad climática (Sanders, 1968); la mayor presión de depredación (Paine, 1966); la alta heterogeneidad espacial (MacArthur, 1965); el mayor grado de competencia (Dobzhansky, 1950); y la inmutabilidad a lo largo del tiempo (Fischer, 1960) (para una revisión del tema, ver Pianka, 1966; Rhode, 1978; Krebs, 1986). La última teoría explica la alta diversidad del bosque tropical partiendo de la premisa de que éste habría sido un medio inalterado durante millones de años, lo cual como ya se comentó previamente, es hoy un argumento desestimado. Las demás teorías no son mutuamente excluyentes, y los fenómenos defendidos por unas como explicativos de la alta diversidad, no son en ocasiones otra cosa que causa o consecuencia de los fenómenos defendidos por las otras. Fundamentalmente, se puede considerar que en última instancia todos los procesos que operan pueden hacerlo gracias a la estabilidad climática, que libera a las especies de muchos "trade offs" impuestos por el clima de las zonas templadas (ver Leigh, 1990), permitiendo una mayor especialización a los organismos y una compresión de nichos (Klopfer y MacArthur, 1961; MacArthur, 1965; Pianka, 1966).

El estudio de la biología de las 42 especies de anfibios de Puerto Almacén, si bien no con un enfoque de ecología de comunidades, sino puramente autoecológico, arroja algunos resultados y apreciaciones generales que invitan a ser comentados en el contexto de la ecología de comunidades y de los factores de importancia dentro de las mismas.

En primer lugar, no se observa una partición del macrohábitat muy llamativa. Algunas especies, desde luego no comparten nunca o casi nunca el mismo entorno (por ejemplo, C. cornuta y S. nebulosa). Las especies más propias de espacios abiertos, se hallan también en el bosque, mucho más que las forestales en los espacios abiertos. A nivel de microhábitat sí existe, desde luego, una fuerte segregación entre la subcomunidad de especies terrestres (que se puede dividir en subterránea y de suelo), y la de las especies arborícolas, pero desde luego estas diferencias vienen impuestas por fuerzas de tipo filogenético más que ecológicas (morfología versus comportamiento, aún asumiendo que la conducta no está carente de influencia filogenética). Por su parte, los hílidos, que forman en exclusiva la subcomunidad arborícola, parecen partir el microhábitat de un modo bastante difuso para lo que cabría "esperar". Si bien se detectan ciertas preferencias y una consecuente estratificación, el solapamiento [que no necesariamente implica competencia (Colwell y Futuyma, 1971; Schoener, 1982)] parece fuerte en ciertos casos.

Respecto a la dieta, la segregación es menos manifiesta cuando las presas son de un tamaño pequeño en relación al depredador (Schoener, 1982), caso de los anfibios y sus principales presas, los artrópodos. La división de la taxocenosis de anfibios en las subcomunidades subterránea, de suelo y arborícola, evita en gran medida tener que competir por el alimento. Los especialistas mirmecófagos se nutren del recurso entomológico más abundante del trópico americano, las hormigas. Las especies arborícolas, presentando cierta segregación espacial dentro de su medio tridimensional, encuentran presas distribuidas por todo él. Heyer (1976b) expone que los insectos son tan abundantes en la selva amazónica, que en modo alguno pueden ser un factor limitante para las poblaciones de anfibios, las cuales aún en las especies más comunes, se presentan siempre en una densidad muy baja. Si los consumidores son escasos en relación a los recursos, y podemos considerar que en este caso es así, entonces la competencia debe ser baja o inexistente entre ellos (ver Hairston, 1981; Strong, 1983).

En las comunidades muy diversas, las posibilidades de partir la dimensión temporal se agotan enseguida (Schoener, 1974). Obviamente, algunas pocas especies de Puerto Almacén consiguen un nulo o escaso solapamiento temporal diario, pero la mayoría son nocturnas, y al menos a efectos de reproducción, estratifican escasamente su actividad; el solapamiento estacional es en casi todos los casos muy fuerte. Por otro lado, los anfibios presentan una organización de sus comunidades condicionada por sus complejos ciclos biológicos, con larvas y adultos ocupando distintos nichos (Wilbur, 1984). Toft (1985) expone que si bien la dimensión temporal suele ser la menos importante en casi todos los grupos animales, en las

larvas de anfibios dicha dimensión es la principal. No obstante, la estratificación temporal de las larvas en los enclaves acuáticos no es más que un reflejo de una similar estratificación de los adultos. Aquí, a parte de a la masiva concurrencia multiespecífica en un espacio que puede ser bastante reducido, los anfibios se enfrentan al factor abiótico de las precipitaciones, cuyo déficit puede causar la muerte de cohortes enteras de larvas. Este fenómeno es menos probable en medios climatológicamente más predecibles. Tal como exponen Heyer (1976a) y Creusere y Whitford (1976), la presión de depredación sobre las larvas y el riesgo de desecación de los cuerpos de agua, mantienen a las poblaciones de adultos por debajo de la capacidad de carga del medio, siempre y cuando no haya escasez de enclaves apropiados para reproducirse. La depredación sobre los anfibios tropicales es alta (Barbault, 1987), tanto en su estado adulto como en su estado larvario. Evitar al máximo los riesgos de depredación y desecación sobre las larvas, y la competencia entre ellas, ha de ser una de las razones de que la mayoría de los anuros tengan un patrón reproductor explosivo, y acudan a las charcas nada más formarse estas, así como que prefieran las charcas de nueva formación frente a las ya establecidas.

En las comunidades de anuros, la dimensión acústica del nicho es muy importante, al estar encaminados los cantos principalmente a garantizar el aislamiento reproductivo (Blair, 1956; 1958; Fouquette, 1960b; Duellman, 1967). Presumiblemente las especies que muestren cierto solapamiento en los principales parámetros del canto [frecuencia fundamental y frecuencia dominante (Duellman, 1978a)] deberían diferir en sus lugares y momentos de canto, y de no ser así, la competencia acústica sería máxima (Hödl, 1977; Duellman y Pyles, 1983; Duellman y Trueb, 1986). Si bien la convergencia en los tipos de vocalizaciones entre especies filogenéticamente lejanas es bastante común, desde luego las especies filogenéticamente próximas pueden mostrar grandes homologías entre sus emisiones sonoras (Schjøtz, 1973). En tal caso, las especies simpátridas no serían reproductores sintópicos y/o sincrónicos (Duellman y Pyles, 1983). Si bien la estratificación horaria observada en Puerto Almacén en algunas especies puede evitar la interferencia acústica entre ellas (ver Littlejohn y Martin, 1969), en otros casos no parece ser así. Por ejemplo, los pares H. acreana - H. melanargyrea e H. nana - H. riveroi poseen cantos muy similares y sus patrones de uso del espacio y del tiempo también son extraordinariamente parecidos, de modo que se habría podido esperar la no coexistencia de tales especies en tales circunstancias. Los ejemplares que se hallaron presentando caracteres fenotípicos intermedios entre los de H. acreana e H. melanargyrea, y entre los de S. chiquitana y S. rubra, son una muestra de que los cantos de estas especies no son lo suficientemente distintos como para evitar la hibridación, y que otros mecanismos de aislamiento prezigótico tampoco han sido alcanzados.

El hecho de que la diversidad dentro del bosque tropical es mayor en las áreas donde las precipitaciones se distribuyen más regularmente, ya fue demostrado por Richards (1952). Los procesos ecológicos por los cuales la diversidad aumenta en zonas de gran productividad y estabilidad climática, no operan con la misma intensidad en regiones con fuerte estacionalidad

como Puerto Almacén. Aparte de que la diversidad en anfibios es inversamente proporcional a la duración de la estación seca (ver Heatwole, 1982), la falta de lluvia y las bajas temperaturas durante la misma impiden la existencia de ciertos organismos. Por ejemplo, Heyer et al. (1988) registran casos concretos de extinciones de anuros en el sudeste de Brasil debidas a un episodio de heladas en 1979. Para la fauna de los bosques tropicales, las oscilaciones de temperaturas y/o precipitaciones dentro de un estrecho margen tienen una significación tan importante como la que tienen las grandes oscilaciones climáticas de las regiones templadas para su fauna, lo que se puede manifestar en importantes cambios cualitativos y cuantitativos de las biocenosis dentro de pequeñas distancias; Janzen (1967) y Huey (1978) ilustran este fenómeno para las montañas en los trópicos. Probablemente, la relativa alta diversidad biológica en zonas estacionales como Puerto Almacén, es un efecto de la dispersión de organismos desde áreas estables que constituyen importantes centros de especiación, más que un reflejo de los mecanismos evolutivos propuestos como causantes de la gran biodiversidad tropical.

Heyer (1976b) aportó una serie de idas muy interesantes sobre la fauna de anuros de la Cuenca Amazónica, que concuerdan bastante bien con la impresión general sacada del trabajo en Puerto Almacén. Dicho autor manifiesta que hay una gran variabilidad en la abundancia de las poblaciones de anuros entre unos lugares y otros, y que esto ocurre incluso en cortas distancias (por ejemplo, en nuestro caso, el segundo año H. leali fue bastante escasa en Puerto Almacén, pero extraordinariamente abundante en Monteverde, y asimismo, diferentes especies variaron su abundancia en Puerto Almacén de un año a otro; también fueron observadas diferencias en la fenología de las especies entre localidades cercanas). Debido a esto, Scott y Campbell (1982) ya avisaron del peligro de extrapolar las conclusiones sacadas de un estudio en un determinado lugar y un determinado momento. En el mismo sentido, Heyer (1976b) expone que la distribución de una especie determinada de anuro en la Amazonia está compuesta de un mosaico de poblaciones localmente comunes y localmente raras. Así, la competencia sería en todo caso un fenómeno local, que fluctuaría de acuerdo a variaciones en la relaciones interespecíficas. Es difícil, por tanto, imaginar un nivel constante de competencia interespecífica para cualquier especie amazónica sobre una gran porción de su área de distribución. Resumiendo en otros términos las ideas de Heyer, es improbable que las comunidades de anfibios amazónicos estén en equilibrio (ver Wiens, 1989). La extrema rareza de O. lepriurii y de H. raniceps en Puerto Almacén pueden ser una muestra palpable del dinamismo de los procesos de invasión y extinción en la comunidad, aunque no podemos precisar en cada caso a cuál de los dos fenómenos estamos asistiendo.

Barbault (1991) manifiesta que en definitiva la dinámica y organización de las comunidades tropicales de anfibios dependen en gran parte de la autoecología de las especies, incluso aunque prevalezcan condicionamientos generales como precipitación y depredación. Es tentador aceptar que en una comunidad como la de Puerto Almacén, la heterogeneidad espacial impide la competencia, que la duración de la estación lluviosa permite una estratificación

suficiente de las especies y que el alimento es abundante y no constituye un factor limitante. Sin embargo, parece que la autoecología de ciertas especies les impone solapar en todas las dimensiones; si esto está suponiendo o no competencia es difícil de comprobar, pero muy probablemente los resultados de tal interacción sean sólo temporales y difusos.

Dentro de esta visión del problema, podemos añadir que la comunidad de anfibios de Puerto Almacén no está compuesta por especies que hayan evolucionado in situ. Todas han llegado allí desde diferentes centros de especiación más o menos lejanos. La estacionalidad en esta localidad comprime los ciclos reproductores de algunas especies de amplia distribución que presentan períodos continuos en otras zonas. Géneros y/o especies con modos de reproducción fuertemente independizados del agua, pero dependientes de alta humedad ambiental (como Eleutherodactylus) están ausentes de Puerto Almacén. La composición cualitativa de la comunidad ha cambiado varias veces durante el Pleistoceno, y aún hoy, la fuerte estacionalidad y la relativa impredecibilidad del clima dificultan seguramente el alcance de un equilibrio entre sus componentes. Especies filogenéticamente cercanas pero evolucionadas en lugares diferentes se han encontrado marginalmente en Puerto Almacén durante el presente episodio interglacial, sin que su anatomía, ecología y comportamiento haya cambiado como para mostrar unos patrones de uso de los recursos notablemente distintos. Así, esta comunidad presenta notables ejemplos más acordes con el "principio de coexistencia" que con el de la exclusión competitiva (ver Den Boer, 1986). Esta coexistencia implicaría segregación en alguna dimensión para evitar la competencia pero la comunidad es quizá aún demasiado joven o demasiado inestable para que este factor se ponga de manifiesto. Al factor climatológico se une ahora el factor humano para impedir que el hipotético equilibrio sea alcanzado.

BIBLIOGRAFIA

- AB'SABER, A. N. 1968. Provincias geológicas e domínios morfoclimáticos no Brasil. Centro Paulista de Estudos Geológicos, Geologia 3: 85-123.
- AB'SABER, A. N. 1977. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primera aproximación. Geomorfología 53: 1-23.
- ABSY, M. L. y VAN DER HAMMEN, T. 1976. Some palaeoecological data from Rondônia, southern part of the Amazon basin. Acta Amazônica 6 (3): 293-299.
- AICHINGER, M. 1985. Niederschlagsbedingte Aktivitätsmuster von Anuren des tropischen Regenwaldes: Eine quantitative Studie durchgeführt im Forschungsgebiet von Panguana (Peru). Tesis Doctoral no publicada. Universidad de Viena, Austria.
- AICHINGER, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. Oecologia 71: 583-592.
- AICHINGER, M. 1991a. Faunal deficit of anurans in tropical farmland of Amazonian Peru. Alytes 9 (1): 23-32.
- AICHINGER, M. 1991b. Tadpole transport in relation to rainfall, fecundity and body size in five species of poison-dart frogs from Amazonian Peru. Amphibia-Reptilia 12 (1): 49-55.
- AKÇAKAYA, H. R. y GINZBURG, L. R. 1991. Community construction: speciation versus invasion. Trends. Ecol. Evol. 6 (3): 100-101.
- ANDERSON, S. 1982. Keys to the mammals of Bolivia. Manuscrito no publicado. 111 pp.
- ANDERSSON, L. G. 1906. On batrachians from Bolivia, Argentina and Peru, collected by Erland Nordenskiöld 1901-1902 and Nils Holmgren 1904-1905. Ark. Zool. 3 (12): 1-20.
- ANDERSSON, L. G. 1938. Batrachians from Burma collected by Dr. R. Malaise and from Bolivia and Ecuador collected by Dr. Hannarland. Ark. Zool. 30 A (23): 1-24.
- BALINSKY, B. I. 1969. The reproductive ecology of amphibians of the Transvaal high veld. Zool. Afr. 4: 37-93.
- BARBAULT, R. 1967. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): le cycle annuel de la biomasse des amphibiens et des lézards. Terre Vie 21: 297-318.
- BARBAULT, R. 1972. Les peuplements d'amphibiens des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Ann. Univ. Abidjan, sér. E, 5: 61-142.
- BARBAULT, R. 1974 a. Le regime alimentaire des amphibiens des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire). Bull. IFAN, sér. A, 36: 952-972.
- BARBAULT R. 1974 b. Les peuplements d'amphibiens et de reptiles de la savane de Lamto. En: Analyse d'un écosystème tropical humède. Bull. Liaison Chercheurs Lamto, 4: 2-37.
- BARBAULT R. 1974 c. Observations écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): structure de l'herpétocénose. Bull. Ecol. 5: 7-25.

- BARBAULT, R. 1976 a. Etude quantitative des peuplements d'amphibiens et des reptiles d'une savane arbustive de la région de Bouaké (Côte d'Ivoire): densités et cycles saisonniers d'abondance. Ann. Univ. Abidjan, sér E.
- BARBAULT, R. 1976 b. Notes sur la composition et la diversité spécifiques d'une herpétocénose tropicale (Bouaké, Côte d'Ivoire). Bull. IFAN, sér A, 38: 455-456.
- BARBAULT, R. 1976 c. Structure et dynamique d'un peuplement d'amphibiens en savane protégée du feu (Lamto, Côte d'Ivoire). Terre Vie 30: 240-263
- BARBAULT, R. 1987. Pession de prédation et évolution des stratégies démographiques en zone tropicale: le cas des lézards et des amphibiens. Rev. Zool. Afr. 101: 301-327.
- BARBAULT, R. 1991. Ecological constraints and community dynamics: linking community patterns to organismal ecology. The case of tropical herpetofaunas. Acta OEcologica 12 (1): 139-163.
- BARBOUR, T. y NOBLE, G. K. 1920. Some amphibians from Northwestern Peru, with a revision of the genera Phyllobates and Telmatobius. Bull. Mus. Comp. Zool. 63 (8): 394-343.
- BARRIO, A. 1965a. Afinidades del canto nupcial de las especies cavícolas del género Leptodactylus (Anura, Leptodactylidae). Physis 25: 401-410.
- BARRIO, A. 1965b. El género Physalaemus (Anura, Leptodactylidae) en la Argentina. Physis 25 (70): 421-448.
- BARRIO, A. 1965c. Hallazgo en la Argentina de Hyla punctatata rubrolineata B. Lutz (Anura, Hylidae). Observaciones sobre su canto y coloración. Physis 25 (69): 109-113.
- BARRIO, A. 1967. Sobre la validez de Hyla sanborni K. P. Schmidt e H. uruguayana K. P. Schmidt. Physis 26 (73): 521-524.
- BARRIO, A. y RINALDI DE CHERI, P. 1972. El complemento cromosómico de Siphonops paulensis (Gymnophiona, Caeciliidae). Physis 23 (82): 273-276.
- BECK, S. G. 1986. Flora y vegetación natural y alterada en la cuenca amazónica boliviana. Mem. Simp. Impacto del Desarrollo en la Ecología del Trópico Boliviano. Santa Cruz, Bolivia.
- BEVEN, S. CONNOR, E. F. y BEVEN, K. 1984. Avian biogeography in the Amazon basin and the biological model of diversification. J. Biogeogr. 11: 383-399.
- BLAIR, W. F. 1956. Call differences as an isolating mechanism in southeastern toads. Texas J. Sci. 8: 87-106.
- BLAIR, W. F. 1958. Mating call and stage of speciation of anuran amphibians. Amer. Nat. 92: 27-51.
- BOETTGER, O. 1891. Reptilien und Batrachier aus Bolivia. Zool. Anz. 14 (374): 343-347.
- BOKERMANN, W. C. A. 1957. Frog eggs parasitized by dipterous larvae. Herpetologica, 13 (3): 231-232.

- BOKERMANN, W. C. A. 1962. Observações biológicas sobre Physalaemus cuvieri Fitz., 1826 (Amphibia, Salientia). Rev. Bras. Biol. 22 (4): 391-399.
- BOKERMANN, W. C. A. 1963. Girinos de Anfíbios Brasileiros. I. (Amphibia-Salientia). An. Acad. Bras. Ciências 35 (3): 465-474.
- BOKERMANN, W. C. A. 1964a. Notes on tree frogs of the Hyla marmorata group with description of a new species (Amphibia, Hylidae). Senck. Biol. 45 (3/5): 243-254.
- BOKERMANN, W. C. A. 1964b. Dos nuevas especies de Hyla de Rondonia, Brasil (Amphibia, Salientia, Hylidae). Neotropica 10 (31): 2-6.
- BOKERMANN, W. C. A. 1964c. Field observations on the hylid frog Osteocephalus taurinus Fitz. Herpetologica 20 (4): 252-255.
- BOKERMANN, W. C. A. 1967. Notas sobre cantos nupciais de Anfíbios Brasileiros (Anura). III. An. Acad. Bras. Cienc. 39 (3/4): 491-493.
- BOULENGER, G. A. 1882. Catalogue of the Batrachia Salientia S. Ecaudata in the collection of the British Museum. Ed. 2, London. 503 pp.
- BOULENGER, G. A. 1887. Descriptions of new or little - known South American frogs of the genera Paludicola and Hyla. Ann. Mag. Nat. Hist. 20 ser. 5: 295-300.
- BOULENGER, G. A. 1891. Notes on American Batrachians. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 6, 8 (48): 453-457.
- BOULENGER, G. A. 1898. A list of Reptiles and Batrachians collected by the late prof. Balzan in Bolivia. Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova ser. 2, 19: 128-133.
- BOULENGER, G. A. 1902. Descriptions of new Batrachians and Reptiles from the Andes of Peru and Bolivia. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, 10 (59): 394-402.
- BOULENGER, G. A. 1905. descriptions of new tailless batrachians in the collection of the British Museum. Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 7, 16 (92): 180-184.
- BOURNE, G. R. 1992. Lekking behavior in the Neotropical frog Ololygon rubra. Behav. Ecol. Sociobiol. 31: 173-180.
- BRANCH, L. C. 1983. Social behavior of the tadpoles of Phyllomedusa vaillanti. Copeia 1983 (3): 420-428.
- BRATTSTROM, B. H. 1962. Homing in the giant toad, Bufo marinus. Herpetologica 18 (3): 176-180.
- BRAUN, P. C. y BRAUN, C. A. S. 1987. Observações sobre o comportamento da rã Leptodactylus labyrinthicus (Spix, 1824) em cativeiro (Anura, Leptodactylidae). Com. Mus. Ciénc. PUCRS Porto Alegre 45: 167-172.
- BROCKMAN, C. E. (Ed.). 1986. Perfil ambiental de Bolivia. USAID-IIIDE, La Paz.
- BROWN, K. S. Jr. 1976. Geographical pattern of evolution in Neotropical Lepidoptera. Systematics and derivation of known and new Heliconiini (Nymphalidae: Nymphalinae). J. Entomol. B (London) 44: 201-242.

- BROWN, K. S. Jr., SHEPPARD, P. y TURNER, J. R. 1974. Quaternary refugia in tropical America: evidence from race formation in Heliconius butterflies. Proc. R. Soc. London. B. 187: 369-378.
- BROWN, W. C. y ALCALA, A. C. 1961. Populations of amphibians and reptiles in the submontane and montane forests of Cuernos de Negros, Philippine Islands. Ecology 42: 628-636.
- BURTON, T. M. y LIKENS, G. E. 1975 a. Energy flow and nutrient cycling in salamander populations in the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. Ecology 56: 1068-1080.
- BURTON, T. M. y LIKENS, G. E. 1975 b. Salamander populations and biomass in the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. Copeia, 1975 : 541-546.
- CAJANDER, A. K. The struggle between plants in nature. Luonnon Ystävä 9: 296-300.
- CALDWELL, J. P. 1989. Structure and behavior of Hyla geographica tadpole schools, with comments on classification of group behavior in tadpoles. Copeia, 1989 (4): 938-950.
- CALDWELL, J. P. y LOPEZ, P. T. 1989. Foam - generating behavior in tadpoles of Leptodactylus mystaceus. Copeia 1989 (2): 498-502.
- CALDWELL, J. P. y MYERS, C. 1990. A new poison frog from Amazonian Brazil, with further revision of the quinquevittatus group of Dendrobates. Amer. Mus. Novit. 2988: 1-21.
- CAMPBELL, H. W. 1971. Observations on two species of the Hyla rubra group in Panama (Anura: Hylidae). J. Herpetol. 5 (1-2): 52-55.
- CAMPBELL, K. E., FRAILEY, C. D. y ARELLANO, J. 1985. The geology of the río Beni: further evidence for Holocene flooding in Amazonia. Contr. Sci. 364: 1-18.
- CANNATELLA, D. C. 1980. Two new species of Centrolenella from Bolivia (Anura: Centrolenidae). Proc. Biol. Soc. Wash. 93 (3): 714-724.
- CANNATELLA, D. C. 1983. Synonymy and distribution of Phyllomedusa boliviana Boulenger (Anura, Hylidae). Proc. Biol. Soc. Washington 96 (1): 59-66.
- CARAMASCHI, U. y JIM, J. 1983. A new microhylid frog, genus Elachistocleis (Amphibia, Anura), from the northeastern Brazil. Herpetologica 39 (4): 390-394.
- CARDOSO, A. J. y HADDAD, C. F. B. 1984. Variabilidade acústica em diferentes populações e interações agressivas de Hyla minuta (Amphibia, Anura). Ciencia e Cultura 36 (8): 1392-1399.
- CARDOSO, A. J., ANDRADE, G. V. y HADDAD, C. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. Rev. Bras. Biol. 49 (1): 241-249.
- CARDOSO, A. C. y MARTINS, J. E. 1987. Diversidade de anuros durante o turno de vocalizações, em comunidade neotropical. Páp. Avuls. Zool. S. Paulo 36 (23): 279-285.

- CARDOSO, A. C. y SAZIMA, I. 1977. Batracofagia na fase adulta da rá pimenta, Leptodactylus labyrinthicus (Spix, 1824) - Anura, Leptodactylidae. *Ciencia e Cultura* 29 (1): 1130-1132.
- CARDOSO, A. J. y VIELLARD, J. 1990. Vocalizações de anfíbios anuros de um ambiente aberto, em Cruzeiro do Sul, estado de Acre. *Rev. Bras. Biol.* 50 (1): 229-242.
- CEI, J. M. 1968. A new frog of the genus Syrrhophus from the Bolivian Plateau. *J. Herpetol.* 2 (3-4): 137-141.
- CEI, J. M. 1972. Bufo of South America. En: Blair, F. W. (ed.): *Evolution in the genus Bufo*. Univ. Texas Press. pp. 81-92.
- CEI, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monit. Zool. Ital. (N. S.) Monog.* 2: 1-609.
- CINTRON, G. 1970. Niche separation of tree frogs in the Luquillo Forest. En: Odum, H. T. y Pigeon, R. F. (eds.): *A tropical rain forest*. U. S. Atomic Energy Comm. Div. Tech. Information, Oak Ridge. pp. E51-E53.
- COCHRAN, D. 1955. Frogs of the Southeastern Brazil. *U. S. Nat. Mus. Bull.* 206: 1-423.
- COCHRAN, D. y GOIN, C. J. 1970. Frogs of Colombia. *U. S. Nat. Mus. Bull.* 288: 1-655.
- CODY, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* 20: 174-184.
- COLINVAUX, P. A. 1989. The past and future Amazon. *Sci. Amer.* May, 1989: 68-74.
- COLWELL, R. K. y FUTUYMA, D. J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-576.
- CONNELL, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. En: Cody, M. L. y Diamond, J. M. (eds): *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard Univ. Press. pp 460-490.
- CONNELL, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Amer. Nat.* 122 (5): 661-696.
- CONNELL, J. H. y ORIAS, E. 1964. The ecological regulation of species diversity. *Amer. Nat.* 98: 399-414.
- CONNOR, E. F. 1986. The role of Pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. *Trends Ecol. Evol.* 1 (6): 165-168.
- CREUSERE, F. M. y WHITFORD, W. G. 1976. Ecological relationships in a desert anuran community. *Herpetologica* 32: 7-18.
- CRUMP, M. L. 1971. Quantitative analysis of the ecological distribution of a tropical herpetofauna. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 3: 1-62.
- CRUMP, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* 61: 1-68.
- CRUMP, M. L. 1981. Variation in propagule size as a function of environmental uncertainty for tree frogs. *Amer. Nat.* 117 (5): 724-737.
- CRUMP, M. L. y KAPLAN, R. H. 1979. Clutch energy partitioning of tropical frogs (Hylidae). *Copeia* 1979 (4): 626-635.

- DAMUTH, J. E. y FAIRBRIDGE, R. W. 1970. Equatorial Atlantic deep-sea sand and ice-age aridity in tropical South America. *Bull. Geol. Soc. Amer.* 81: 189-206.
- DE LA RIVA, I. 1988. Cronología de la integración de distintas especies de anuros a una comunidad de bosque húmedo subtropical. V Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados. Montevideo, Uruguay.
- DE LA RIVA, I. 1989. The structure and species composition of a Neotropical amphibian community. First World Congress of Herpetology. Canterbury, U. K.
- DE LA RIVA, I. 1990 a. Una especie nueva de Ololygon (Anura: Hylidae) procedente de Bolivia. *Rev. Esp. Herp.* 4: 81-86.
- DE LA RIVA, I. 1990 b. Lista preliminar comentada de los anfibios de Bolivia con datos sobre su distribución. *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino* 8 (1): 261-319.
- DE LA RIVA, I. 1992 a. A new species of Phrynopus (Anura: Leptodactylidae) from Bolivia. *Herpetologica* 48 (1): 111-114.
- DE LA RIVA, I. 1992 b. Comentarios sobre el género Gastrotheca (Anura: Hylidae) en Bolivia y descripción de una especie nueva. *Rev. Esp. Herp.* 6: 15-22.
- DE LA RIVA, I. 1993. A new species of Scinax from Argentina and Bolivia. *J. Herpetol.* 27 (1) (en prensa).
- DE LA RIVA, I. CASTROVIEJO, J. y CABOT, J. 1987. Pseustes sulphureus Wagler, 1824, nueva cita para Bolivia y datos sobre la herpetofauna boliviana. I Congreso Argentino y I Congreso Sudamericano de Herpetología. Tucumán, Argentina.
- DIETZ, R. S. y HOLDEN, J. C. 1970. The break-up of Pangea. *Sci. Amer.* 223: 30-41.
- DI TADA, I. E., SALUSSO, M. M. y MARTORI, R. A. 1976. Lista de los batracios de Córdoba (con notas sobre su historia natural). *Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba* 51 (3-4): 325-362.
- DIXON, J. R. 1979. Origin and distribution of reptiles in lowland tropical rainforests of South America. En: Duellman, W. E. (ed.): *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal.* *Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Monog.* 7. pp. 217-240.
- DOBZHANSKY, T. 1950. Evolution in the tropics. *Amer. Sci.* 38: 208-221.
- DONNELLY, M. A. y MYERS, C. W. 1991. Herpetological results of the 1990 Venezuelan expedition to the summit of Cerro Guaiquinima, with new tepui reptiles. *Amer. Mus. Nov.* 3017: 1-54.
- DONOSO-BARROS, R. 1969 a. Un nuevo anuro de Bolivia, Eupemphix freibergi, nov. sp. *Bol. Soc. Biol. Concepción* 41: 183-187.
- DONOSO-BARROS, R. 1969 b. Una nueva especie de Atelopodidae de Bolivia (Anura). *Physis, B. A.* 28 (77): 327-330.
- DONOSO-BARROS, R. 1970. Nueva rana del género Eleutherodactylus de la Amazonía boliviana. *Bol. soc. Biol. Concepción* 42: 17-21.

- DUCKE, A. y BLACK, G. A. 1953. Phytogeographical notes on the Brazilian Amazon. An. Acad. Brasil. Ci. 25 (1): 1-46.
- DUELLMAN, W. E. 1956. The frogs of the hylid genus Phrynohyas Fitzinger, 1843. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan 96: 1-59.
- DUELLMAN, W. E. 1960. A distributional study of the amphibians of the isthmus of Tehuantepec, México. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 13 (2): 19-72.
- DUELLMAN, W. E. 1965. A biogeographic account of the herpetofauna of Michoacán, México. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 15: 627-709.
- DUELLMAN, W. E. 1967. Courtship isolating mechanism in Costa Rican hylid frogs. Herpetologica 23 (3): 169-183.
- DUELLMAN, W. E. 1970 a. Identity of the South American hylid frog Garbeana garbei. Copeia 1970 (3): 534-538.
- DUELLMAN, W. E. 1970b. The hylid frogs of Middle America. Monog. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 1: 1-753.
- DUELLMAN, W. E. 1971. A taxonomic review of South American hylid frog, genus Phrynohyas. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 4: 1-21.
- DUELLMAN, W. E. 1972. South American frogs of the Hyla rostrata group (Amphibia, Anura, Hylidae). Zool. Med. 47 (14): 177-195.
- DUELLMAN, W. E. 1973. Frogs of the Hyla geographica group. Copeia 1973 (3): 515-533.
- DUELLMAN, W. E. 1974 a. A reassessment of the taxonomic status of some neotropical hylid frogs. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 27: 1-27.
- DUELLMAN, W. E. 1974 b. Taxonomic notes on Phyllomedusa (Anura, Hylidae) from the upper Amazon Basin. Herpetologica 30 (2): 105-112.
- DUELLMAN, W. E. 1978 a. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 65: 1-352.
- DUELLMAN, W. E. 1978 b. New species of leptodactylid frogs of the genus Eleutherodactylus from the Cosñipata Valley, Peru. Poc. Biol. Soc. Wash. 91 (2): 418-430.
- DUELLMAN, W. E. 1979 a. The South American herpetofauna: a panoramic view. En: Duellman, W. E. (ed.): The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Monog. 7. pp. 1-28.
- DUELLMAN, W. E. 1979 b. The herpetofauna of Andes: patterns of distribution, origin, differentiation and present communities. En: Duellman, W. E. (ed.): The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Monog. 7. pp. 371-459.
- DUELLMAN, W. E. 1982. Quaternary climatic-ecological fluctuations in the lowland tropics: frogs and forests. En: Prance, G. T. (ed.): Biological diversification in the tropics. Col. Univ. Press. N. Y. pp. 389-402.

- DUELLMAN, W. E. 1986. Diversidad y evolución adaptativa de los hílidos neotropicales (Amphibia: Anura: Hylidae). *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso* 17: 143-150.
- DUELLMAN, W. E. 1988. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 79-104.
- DUELLMAN, W. E. 1989. Tropical herpetofaunal communities: Patterns of community structure in Neotropical rainforests. En: Harmelin-Vivien, M. L. y Bourlière, F. (eds.): *Ecological Studies*, vol. 69. Vertebrates in complex tropical systems. Springer-Verlag, N Y. pp. 61-88.
- DUELLMAN, W. E. 1990. Herpetofaunas in Neotropical rainforests: Comparative composition, history, and resource use. En: Gentry, A. H. (ed.): *Four Neotropical rainforests*. Yale Univ. Press. New Haven. pp. 455-505.
- DUELLMAN, W. E., CADLE, J. E. y CANNATELLA, D. C. 1988. A new species of terrestrial Phyllomedusa (Anura: Hylidae) from southern Peru. *Herpetologica* 44 (1): 91-95.
- DUELLMAN, W. E. y CRUMP, M. L. 1974. Speciation in frogs of the Hyla parviceps group in the upper Amazon Basin. *Occ. Pap. Mus. Hist. Nat. Univ. Kansas* 23: 1-40.
- DUELLMAN, W. E. y FRITTS, T. H. 1972. A taxonomic review of the Southern Andean marsupial frogs (Hylidae: Gastrotheca). *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 9: 1-37.
- DUELLMAN, W. E. y KOECHLIN, J. E. 1991. The reserva Cuzco Amazónico, Perú: Biological investigations, conservation, and ecotourism. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 142: 1-38.
- DUELLMAN, W. E. y LESCURE, J. 1973. Life history and ecology of the hylid frog Osteocephalus taurinus, with observations on larval behavior. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 13: 1-12.
- DUELLMAN, W. E. y PIANKA, E. R. 1990. Biogeography of nocturnal insectivores: historical events and ecological filters. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 57-68.
- DUELLMAN, W. E. y SALAS, A. W. 1991. Annotated checklist of the amphibians and reptiles of Cuzco Amazónico, Peru. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 143: 1-13.
- DUELLMAN, W. E. y TOFT, C. A. 1979. Anurans from Serranía de Sira, Amazonian Perú: Taxonomy and biogeography. *Herpetologica* 35 (1): 60-70.
- DUELLMAN, W. E. y TRUEB, L. 1986. *Biology of the Amphibians*. McGraw - Hill, Inc., N. Y. 670 pp.
- DUNN, E. R. 1937. The amphibian and reptilian fauna on bromeliads in Costa Rica and Panamá. *Copeia* 1937 (3): 163-167.
- DUNN, E. R. 1942. The American Caecilians. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 91: 339-540.
- ELLEMBERG, H. 1981. *Desarrollar sin destruir*. Instituto de Ecología. UMSA, La Paz.

- ESTES, R. y REIG, O. A. 1973. The early fossil record of frogs: a review of evidence. En: Vial, J. L. (ed.): Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems. Columbia, Univ. Missouri Press. pp. 11-63.
- FERNANDEZ, K. 1927. Sobre la biología y reproducción de batracios argentinos (2ª parte). Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba 29: 271-328.
- FISCHER, A. G. 1960. Latitudinal variations in organic diversity. Evolution 14: 64-81.
- FOUQUETTE, M. J. 1960a. Call structure in frogs of the family Leptodactylidae. Texas J. Sci. 12: 201-215.
- FOUQUETTE, M. J. 1960b. Isolating mechanisms in three sympatric tree frogs in the Canal zone. Evolution 14: 484-497.
- FREY, R. (ed.). 1990. Report Expedition Perseverancia. No publicado.
- FROST, D. R. 1985. Amphibian species of the world. A taxonomic and geographical reference. Allen Press and the ASC, Lawrence, Kansas. 732 pp.
- FUGLER, C. M. 1983. Lista preliminar de los anfibios y de los reptiles de Tumi Chucua, provincia Vaca Díez departamento del Beni. Mus. Nac. Hist. Nat. (Bolivia), Comunicación 2: 4-11.
- FUGLER, C. M. 1984. Tercera contribución a la fauna herpetológica del oriente boliviano. Ecología en Bolivia 5: 63-72.
- FUGLER, C. M. 1986. La estructura de un comunidad herpetológica en las selvas benianas durante la estación de sequía. Ecología en Bolivia 8: 1-20.
- FUGLER, C. M. 1988. Consideraciones sobre la herpetofauna de las selvas tropicales bolivianas. Mus. Nac. Hist. Nat. (Bolivia), Comunicación 6: 3-12.
- FUGLER, C. M. y DE LA RIVA, I. 1990. Herpetología boliviana: una lista provisional de las serpientes conocidas en el país. Mus. Nac. Hist. Nat. (Bolivia) Comunicación 9: 22-53.
- FUGLER, C. M., DE LA RIVA, I y CABOT, J. Herpetologica Boliviana: una lista provisional de los anfibénidos y los saurios del país. (En preparación).
- FUNKHOUSER, A. 1957. A review of the neotropical tree frogs of the genus Phyllomedusa. Occ. Pap. Nat. Hist. Mus. Stanford Univ. 5: 1-90.
- GAIGE, H. T. 1929. Three new tree-frogs from Panama and Bolivia. Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan 207: 1-6.
- GALLARDO, J. M. 1961 a. Three new toads from South America: Bufo manicorensis, Bufo spinulosus altiperuvianus and Bufo quechua. Breviora, Mus. Comp. Zool. 141: 1-11.
- GALLARDO, J. M. 1961 b. On the species of Pseudidae (Amphibia, Anura). Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College 125 (4): 111-134.
- GALLARDO, J. M. 1965. The species Bufo granuloso Spix (Salientia, Bufonidae) and its geographic variation. Bull. Mus. Comp. Zool. 134 (4): 107-138.
- GALLARDO, J. M. 1966. Zoogeografía de los anfibios chaqueños. Physis 26 (71): 67-81.

- GALLARDO, J. M. 1979. Composición, distribución y origen de la herpetofauna chaqueña. En: Duellman, W. E. (ed.): The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Monog. 7. pp. 299-307.
- GALLARDO, J. M. 1987. Anfibios y reptiles del Partido de Magdalena (provincia de Buenos Aires). Buenos Aires. 46 pp.
- GANS, C. 1959. A taxonomic revision of the African snake genus Dasypeltis (Reptilia: Serpentes). Ann. Mus. Roy. Congo Belge Sci. Zool. 74: 1-237.
- GANS, C. 1960. Notes on a herpetological collecting trip through the southeastern lowlands of Bolivia. Ann. Carnegie Mus. 35: 283-314.
- GANS, C. 1961. The first record of egg laying in the caecilian Siphonops paulensis Boettger. Copeia 1961 (4): 490-491.
- GANS, C. 1966. Studies on amphisbaenids (Amphisbaenia, Reptilia). 3. The small species from South America commonly identified as Amphisbaena darwini. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 134: 185-260.
- GOELDI, E. 1899. Ueber di Entwicklung von Siphonops annulatus. Zool. Jahrb. Syst. 12: 170-173.
- GOIN, C. J. y LAYNE, J. N. 1958. Notes on a collection of frogs from Leticia, Colombia. Publ. Res. Div., Ross Allen's Reptile Institute 1: 97-114.
- GOMEZ MOLINA, E. Y LITTLE, A. V. 1981. Geoecology of the Andes. The natural science basis for resource planning. Mount. Res. Develop. 1 (2): 115-144.
- GONZAGA DE ALMEIDA, C. y CARDOSO, A. J. 1985. Variabilidade em medidas dos espermatozóides de Hyla fuscaovaria (Amphibia, Anura) e seu significado taxonômico. Rev. Bras. Biol. 45 (3): 387-391.
- GORHAM, S. W. 1966. Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Das Tierreich 85, seite i-xvi: 1-222.
- GOSNER, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica 16: 183-190.
- HADDAD, C. F. B. 1989. Territorialidae em anfíbios anuros. VII Encontro Anual de Etologia. Botucatu, Brasil: 123-133.
- HADDAD, C. F. B. 1991. Satellite behavior in the Neotropical tree frog Hyla minuta. J. Herpetol. 25 (2): 226-229.
- HADDAD, C. F. B., ANDRADE, G. V. y CARDOSO, A. J. 1988. Anfíbios anuros no Parque Nacional da Serra da Canastra, Estado de Minas Gerais. Brasil Forestal 64: 9-20.
- HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. Science 165: 131-137.
- HAFFER, J. 1974. Avian speciation in tropical South America. Publ. Nuttall Ornith. Club 14: 1-390.

- HAFFER, J. 1979. Quaternary biogeography of tropical lowland South America. En: Duellman, W. E. (ed.): The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Monog. 7. pp 107-140.
- HAIRSTON, N. G. 1981. An experimental test of a guild: salamander competition. Ecology 62: 65-72
- HARDING, K. A. 1983. Catalogue of New World Amphibians. Pergamon Press. 406 pp.
- HEATWOLE, H. 1982. A review of structuring in herpetofaunal assemblages. En: Scott, N. J. (ed.): Herpetological communities. U. S. Dep. Int. Fish & Wildlife Service. Wildlife Research Report 13. pp 221-239.
- HEINE, K. 1974. Bemerkungen zu neueren chronostratigrafischen Daten zum Verhältnis glazialer und pluvialer Klimabedingungen. Erdkunde 28: 303-312.
- HENLE, K. 1992. Zur Amphibienfauna Perus nebst Beschreibung eines neuen Eleutherodactylus (Leptodactylidae). Bonn. Zool. Beitr. 43 (1): 79-129.
- HERSCHKOVITZ, P. H. 1969. The evolution of mammals of southern continents. VI. The recent mammals of the Neotropical region: a zoogeographic and ecological review. Quart. Rev. Biol. 44: 1-70.
- HEYER, W. R. 1967. A herpetofaunal study of an ecological transect through the Cordillera de Tilarán, Costa Rica. Copeia, 1967 (2): 259-271.
- HEYER, W. R. 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus Leptodactylus (Amphibia, Leptodactylidae). Evolution 23: 421-428.
- HEYER, W. R. 1970. Studies on the frogs of the genus Leptodactylus (Amphibia, Leptodactylidae) VI. Biosystematics of the melanonotus group. Cont. Sci. Nat. Hist. Los Angeles Co. 191: 1-48.
- HEYER, W. R. 1973 a. Systematics of the marmoratus group of the frog genus Leptodactylus (Amphibia, Leptodactylidae). Contr. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. 251: 1-50.
- HEYER, W. R. 1973 b. Ecological interactions of frogs larvae at a seasonal tropical location in Thailand. J. Herpetol. 7: 327-362.
- HEYER, W. R. 1974 a. Niche measurements of frog larvae from a seasonal tropical location in Thailand. Ecology 55: 651-656.
- HEYER, W. R. 1974 b. Relationships of the marmoratus species group (Amphibia, Leptodactylidae) within the subfamily Leptodactylinae. Contr. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. 253: 1-46.
- HEYER, W. R. 1976 a. Studies in larval amphibian habitat partitioning. Smithsonian Cont. Zool. 242: 1-27.
- HEYER, W. R. 1976 b. Notes on the frog fauna of the Amazon Basin. Acta Amazonica 6: 369-378.
- HEYER, W. R. 1977 a. Taxonomic notes on frogs from the Madeira and Purus rivers, Brazil. Papéis Avuls. Zool. S. Paulo 31 (8): 141-162.

- HEYER, W. R. 1977 b. A discriminant function analysis of the frogs of the genus Adenomera (Amphibia: Leptodactylidae). Proc. Biol. Soc. Wash. 89 (51): 581-592.
- HEYER, W. R. 1978. Systematics of the fuscus species group of the frog genus Leptodactylus (Amphibia, Leptodactylidae). Bull. Los Angeles Co. Mus. Nat. Hist. 29: 1-85.
- HEYER, W. R. 1979. Systematics of the pentadactylus species group of the frog genus Leptodactylus (Amphibia, Leptodactylidae). Smithsonian Contr. Zool. 301: 1-43.
- HEYER, W. R. 1984. The systematics status of Adenomera griseigularis Henle, with comments on systematic problems in the genus Adenomera (Amphibia: Leptodactylidae). Amphibia-Reptilia 5: 97-100.
- HEYER, W. R. 1988. On frog distribution patterns East of the Andes. Proc. Work-shop on Neotropical distribution patterns. Acad. Bras. Ciencias, Río de Janeiro. pp. 245-273.
- HEYER, W. R. y BELLIN, M. S. 1973. Ecological notes on five sympatric Leptodactylus from Ecuador. Herpetologica 29: 66-72.
- HEYER, W. R. y BERVEN, K. A. 1973. Species diversities of herpetofaunal samples from similar microhabitats at two tropical sites. Ecology 54: 642-645.
- HEYER, W. R. y MAXON, L. R. 1982a. Distributions, relationships and zoogeography of lowland frogs. The Leptodactylus complex in South America, with special reference to Amazonia. En: Prance, G. T. (ed.): Biological diversification in the tropics. Columbia Univ. Press., N. Y. pp. 375-388.
- HEYER, W. R. y MAXON, L. R. 1982b. Neotropical frog biogeography: paradigms and problems. Amer. Zool. 22: 397-410.
- HEYER, W. R., McDIARMID, R. W. y WIEGMANN, D. L. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. Biotropica 7: 100-111.
- HEYER, W. R., RAND, S., GONÇALVES DA CRUZ, C. A. y PEIXOTO, O. 1988. Decimations, extinctions and colonizations of frog populations in southeastern Brazil and their evolutionary implications. Biotropica 20 (3): 230-235.
- HEYER, W. R., RAND, A. S., GONÇALVES DA CRUZ, C. A., PEIXOTO, O. L. y NELSON, C. E. 1990. Frogs of Boracéia. Arq. Zool. S. Paulo 31 (4): 231-410.
- HEYER, W. R. y SILVERSTONE, P. A. 1969. The larva of the frog Leptodactylus hylaedactylus (Leptodactylidae). Field. Zool. 51 (11): 141-145.
- HIATT, R. W. y STRASBURG, D. W. 1960. Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. Ecol. Monog. 30: 65-127.
- HILLIS, D. M. y DE SA, R. 1988. Phylogeny and taxonomy of the Rana palmipes group (Salientia, Ranidae). Herpetol. Monog. 2: 1-26.
- HÖDL, W. 1977. Call differences and calling site segregation in Anuran species from Central Amazonian floating meadows. Oecologia 28: 351-363.
- HÖDL, W. 1990. Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. En: Hanke, W. (ed.): Biology and physiology of the amphibians. Fortsch. Zool. 38. pp. 41-60.

- HOLDRIDGE, L. R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San José, Costa Rica. 124 pp.
- HOOGMOED, M. S. 1979a. The herpetofauna of the Guianan region. En: Duellman, W. E. (ed.): The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Monog. 7. pp. 241-279.
- HOOGMOED, M. S. 1979b. Resurrection of Hyla ornatissima Noble (Amphibia, Hylidae) and remarks on related species of green tree frogs from the Guiana area. Notes on the herpetofauna of Surinam VI. Zool. Verhandl. 172: 1-46.
- HOOGMOED, M. S. 1986. Biosystematics studies in the Bufo "typhonius" group. A preliminary progress report. En: Rocek, Z. (ed.): Studies in Herpetology. Praga. pp. 147-150.
- HOOGMOED, M. S. 1989. South American bufonids (Amphibia: Anura: Bufonidae), an enigma for taxonomists. En: Fontanet, X. y Horta, N. (eds): Treballs d'Ictiologia i herpetologia. Treb. Soc. Cat. Ictio. Herp. 2. pp. 167-180.
- HOOGMOED, M. S. 1990a. Herpetology. En: Frey, R. (ed.): Report Expedition Perseverancia 1990. pp. 8-9. No publicado.
- HOOGMOED, M. S. 1990b. Biosystematics of South American Bufonidae, with special reference to the Bufo "typhonius" group. En: Peters, G. y Hutterer, R. (eds): Vertebrates in the tropics. Mus. Alex. Koenig, Bonn. pp. 113-123.
- HOOGMOED M, S. y GORZULA, S. 1979. Checklist of the savanna inhabiting frogs of El Manteco region with notes on their ecology and the description of a new species of treefrog (Hylidae, Anura) . Zool. Med. 54 (13): 183-216.
- HUECK, K. y SEIBERT, P. 1972. Mapa de la vegetación de América del Sur. Fischer Verlag, Stuttgart.
- HUEY, R. B. 1978. Latitudinal pattern of between - altitude faunal similarity: mountains might be "higher" in the tropics. Amer. Nat. 112: 225-254.
- INGER, R. F. 1968. Amphibia of Parc National de la Garamba. Explor. Parc. Nat. Garamba Miss. H. de Saeger. Fasc. 52.
- INGER, R. F. 1969. Organization of communities of frogs along small rain forest streams in Sarawak. J. Anim. Ecol. 38: 123-148.
- INGER, R. F. y COLWELL, R. K. 1977. Organization of three adjacent tropical communities of amphibians and reptiles in Thailand. Ecol. Monog. 47: 229-253.
- JACKSON, J. F. 1978. Differentiation in the genera Enyalius and Strobilurus (Iguanidae): implications for Pleistocene climatic changes in eastern Brazil. Arq. Zool. 30: 1-79.
- JAEGER, R. G. y HAILMAN, J. P. 1981. Activity of Neotropical frogs in relation to ambient light. Biotropica 13 (1): 59-65.
- JAMES, D. E. 1973. La evolución de los Andes. En: Selecciones de Scientific American: Deriva continental y tectónica de placas (2ª ed., 1976): 207-217.

- JANZEN, D. H. 1962. Injury caused by toxic secretions of Phrynohyas spilomma Cope. *Copeia* 1962: 651.
- JANZEN, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *Amer. Nat.* 101: 233-249.
- JONES, K. L. 1982. Patterns and trophic niche overlap in four species of Caribbean frogs. En: Scott, N. J. (ed.): *Herpetological communities*. U. S. Dep. Int. Fish and Wildlife Service. Wildlife Research Report 13. pp. 49-55.
- JOURNAUX, A. 1975. Recherches géomorphologiques en Amazonie brésilienne. *Bull. Cent. Geomorph. Caen* 20: 1-67.
- KILLEEN, T. J. 1991. Range management and land - use practices in Chiquitania, Santa Cruz, Bolivia. *Rangelands* 13: 59-63.
- KILLEEN, T. J., LOUMAN, B. T. y GRIMWOOD, T. 1990. La ecología paisajística de la región de Concepción y Lomerío en la provincia Ñuflo de Chávez, Santa Cruz, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 16: 1-45
- KLOPFER, P. H. y MacARTHUR, R. H. 1961. On the causes of tropical species diversity: niche overlap. *Amer. Nat.* 95: 223-226.
- KREBS, C. J. 1986. *Ecología*. Ed. Pirámide. 782 pp.
- LACEY, L. A. 1980. Predação en girinos por uma vespa e outras associações de insectos com minhos de duas espécies de ras da Amazônia. *Acta Amazonica* 9 (4): 755-762.
- LAMOTTE, M. y LESCURE, J. 1977. Tendances adaptatives a l'affranchissement du milieu aquatique chez les amphibiens anoures. *La Terre et la Vie*, 31: 223-311.
- LAUZANNE, L. LOUBENS, G. y LE GUENNEC, B. 1986. Lista de peces de la Cuenca Amazónica boliviana. ORSTOM-CORDEBENI-UTB.
- LEIGH, E. G. 1990. Community diversity and environmental stability: a re-examination. *Trends Ecol. Evol.* 5 (10): 340-344.
- LESCURE, J. 1975. Biogéographie et écologie des Amphibiens de Guyane Française. *C. R. Soc. Biogéogr.* 440: 68-82.
- LESCURE, J. 1976. Étude de deux têtards de Phyllobates (Dendrobatidae): P. femoralis (Boulenger) et P. pictus (Bibron). *Bull. Soc. Zool. France* 101 (2): 299-306.
- LESCURE, J. 1977. Diversité des origines biogéographiques chez les Amphibiens de la région guyanaise. *Publ. Lab. Zool. Ecole Normale Supér.* 9: 53-65.
- LESCURE, J. 1980. Las larvas de Dendrobatidae. II Reunión Iberoam. *Cons. Zool. Vert.* 37-45.
- LESCURE, J. 1986a. Amphibiens et reptiles de la bande cotière en Guyane Française. En: *Le litoral Guyanais (Sepanguy-Sepanrit, 1986)*. pp. 111-118.
- LESCURE, J. 1986b. Les amphibeins anoures de la forêt guyanaise (région de Trois Sauts, Guyane Française). *Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat. sér. A, Zool.* 132: 43-52.

- LESCURE, J. y GASC, J. P. 1986. Partage de l'espace forestier par les amphibiens et les reptiles en Amazonia du Nord-Ouest. *Caldasia* 25 (71-75): 707-723.
- LINNEO, C. 1758. *Systema Naturae*. Décima edición. Upsala.
- LITTLEJOHN, M. J. y MARTIN, A. A. 1969. Acoustic interaction between two species of leptodactylid frogs. *Anim. Behav.* 17: 785-791.
- LIU, K. y COLINVAUX, P. A. 1985. Forest changes in the Amazon basin during the last glacial maximum. *Nature* 318: 556-557.
- LLOYD, M., INGER, R. F. y KING, F. W. 1968. On the diversity of reptile and amphibian species in a Bornean rain forest. *Amer. Nat.* 102: 497-515.
- LUTZ, A. 1926. Observações sobre Batrachios brasileiros. Parte I: O genero Leptodactylus Fitzinger. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* XIX: 139-157.
- LUTZ, A. 1930. Segunda memória sobre espécies brasileiras do gênero Leptodactylus, incluindo outras aliadas. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 23 (1): 1-20.
- LUTZ, B. 1947. Trends towards non-aquatic and direct development in frogs. *Copeia*, 1947 (4): 242-252.
- LUTZ, B. 1952. Anfíbios anuros na coleção Adolpho Lutz do Instituto Oswaldo Cruz. VII. Dendrobates pictus flavopictus (Lutz), 1925. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 50: 597-613.
- LUTZ, B. 1973. Brazilian species of Hyla. Univ. Texas Press. Austin & London. 260 pp.
- LUTZ, B. y KLOSS, G. R. 1952. Short notes on some frogs from the Upper Amazon and a few vicariant forms. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 50: 629-678.
- LYNCH, J. D. 1971. Evolutionary relationships, osteology , and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 53: 1-238.
- LYNCH, J. D. 1979. The amphibians of the lowland tropical forests. En Duellman, W. E. (ed.): *The South American Herpetofauna: its origin, evolution and dispersal*. *Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* Mnog. 7. pp 198-215.
- LYNCH, J. D. 1982. Relationships of the frogs of the genus Ceratophrys (Leptodactylidae) and their bearing on hypotheses of pleistocene forest refugia in South America and punctuated equilibria. *Syst. Zool.* 31 (2): 166-179.
- LYNCH, J. D. 1988. *Refugia*. En: Myers, A. A. y Giller, P. S. (eds.): *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall. pp. 311-342.
- LYNCH, J. D. 1989. A review of the leptodactylid frog of the genus Pseudopaludicola in Northern South America. *Copeia* 1989 (3): 577-588.
- LYNCH, J. D. y McDIARMID, R. W. 1987. Two new species of Eleutherodactylus (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from Bolivia. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 100 (2): 337-346.
- MacARTHUR, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biol. Rev.* 40: 510-533.

- MacARTHUR, R. H. 1969. Species packing and what competition minimizes. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 64: 1369-1371.
- MacARTHUR, R. H. 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theor. Pop. Biol.* 1: 1-11.
- MacARTHUR, R. H. y LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Amer. Nat.* 101: 377-385.
- MACARTHUR, R. H. y WILSON, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey. 120 pp.
- MAGNUSSON, W. E. y HERO, J. M. 1991. Predation and the evolution of complex ovoposition behavior in Amazonian rainforest frogs. *Oecologia* 86: 310-318.
- MARTIN, P. S. 1955. Zonal distribution of vertebrates in a Mexican cloud forest. *Amer. Nat.* 89: 347-361.
- MAXON, L. R. y HEYER, W. R. 1988. Molecular systematics of the frog genus Leptodactylus (Amphibia: Leptodactylidae). *Fieldiana Zool* 41: 1-13.
- McDIARMID, R. W. y COCROFT, R. B. 1987. Amphibians and reptiles of the Tambopata Reserve, Río Tambopata, Madre de Dios, Perú. No publicado. 1-4.
- MEAVE, J., KELLMAN, M., MAC DOUGALL, A. y ROSALES, J. 1991. Riparian habitats as tropical forest refugia. *Glob. Ecol. Biogeog. Lett.* 1: 69-76.
- MERTENS, R. 1929. Herpetologische mitteilungen. XII. Über einige Amphibien und Reptilien aus Sud - Bolivien. *Zool. Anz.* 86: 57-62.
- MONTES DE OCA, I. 1982. *Geografía y recursos naturales de Bolivia*. La Paz.
- MORALES, C. B. de. 1990. *Bolivia. Medio ambiente y ecología aplicada*. Instituto de Ecología. UMSA, La Paz. 318 pp.
- MOREAU, R. E. 1963. Vicissitudes of the African biomes in the late Pleistocene. *Proc. Zool. Soc. London* 141: 395-421.
- MOREAU, R. E. 1966. *The bird faunas of Africa and its islands*. New York, Academic Press.
- MOREIRA, G. y LIMA, A. P. 1991. Seasonal patterns of juvenil recruitment and reproduction in four species of leaf litter frogs in Central Amazonia. *Herpetologica* 47 (3): 295-300.
- MORELLO, J. 1984. *El perfil ecológico de Sudamérica*. I. Ediciones de Cultura Hispánica, ICI. Madrid. 93 pp.
- MUEDEKING, M. H. y HEYER, W. R. 1976. Description of eggs and reproductive patterns of Leptodactylus pentadactylus (Amphibia: Leptodactylidae). *Herpetologica* 32: 137-139.
- MÜLLER, L. y HELLMICH, W. 1936. *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Gran Chaco - Expedition: Amphibien und Reptilien*. I Teil. Amphibia, Chelonia, Loricata. Stuttgart. 120 pp.
- MÜLLER, P. 1968. *Die Herpeofauna der Insel von São Sebastião (Brasilien)*. Saarbrücker Zeitung, Saarbrücken. 68 pp.

- MÜLLER, P. 1972. Centres of dispersal and evolution in the Neotropical region. *Stud. Neotr. Fauna* 7: 173-185.
- MYERS, C. W. 1987. New generic names for some Neotropical poison frogs (Dendrobatidae). *Pap. Avuls. Zool., S. Paulo* 36 (25): 301-306.
- MYERS, C. W. y RAND, A. S. 1969. Checklist of amphibians and reptiles of Barro Colorado Island, Panama, with comments on faunal change and sampling. *Smith. Contr. Zool.* 10: 1-11.
- NELSON, C. E. 1973. Mating calls of the Microhylinae: descriptions and phylogenetic and ecological considerations. *Herpetologica* 29: 163-176.
- NELSON, C. E. y MILLER, G. A. 1971. A possible case of mimicry in frogs. *Herpetol. Rev.* 3(6): 109.
- NUSSBAUM, R. A. y WILKINSON, M. 1989. On the classification and phylogeny of Caecilians (Amphibia: Gymnophiona), a critical review. *Herp. Monog.* 3: 1-42.
- OKSANEN, L. 1991. A century of community ecology: How much progress? *Trends. Ecol. Evol.* 6 (9): 294-296.
- ORBIGNY, A. d'. 1847. *Voyage dans l'Amérique meridionale*. Vol. V. Bertrand ed. Paris.
- PAINE, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.* 100: 65-75.
- PARKER, H. W. 1927 a. A revision of the frogs of the genera Pseudopaludicola, Physalaemus and Pleurodema. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 9 (20): 450-478.
- PARKER, H. W. 1927 b. The brevicipitid frogs allied to the genus Gastrophryne. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan* 187: 1-8.
- PARKER, H. W. 1928. Reptiles and Batrachians from Mato Grosso and E. Bolivia. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 10 (2): 96-99.
- PARKER, H. W. 1934. A monograph of frogs of the family Microhylidae. *British Mus. Nat. Hist. Publ.* 208 pp.
- PARKER, H. W. 1940. Lake Titicaca Amphibia (The Percy Sladen Trust Expedition). *Tran. Linnean Soc. London* 1 (2): 202-216.
- PEMBERTON, C. E. 1934. Local investigations on the introduced Tropical American toad Bufo marinus. *Hawaiian Planters Rec.* 38: 186-192.
- PIANKA, E. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Amer. Nat.* 100: 33-46.
- PIANKA, E. 1970. On r and K selection. *Amer. Nat.* 104: 592-597.
- PIANKA, E. 1973. The structure of lizards communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74.
- PICADO, C. 1913. Les bromeliacées epiphytes considérées comme un milieu biologique. *Bul. Sci. France Belg.* 5: 215-360.
- PIRLOT, P. L. 1956. Les formes européenne du genre Hipparion. *Inst. Geol. Barcelona, Mem. y Comun.* 14: 1-150.

- PORTER, K. R. 1962. Mating calls and noteworthy collections of some Mexican amphibians. *Herpetologica* 18 (3): 165-171.
- PORTER, K. R. 1972. *Herpetology*. W. B. Sanders Co., Philadelphia. 524 pp.
- POUGH, F. H., STEWART, M. M. y THOMAS, R. G. 1977. Physiological basis of habitat partitioning in Jamaican Eleutherodactylus. *Oecologia (Berl.)* 27: 285-293.
- PRANCE, G. T. 1973. Phytogeographic support for the theory of the Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythydaceae. *Acta Amazônica* 3 (3): 5-28.
- PRANCE, G. T. (Ed.). 1982. *Biological diversification in the tropics*. Columbia Univ. Press, New York. 714 pp.
- PYBURN, W. F. 1967. Breeding and larval development of the hylid frog Phrynohyas spilomma in Southern Veracruz, México. *Herpetologica* 23 (3): 184-194.
- PYBURN, W. F. 1970. Breeding behavior of the leaf-frogs Phyllomedusa callidryas and Phyllomedusa dacnicolor in México. *Copeia*, 1970 (2): 209-218.
- RAND, S. A. y MYERS, C. W. 1990. The herpetofauna of Barro Colorado Island, Panama: An ecological summary. En: Gentry, A. H. (ed): *Four Neotropical Rainforests*. Yale Univ. Press, New Haven. pp. 386-409.
- REGÖS, J. y SCHLÜTER, A. 1984. Erste Regebnisse zur Fortpflanzungsbiologie von Lithodytes lineatus (Schneider, 1799) (Amphibia: Leptodactylidae). *Salamandra* 20 (4): 252-261.
- REMSEM, J. V. y TRAYLOR, M. A. 1989. *An annotated list of the birds of Bolivia*. Buteo Books. Vermillion, South Dakota.
- REINKE, R. 1962. *Das Klima Amazoniens*. Dissertation, University of Tübingen.
- REYNOLDS, R. P. y FOSTER, M. S. 1992. Four new species of frogs and one new species of snake from the Chapare region of Bolivia, with notes on other species. *Herp. Monog.* 6: 83-104.
- RICHARDS, P. W. 1952. *The tropical rainforest*. Cambridge Univ. Press .
- RIVERO, J. 1961. *Salientia of Venezuela*. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 126: 1-207.
- RIVERO, J. 1969a. On the identity and relationships of Hyla luteocellata Roux (Amphibia, Salientia). *Herpetologica*. 25 (2): 126-134.
- RIVERO, J. y ESTEVES, A. E. 1969a. Observations on the agonistic and breeding behavior of Leptodactylus pentadactylus and other amphibian species in Venezuela. *Breviora, Mus. Comp. Zool.* 321: 1-14.
- RIVERO, J. 1969b. Sobre la Hyla rubra Laurenti y la Hyla x-signata Spix (Amphibia, Saliantia). *Mem. Soc. Cienc. Nat. "La Salle"* 29: 109-118.

- RIVERO-BLANCO, C. y DIXON, J. 1979. Origin and distribution of the herpetofauna of the dry lowland regions of northern South America. En: Duellman, W. E. (ed.): The South American herpetofauna: its origin, evolution and dispersal. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Monog. 7. pp. 281-298.
- RODRIGUEZ, L. O. 1992. Structure et organisation du peuplement d'anoures de Cocha Cashu, Parc National Manu, Amazonie Péruvienne. Rev. Ecol. (Terre Vie) 47: 151-197.
- RODRIGUEZ, L.B. y CADLE, J. E. 1990. A preliminary overview of the herpetofauna of Cocha Cashu, Manu National Park, Peru. En: Gentry, A. H. (ed.): Four Neotropical Rainforests. Yale Univ. Press, New Haven. pp. 410-425.
- ROHDE, K. 1978. Latitudinal gradients in species diversity and their causes. I. A review of the hypotheses explaining the gradients. Zbl. Biol. 97: 393-403.
- ROHLF, F. J. 1992. NTSYS-pc: Numerical taxonomy system of programs, versión 1.70. Exeter Publishing Co., Setauket, New York.
- SALO, J. 1987. Pleistocene forest refuges in the Amazon: evaluation of the biostratigraphical, lithostratigraphical and geomorphological data. Ann. Zool. Fennici 24: 203-211.
- SALO, J., KALLIOLA, R., HÄKKINEN, I., MÄKINEN, Y., NIEMELLÄ, P., PUHAKKA, M. y COLEY, P. D. 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. Nature 322: 254-258.
- SANDERS, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. Amer. Nat. 102: 243-282.
- SARMIENTO, G. 1976. Evolution of arid vegetation in tropical America. En: Goodall, D. W. (ed.): Evolution of desert biota. Univ. Texas Press, Austin. pp. 65-99.
- SAVAGE, J. M. 1973. The geographic distribution of frogs: patterns and predictions. En: Vial, J. L. (ed.): Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems. Columbia Univ. Missouri Press. pp. 352-445.
- SAVAGE, J. M. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: dispersals or vicariance? Ann. Missouri Bot. Gard. 69: 464-547.
- SCHIØTZ, A. 1973. Evolution of anuran mating calls: ecological aspects. En: Vial, J. L. (ed.): Evolutionary biology of the amphibians: contemporary research in major problems. Columbia Univ. Missouri Press. pp 311-319.
- SCHLÜTER, A. 1979. Bio-akustische Untersuchungen an Hyliden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Hylidae). Salamandra 15 (4): 211-236.
- SCHLÜTER, A. 1980 a. Bio-akustische Untersuchungen an Dendrobatiden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Dendrobatidae). Salamandra 16 (3): 149-161.

- SCHLÜTER, A. 1980 b. Bio-akustische Untersuchungen an Leptodactyliden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Leptodactylidae). *Salamandra* 16 (4): 227-247.
- SCHLÜTER, A. 1980 c. Bio-akustische Untersuchungen an Microhyliden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Microhylidae). *Salamandra* 16 (2): 114-131.
- SCHLÜTER, A. 1981. Bio-akustische Untersuchungen an Bufoniden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru. (Amphibia: Salientia: Bufonidae). *Salamandra* 17 (3/4): 99-105.
- SCHLÜTER, A. 1987. Die Froschlurche an einem Stillgewässer im tropischen Regenwald von Peru. I. Artenspektrum und Massenkonzert. *Herpetofauna* 9 (47): 11-20.
- SCHLÜTER, A. y MÄGDEFRAU, K. 1991. First record of Hyla parviceps on the lower step of a Central Venezuelan table mountain. *Amphibia-Reptilia* 12 (2): 217-219.
- SCHLÜTER, A. y REGÖS, J. 1981. Lithodytes lineatus (Schneider, 1799) (Amphibia: Leptodactylidae) as a dweller in nests of the leaf cutting ant Atta cephalotes (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Attini). *Amphibia - Reptilia* 2: 117-121.
- SCHLÜTER y SALAS, A. W. 1991. Reproduction, tadpoles, and ecological aspects of three syntopic microhylid species from Peru (Amphibia, Microhylidae). *Stuttgarter beitr. Naturk. ser. A*, 458 (17): 1-17.
- SCHOENER, T. W.. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- SCHOENER, T. W. 1982. The controversy over interespecific competition. *Amer. Sci.* 70: 586-595.
- SCHOENER, T. W. 1986. Mechanistic approaches to community ecology: A new reductionism? *Amer. Zool.* 26: 81-106.
- SCHWABE, G. H. 1969. Towards an ecological consideration of the South American continent. En: Fittkau, E. J. et al. (eds.): *Biogeography and ecology in South America*. Junk, The Hague, 1: 113-136.
- SCOTT, N. J. 1976. The abundance and diversity of the herpetofauna of tropical forest litter. *Biotropica* 8: 41-58.
- SCOTT, N. J. 1982. The herpetofauna of forest litter plots from Cameroon, Africa. En: Scott, N. J. (ed.): *Herpetological communities*. U. S. Dep. Int. Fish and Wildlife Service. Wildlife Research Report 13. pp. 145-150.
- SCOTT, N. J. y CAMPBELL, H. W. 1982. A chronological bibliography, the history and the status of studies of herpetological communities, and suggestions for future research. En: Scott, N. J. (ed.): *Herpetological communities*. U. S. Dep. Int. Fish & Wildlife Service. Wildlife Research Report 13. pp. 221-239.

- SCROCCHI, G. y LAVILLA, E. O. 1988. Geographic distribution: Phrynohyas venulosa. Herp. Rev. 19 (3): 59.
- SCROCCHI, G. J. y LAVILLA, E. O. 1990. Life history notes: Elachistocleis bicolor. Herp. Rev. 21 (1): 18.
- SERIE, P. 1935. El sapo buey << Bufo paracnemis >> (sic) en la Argentina. Physis XI: 510-511.
- SEXTON, O. J. 1962. Apparent territorialism in Leptodactylus insularum Barbour. Herpetologica 18: 212-214.
- SEXTON, O. J., HEATHWOLE, H. y KNIGHT, D. 1964. Correlation of microdistribution of some Panamian reptiles and amphibians with structural organization of the habitat. Caribb. J. Sci. 4: 261-295.
- SILVERSTONE, P. A. 1976. A revision of the poison - arrow frogs of the genus Phyllobates Bibron in Sagra (family Dendrobatidae). Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. 27: 1-53.
- SIMPSON, B. B. 1982. The refuge theory (a review). Science 217: 526-527.
- SIMPSON, B. B. y HAFFER, J. 1978. Speciation patterns in the Amazonian forest biota. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9: 497-518.
- SMITH, H. M. 1941. Snakes, frogs and bromeliads. Chicago Nat. 4 (2): 35-43.
- SNEATH, P. H. A. y SOKAL, R. R. 1973. Numerical Taxonomy. Freeman, San Francisco.
- SOLANO, H. 1987. Algunos aspectos de la biología reproductiva del sapito silbador Leptodactylus fuscus (Schneider) (Amphibia: Leptodactylidae). Amphibia-Reptilia 8: 111-128.
- SOLBRIG, O. T. 1976. The origin and floristic affinities of the South American temperate desert and semidesert regions. En: Goodall, D. W. (ed.): Evolution of desert biota. Univ. Texas Press, Austin. pp. 7-49.
- SPASSKY, B., RICHMOND, R. C., PEREZ-SALAS, S., PAVLOVSKY, O., MOURAO, C. A., HUNTER, A. S., HOENIGSBERG, H., DOBZHANSKY, T. y AYALA, F. J. 1971. Geography of the sibling species related to Drosophila willinstoni, and of the semispecies of the Drosophila paulistorum complex. Evoluton 25: 129-143.
- STATON, M. A. y DIXON, J. R. 1977. The herpetofauna of the Central Llanos of Venezuela: Noteworthy records, a tentative checklist and ecological notes. J. Herpetol. 11: 17-24.
- STEBBINS, R. C. y HENDRICKSON, J. R. 1959. Field studies of amphibians in Colombia, South America. Univ. Calif. Publ. Zool. 56: 497-540.
- STRAUGHAN, I. R. y HEYER, W. R. 1976. A functional analysis of the mating calls of the Neotropical frog genera of the Leptodactylus complex (Amphibia, Leptodactylidae). Pap. Avuls. Zool., S. Paulo 29 (33): 221-245.
- STRONG, D. R. 1983. Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities. Amer. Nat. 122: 636-660.

- STRÜSMANN, C., RIBEIRO DO VALE, M. B., MENEGHINI, M. H. y MAGNUSSON, W. E. 1984. Diet and foraging mode of Bufo marinus and Leptodactylus ocellatus. J. Herpetol. 18 (2): 138-146.
- TAYLOR, E. H. y PETERS, J. A. 1974. The Caecilians of Ecuador. Univ. Kansas Sci. Bull. 50 (7): 333-346.
- TELLERIA, J. L. 1986. Manual para el censo de los vertebrados terrestres. Ed. Raíces, Madrid. 278 pp.
- TOFT, C. A. 1980 a. Seasonal variation in populations of Panamian litter frogs and their prey: A comparison of wetter and drier sites. Oecologia (Berl.) 47: 34-38.
- TOFT, C. A. 1980 b. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. Oecologia (Berl.) 45: 131-141.
- TOFT, C. A. 1981. Feeding ecology of Panamian litter anurans: Patterns in diet and foraging mode. J. Herpetol. 15 (2): 139-144.
- TOFT, C. A. 1982. Community structure of litter anurans in a tropical forest, Makokou, Gabon: A preliminary analysis in the minor dry season. Rev. Ecol. (Terre Vie) 36: 224-232.
- TOFT, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. Copeia 1985 (1): 1-21.
- TOFT, C. A. y DUELLMAN, W. E. 1979. Anurans of the lower río Lullapichis, Amazonian Peru: a preliminary analysis of community structure. Herpetologica 35 (1): 71-77.
- TOFT, C. A., RAND, A. S. y CLARCK, M. 1982. Population dynamics and seasonal recruitment in Bufo typhonius and Colosthetus nubicolā (Anura). En: Leigh, E. G., Rand, A. S. y Windsor, D. M. (Eds.): The ecology of a Tropical Forest. Smithsonian Institution Press. pp. 397-403.
- TOSI, J. A., UNZUETA, O., HOLDRIDGE, L. R. y GONZALEZ, A. 1975. Mapa Ecológico de Bolivia. MACA, La Paz.
- TRAVASSOS, L., TRAVASSOS, H., REGO-BARROS, A., ALBURQUERQUE, D., OLIVEIRA, S., LEMOS, A. y LOPEZ, H. 1957. Excursão científica realizada nas zonas das Estradas de Ferro Noroeste de Brasil e Brasil - Bolivia em janeiro e fevereiro de 1955. Publ. Avuls. Mus. Nac. 20: 1-44.
- TRUEB, L. y DUELLMAN, W. E. 1971. A synopsis of Neotropical hylid frogs, genus Osteocephalus. Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 1: 1-47.
- TSCHUDI, J. J. Von. 1838. Classification der Batrachier, mit Berücksichtigung der fossilen Thiere dieser Abteilung der Reptilien. Mém. Soc. Sci. nat. Neuchâtel 2: 1-99.
- UNZUETA, O. 1975. Mapa ecológico de Bolivia. Memoria explicativa. MACA, La Paz., 312 pp.
- VALERIO, C. E. 1971. Ability of some tropical tadpoles to survive without water. Copeia 1971 (2): 364-365.

- VAN DER HAMMEN, T. y GONZALEZ, E. 1960. Holocene and late glacial climate and vegetation of Páramo de Palacio (Eastern Cordillera, Colombia, South America). *Geol. en Mijnb.* 39: 737-746.
- VAN GEEL, B. y VAN DER HAMMEN, T. 1973. Upper Quaternary vegetational and climatic sequence of the Fuquene area (Eastern Cordillera, Colombia). *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 14: 9-92.
- VANZOLINI, P. E. 1963. Problemas faunísticos do Cerrado. En: "Simpósio sobre o Cerrado". Editora da Universidade de São Paulo. pp. 305-321.
- VANZOLINI, P. E. 1973. Paleoclimates, relief and species multiplication in equatorial forests. En : Megger, B. J., Ayensu, E. S. y Duckeworth, W. D. (eds.): *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Inst. Press, Washington. pp. 255-258.
- VANZOLINI, P. E. 1974. Ecological and geographical distribution of lizards in Pernambuco, northeastern Brazil (Sauria). *Papeis. Avuls. Zool. S. Paulo* 28: 61-90.
- VANZOLINI, P. E. 1986. Levantamento herpetológico da área do estado de Rondônia sob a influência da rodovia BR 364. *Minist. Cienc. Tec. Cons. Nac. Desenv. Cient. Tec.* 50 pp.
- VANZOLINI, P. E. y AB'SABER, A. N. 1968. Divergence rates in South American lizards of the genus Liolaemus (Sauria: Iguanidae) . *Papeis. Avuls. Zool. S. Paulo* 21: 205-208.
- VANZOLINI, P. E. y HEYER, W. R. 1985. The American herpetofauna and the interchange. En: Stehli, G. y Webb, S. D. (eds.): *The great American biotic interchange*. Plenum Press, New York. pp. 475-487.
- VANZOLINI, P. E. y WILLIAMS, E. E. 1970. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the Anolis chrysolepis species group (Sauria, Iguanidae). *Arq. Zool. São Paulo* 19: 1-124.
- VANZOLINI, P. E. y WILLIAMS, E. E. 1981. The vanishing refuge: a mechanism for ecogeographic speciation. *Papeis. Avuls. Zool. S. Paulo.* 34 (23): 251-255.
- VAZ-FERREIRA, R. y GEHRAU, A. 1975. Comportamiento epimelético de la rana común, Leptodactylus ocellatus (L.) (Amphibia, Leptodactylidae). I. Atención a la cría y actividades alimentarias y agresivas relacionadas. *Physis* 34: 1-14.
- VELLARD, J. 1951. Estudios sobre batracios andinos. I. El grupo Telmatobius y formas afines. *Mem. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado"* 1: 1-89.
- VELLARD, J. 1953. Estudios sobre batracios andinos. II. El grupo marmoratus y formas afines. *Mem. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado"* 2: 1-53.
- VELLARD, J. 1957. Estudios sobre batracios andinos. IV. El género Gastrotheca. *Mem. Mus Hist. Nat. "Javier Prado"* 5: 1-47.
- VELLARD, J. 1960. Estudios sobre batracios andinos. VI. Notas complementarias sobre Telmatobius. *Mem. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado"* 10: 1-19.

- VELLARD, 1970. Contribución al estudio de los batracios andinos. Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia" 10 (1): 1-21.
- VILLA, J., McDIARMID, R. W. y GALLARDO, J. M. 1982. Arthropod predators of leptodactylid frog foam nests. Brenesia 19/20: 577-589.
- VIZOTTO, L. O. 1967. Desenvolvimento de Anuros da região norte-ocidental de São Paulo. Tese Fac. Filos. Ciênc. Letr., Univ. São Paulo, Dep. Zool. 161 pp.
- VORIS, H. K. 1977. Comparison of herpetofaunal diversity in tree buttresses of evergreen tropical forests. Herpetologica 33 (1): 54-65.
- VUILLEUMIER, B. S. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. Science 173: 771-780.
- WAKE, M. H. 1984. A new species of Caecilia (Amphibia, Gymnophiona) from Bolivia. Amphibia-Reptilia 5: 215-220.
- WASSERSURG, R. J. 1973. Aspects of social behavior in anuran larvae. En: Vial, J. L. (ed.): Evolutionary biology of the anurans. Contemporary research and major problems. Univ. Missouri Press, Columbia. pp. 273-297.
- WELLS, K. D. 1979. Reproductive behavior and male mating success in a Neotropical toad, Bufo typhonius. Biotropica 11 (4): 301-307.
- WELLS, K. D. y BARD, K. M. 1988. Parental behavior of an aquatic-breeding tropical frog, Leptodactylus bolivianus. J. Herpetol. 22 (3): 361-364.
- WERNER, F. 1899. Beschreibung neuer Reptilien und Batrachier. Zool. Anz. 22 (602): 479-484.
- WERNER, F. 1901. Wissenschaftliche Mittheilungen. 1. Beschreibung neuer Frosche aus Bolivia, Ostindien und Neu Guinea. Zool. Anz. 24 (637): 97-103.
- WEYGOLDT, P. 1987. Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). Z. Zool. Syst. Evol. Forsch. 25: 51-67.
- WHITTAKER, R. H. 1970. Communities and ecosystems. MacMillan Co., London:162 pp.
- WHITE, M. J. D. 1978. Modes of speciation. W H. Freeman & Co., San Francisco.
- WIENS, J. A. 1977. On competition and variable environments. Amer. Sci. 65: 590-597.
- WIENS, J. A. 1989. The ecology of birds communities. Vol. I: foundations and patterns; vol II. Processes and variations. Cambridge Univ. Press.
- WILBUR, H. M. 1984. Complex cycles and community organization in amphibians. En: Price, P. W. et al. (eds.): A new ecology: novel approaches to interactive systems. J. Wiley & Sons, New York. pp. 195-224.
- WILD, E. R. 1992. The tadpoles of Hyla fasciata and H. allenorum, with a key to the tadpoles of the Hyla parviceps group (Anura: Hylidae). Herpetologica 48 (4): 439-447.
- ZIMMERMANN, B. 1983. A comparison of structural features of calls of open and forest habitat frog species in Central Amazon. Herpetologica 39 (3): 235-246.

- ZIMMERMANN, B. y BOGART, J. P. 1984. Vocalizations of primary forest frog species in the Central Amazon. *Acta Amazonica* 14 (3-4): 473-519.
- ZIMMERMANN, B. y HÖDL, W. 1983. Distinction of *Phrynohyas resinifictrix* (Goeldi, 1907) from *Phrynohyas venulosa* (Laurenti, 1768) based on acoustical and behavioral parameters (Amphibia, Anura, Hylidae). *Zool. Anz., Jena* 211 (5/6): 341-352.
- ZIMMERMANN, B. y RODRIGUES, M. T. 1990. Frogs, snakes, and lizards of the IMPA-WWF reserves near Manaus, Brazil. En: Gentry, A. H. (ed.): *Four Neotropical Rainforests*. Yale Univ. Press, New Haven. pp. 426-454.
- ZUG, G. R. y ZUG, P. B. 1979. The marine toad, *Bufo marinus*: a natural history resume of native populations. *Smith. Contr. Zool.* 284: 1-58.
- ZWEIFEL, R. 1964. Life history of *Phrynohyas venulosa* (Salientia: Hylidae) in Panamá. *Copeia* 1964 (1): 201-208.

ANEXO 1. DATOS METEOROLOGICOS DEL PRIMER PERIODO DE ESTUDIO

A	M	D	T1	T2	T3	T4	H1	H2	H3	H4	P	MD.T	MD.H
87	11	1	24,0				89,0						
87	11	2	28,0	31,0	29,0	26,0	87,0	67,0	75,0	85,0	4,0	28,5	78,5
87	11	3	26,0	31,0	28,0	26,0	85,0	65,0	82,0	85,0	1,5	27,8	79,3
87	11	4	27,0	31,0	28,0	27,0	86,0	60,0	55,0	81,0	0,0	28,3	70,5
87	11	5	28,0	32,0	28,0	26,0	78,0	65,0	75,0	81,0	1,0	28,5	74,8
87	11	6	25,0	30,0	29,0	26,0	87,0	67,0	84,0	85,0	14,0	27,5	80,8
87	11	7	26,0	30,5	31,0	26,0	89,0	73,0	62,0	84,0	0,0	28,4	77,0
87	11	8	28,0	32,0	32,0	27,0	78,0	59,0	58,0	80,0	0,0	29,8	68,8
87	11	9	27,0	33,0	28,0	25,0	77,0	60,0	79,0	73,0		28,3	72,3
87	11	10					76,0						76,0
87	11	11											
87	11	12											
87	11	13											
87	11	14											
87	11	15											
87	11	16	26,0	32,0	31,0	26,0	85,0	58,0	65,0	84,0	0,0	28,8	73,0
87	11	17	27,0	29,0	30,0	26,0	85,0	81,0	71,0	85,0	3,0	28,0	80,5
87	11	18	27,0	31,5	33,0	27,0	93,0	65,0	59,0	85,0	0,0	29,6	75,5
87	11	19	28,0	31,0	28,0	26,0	75,0	67,0	78,0	85,0	6,0	28,3	76,3
87	11	20	28,0	33,0	27,5	25,0	77,0	55,0	78,0	83,0	8,0	28,4	73,3
87	11	21	26,0	32,0	31,0	26,0	82,0	57,0	80,0	88,0	16,0	28,8	76,8
87	11	22	28,0	31,5	28,0	27,0	80,0	66,0	74,0	85,5	1,0	28,6	76,4
87	11	23	29,0	32,0	30,0	26,0	75,0	61,0	75,0	83,0	1,0	29,3	73,5
87	11	24	26,0	30,0	30,0	26,0	89,0	68,0	75,0	84,0	1,0	28,0	79,0
87	11	25	26,5	26,5	27,5	25,0	90,0	75,0	70,0	74,0	0,0	26,4	77,3
87	11	26	26,0	30,0	29,0	26,0	74,5	63,0	71,5	87,0	12,0	27,8	74,0
87	11	27	26,0	30,0	28,0	27,0	85,5	64,0	75,0	85,0	0,0	27,8	77,4
87	11	28	26,5	29,0	26,0	25,0	89,0	78,0	85,0	90,0	20,0	26,6	85,5
87	11	29	26,0	30,5	29,0	26,5	85,0	70,0	84,0	87,5	0,0	28,0	81,6
87	11	30	27,0	27,0	27,0	26,0	88,0	81,0	91,0	90,0	17,0	26,8	87,5
87	12	1	26,0	26,0	26,0	25,0	95,0	93,5	91,0	94,5	75,0	25,8	93,5
87	12	2	26,0	27,0	28,0	26,0	87,0	85,0	77,0	88,0	2,0	26,8	84,3
87	12	3	26,5	27,0	27,5	26,0	80,0	72,0	70,0	80,0	0,0	26,8	75,5
87	12	4	27,0	29,5	27,0	25,0	80,0	67,0	75,0	80,0	4,0	27,1	75,5
87	12	5		27,0	27,0	25,0		70,0	69,0	81,0	1,0	26,3	73,3
87	12	6	25,0	27,0	29,5	25,0	78,0	68,0	61,0	79,0	0,0	26,6	71,5
87	12	7	27,0	29,5	30,0	26,0	77,0	60,0	64,0	84,0	1,0	28,1	71,3
87	12	8	28,0	31,0	28,5	26,0	68,0	63,0	73,0	79,0	7,0	28,4	70,8
87	12	9	25,0	26,0	26,0	24,0	71,0	69,5	66,0	80,0	0,0	25,3	71,6
87	12	10	24,0	28,5	30,0	25,0	81,0	65,0	65,0	82,0	0,0	26,9	73,3
87	12	11	26,5	31,0	31,0	27,0	80,0	59,5	56,0	74,0	0,0	28,9	67,4
87	12	12	28,0	30,5	30,0	27,0	75,0	70,0	65,0	74,0	0,0	28,9	71,0
87	12	13	26,0	29,0	30,0	26,0	77,0	69,0	70,0	73,0	0,0	27,8	72,3
87	12	14	27,0	30,0	30,0	27,0	77,0	67,0	75,0	78,0	6,0	28,5	74,3
87	12	15	26,0	30,0	29,0	26,0	77,0	72,0	75,0	72,0	0,0	27,8	74,0
87	12	16	28,0	30,0		22,0	78,0	70,0		76,0	4,0	26,7	74,7
87	12	17	26,0	29,0	25,0	0,0	75,0	75,0	78,0		30,0	20,0	76,0
87	12	18	24,0	27,0		29,0	78,0	70,0		76,0	0,0	26,7	74,7
87	12	19	25,0	28,0	28,0	26,0	80,0	74,0	80,0	80,0	4,0	26,8	78,5
87	12	20	27,0	30,0	30,0	27,0	80,0	68,0	74,0	85,0	1,0	28,5	76,8
87	12	21	28,0	32,0	29,0	0,0	81,0	64,0	75,0		40,0	22,3	73,3
87	12	22	25,0	28,0	29,0	27,0	78,0	75,0	68,0	77,0	0,0	27,3	74,5

ANEXO I. (CONTINUACION)

A	M	D	T1	T2	T3	T4	H1	H2	H3	H4	P	MD.T	MD.H
87	12	23	26,0	30,0	32,0	27,0	77,0	66,0	66,0	74,0	1,0	28,8	70,8
87	12	24	26,0	31,0	30,0	27,0	78,0	67,0	71,0	75,0	1,0	28,5	72,8
87	12	25		31,0	30,0	0,0		70,5	69,0		5,0	20,3	69,8
87	12	26	27,0	29,5	28,0	0,0	80,0	70,0	81,0		68,0	21,1	77,0
87	12	27	25,0	26,0	27,0	26,0	82,0	82,0	82,0	83,0	24,0	26,0	82,3
87	12	28	25,0	25,0	24,0	23,0	89,0	85,0	87,0	89,0	1,0	24,3	87,5
87	12	29	24,0	27,0	27,0	25,0	85,0	83,0	78,5	85,0	3,0	25,8	82,9
87	12	30	25,0	30,0	27,0	25,0	86,0	64,0	81,5	83,0	1,0	26,8	78,6
87	12	31	25,0	29,0	28,5	26,0	87,0	74,0	78,5	82,0		27,1	80,4
88	1	1	27,0	30,0	30,0	26,5	81,0	65,0	70,0	85,0	4,0	28,4	75,3
88	1	2	27,0	29,0	28,0	0,0	85,0	74,0	77,0		6,0	21,0	78,7
88	1	3	26,0	29,0	27,5	26,0	86,0	75,0	76,0		1,0	27,1	79,0
88	1	4	27,0	29,5	29,5	27,0	78,0	63,0	74,5	88,0	6,0	28,3	75,9
88	1	5	26,0	28,0	29,0	26,5	85,0	78,5	67,0	84,0	2,0	27,4	78,6
88	1	6	26,0	25,0	25,0	25,0	86,0	89,0	89,0	87,0	8,0	25,3	87,8
88	1	7	25,0	28,5	28,5	26,0	87,0	66,0	71,0	86,0	1,0	27,0	77,5
88	1	8		29,5	30,0	26,5		60,5	65,0	82,0	1,0	28,7	69,2
88	1	9	27,0	30,0	27,5	26,5	85,0	77,5	82,0	85,5	7,0	27,8	82,5
88	1	10	26,5	30,0	29,0	26,0	84,0	75,0	72,0	82,0	2,0	27,9	78,3
88	1	11	26,0	28,5	28,5	26,0	85,0	75,0	78,0	83,0	1,0	27,3	80,3
88	1	12	26,5	29,5	29,0	27,0	83,0	75,0	81,0	81,0	18,0	28,0	80,0
88	1	13	26,0	27,0	28,5	26,0	84,0	81,5	75,5	83,5	4,0	26,9	81,1
88	1	14	26,0	28,0	27,0	25,5	86,0	80,0	83,0	86,0	9,0	26,6	83,8
88	1	15	27,0	28,0	28,5	25,0	81,0	72,0	68,0	83,0	1,0	27,1	76,0
88	1	16	26,0		28,5	26,0	86,0		72,0	85,0	12,0	26,8	81,0
88	1	17	26,0	30,0	29,0	27,5	85,0	68,0	71,0	85,0	1,0	28,1	77,3
88	1	18	26,0	30,5	30,0	21,0	86,0	61,0	72,0	76,0	0,0	26,9	73,8
88	1	19	23,0	30,5	30,0	27,0	80,0	63,0	64,0	82,0	0,0	27,6	72,3
88	1	20	28,0	30,0	31,0	27,0	73,0	63,5	60,0	80,0	0,0	29,0	69,1
88	1	21	26,0	31,0	26,5	25,5	85,0	67,0	81,0	83,0	18,0	27,3	79,0
88	1	22	26,0	26,5	26,0	25,0	87,0	84,5	81,5	88,0	11,0	25,9	85,3
88	1	23	24,5	26,5	27,5	25,5	90,0	82,0	78,0	86,0	5,0	26,0	84,0
88	1	24	26,0	29,5	31,0	26,0	80,0	67,5	55,0	84,0	0,0	28,1	71,6
88	1	25	25,0	27,0	29,0	25,0	85,0	78,0	68,0	81,5	12,0	26,5	78,1
88	1	26	25,0	29,5	27,0	25,0	85,0	67,5	73,0	84,0	16,0	26,6	77,4
88	1	27	24,5	27,0	28,0	23,5	85,5	80,5	74,5	84,0	0,0	25,8	81,1
88	1	28	25,0	28,5	30,0	25,5	87,0	69,5	68,0	83,0	0,0	27,3	76,9
88	1	29	25,0	30,5	30,0	26,0	82,0	67,5	64,0	82,0	1,0	27,9	73,9
88	1	30	26,5	31,0	27,0	25,0	87,0	63,0	87,5	85,0	24,0	27,4	80,6
88	1	31	26,0	27,0	25,0	22,0	86,0	78,5	71,0	69,0	0,0	25,0	76,1
88	2	1	21,5	26,0	28,0	23,0	63,5	56,0	56,0	81,0	0,0	24,6	64,1
88	2	2	24,5	29,0	30,5	25,0	88,0	63,0	60,0	81,5	0,0	27,3	73,1
88	2	3	25,0	31,0	29,0	26,0	85,0	61,5	70,0	81,0	1,0	27,8	74,4
88	2	4	25,5	25,5	25,0	0,0	85,5	79,0	77,0		1,0	19,0	80,5
88	2	5	27,0	29,0	30,0	25,0	85,5	63,5	63,0	79,0	1,0	27,8	72,8
88	2	6	21,5	28,0	29,0	25,5	82,0	75,0	74,0	86,0	8,0	26,0	79,3
88	2	7	26,0	29,5	29,0	27,0	89,0	73,0	72,0	86,0	2,0	27,9	80,0
88	2	8	26,0	27,0	27,0	26,0	87,0	85,0	73,0	86,0	10,0	26,5	82,8
88	2	9	25,0	28,5	28,5	26,0	89,5	70,0	74,0	83,5	1,0	27,0	79,3
88	2	10	24,5	30,0	31,0	25,0	85,0	59,0	50,0	80,0	0,0	27,6	68,5
88	2	11	24,0	30,5	31,0	25,5	83,5	54,0	56,0		0,0	27,8	64,5
88	2	12	24,5	30,5	31,5	27,0	87,0	60,0	58,0	81,5	0,0	28,4	71,6

ANEXO 1. (CONTINUACION)

A	M	D	T1	T2	T3	T4	H1	H2	H3	H4	P	MD.T	MD.H
88	2	13	27,0	30,0	30,5	26,5	86,0	83,0	66,0	82,0	0,0	28,5	79,3
88	2	14	27,0	29,0	27,0	26,0	83,0	80,0	84,0	88,0	14,0	27,3	83,8
88	2	15	26,0	30,0	30,0	27,0	89,0	68,5	62,0	83,0	1,0	28,3	75,6
88	2	16	26,0	29,0	27,0	26,0	87,0	80,0	85,5	89,0	15,0	27,0	85,4
88	2	17	25,5	28,5	28,5	26,0	90,0	76,5	74,5	86,0	1,0	27,1	81,8
88	2	18	25,5	27,5	27,0	25,5	89,0	82,0	85,0	87,5	1,0	26,4	85,9
88	2	19	25,5	30,0	29,5	27,0	88,5	67,0	72,0	82,0	14,0	28,0	77,4
88	2	20	25,0	28,5	27,0	28,5	87,5	75,0	89,0	91,0	22,0	27,3	85,6
88	2	21	26,0	28,5	27,0	25,0	92,0	77,5	82,0	89,0	10,0	26,6	85,1
88	2	22	26,0	29,5	30,0	27,0	91,0	77,0	69,0	85,5	1,0	28,1	80,6
88	2	23	27,0	31,0	30,0	27,0	85,0	63,0	71,5	85,0	0,0	28,8	76,1
88	2	24	26,5	30,0	29,0	26,0	82,5	72,0	79,0	85,0	2,0	27,9	79,6
88	2	25	26,0	31,0	27,0	25,0	88,0	61,0	72,0	82,5	5,0	27,3	75,9
88	2	26	25,0	31,0	29,0	26,0	85,0	64,0	73,5	83,0	1,0	27,8	76,4
88	2	27	26,0	31,0	31,0	27,0	86,0	62,0	70,0	82,5	0,0	28,8	75,1
88	2	28	27,0	31,0	26,0	25,5	83,0	65,0	82,5	84,0	24,0	27,4	78,6
88	2	29	25,0	28,0	26,5	25,0	87,5	82,5	85,0	85,5	17,0	26,1	85,1
88	3	1	25,0	25,5	26,0	26,0	90,0	80,5	90,5	94,0	9,5	25,6	88,8
88	3	2	25,0	29,5	27,0	26,0	89,0	69,0	82,5	88,0	6,0	26,9	82,1
88	3	3	25,0	31,0	30,5	27,0	87,0	65,0	75,0	80,0	0,0	28,4	76,8
88	3	4	27,0	31,5	31,0	27,5	79,0	69,0	73,0	80,0	3,0	29,3	75,3
88	3	5	26,5	29,5	29,0	26,0	80,0	77,0	78,5	80,0	5,0	27,8	78,9
88	3	6	27,0	29,5	28,0	27,0	80,0	78,0	78,5	80,0	7,5	27,9	79,1
88	3	7	27,0	31,0	27,0	26,5	80,0	70,0	79,0	88,0	40,0	27,9	79,3
88	3	8	25,5	27,0	28,5	27,0	88,0	85,0	77,0	90,0	0,0	27,0	85,0
88	3	9	26,0	30,0	31,0	27,0	88,5	70,0	65,0	85,0	1,0	28,5	77,1
88	3	10	27,0	30,0	27,5	26,0	86,0	72,0	77,0	86,0	0,0	27,6	80,3
88	3	11	25,0	26,0	27,0	25,0	86,0	86,0	84,0	87,0	12,0	25,8	85,8
88	3	12	25,0	25,5	26,0	24,5	88,0	89,0	88,5	89,5	12,0	25,3	88,8
88	3	13	24,5	27,0	25,0	24,5	91,0	89,0	88,0	88,0	36,0	25,3	89,0
88	3	14	24,0	26,5	28,5	25,0	81,5	85,0	77,0	90,0	1,0	26,0	83,4
88	3	15	25,0		25,5	24,5	86,0		92,0	95,0	26,0	25,0	91,0
88	3	16	24,5	25,0	27,0	25,0	95,0	93,0	85,0	91,0	13,0	25,4	91,0
88	3	17	24,0	27,0	28,0	24,5	81,0	70,0	69,5	76,5	0,0	25,9	74,3
88	3	18	23,5	29,5	30,0	26,0	87,0	63,5	63,0	81,0	0,0	27,3	73,6
88	3	19	25,0	29,0	29,0	26,0	86,0	69,0	78,0	84,0	0,0	27,3	79,3
88	3	20			27,0	26,0			78,0	83,0	1,0	26,5	80,5
88	3	21	26,0	29,5	26,5	25,0	81,0	69,0	84,0	87,0	9,0	26,8	80,3
88	3	22	26,0	28,0	27,0	25,0	89,0	85,0	80,0	86,0	6,0	26,5	85,0
88	3	23	25,0	29,0	29,0	26,0	86,0	77,0	74,0	81,0	1,0	27,3	79,5
88	3	24	25,5	25,5	26,0	25,0	88,0	87,0	87,0	90,0	19,0	25,5	88,0
88	3	25	25,0	27,0	27,0	25,0	80,0	85,0	85,5	91,0	6,0	26,0	85,4
88	3	26	25,0	28,5	27,0	26,0	91,0	78,0	73,5	88,0	1,0	26,6	82,6
88	3	27	26,0	28,5	28,0	25,5	88,0	76,0	78,0	88,0	2,0	27,0	82,5
88	3	28	26,0	29,5	27,0	24,5	87,0	75,0	80,0	89,0	100,0	26,8	82,8
88	3	29	24,5	29,0	29,0	26,0	89,0	70,0	70,0	89,0	0,0	27,1	79,5
88	3	30	26,0		29,5	25,5	88,0		70,0	83,0	0,0	27,0	80,3
88	3	31	25,0		30,0	25,5	86,0		61,0	82,0	0,0	26,8	76,3
88	4	1	25,5	31,0	31,0	26,0	84,0	56,0	62,0	81,0	0,0	28,4	70,8
88	4	2	23,5	27,5	28,0	24,0	71,0	62,0	60,0	79,0	0,0	25,8	68,0
88	4	3	22,5	28,0	27,5	24,5	80,0	61,0	71,0	84,0	0,0	25,6	74,0
88	4	4	25,0	30,0	26,5	25,0	85,0	68,0	75,0	83,0	1,0	26,6	77,8

ANEXO 1. (CONTINUACION)

A	M	D	T1	T2	T3	T4	H1	H2	H3	H4	P	MD.T	MD.H
88	4	5	24,0	29,0	30,0	25,5	86,0	68,0	64,0	82,0	0,0	27,1	75,0
88	4	6	26,0	30,5	31,0	26,0	84,0	65,0	62,5	81,0	0,0	28,4	73,1
88	4	7	27,0	27,5	29,0	25,5	84,0	75,0	78,0	85,0	3,5	27,3	80,5
88	4	8	25,0	30,5	26,0	24,0	88,0	68,0	74,0	74,0	1,0	26,4	76,0
88	4	9	20,0	26,0	26,5	23,0	70,0	61,0	68,0	83,0	0,0	23,9	70,5
88	4	10	25,0	27,0	28,0	24,0	79,0	70,5	72,0	84,0	0,0	26,0	76,4
88	4	11	24,5	30,0	30,5	26,0	86,5	63,5	60,0	82,0	0,0	27,8	73,0
88	4	12	25,5	29,0	29,0	26,0	85,0	75,0	72,5	87,5	10,0	27,4	80,0
88	4	13	25,0	24,0	25,0	22,0	82,0	82,0	81,5	85,0	12,0	24,0	82,6
88	4	14	21,0	25,0	27,5	21,0	82,5	63,0	55,0	80,0	0,0	23,6	70,1
88	4	15	19,5		27,5	23,0	83,0		62,0	83,5	0,0	23,3	76,2
88	4	16	24,0	26,0	25,5	24,0	85,0	77,0	88,0	89,0	13,5	24,9	84,8
88	4	17	24,0	26,0	26,0	24,0	90,0	85,0	83,0	88,0		25,0	86,5
MEDIA			25,7	29,0	28,4	24,7	83,8	71,3	73,7	83,5	6,4		
MED. TOTAL			26,9				83,8			SUMA	1066		

A= año

M= mes

D= día

T1-T4= lecturas diarias de temperatura a las 08:00, 12:00, 17:00 y 22:00 h

H1-H4= idem de humedad relativa

P= precipitación

ANEXO 2. DATOS METEOROLOGICOS DEL SEGUNDO PERIODO DE ESTUDIO

A	M	D	T1	T2	T3	T4	H1	H2	H3	H4	P	MED.T	MD. H
88	11	17									0,0		
88	11	18									9,5		
88	11	19									1,0		
88	11	20									4,0		
88	11	21	27,0	29,0	25,0	24,0	80,0	70,0	87,0	81,0	24,0	26,3	79,5
88	11	22	22,5	24,0	23,5	22,0	78,0	65,0	79,0	82,0	1,0	23,0	76,0
88	11	23	21,5	24,0	25,0	22,5	78,5	70,0	71,0	83,5	1,0	23,3	75,8
88	11	24	24,0	29,0	21,5	25,0	82,0	65,0	76,5	85,0	30,0	24,9	77,1
88	11	25	25,0	29,5	31,0	28,0	85,0	68,0	67,0	70,0	0,0	28,4	72,5
88	11	26	27,0	31,0	32,5	27,0	78,0	62,0	57,0	78,0	39,0	29,4	68,8
88	11	27	23,5	24,0	25,0	23,0	91,0	79,0	84,0	80,0	0,0	23,9	83,5
88	11	28	24,5	29,0	29,5	24,0	79,0	67,0	78,0	87,0	0,0	26,8	77,8
88	11	29	24,5	29,5	30,0	25,5	92,0	75,0	72,0	92,0	2,0	27,4	82,8
88	11	30	26,0	29,5	26,5	25,5	92,0	78,0	92,0	92,0	46,0	26,9	88,5
88	12	1	23,0	24,0	23,5	22,0	91,0	87,0	87,0	91,0	1,0	23,1	89,0
88	12	2	22,5	23,5	24,0	23,5	93,0	94,0	95,0	95,0	7,5	23,4	94,3
88	12	3	24,0	27,5	29,5	24,5	95,0	84,0	72,0	92,0	0,0	26,4	85,8
88	12	4	25,0	30,5		25,5	92,0	68,0		92,0	0,0	27,0	84,0
88	12	5	26,0	29,5	30,5	26,5	92,0	82,0	78,5	90,0	0,0	28,1	85,6
88	12	6	26,0	24,0	24,5	23,5	92,0	90,0	95,5	95,0	27,0	24,5	93,1
88	12	7	24,5	26,0	27,5	25,5	90,0	87,0	84,0	94,0	1,0	25,9	88,8
88	12	8	25,0	26,0	26,0	25,0	92,0	90,0	90,0	94,0	1,0	25,5	91,5
88	12	9	24,5	25,5	25,0	24,0	94,0	92,0	94,0	95,0	13,0	24,8	93,8
88	12	10	24,5	25,5	25,5	23,5	95,0	94,0	96,0	95,0	15,0	24,8	95,0
88	12	11	24,0	25,5	26,5	24,5	95,0	92,0	87,0	94,0	1,0	25,1	92,0
88	12	12	24,0	26,0	25,5	25,0	95,0	90,0	96,0	96,0	19,0	25,1	94,3
88	12	13	25,0	27,5	23,0	26,0	95,0	88,0		92,0	28,0	25,4	91,7
88	12	14	23,0	23,0	23,0	22,0	91,0		92,0	91,0	20,0	22,8	91,3
88	12	15	22,5	24,0	25,5	23,0	95,0	95,0	95,0	95,0	4,0	23,8	95,0
88	12	16	24,0	25,5	23,5		95,0	96,0	92,0		1,0	24,3	94,3
88	12	17	24,0	26,5	26,5	24,5	96,0	89,0	87,0	94,0	1,0	25,4	91,5
88	12	18	24,5	26,5	28,5	25,0	93,0	88,0	72,5	92,0	1,0	26,1	86,4
88	12	19	25,5	28,0	28,0	27,0	95,0	84,0	88,0	90,0	1,0	27,1	89,3
88	12	20	25,0	26,5	26,0	25,0	92,0	85,0	92,0	92,0	13,0	25,6	90,3
88	12	21	23,5	26,0		24,5	95,0	91,0		95,0	1,0	24,7	93,7
88	12	22	24,0	27,5	27,0	24,5	95,0	84,0	92,0	93,0	1,0	25,8	91,0
88	12	23	25,0	26,5	28,0	25,0	96,0	92,0	86,0	93,0	5,0	26,1	91,8
88	12	24	24,5	25,0	24,0	24,0	92,0	96,0	94,0	95,0	7,0	24,4	94,3
88	12	25	23,5	24,5	25,5	24,0	95,0	94,0	92,0	95,0	11,0	24,4	94,0
88	12	26	23,5	25,0	24,0	22,5	95,0	92,0	92,0	93,0	2,0	23,8	93,0
88	12	27	23,5		24,5	23,0	95,0		95,0	95,0	6,0	23,7	95,0
88	12	28	23,5	27,0	25,0	24,0	95,0	88,0	95,0	95,0	24,0	24,9	93,3
88	12	29	23,0	26,0	24,5	22,5	97,0	96,0	92,0	95,0	41,0	24,0	95,0
88	12	30	23,5	27,0	27,0	24,0	95,0	84,0	88,0	93,0	1,0	25,4	90,0
88	12	31	24,5	27,0	25,0	22,0	95,5	96,0	92,0	92,0	1,0	24,6	93,9
89	1	1	23,0	27,5	28,0	25,0	95,0	81,0	84,0	93,0	6,0	25,9	88,3
89	1	2	24,0	24,0	25,5	23,0	95,0	95,0	94,0	94,0	46,0	24,1	94,5
89	1	3	23,0	26,5	26,0	24,0	95,0	87,5	92,0	93,0	0,0	24,9	91,9
89	1	4	23,5	27,5	26,0	24,5	94,0	88,0	92,0	94,0	36,5	25,4	92,0
89	1	5	24,0	28,0	28,0	24,5	95,0	88,0	84,0	92,0	0,0	26,1	89,8
89	1	6	25,0	28,0	28,0	25,5	92,0	74,0	88,0	94,0	8,0	26,6	87,0
89	1	7	24,5	26,0	26,0	25,5	92,0	87,0	92,0	92,0	1,0	25,5	90,8

ANEXO 2. (CONTINUACION)

A	M	D	T1	T2	T3	T4	H1	H2	H3	H4	P	MED.T	MD. H
89	1	8	24,5	26,0	24,0	23,0	95,5	87,0	95,0	95,0	20,0	24,4	93,1
89	1	9	23,0	24,0	24,5	23,5	95,0	92,0	92,0	95,0	1,0	23,8	93,5
89	1	10	24,0	26,5	28,0	24,5	95,0	87,5	81,0	92,0	0,0	25,8	88,9
89	1	11	23,0	28,0	27,5	25,0	95,0	74,0	88,0	92,0	0,0	25,9	87,3
89	1	12	24,0	27,0	26,0	24,5	92,0	88,0	87,0	92,0	1,0	25,4	89,8
89	1	13	23,5	27,5	25,5	24,0	95,0	84,0	92,0	95,0	20,0	25,1	91,5
89	1	14	24,5	27,0	24,0	23,5	95,5	88,0	92,0	95,0	48,0	24,8	92,6
89	1	15	23,5	26,0	27,0	24,0	95,0	84,0	84,0	92,0	0,0	25,1	88,8
89	1	16	24,0	26,0	24,5	22,0	95,0	92,0	87,0	91,0	0,0	24,1	91,3
89	1	17	23,5	26,0	28,5	23,5	95,0	84,0	74,5	91,5	0,0	25,4	86,3
89	1	18	24,0	27,5	27,0	24,5	92,0	81,0	88,0	92,0	4,0	25,8	88,3
89	1	19	24,0	29,0	25,5	24,0	95,0	78,0	92,0	92,0	6,0	25,6	89,3
89	1	20	24,0	25,0		23,5	95,0	92,0		95,0	2,0	24,2	94,0
89	1	21	23,5	27,0	26,5		95,0	88,0	87,5		0,0	25,7	90,2
89	1	22	24,0	23,0	24,5	22,0	92,0	91,0	93,0	96,0	16,0	23,4	93,0
89	1	23	23,0	27,0	24,5	23,5	91,0	88,0	95,5	95,0	7,5	24,5	92,4
89	1	24	23,5	26,5	25,0	23,5	96,0	87,0	90,0	93,0	8,0	24,6	91,5
89	1	25	23,5	23,5	23,5	23,0	96,0	96,0	96,0	96,0	28,0	23,4	96,0
89	1	26	23,0	25,0	27,0	24,5	96,0	93,0	84,0	95,0	3,0	24,9	92,0
89	1	27	23,5	26,5	28,0	24,5	95,0	87,5	86,0	92,0	0,0	25,6	90,1
89	1	28	24,0	27,5	29,5	25,5	95,0	88,0	78,0	92,0	0,0	26,6	88,3
89	1	29	25,0	28,0	29,5	26,0	92,0	84,0	78,0	90,0	0,0	27,1	86,0
89	1	30	24,5	25,0	25,0	23,5	95,0	89,0	94,0	91,5	6,0	24,5	92,4
89	1	31	24,0	25,5	26,5	24,0	96,0	92,0	92,0	95,0	49,0	25,0	93,8
89	2	1	23,5	25,0	25,5	24,0	95,0	92,0	96,0	93,0	16,0	24,5	94,0
89	2	2	23,5	27,0	26,0	23,5	95,0	84,0	91,0	92,5	1,0	25,0	90,6
89	2	3	23,0	25,5	24,5	23,0	92,0	87,0	93,0	91,0	31,0	24,0	90,8
89	2	4	23,5	26,0	26,5	24,5	95,0	87,0	87,0	94,0	0,0	25,1	90,8
89	2	5	24,0	26,5	26,5	24,0	95,0	87,5	92,0	92,0	7,0	25,3	91,6
89	2	6	24,0	27,0	25,5	24,0	95,0	88,0	92,0	95,0	3,0	25,1	92,5
89	2	7	24,5	25,0	27,0	25,5	95,5	92,0	92,0	96,0	24,0	25,5	93,9
89	2	8	24,5	23,5	25,0	23,0	96,5	95,0	92,0	95,0	76,0	24,0	94,6
89	2	9	23,0	24,0	26,5	23,0	95,0	97,0	92,0	91,0	1,0	24,1	93,8
89	2	10	23,0	28,0	29,0	23,0	91,0	81,0	75,0	91,0	0,0	25,8	84,5
89	2	11	23,5	29,0	26,5	24,5	93,0	75,0	92,0	92,0	14,0	25,9	88,0
89	2	12	24,0	28,0	28,5	24,0	95,0	84,0	88,0	92,0	3,0	26,1	89,8
89	2	13	23,5		28,0	25,5	95,0		85,0	95,0	8,0	25,7	91,7
89	2	14	23,5	26,0	27,0	23,5	93,0	88,0	83,0	91,0	1,0	25,0	88,8
89	2	15	23,5	26,0	27,5	24,0	93,0	90,0	89,0	96,0	0,0	25,3	92,0
89	2	16		27,0	29,0	26,0		85,0	82,0	92,0	1,0	27,3	86,3
89	2	17	24,5	26,0	26,5	24,5	95,0	85,0	87,0	92,0	0,0	25,4	89,8
89	2	18	24,0	26,0	25,5	23,5	95,0	92,0	92,0	91,5	4,0	24,8	92,6
89	2	19	24,0	27,5	28,0	24,5	95,0	84,0	85,0	92,0	2,0	26,0	89,0
89	2	20	24,5	28,0	27,0	24,5	94,0	84,0	88,0	92,0	1,0	26,0	89,5
89	2	21	24,5	27,5	25,5	23,5	95,0	82,0	92,0	92,0	7,0	25,3	90,3
89	2	22	23,5	26,0	25,0	24,0	95,0	92,0	96,0	93,0	28,0	24,6	94,0
89	2	23	23,5	24,5	26,0	23,5	95,0	95,0	92,0	95,0	2,0	24,4	94,3
89	2	24	23,5	24,0	25,5	23,5	95,0	95,0	95,0	95,0	3,0	24,1	95,0
89	2	25	24,0	25,0	28,0	23,0	95,0	84,0	78,0	87,0	0,0	25,0	86,0
89	2	26	22,5	27,5	24,5		93,0	84,0	68,0	90,0	0,0	24,8	83,8
89	2	27	24,5	27,5	26,5	24,5	92,0	84,0	87,5	93,0	19,0	25,8	89,1
89	2	28	24,0	26,5	27,5	24,5	95,0	84,0	88,0	93,0	0,0	25,6	90,0

ANEXO 2. (CONTINUACION)

A	M	D	T1	T2	T3	T4	H1	H2	H3	H4	P	MED.T	MD. H
89	3	1	24,0	28,5	29,0	25,5	95,0	78,0	82,0	87,0	0,0	26,8	85,5
89	3	2	25,0	28,0	28,0	25,0	92,0	81,0	84,0	92,0	0,0	26,5	87,3
89	3	3	26,0	26,0	25,5	23,5	92,0	92,0	92,0	91,0	2,0	25,3	91,8
89	3	4	25,0	28,0	27,5	24,5	92,0	81,0	84,0	90,0	1,0	26,3	86,8
89	3	5	25,0	28,0	26,0	24,5	90,0	81,0	92,0	94,0	23,0	25,9	89,3
89	3	6	24,0	26,5	25,5	24,0	95,0	88,0	93,0	95,0	7,0	25,0	92,8
89	3	7	23,5	25,5	25,5	24,0	95,0	92,0	95,0	92,0	6,0	24,6	93,5
89	3	8	24,0	26,0	24,5	24,0	94,0	92,0	92,0	95,0	8,0	24,6	93,3
89	3	9	24,0	26,5	27,0	25,5	95,0	87,0	92,0	95,0	19,0	25,8	92,3
89	3	10	24,0	25,0	25,5	24,5	95,0	95,0	96,0	96,0	10,0	24,8	95,5
89	3	11	24,5	27,0	23,5	22,0	96,0	88,0	87,0	87,0	14,0	24,3	89,5
89	3	12	22,5	25,5	26,0	22,5	91,0	79,0	84,0	87,0	0,0	24,1	85,3
89	3	13	22,0	26,5	25,5	21,5	87,0	73,0	87,0	86,0	0,0	23,9	83,3
89	3	14	21,0	27,0	27,5	22,0	91,0	70,0	77,0	85,0	0,0	24,4	80,8
89	3	15	21,5	26,5	29,0	23,0	91,0	80,0	72,0	87,0	0,0	25,0	82,5
89	3	16	23,0	27,0	28,5	24,0	94,0	83,0	87,0	87,0	0,0	25,6	87,8
89	3	17	23,5	28,5	27,0	25,0	91,0	81,0	90,0	92,0	5,0	26,0	88,5
89	3	18	22,0	23,5	23,0	21,0	83,0	87,0	83,0	83,0	0,0	22,4	84,0
89	3	19	22,0	26,0	26,0	22,0	83,0	84,0	84,0	87,0	0,0	24,0	84,5
89	3	20	22,0	26,0	27,0	23,0	83,0	77,0	85,0	90,0	0,0	24,5	83,8
89	3	21	23,0	28,0	28,0	24,5	91,0	81,0	83,0	92,0	0,0	25,9	86,8
89	3	22	24,5	28,0	26,0	24,5	91,0	84,0	87,0	92,0	1,0	25,8	88,5
89	3	23	24,5	26,0	26,5	24,0	87,0	93,0	95,0	92,0	11,0	25,3	91,8
89	3	24	23,0	26,0	27,5	24,0	95,0	87,0	88,0	92,0	0,0	25,1	90,5
89	3	25	23,5	25,0	27,0	24,0	94,0	93,0	88,0	92,0	5,0	24,9	91,8
89	3	26	24,0	26,5	26,5	24,5	93,0	86,0	90,0	92,0	3,0	25,4	90,3
89	3	27	23,0	25,5	25,0	22,0	87,0	80,0	87,0	87,0	0,0	23,9	85,3
89	3	28		26,0	27,0	24,0		87,0	88,0	93,0	23,0	25,7	89,3
89	3	29	23,5	26,0	28,0	24,5	95,0	87,0	84,0	92,0	1,0	25,5	89,5
89	3	30	23,0		28,0		94,0		84,0		1,0	25,5	89,0
89	3	31	23,0	28,0	27,5	24,0	91,0	79,0	92,0	92,0	0,0	25,6	88,5
89	4	1	23,5	28,5	25,0	23,5	94,0	81,0	92,0	87,0	11,0	25,1	88,5
89	4	2		24,5	26,5	24,0		86,0	88,0	92,0	0,0	25,0	88,7
89	4	3	24,0	27,0	29,0	24,5	95,0	84,0	92,0	87,0	1,0	26,1	89,5
89	4	4	23,5	28,5	25,0	23,5	94,0	82,0	92,0	92,0	13,0	25,1	90,0
89	4	5	23,0	27,0	26,5	23,5	93,0	90,0	87,0	92,0	1,0	25,0	90,5
89	4	6	23,0	28,0	25,5	23,5	95,0	89,0	84,0	91,0	15,0	25,0	89,8
MEDIA			23,8	26,5	26,3	24,0	92,8	85,5	87,5	91,6	8,2		
MED. TOTAL			25,2				89,4	SUMA		1162,0			

A= año

M= mes

D= día

T1-T4= lecturas diarias de temperatura a las 08:00, 12:00, 17:00 y 22:00 h

H1-H4= ídem de humedad relativa

P= precipitación

ANEXO 3. ESTADISTICA DESCRIPTIVA DEL USO DEL MICROHABITAT EN 23 ESPECIES DE HILIDOS

	ALTURA (cm)					DISTANCIA A TALLO O TRONCO (cm)					DISTANCIA A LA PERIFERIA (cm)				
	MUESTRA	MEDIA	DESV.TIPIC	MINIMO	MAXIMO	MUESTRA	MEDIA	DESV.TIPIC	MINIMO	MAXIMO	MUESTRA	MEDIA	DESV.TIPIC	MINIMO	MAXIMO
<i>H. acreana</i>	34	162,94	64,80	60	400	30	40,83	75,45	0	300	32	60,63	47,99	0	250
<i>H. bifurca</i>	38	28,76	44,95	0	180	7	20,00	23,60	0	60	9	25,22	26,28	0	80
<i>H. fasciata</i>	32	67,50	47,26	15	200	8	37,50	51,75	0	150	7	36,43	33,51	0	100
<i>H. geographica</i>	41	45,32	33,83	3	170	21	11,43	23,93	0	80	12	19,75	20,15	0	50
<i>H. leali</i>	25	70,60	45,74	20	190	17	20,29	30,95	0	130	20	28,15	25,54	0	100
<i>H. leucophyllata</i>	47	85,87	60,33	1	250	32	25,34	33,12	0	150	34	38,38	35,13	0	150
<i>H. melanargyrea</i>	38	119,87	55,16	30	220	37	46,27	62,35	0	200	36	54,72	43,90	0	150
<i>H. minuta</i>	53	36,79	36,39	0	175	11	32,55	36,98	0	100	11	19,73	20,12	0	50
<i>H. nana</i>	78	18,60	14,29	0	70	31	17,00	19,16	0	50	25	8,60	8,96	0	40
<i>H. parviceps</i>	26	102,69	51,83	40	250	14	27,71	31,76	0	100	13	50,77	54,42	0	200
<i>H. punctata</i>	29	32,07	55,99	0	250	10	12,70	30,94	0	100	12	21,83	28,65	0	100
<i>H. riveroi</i>	20	63,50	42,52	25	175	12	15,50	27,94	0	100	15	15,40	17,98	0	50
<i>O. taurinus</i>	22	131,14	55,74	35	250	18	15,56	20,36	0	50	13	57,69	27,74	20	100
<i>P. coriacea</i>	5	138,00	24,90	120	170	2	57,50	60,10	15	100	5	62,00	35,64	30	100
<i>P. venulosa</i>	58	201,47	60,12	80	400	40	52,00	46,75	0	150	49	115,51	79,11	0	300
<i>S. chiquitana</i>	29	83,28	41,15	20	185	16	36,88	38,07	0	100	15	40,67	40,79	0	150
<i>S. fuscovaria</i>	22	108,18	49,92	10	180	17	25,59	23,71	0	60	18	66,39	23,63	35	100
<i>S. garbei</i>	29	101,72	50,38	20	220	10	41,00	32,81	0	100	17	63,82	38,06	0	100
<i>S. nebulosa</i>	12	93,75	45,53	25	160	9	30,00	33,91	0	100	7	33,57	46,25	0	130
<i>S. rubra</i>	79	132,85	52,04	15	240	67	31,42	40,66	0	200	64	60,31	42,19	0	150
<i>S. lacteus</i>	24	31,04	39,67	0	160	10	5,20	7,33	0	20	10	10,50	8,96	0	30
<i>P. vaillantii</i>	3	343,33	90,19	250	430	1	30,00	0,00	30	30	1	0,00	0,00	0	0
<i>Phyllomedusa sp.</i>	55	215,00	86,44	80	500	33	67,58	80,01	0	350	30	62,00	52,60	0	200

ANEXO 4. Estadística descriptiva de los cantos de 13 especies de *Hyla*. FM= modulación de frecuencia (media, desviación típica y rango)

	Número de llamadas	Duración de la nota (ms)	Pulsos /segundo	Frecuencia dominante (Hz)	Frecuencia fundamental (Hz)	Notas /llamada	Pulsos /nota	FM	Llamadas /minuto	Notas /minuto
<i>H. acreana</i>	23	332,4 (47,5) 226-466	92,6 (14,9) 67-125	3459,5 (214,6) 3015-3790	1747,1 (74,3) 1615-1852	1	30,4 (4,5) 22-39	No	41,3 (10,5) 17-53	41,3 (10,5) 17-53
<i>H. bifurca</i>	10	147,7 (57,1) 92-220	138,6 (13,1) 123-158	2957,6 (153,1) 2692-3230	2957,6 (153,1) 2692-3230	2	15,8 (1,5) 14-18	Asc.	118,8 (114,6) 26-371	119,9 (113,9) 27-371
<i>H. fasciata</i>	Cona	32	7,4 (2,3) 2-13	1826,2 (165,1) 1494-2241	1826,2 (165,1) 1494-2241	3-4	-	No	10,2 (3,3) 6-13	929,2 (212,6) 822-1538
	Larga	11	64 (18,7) 26-81	230,3 (46) 183-333	2063,3 (85,2) 1918-2181	1-4	14,3 (4,9) 5-23	No	10,2 (3,3) 6-13	-
<i>H. geographica</i>	40	48,1 (15,8) 27-130	211,4 (32,8) 100-265	1016,4 (64,7) 883-1120	1016,4 (64,7) 883-1120	1-4	10 (2,6) 6-15	Var.	12,7 (3,1) 8-19	526,8 (112,7) 253-698
<i>H. leali</i>	48	55,4 (14,2) 34-92	115 (19,2) 79-167	118,3 (14,3) 86-151	3236,8 (145,5) 3058-3553	1	4,5 (1,3) 2-7	No	211,6 (152,7) 36-540	211,6 (152,7) 36-540
<i>H. leucophyllata</i>	31	175,1 (25,5) 145-221	89,9 (5) 79-100	2481,8 (34,1) 2412-2562	2481,8 (34,1) 2412-2562	6-18	15,7 (2,1) 13-19	Asc.	143,4 (40,5) 4,3-178	143,4 (40,5) 4,3-178
<i>H. melanangyrea</i>	16	408,8 (19,1) 372-458	91 (5,2) 83-97	3496,5 (179,5) 3036-3661	1816,8 (53,1) 1680-1873	1	37,1 (1,5) 34-39	Desc.	35,1 (13,2) 13-64	35,1 (13,2) 13-64
<i>H. minuta</i>	Cona	9	30,4 (3,4) 24-37	175,1 (14) 156-193	4020,4 (73,1) 3897-4139	0-3	5,5 (0,8) 5-7	No	59,1 (9,2) 47-69	-
	Larga	16	119,3 (26,8) 87-177	-	3841,6 (71,9) 3695-3837	1-4	-	Asc.	59,1 (9,2) 47-69	184,5 (19) 139-208
<i>H. nana</i>	27	38,3 (7,4) 28-55	218,7 (47,2) 133-350	4526,8 (540,8) 2649-4845	4526,8 (540,8) 2649-4845	1-3	8,2 (1,6) 5-14	No	103,2 (62) 29-193	103,2 (62) 129-193
<i>H. parviceps</i>	33	162,2 (32,8) 109-267	136,2 (31,2) 91-179	2865,2 (178,5) 2476-3144	2865,2 (178,5) 2476-3144	1	22 (5,6) 11-37	Asc.	92,8 (48) 47-198	92,8 (48) 47-198
<i>H. punctata</i>	49	17,4(1,2) 14,9-22	388,8 (20,2) 370-412	970,8 (156,1) 689-1292	970,8 (156,1) 689-1292	4-8	6,8 (0,4) (6-7)	No	23,9 (5,5) 13-29	776,6 (67,6) 520-902
<i>H. raniceps</i>	31	162,7 (30,8) 114-244	41,5 (2,9) 39-46	761,3 (33,6) 711-904	761,3 (33,6) 711-904	2-6	5,7 (0,5) (5-6)	No	15 (3,3) 12-19	170,4 (26,9) 101-205
<i>H. riveroi</i>	13	24,3 (2,9) 20-29	270,4 (17,2) 239-300	5313,7 (68,2) 5211-5426	5313,7 (68,2) 5211-5426	1	6,5 (0,7) 6-8	No	44,6 (50,9) 20-204	44,6 (50,9) 20-204

ANEXO 6. Estadística descriptiva de los cantos de 5 especies de *Scinax*. T/P=duración del pulso/período (media, desviación típica y rango)

	Número de llamadas	Duración de la nota (ms)	Frecuencia fundamental (Hz)	Frecuencia dominante (Hz)	Notas /llamada	Pulsos /nota	Pulsos /segundo	Notas /minuto	Llamadas /minuto	T/P
<i>Scinax chiquitana</i>	12	243 (48,6) (185,3-338,8)	2172,4 (59,9) (2100-2261,5)	2172,4 (59,9) (2100-2261,5)	1	30 (6) 23-42	122,1 (3,7) (114,2-128,4)	64,4 (12,8) (48,2-84,2)	64,4 (12,8) (48,2-84,2)	0,596 (0,075) (0,524-0,805)
<i>Scinax fuscovaria</i>	25	162,2 (13) (137,7-187,3)	864,1 (24,5) (827,9-928,8)	864,1 (24,5) (827,9-928,8)	1	8,12 (0,6) (7-9)	50,12 (1,8) (46,6-56,5)	100,2 (15,7) (62,9-121,9)	100,2 (15,7) (62,9-121,9)	0,678 (0,074) (0,5-0,767)
<i>Scinax garbei</i>	19	947 (275) (295-1469)	1695,1 (93,9) (1514,4-1776,9)	3715,4 (136,9) (3452,9-3957,7)	1	53,1 (15,6) (16-83)	56 (1) (53,8-57,8)	29,3 (8,9) (11,2-49,4)	29,3 (8,9) (11,2-49,4)	0,663 (0,084) (0,543-0,848)
<i>Scinax nebulosa</i>	5	240,6 (43,6) (201,1-305)	2374,6 (124,9) (2221,2-2564,4)	2867,3 (167,7) (2685,6-3129,8)	1	13,4 (2,6) (11-17)	55,6 (1,3) (54,2-57,5)	22,5 (22,8) (2,4-47,5)	22,5 (22,8) (2,4-47,5)	0,641 (0,045) (0,567-0,707)
<i>Scinax rubra Larga</i>	11	162,9 (16,2) (142,7-197,5)	2096 (34,1) (2019,2-2140,4)	2096 (34,1) (2019,2-2140,4)	1	11,4 (1,3) (10-14)	69,7 (1,983) (67,4-74,4)	136,7 (28,8) (103,6-156)	33,6 (15,5) (16,6-46,8)	0,708 (0,065) (0,644-0,843)
<i>Scinax rubra Corta</i>	5	29,5 (3,7) (24-34,3)	1865,76 (111,1) (1776,9-2059,6)	1865,76 (111,1) (1776,9-2059,6)	0-2	10 (0,7) (9-11)	342,1 (33,7) (291,5-375)	185,4 (29,2) (164,7-206)	33,6 (15,5) (16,6-46,8)	

ANEXO 5. Estadística descriptiva de los cantos de 6 especies de hílidos (media, desviación típica y rango)

	Número de llamadas	Duración de la nota (ms)	Frecuencia fundamental (Hz)	Frecuencia dominante (Hz)	Notas /llamada	Pulsos /nota	Pulsos /segundo	Notas /minuto	Llamadas /minuto
<i>Osteocephalus lepricuri</i>	7	235.2 (18.4)	878.8 (38.2)	2083 (114.7)	1	7.4 (0.5)	31.6 (0.3)	15.2 (4.4)	15.2 (4.4)
		218.9-256.8	807.7-989.4	1635.6-2342.3		7-8	31.2-32	8.8-20.3	8.8-20.3
<i>Osteocephalus taurus</i>	8	761.5 (43.1)	901.1 (104.1)	1330.2 (62.9)	1	42.9 (1.7)	56.6 (2.7)	31.4 (9.4)	31.4 (9.4)
		711.6-846.1	767.3-1019.7	1292.3-1484.1		41-46	52-59.7	22.6-36.6	22.6-36.6
<i>Phrynohyas coriacea</i>	8	608.1 (178.4)	2089.9 (102.9)	2089.9 (102.9)	1	42.2 (7.9)	82 (3.7)	29.5 (2.9)	29.5 (2.9)
		399-970	1959-2302	1959-2302		34-52	77.4-85.2	26.9-33.7	26.9-33.7
<i>Phyllomedusa sp.</i>	20	48.1 (4.5)	917.7 (55)	917.7 (55)	1	5.4 (0.6)	112.4 (8.1)	11.7 (9.7)	11.7 (9.7)
		37.2-57.7	807.7-989.4	807.7-989.4		4-6	101.8-127.1	5.4-49.6	5.4-49.6
<i>Phrynohyas venulosa</i>	12	342.9 (30.3)	652.7 (13)	2143.6 (280.4)	1	52.2 (5.1)	152.1 (5.2)	54.8 (5.4)	54.8 (5.4)
		291-384	626-666	1878-2564		45-60	140.1-157.3	45.9-61	45.9-61
<i>Sphaenorhynchus lacteus</i>	4	83.4 (30.8)	2049.5 (42)	2049.5 (42)	0-1	10.2 (1.3)	130.3 (26.6)	253.9 (31.5)	58.3 (7.6)
		57.2-128	1999-2100	1999-2100		9-12	93.8-157.3	209.9-284.8	43-72.8
	B	25	19.7 (2.9)	2169.5 (64.4)	2169.5 (64.4)	1-2	6.4 (1)	324.3 (18.9)	350.2 (29.6)
C	26	11.9-25.1	1978.8-2301.9	1978.8-2301.9	1-2	4-8	280.4-352.9	312.5-420.2	43-72.8
		13.1 (1.3)	1982.4 (136.3)	1982.4 (136.3)		4.2 (0.4)	325.2 (24.8)	58.3 (7.6)	0.788 (0.1333)
		11-15.1	1776.9-2180.8	1776.9-2180.8		4-5	283.7-363.6	43-72.8	0.567-0.917

FE DE ERRATAS

Salvo que se indique otra cosa en el texto, en las referencias que se citan a continuación deben tenerse en cuenta las siguientes correcciones:

Aichinger (1991); debe leerse: Aichinger (1991a)

Duellman (1974); debe leerse: Duellman (1974a)

Heyer (1977); debe leerse: Heyer (1977a)

Hoogmoed (1979); debe leerse: Hoogmoed (1979a)

Hoogmoed (1990); debe leerse: Hoogmoed (1990a)

Maxon; debe leerse: Maxson