

Universidad de Costa Rica
Sistema de Estudios de Posgrado

Actividad de canto y territorialidad en Dendrobates
granuliferus Taylor 1958, Costa Rica.

Tesis sometida a la consideración de la comisión del
Programa de Estudios de Posgrado en Biología
para optar al grado de Magister Scientiae.

Federico Bolaños Vives

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio", Costa Rica

1990

Dedicatoria

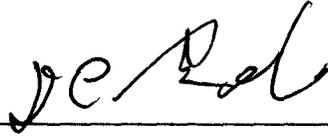
A mis padres

Agradecimientos

A Douglas C. Robinson, William G. Eberhard y Carlos E. Valerio por sus valiosas discusiones tanto en la preparación del trabajo como en la revisión del manuscrito. A Rufina Díaz la dueña del terreno donde se desarrolló la investigación y a los dueños y personal del Motel Tico Alemán que brindaron un gran apoyo logístico para el desarrollo de esta investigación. Douglas C. Robinson, Anny Chaves y Rocío Córdoba quienes me dieron un gran apoyo para terminar mi investigación, y a mis padres y Ma. Eugenia Flores, por quienes soy biólogo.

Esta tesis fue aceptada por la Comisión del programa
de Estudios de Posgrado en Biología de la
Universidad de Costa Rica, como requisito parcial
para optar al grado de Magister Scientiae.

Director de Tesis



Douglas C. Robinson Clark, Ph.D.

Miembro del Comité



William G. Eberhard Crabtree, Ph.D.

Miembro del Comité



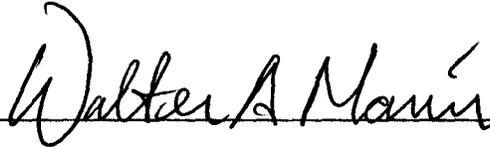
Carlos E. Valerio Gutiérrez, Ph.D.

Directora Programa

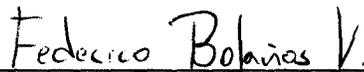


Julieta Carranza Velázquez, Ph.D.

Decano o sustituto



Candidato



Federico Bolaños Vives

Indice

Dedicatoria.....	ii
Agradecimientos.....	ii
Hoja de aprobación.....	iii
Indice.....	iv
Resumen.....	v
Lista de cuadros.....	vi
Lista de figuras.....	vii
Introducción.....	1
El organismo estudiado.....	2
Materiales y métodos.....	4
Descripción del sitio	5
El estudio.....	8
Análisis estadístico.....	10
Resultados.....	10
Tamaño.....	10
Abundancia.....	13
Tipo y altura del sustrato.....	19
Actividad de canto.....	20
Territorialidad.....	28
Discusión.....	34
Conclusiones.....	41
Literatura citada.....	42

Resumen

Se estudia la actividad de canto y territorialidad de Dendrobates granuliferus. Las hembras y los machos son del mismo tamaño tanto en peso como en longitud hocico-ano lo cual es de esperarse para especies donde el macho es territorial y defiende su territorio con combates. La abundancia tanto de machos como de hembras es estacional, al igual que la actividad de canto de los machos, es en ambas mayores en la estación húmeda. La actividad de canto varía mucho en el día, es alta temprano en la mañana y luego con otro pico de actividad en la tarde. Tanto a través de la hora del día y al mes del año, se encontraron relaciones entre el sitio donde están los machos y la movilidad de éstos de acuerdo a la actividad de canto. Los machos se encuentran más en la vegetación viva y a mayores alturas que las hembras, las que se encuentran más en el suelo, y en los machos es cuando cantan que están más en la vegetación viva y a mayores alturas. Se muestra en general que el territorio y rango de hogar de los machos varía a través del día y mes del año en la especie.

Lista de Cuadros

- Cuadro 1: Esfuerzo realizado en número de días y horas trabajadas por mes y año con D. granuliferus, Quebrada Grande, Palmar Norte..... 6
- Cuadro 2: Número de observaciones (N), promedio (PROM.) y desviación estandar (S) para la altura del sustrato (cm) para machos y hembras de D. granuliferus según mes del año y hora del día, Palmar Norte..... 22
- Cuadro 3: Número de observaciones (N), promedio (PROM.) y desviación estandar (S) de la distancia al sitio donde se observó la primera vez (cm) para machos y hembras de D. granuliferus según mes de año y hora del día, Palmar Norte..... 29
- Cuadro 4: Número de observaciones (N), promedio (PROM.) y desviación estandar (S) de la distancia de la última observación (cm) para machos y hembras de D. granuliferus según mes de año y hora del día, Palmar Norte..... 31
- Cuadro 5: Número de observaciones (N), promedio (PROM.) y desviación estandar (S) de la distancia del sitio de marcaje y de reobservación según actividad de canto para los siete machos de D. granuliferus con más de 15 observaciones. Palmar Norte..... 32

Lista de Figuras

- Fig. 1: Ubicación del sitio de estudio de Dendrobates granuliferus, Provincia de Puntarenas, Costa Rica..... 7
- Fig. 2: Precipitación promedio mensual (1941-1988), de 1987 y 1988, Palmar Sur, Provincia de Puntarenas.. 9
- Fig. 3: Temperaturas promedio mensual (1961-1987) máxima, mínima y media, Palmar Sur, Provincia de Puntarenas..... 9
- Fig. 4: Distribuciones de tamaño por peso y longitud hocico-ano según sexo y edad en D. granuliferus, Palmar Norte. (X=Promedio, s=Desviación Estandar). a) peso de machos, b) longitud de machos, c) peso de hembras, ch) longitud de hembras. d) peso de juveniles, e) longitud de juveniles..... 11
- Fig. 5: Peso vs longitud según sexo y edad en D. granuliferus, Palmar Norte. a) machos, b) hembras y juveniles..... 14
- Fig. 6: Número de machos y hembras marcados de D. granuliferus por sitio, Palmar Norte..... 15
- Fig. 7: Número de machos y hembras reobservados de D. granuliferus por sitio, Palmar Norte..... 15
- Fig. 8: Número total de individuos de D. granuliferus por sexo y edad según mes en el sitio "A", Palmar Norte..... 17

Fig. 9: Número acumulativo de machos y hembras de <u>D. granuliferus</u> según mes muestreado, sitio "A", Palmar Norte.....	17
Fig. 10: Tamaño de población observado y estimado (Jolly) para <u>D. granuliferus</u> . a) machos, b) hembras.....	18
Fig. 11: Número de machos y hembras de <u>D. granuliferus</u> según tipo de sustrato, Palmar Norte.....	21
Fig. 12: Número de machos que cantan de <u>D. granuliferus</u> según tipo de sustrato, Palmar Norte.....	21
Fig. 13: Número de machos por actividad de canto en <u>D. granuliferus</u> según mes, Palmar Norte.....	24
Fig. 14: Número de machos por actividad de canto en <u>D. granuliferus</u> según hora del día, Palmar Norte.....	24
Fig. 15: Número de machos de <u>D. granuliferus</u> cantando a travez del día en nueve ocaciones diferentes, Palmar Norte. a) 28 julio, 1987; b) 31 agosto, 1987; c) 23 octubre, 1987; ch) 27 octubre, 1987; d) 5 noviembre, 1987; e) 10 noviembre, 1987; f) 19 marzo, 1988; g) 21 mayo, 1988; h) 25 junio, 1988.....	25
Fig. 16: Número de veces que se observaron los individuos de <u>D. granuliferus</u> según sexo, sitio "A", Palmar Norte.....	33
Fig. 17: Movimientos de los individuos de <u>D. granuliferus</u> que se observaron más de 15 veces en el sitio "A", Palmar Norte.....	35

Introducción

Tradicionalmente en la literatura y principalmente en la antigua se encuentra mucha información de que los trópicos son estables. Esta es una visión que ha sido descartada ampliamente tanto desde un punto de vista climático como de acuerdo a la dinámica de las poblaciones de un gran número de organismos (Leigh et al., 1990). Se han visto cambios estacionales en la abundancia de especies de anuros tropicales y muchos de estos trabajos se han centrado en organismos típicos del mantillo (Scott, 1976; Toft, 1980; Lieberman, 1986; Toft et al., 1990), donde en el neotrópico húmedo, algunas de las especies de la familia Dendrobatidae son comunes.

Desde un punto de vista reproductivo, podemos dividir a los anuros en dos grupos: aquellos que se reproducen explosivamente y los que tienen estaciones reproductivas prolongadas (Wells, 1977a,b; Arak, 1983). En los casos estudiados, de especies de la familia Dendrobatidae, estas tienen reproducción prolongada y un comportamiento social muy elaborado (Wells, 1977a,b, 1978, 1980a,b; Summers, 1986).

Straughan (1973) considera que la función primordial del canto es la de atraer hembras. Además debe cumplir las funciones de aislamiento interespecífico y para la formación de territorios (Schlötter, 1973), funciones que pueden ser explicadas según la selección sexual (Searcy y Andersson, 1986). Recientemente se ha profundizado más en la función social del canto (Wells, 1977a,b; Arak, 1983).

La mayoría de los casos en que se ha documentado la formación de territorios en anuros, estos son temporales y con fines reproductivos (Schlitz, 1973). En los dendrobátidos se ha observado la formación de territorios duraderos en tres especies del género Dendrobates y cuatro de Colostethus (Wells, 1977a,b, 1978, 1980a,b; Donnelly, 1989a,b; Summers, 1989), en la mayoría es el macho el que forma el territorio pero en dos especies del segundo género son las hembras las que lo forman. Los territorios duraderos defendidos por los machos aparentemente cumplen funciones alimenticias y reproductivas (apareo y oviposición) o de todo propósito (Brown, 1975), como se ha sugerido para los dendrobátidos (Wells, 1977a; Arak, 1983) y comprobado en Colostethus inguinalis (Wells, 1980b). Sin embargo, poco se ha trabajado a largo plazo y no se ha observado como este puede cambiar en relación al tiempo y a la época reproductiva. Se ha demostrado que cantar es caro energéticamente en anuros (Wells y Taigen, 1989), por lo cual cantar fuera de la época reproductiva sería muy costoso.

El organismo estudiado

La familia Dendrobatidae se encuentra confinada al neotrópico (Duellman y Trueb, 1986), tiene la mayor cantidad de especies en Sur América y su límite norte en Nicaragua representada por dos especies (Savage, 1968; Villa, 1972). Reproductivamente, las especies de esta familia difieren grandemente de otros anuros, los huevos son puestos en

condiciones terrestres y los renacuajos cargados por uno de los adultos a algún cuerpo de agua (Myers y Daly, 1983), por lo que tienen cuidado parental obligatorio (Weygoldt, 1987). Dentro de la familia se pueden distinguir varios grupos en base al comportamiento de territorialidad, apareo y cuidado parental (Weygoldt, 1987; Zimmermann y Zimmermann, 1988). Dendrobates granuliferus pertenece al grupo histrionicus (Myers et al., 1984). El comportamiento de las especies de este grupo se caracteriza por que los machos son territoriales, y los renacuajos son depositados en pequeños cuerpos de agua donde son alimentados con huevos por parte de la hembra repetidas veces, aspecto muy conocido en cautiverio (Weygoldt 1987; Zimmermann y Zimmermann, 1988) e inicialmente comunicado para Dendrobates pumilio (Weygoldt, 1980). Se ha sugerido, que los machos de las especies de este grupo deben defender en sus territorios los sitios donde depositan los renacuajos (Donnelly, 1989b).

Las especies de este grupo cuya ecología y comportamiento se han estudiado en algún detalle son: en condiciones naturales D. pumilio (Duellman, 1966; Bunnell, 1973; Limerick, 1980; McVey et al., 1980; Donnelly, 1989a,b,c) que es característica del mantillo (Scott, 1976; Lieberman, 1986), Dendrobates histrionicus (Silverstone, 1973), Dendrobates speciosus (Jungfer, 1985) y D. granuliferus (Goodman, 1971; Crump, 1972,1983; van Wijngaarden y Bolaños, 1991); y en cautiverio D. pumilio, D. speciosus, D. histrionicus y Dendrobates lehmanni (Weygoldt, 1980; Zimmermann y Zimmermann,

1988; Jungfer, 1985).

Dendrobates granuliferus se encuentra en los bosques húmedos de la Vertiente Pacífica de Costa Rica (Savage, 1968; Silverstone, 1975; Crump, 1983). Los adultos miden de 19-24 mm en longitud hocico-ano (Savage, 1968). Se sabe poco de la ecología y comportamiento de la especie, y no se han llevado a cabo estudios a largo plazo. Se conoce que los machos son territoriales, y defienden el territorio con una combinación de vocalizaciones y combate físico (Goodman, 1971; Crump, 1972), pero no se ha cuantificado el territorio, rango de hogar, permanencia en el sitio o fidelidad de hogar. Los machos cantan desde perchas entre los 0,1 y 2,0 m sobre el suelo (Goodman, 1971; Crump, 1972). El canto, se ha sugerido que debe ser utilizado para atraer hembras (Goodman, 1971). Presenta un sistema de apareamiento muy particular, sin amplexo (Crump, 1972). Las hembras alimentan los renacuajos con huevos y los depositan en diferentes sitios pero el agua en la base de las hojas de las loterías, Dieffenbachia spp, parecen ser muy utilizadas (van Wijngaarden y Bolaños, 1991).

Este trabajo investiga, a largo plazo, la actividad de canto y la territorialidad de Dendrobates granuliferus Taylor 1958, en Quebrada Grande, Palmar Norte, Provincia de Puntarenas, Costa Rica.

Materiales y métodos

La investigación se llevó a cabo de mayo de 1987 a junio de 1988 (Cuadro 1) en Quebrada Grande, 2 km oeste de Palmar

Norte, Provincia de Puntarenas, Costa Rica; con una localización de 8°58' de latitud norte y a 83°27' de longitud oeste, y una altitud de 13-50 msnm (Fig. 1).

Descripción del sitio

La quebrada nace en las colinas al noroeste de Palmar Norte y desemboca en el Río Grande de Térraba a 100 m de su intersección con la Carretera Interamericana. Se encuentran áreas boscosas en las márgenes rodeadas de terrenos de uso agrícola. Sin embargo, colinda con una gran extensión de bosque en las cimas de las colinas y con la Reserva Indígena de Boruca.

El sitio de estudio se encuentra localizado, según el sistema de zonas de vida de Holdridge, en el Bosque Muy Húmedo Premontano (transición a basal) (Tosi, 1969). Según los tipos de vegetación de Costa Rica (Gómez, 1986), está en las formaciones no estacionales con un bosque tropical lluvioso de bajura. En cuanto a clima (Herrera, 1986) se presenta entre las regiones de, clima húmedo muy caliente con estación seca moderada (35-70 días con déficit de agua) y clima muy húmedo muy caliente con una estación seca corta (< 35 días intermitentes con déficit de agua).

La estación meteorológica más cercana se encuentra en Palmar Sur a 3,4 km en línea recta. La Fig. 2 presenta la precipitación promedio mensual (1941-1988) y las precipitaciones mensuales de 1987 y 1988 (años del estudio) para Palmar Sur. La estación seca corresponde a los meses de

Cuadro 1: Esfuerzo realizado en número de días y horas trabajadas por mes y año, con D. granuliferus, Quebrada Grande, Palmar Norte.

Día Inicial	Mes	Año	Días	Horas
25	mayo	1987	4	37,52
24	junio	1987	5	42,50
25	julio	1987	6	50,63
28	agosto	1987	4	35,45
21	octubre	1987	8	66,30
3	noviembre	1987	6	44,97
19	marzo	1988	2	16,57
21	mayo	1988	3	17,73
24	junio	1988	2	19,17
Total			40	330,84

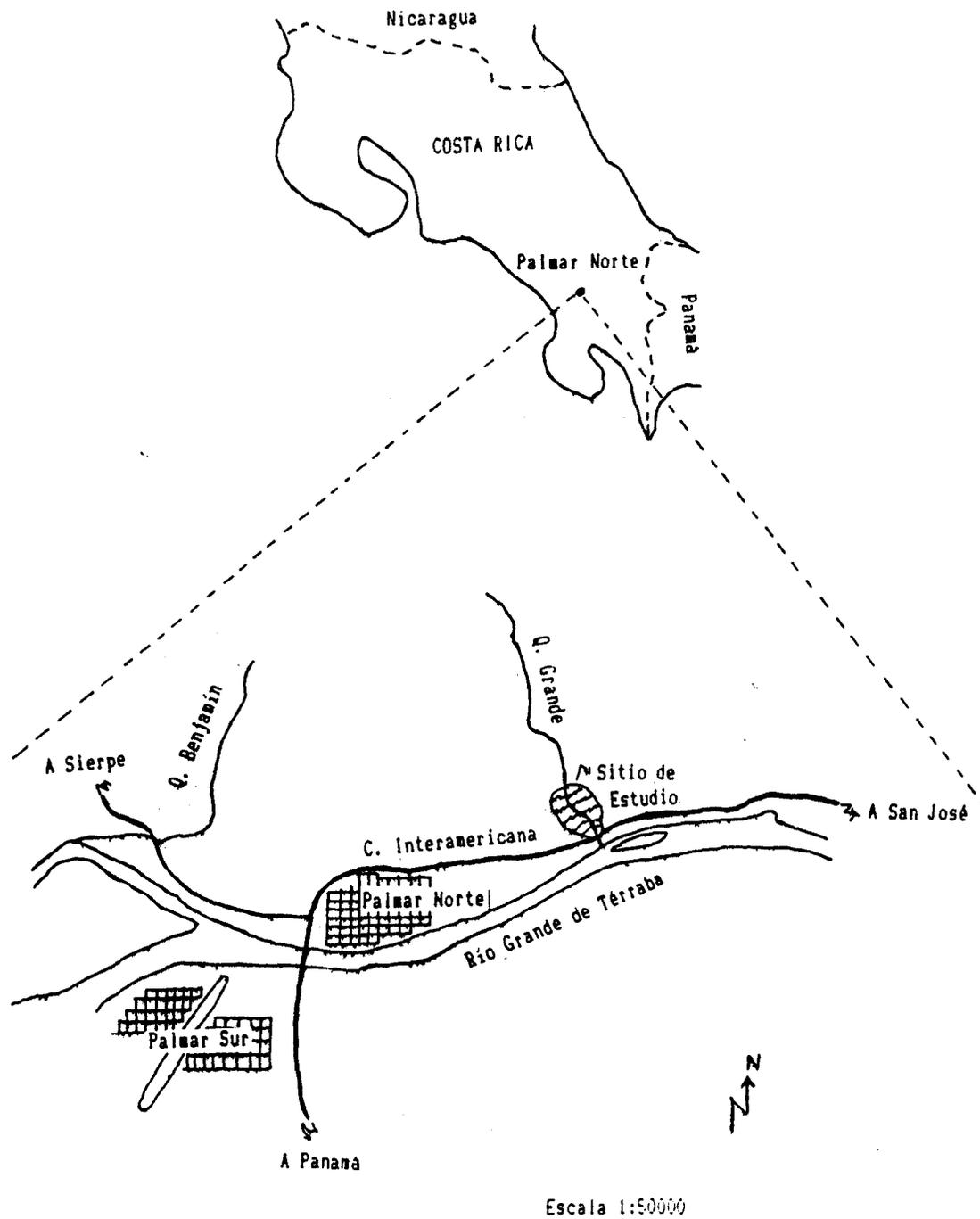


Fig. 1: Ubicación del sitio del estudio de *Dendrobates granuliferus*. Provincia de Puntarenas, Costa Rica.

dicíembre-marzo (100 o menos mm) y la lluviosa de abril-noviembre. Los dos años de estudio tuvieron una precipitación diferente de la promedio. En 1987, se dió menos lluvia que el promedio, con un total anual de 3113 mm y con un pico mayor en julio, y en 1988 (con influencia de dos huracanes) se dió una mayor precipitación total, 4575 mm, con picos en agosto y octubre.

La Fig. 3 muestra las temperaturas promedio mensuales (1961-1987) máxima, media y mínima. Como se puede observar, la temperatura no es muy variable a lo largo del año, con una media de 26,5 C.

El estudio

En total se identificaron 9 sitios donde se encontraron con mayor frecuencia individuos de D. granuliferus, sin embargo, la mayoría de las observaciones provienen del sitio "A" (ver resultados).

A todos los individuos observados se le anotó: sexo, peso (con una pesola de 10 g, al 0,1 g de precisión), la longitud hocico-ano (LHA) (con una regla al mm más cercano), hora, sitio donde estaba (tipo de sustrato), altura a la que estaba, distancia al sitio de marcaje, distancia de la última observación y si cantaba o no. Se marcó los individuos por medio de corte de dedos ("toe clipping") cuando era la primera observación. En el caso de las medidas de tamaño (peso y LHA), estas fueron tomadas únicamente en la primera observación para evitar la manipulación de los individuos

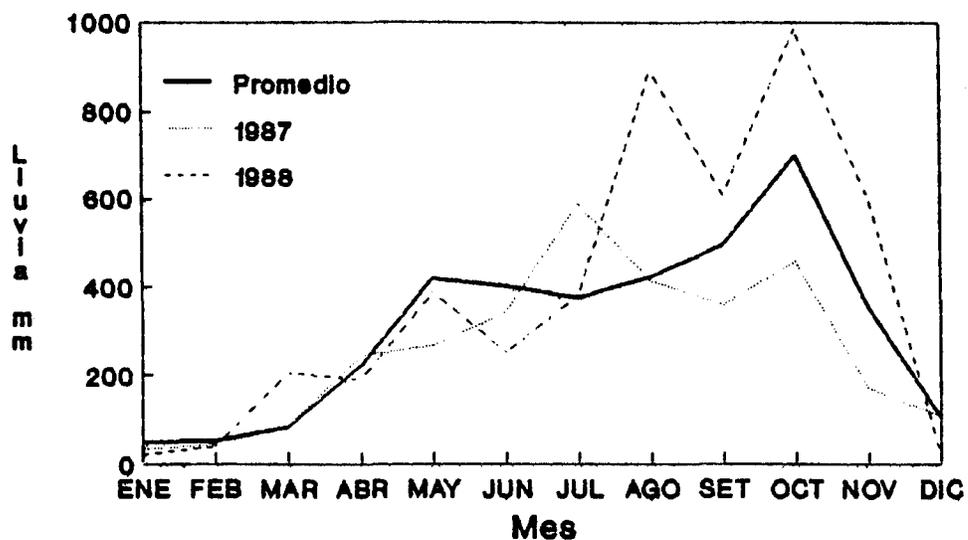


Fig. 2: Precipitación promedio mensual (1941-1988), de 1987 y 1988, Palmar Sur, Provincia de Puntarenas.

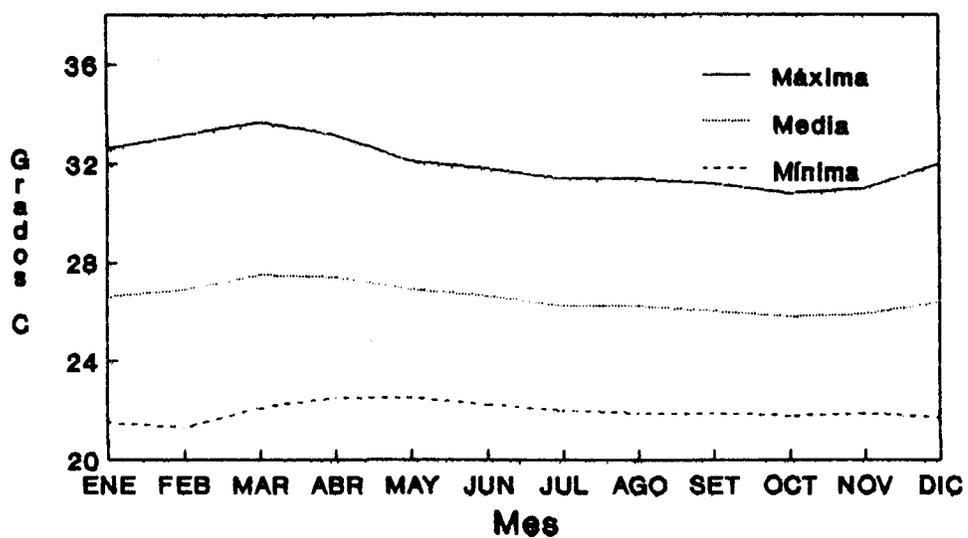


Fig. 3: Temperaturas promedio mensual (1961-1987) máxima, mínima y media, para Palmar Sur, Provincia de Puntarenas.

repetidas veces y no afectar el comportamiento de éstos, la única excepción fue el único juvenil que fue reobservado varias veces al cual si se le volvió a medir el peso y LHA para ver crecimiento.

En el mes de julio de 1987, se comenzó a hacer conteos del número de machos que cantaban en un recorrido de 300 m de largo a través de todo el día. Los conteos fueron realizados cada media hora desde las 0500 hasta las 1800 hr.

Analisis estadístico

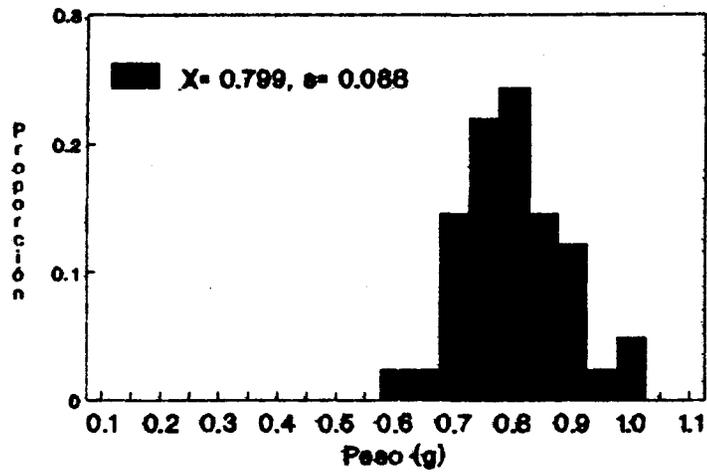
El análisis estadístico se realizó, en su mayoría, con los paquetes SYSTAT, Statistix y Statgraphics.

Resultados

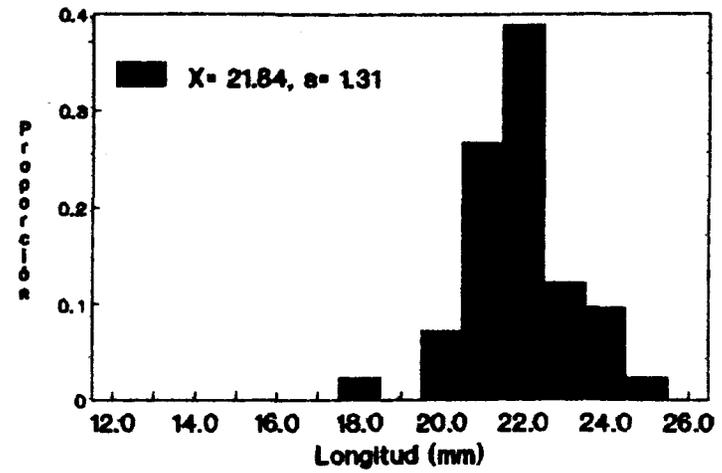
Tamaño

Los pesos promedios para machos (n=41), hembras (n=49) y juveniles (n=5) son 0,799 (0,6-1,0), 0,827 (0,5-1,0) y 0,260 (0,2-0,35) g respectivamente y las longitudes hocico-ano (LHA), en el mismo orden, son 21,84 (18-25), 21,42 (19-24) y 14,20 (13-16) mm (Fig. 4). Las diferencias entre machos y hembras tanto para peso como LHA no fueron significativas (Prueba de Tukey: $p > 0,05$), aún cuando las hembras tienden a ser un poco más pesadas que los machos y éstos de mayor longitud.

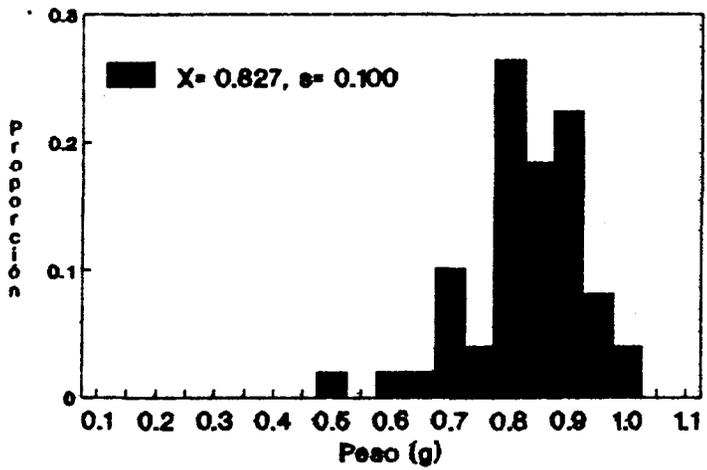
En machos y hembras se observa una relación no muy clara que al aumentar el peso aumenta la longitud (Fig. 5), relación que en ambos casos es significativa (machos: n=41, $r=0,408$,



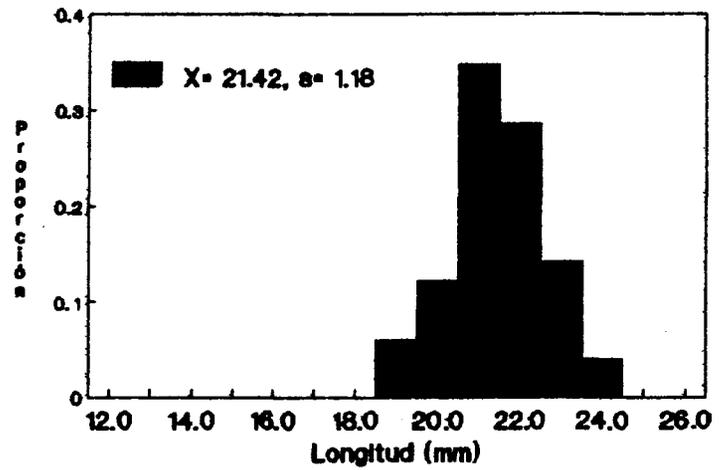
a) Machos



b) Machos



c) Hembras



ch) Hembras

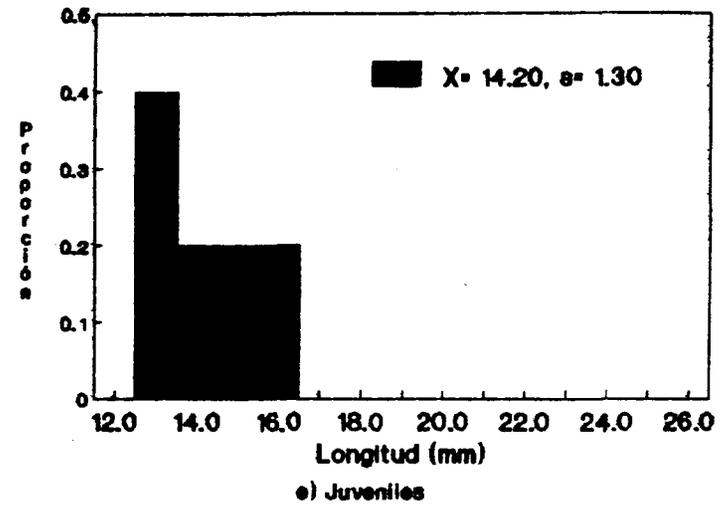
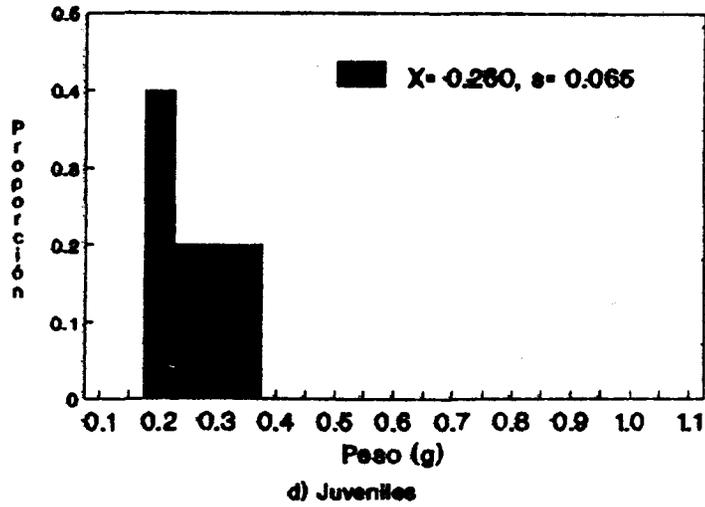


Fig. 4: Distribuciones de tamaños por peso y longitud hocico-ano según sexo y edad en *D. granuliferus*, Palmar Norte. (X=Promedio, s=Desviación Estandar). a) peso en machos, b) longitud en machos, c) peso en hembras, ch) longitud en hembras, d) peso en juveniles, e) longitud en juveniles.

$p=0,008$; hembras: $n=49$, $r=0,452$, $p=0,001$). Para los juveniles, aún cuando el tamaño de la muestra es muy pequeño ($n=5$), es muy clara la relación y altamente significativa ($r=1,000$, $p=0,0$).

Entre los juveniles, solo uno (una hembra) fue reobservado varias veces después de su primera captura (27/7/87) y durante los dos años que duró el estudio. En la última observación de 1987, éste alcanzó cerca del mínimo de LHA (17 mm) encontrado para hembras (19 mm) y al año siguiente (1/5/88) ya tenía 20 mm, lo que sugiere que en la siguiente época reproductiva alcanzan la madurez.

Abundancia

Las proporciones de sexos entre los nueve sitios no son diferentes (Fig. 6) ($X^2=6,59$, $gl=8$, $p=0,581$), con una proporción total no diferente de 1:1 ($X^2=0,71$, $gl=1$, $p=0,399$). Al ver estas proporciones en las reobservaciones (Fig. 7) hay diferencias entre los sitios ($X^2=27,49$, $gl=6$, $p=0,0001$) debido a que se reobservó más los machos.

En vistas de que el mayor número de observaciones, se llevó a cabo en el sitio "A", a continuación se hará énfasis en éste. Al reanalizar el número total de individuos marcados y reobservados (Figs. 6 y 7) tanto para machos como para hembras en el sitio "A", donde en total se encontraron 15 machos con 154 reobservaciones y 23 hembras con 89 reobservaciones, se nota, que la proporción de sexos al comparar las marcas con las reobservaciones es diferente

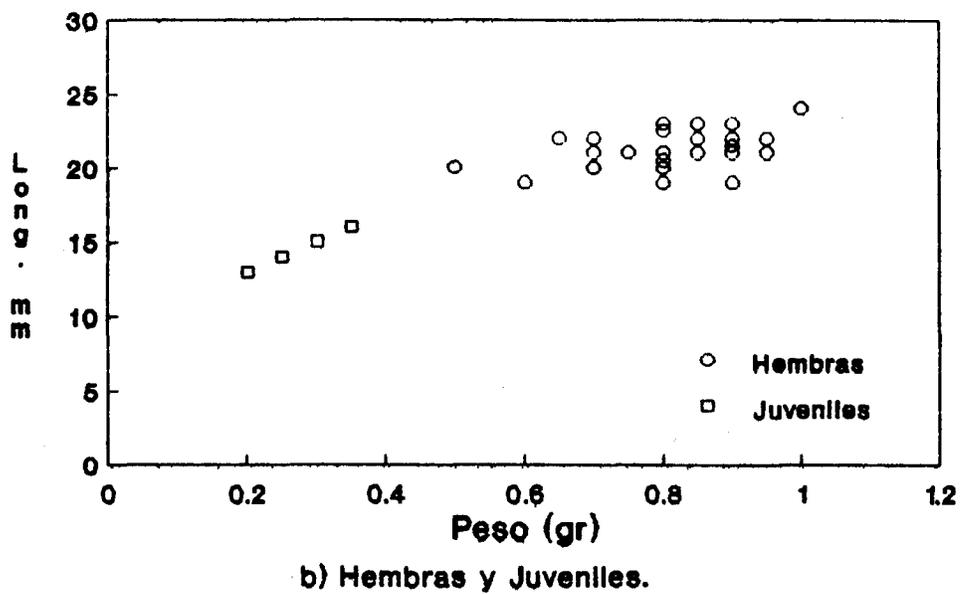
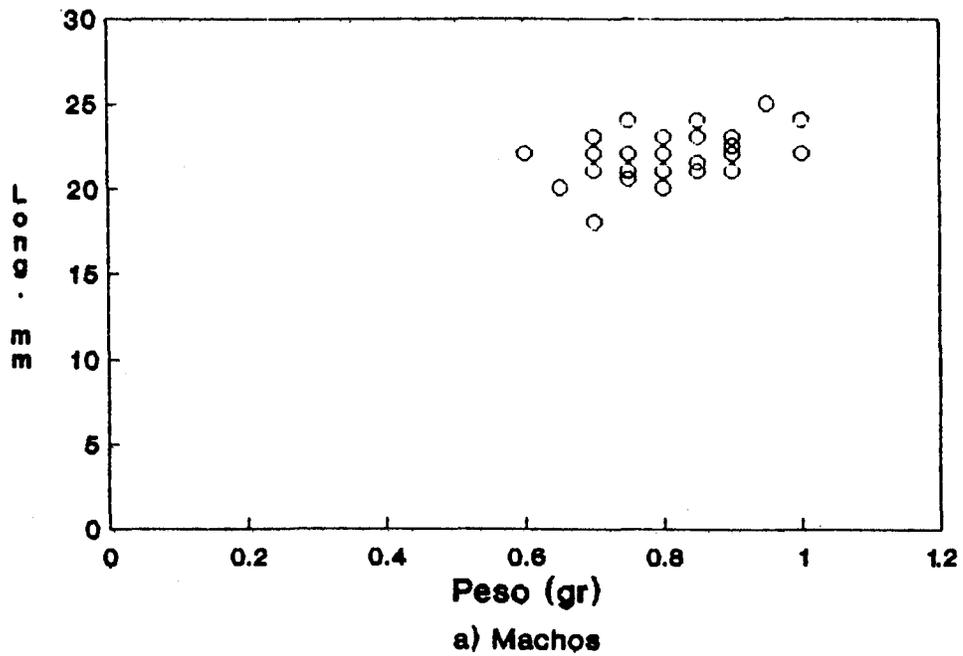


Fig. 5: Peso vs Longitud según sexo y edad en *D. granuliferus*, Palmar Norte.

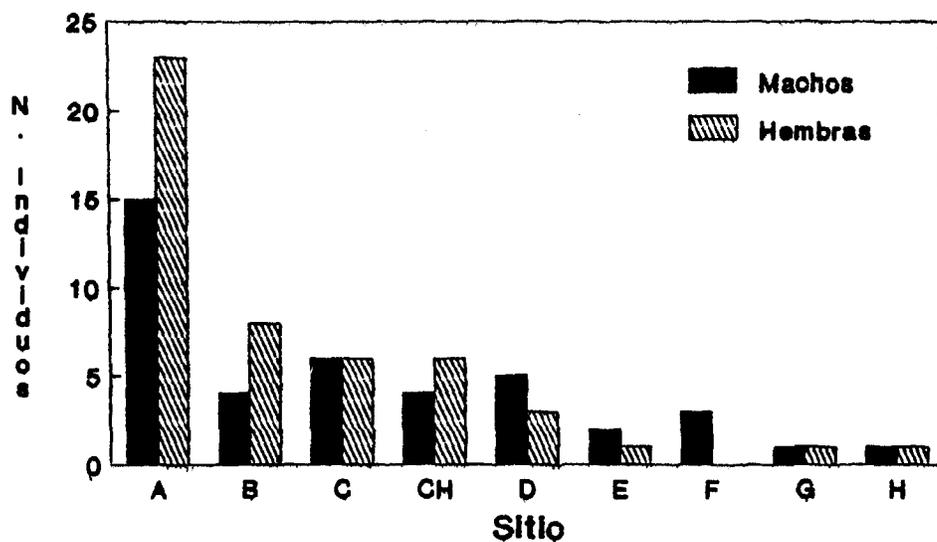


Fig. 6: Número de machos y hembras marcados de *D. granuliferus* por sitio, Palmar Norte.

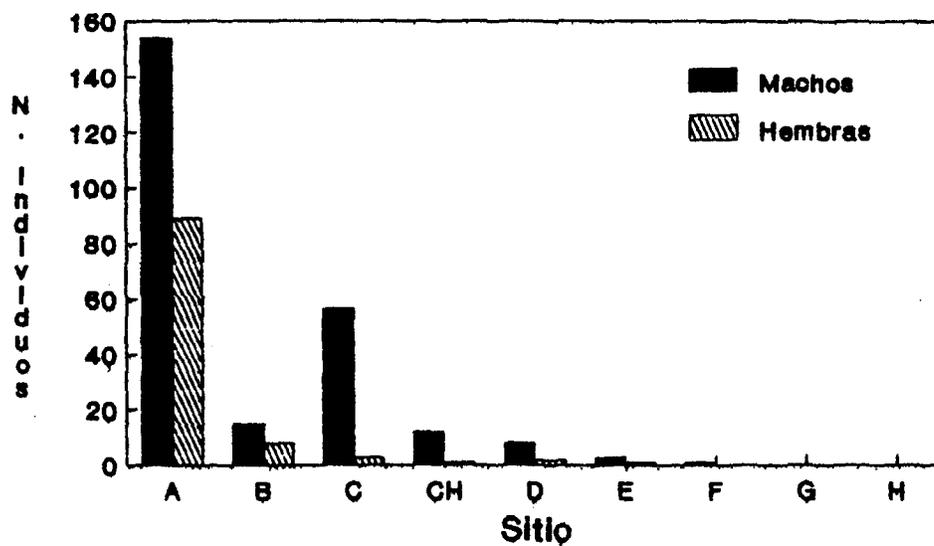


Fig. 7: Número de machos y hembras reobservados de *D. granuliferus* por sitio, Palmar Norte.

($X^2=7,83$, $gl=1$, $p=0,005$), se encontraron más hembras pero se reobservaron más machos.

Es evidente que aunque en los dos años de observación los meses estudiados no fueron los mismos, la abundancia de individuos en el sitio "A" fue diferente (Fig. 8) (Friedman: $X^2=18,83$, $gl=7$, $p=0,009$). El hecho de que no se encontraron individuos en mayo y pocos en junio de 1987, en combinación de que en mayo 1988 habían pocos individuos y más machos, sugiere que éstos salen del sitio durante la época seca y regresan en la húmeda y que son los machos los que ingresan primero.

En cuatro visitas al sitio "A" (agosto de 1987) se muestreó casi la totalidad de los machos (Fig. 9), pero en junio de 1988 aparece un nuevo espécimen. Con respecto a las hembras, también se llega a muestrear casi la totalidad en el mismo mes, pero nuevas hembras aparecen después (Fig. 9), aunque con un incremento menor. Si se compara el número de individuos nuevos por mes de observación no se encuentran diferencias significativas entre los sexos (Kolmogorov-Smirnov: $D_{max}=0,41$, $n_1=15$, $n_2=23$, $0,05 < p < 0,10$).

Al estimar el tamaño de la población del sitio "A" (con Jolly, Fig. 10) los valores estimados siguen la misma tendencia que los observados en ambos sexos (machos: $X^2=1,54$, $gl=5$, $p=0,91$, hembras: $X^2=4,18$, $gl=5$, $p=0,52$). Sin embargo, en ambos casos los valores observados están por debajo de los estimados (machos: $X^2=21,22$, $gl=1$, $p=0,0$; hembras: $X^2=239,68$, $gl=1$, $p=0,0$), con un máximo estimado de 26 machos en octubre y noviembre de 1987 y de 38 hembras en agosto del mismo año,

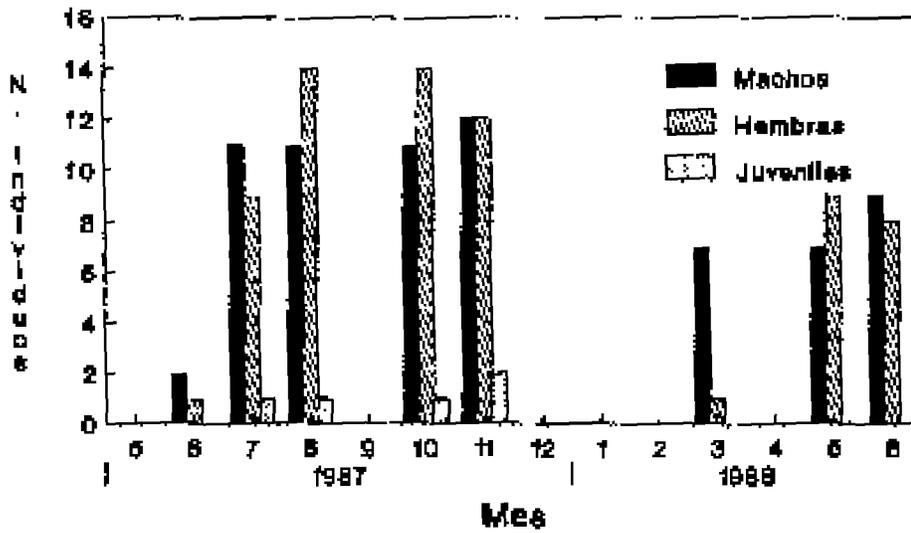


Fig. 8: Número total de individuos de *D. granuliferus* por sexo y edad según mes en el sitio "A", Palmar Norte.

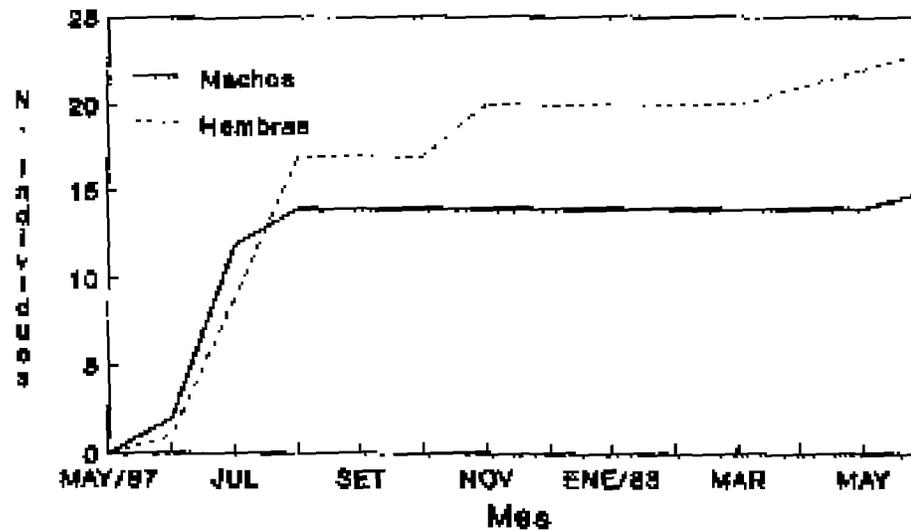
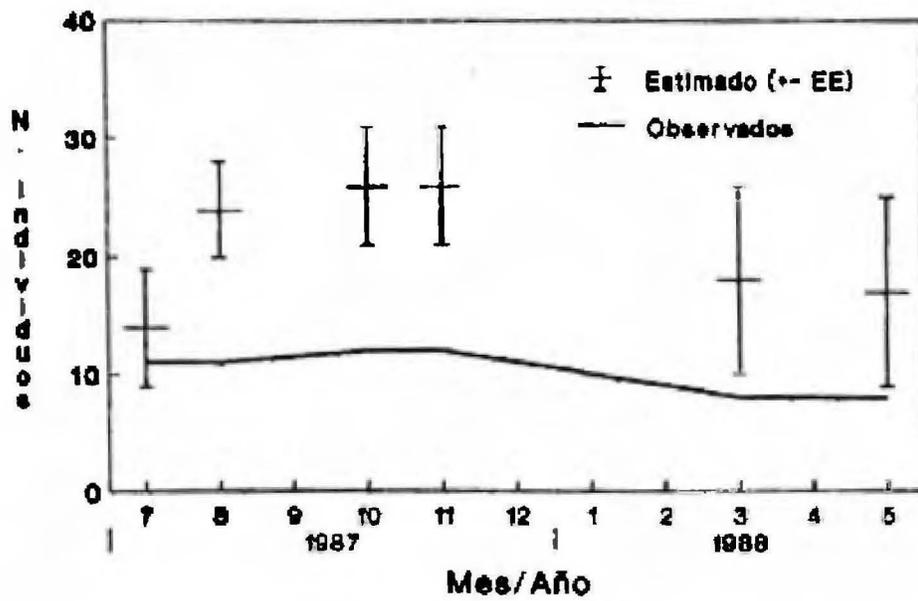
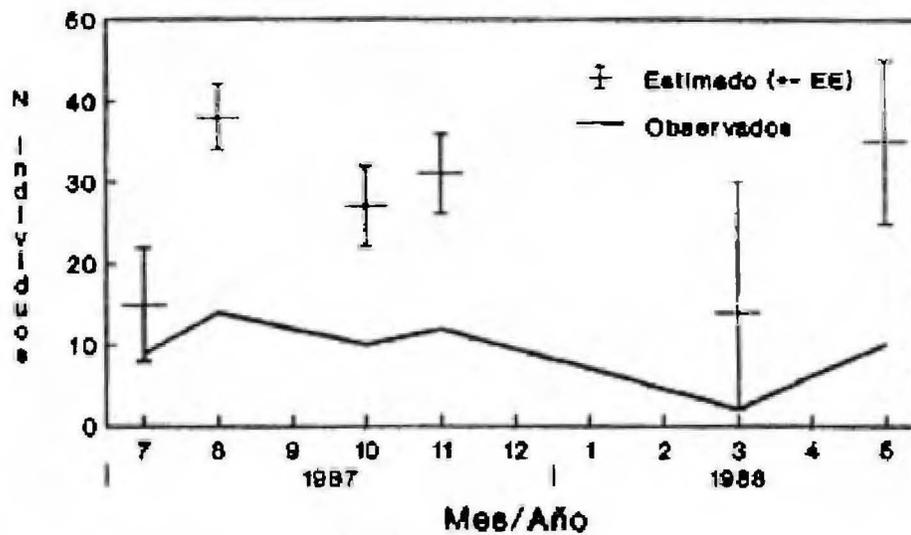


Fig. 9: Número acumulativo de machos y hembras de *D. granuliferus* según mes muestreado, sitio "A", Palmar Norte.



a) Machos. Sitio "A"



b) Hembras. Sitio A.

Fig. 10: Tamaño de población observado y estimado (Jolly) para *D. granuliferus*.

mientras que en los observados se dan 12 machos y 14 hembras en los mismos meses. Esto es contradictorio ya que la información presentada anteriormente indicaba que se habían muestreado todos los individuos del sitio (Fig. 9).

Tipo y altura del sustrato

Se encontraron individuos de D. granuliferus en árboles, arbustos, bejucos, plantas herbáceas, raíces, árboles caídos, troncos podridos, ramas secas, piedras y suelo. Para efectos del análisis los tipos de sustrato se agruparon en: vegetación viva, vegetación muerta, piedras y suelo.

Solo se incluyen adultos de ambos sexos en el análisis del tipo y altura del sustrato, debido a las pocas observaciones (n=12) que hubo de juveniles. Los juveniles se encontraron en el suelo excepto uno que estuvo en piedras, con una altura promedio de 2,5 cm (s=8,66).

La mayoría de los machos (n=291) se encontraron en la vegetación viva mientras que las hembras (n=153) se encontraron más frecuentemente en el suelo (Fig. 11), con una utilización de sustratos entre los sexos diferente ($X^2=85,22$, $gl=3$, $p=0,0$).

Los machos se encontraron en sustratos más altos que las hembras, con un promedio de 39,61 y 17,34 cm respectivamente (Cuadro 2), diferencias altamente significativas (U de Mann-Whitney: $U_{max}=32090$, $p=0,0$).

La altura del sustrato varía entre los meses (Cuadro 2) para los machos (Kruskal-Wallis: $H=18,75$, $gl=6$, $p=0,005$) pero

no para las hembras ($H=12,11$, $gl=6$, $p=0,060$). Los meses donde el macho escoge sustratos más altos son marzo y julio, en mayo y octubre se encuentran en los menos altos. Los sustratos altos tienen una función específica en relación al canto, y como se verá después, la actividad de canto varía según los meses. También se encuentran diferencias en la comparación de la altura del sustrato con respecto a la hora del día (Cuadro 2) con machos ($H=33,83$, $gl=6$, $p=0,0$) pero no con hembras ($H=11,68$, $gl=9$, $p=0,232$). Hay una tendencia a que los machos se encuentran en sustratos más bajos al aumentar la hora del día pero la relación no es consistente. De igual manera, como se verá después la actividad de canto varía de acuerdo a la hora del día.

Cuando los machos cantan ($n=147$) se encuentran principalmente en la vegetación viva, y si no cantan ($n=142$) están en el suelo (Fig. 12) ($X^2=26,36$, $gl=3$, $p=0,0$). También, la altura del sustrato en la que se encuentran los machos que cantan es mayor que cuando no cantan (Kruskal-Wallis: $H=19,83$, $gl=1$, $p=0,0$), con promedios de 47,39 ($s=39,35$, $n=147$) y 31,13 cm ($s=38,66$, $n=141$) respectivamente.

Actividad de Canto

Al comparar el número de machos según actividad de canto por mes de observación (Fig. 13) se observa claramente que en marzo, mayo, junio y julio hay mayor número de observaciones de machos que cantan, y en agosto, octubre y noviembre la relación es inversa ($X^2=49,50$, $gl=6$, $p=0,0$). Si se hace el

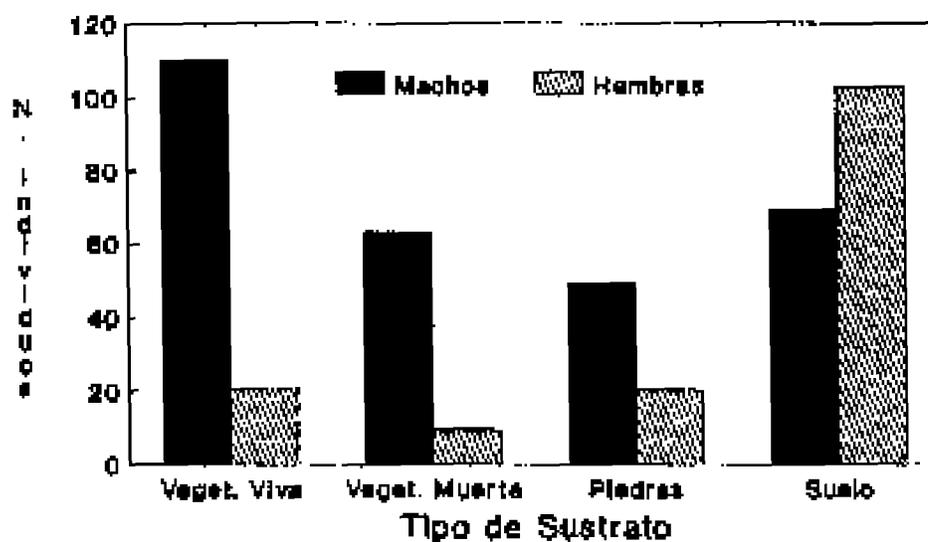


Fig. 11: Número de machos y hembras de *D. graniferus* según tipo de sustrato, Palmer Norte.

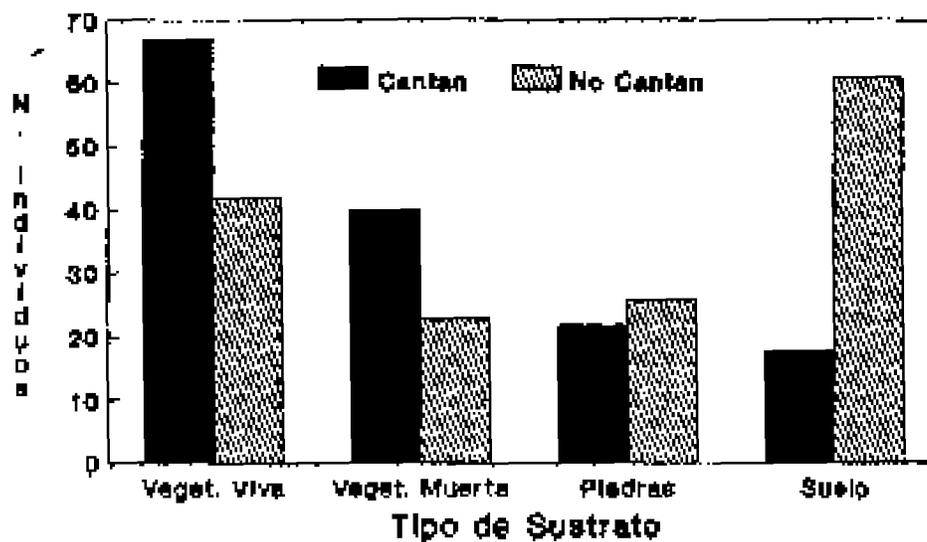


Fig. 12: Número de machos que cantan de *D. graniferus* según tipo de sustrato, Palmer Norte.

Cuadro 2: Número de observaciones (N), promedio (PROM.) y desviación estandar (S) para altura de percha (cm) para machos y hembras de D. granuliferus según mes del año y hora del día, Palmar Norte.

	MACHOS			HEMBRAS		
	N	PROM.	S	N	PROM.	S
MES DEL AÑO						
MAR	8	55,62	48,07	1	0,00	-
MAY	28	29,43	31,85	15	16,67	27,10
JUN	54	36,57	35,99	30	23,67	44,99
JUL	78	52,56	41,23	25	19,60	62,35
AGO	45	39,80	36,35	28	18,39	35,50
OCT	43	25,63	33,65	31	2,26	7,18
NOV	34	36,74	42,73	22	27,27	43,03
HORA DEL DIA						
0500	45	49,29	28,64	4	0,00	0,00
0600	76	46,13	39,13	26	25,38	64,51
0700	58	43,59	41,88	35	19,00	39,33
0800	40	26,02	31,48	28	23,04	38,14
0900	21	42,43	53,93	16	7,81	18,71
1000	15	14,53	23,78	18	23,06	40,84
1100	9	19,56	32,89	9	3,33	10,00
1200	16	45,19	41,07	10	9,00	28,46
1300	8	22,50	41,66	3	0,00	0,00
1400	2	2,50	3,54	3	1,67	2,89
TOTAL	290	39,61	38,86	152	17,34	40,50

mismo análisis en cuanto a hora del día (Fig. 14) se observa que antes de las 0800 hr hay un mayor número de machos que cantan y después de ésta hora se da la relación inversa ($X^2=27,32$, $gl=9$, $p=0,001$).

Recuentos del número de machos que cantan en un recorrido de 300 m de largo para nueve días (Fig. 15 a-h) muestra días de mucha actividad en comparación con otros de poca. Es interesante notar que el 28 de julio de 1987 (a) tiene una gran actividad, la cual disminuye el 31 de agosto (b), el 23 de octubre (c) disminuye aún más y aún más el 27 de octubre (ch), para casi desaparecer en las observaciones del 5 (d) y el 10 (e) de noviembre. Luego el 19 de marzo de 1988 (f) aumenta un poco, con un pico bien definido pero con poca actividad en general, pero aumenta más el 21 de mayo (g) y el 25 de junio (h), diferencias altamente significativas entre los días (Friedman: $X_r^2=163,4$, $gl=8$, $p=0,0$). Al comparar la actividad de canto por hora del día, ésta comienza temprano en la mañana y aumenta mucho hasta alcanzar máximos a las 0600 y 0630 hr, para luego descender a muy poca actividad después de las 0900 hr y se mantiene variable, a las 1630 hr comienza a aumentar nuevamente para alcanzar un segundo pico a las 1730 hr mucho menor que el primero, el cual desciende muy rápido para desaparecer casi totalmente a las 1800 hr. Con diferencias significativas entre las horas del día (Friedman: $X_r^2=166,0$, $gl=26$, $p=0,0$).

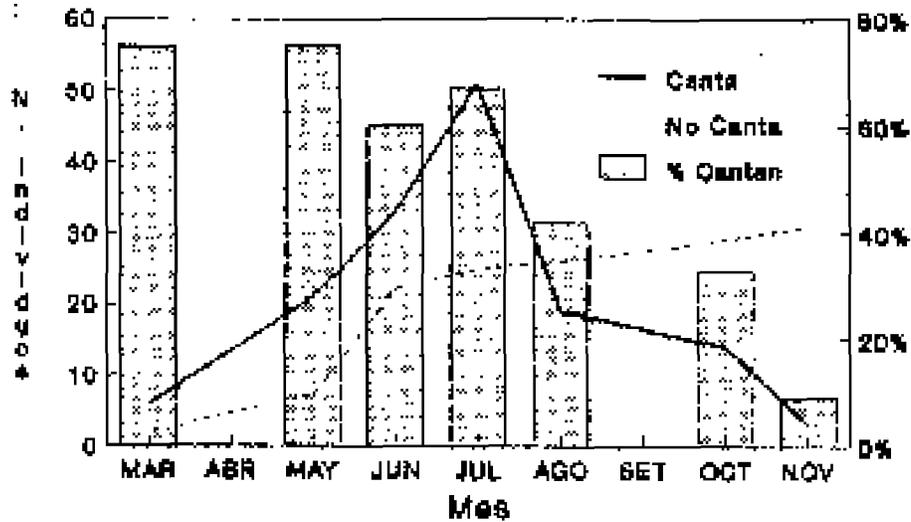


Fig. 13: Número de machos por actividad de canto en *D. graniflorus* según mes, Palmar Norte.

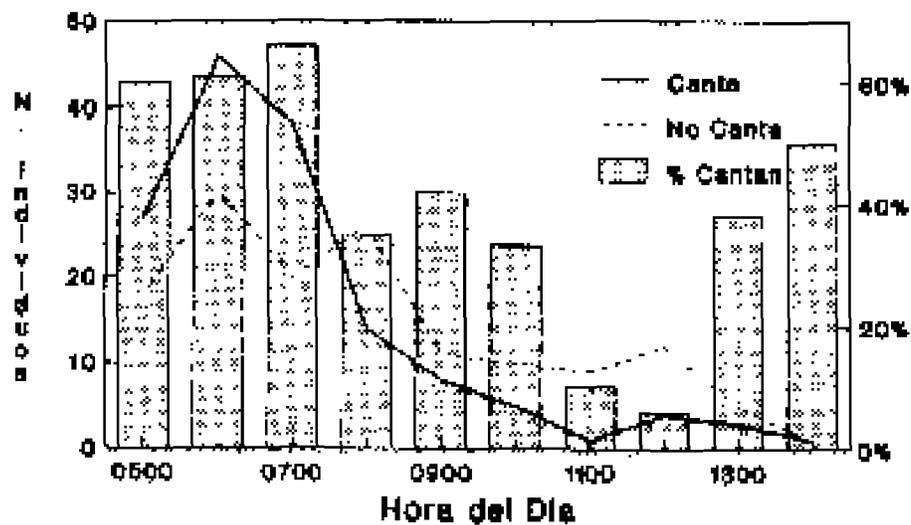
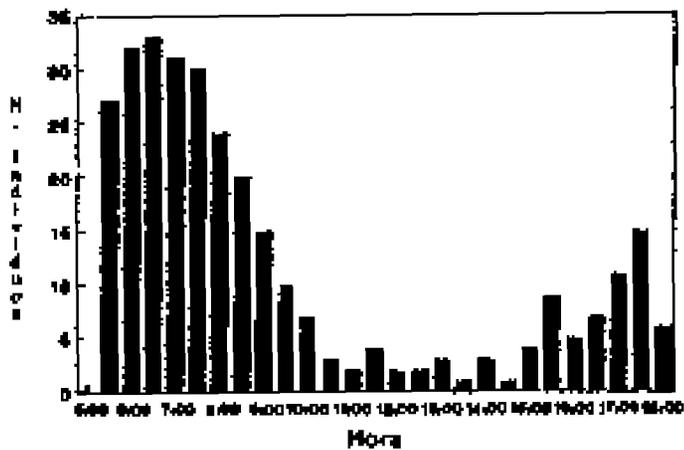
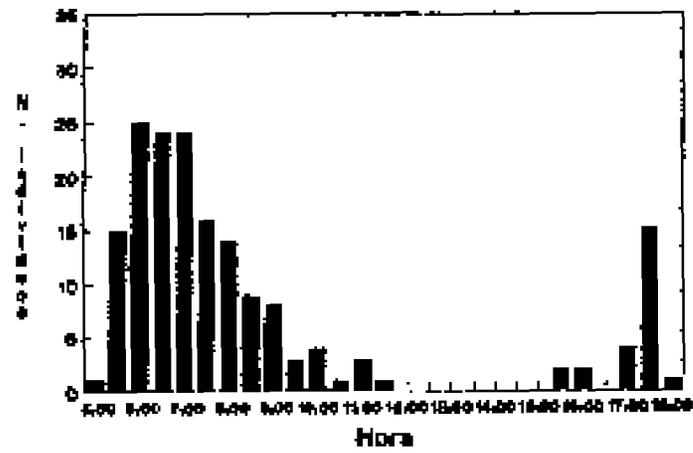


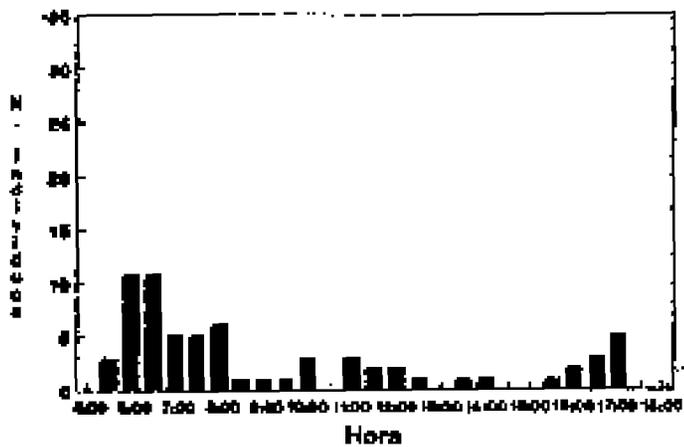
Fig. 14: Número de machos por actividad de canto en *D. graniflorus* según hora del día, Palmar Norte.



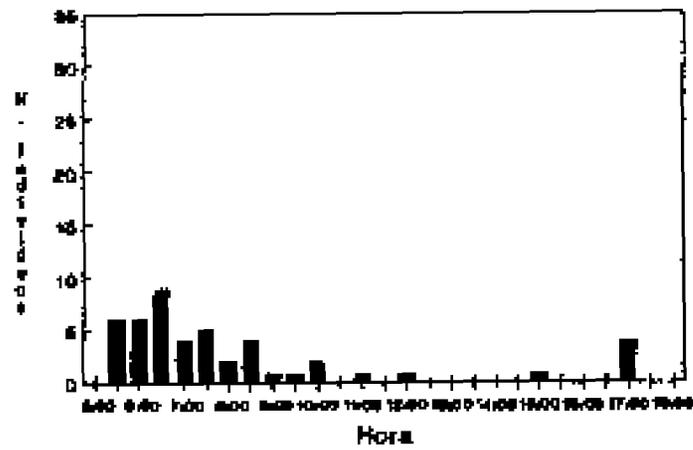
a) 28 Julio, 1987



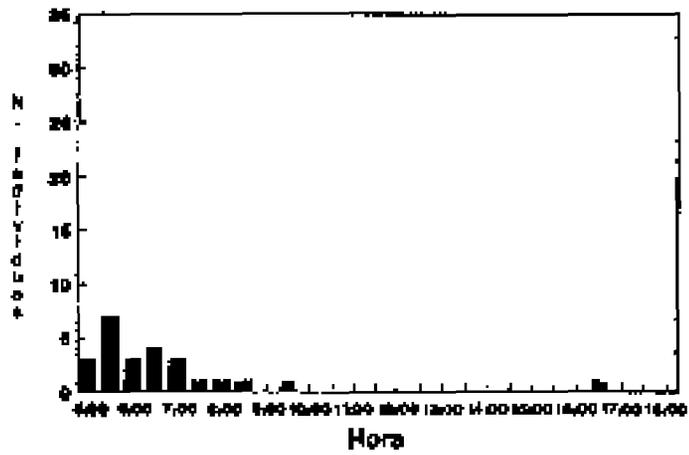
b) 25 agosto, 1987



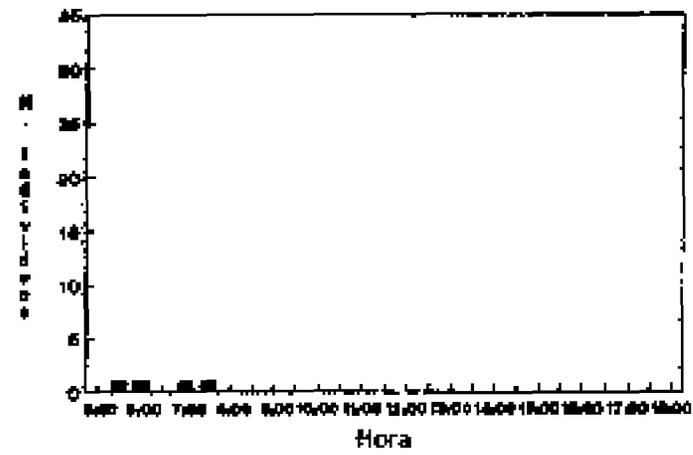
c) 28 octubre, 1987



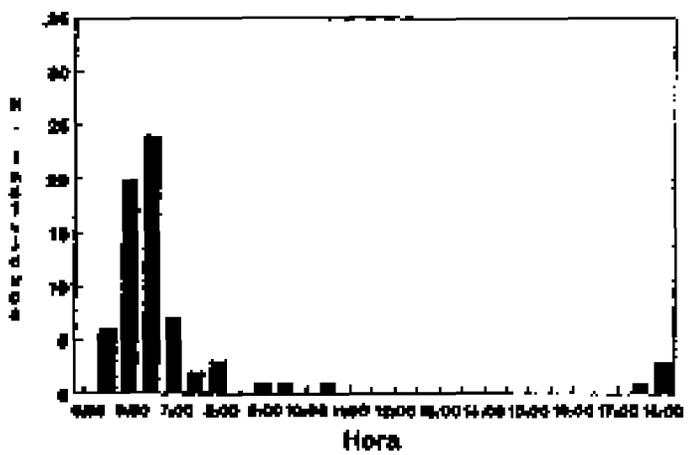
ch) 27 octubre, 1987



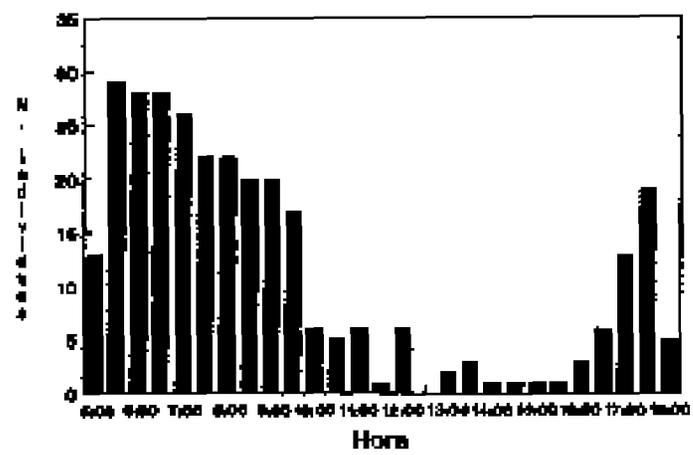
d) 5 septembre, 1987



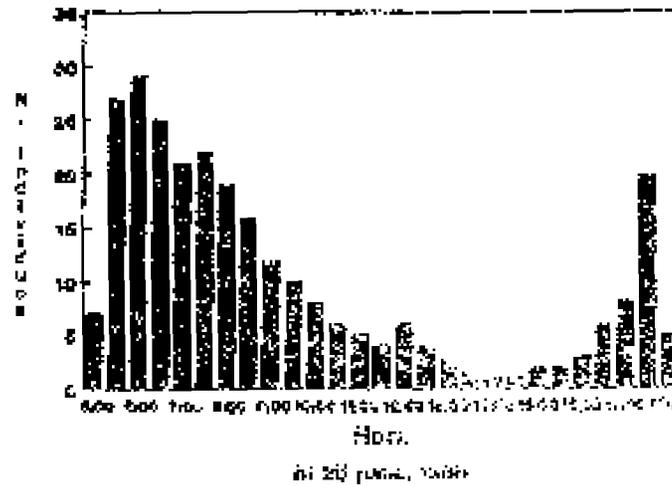
e) 10 septembre, 1987



f) 19 marzo, 1988



g) 21 mayo, 1988



5. Número de macrófitos de la *MONODACTYLOPSIS* que cauter a través de dita en diverses ocasions diferents. Feines: a) 26 Julio, 1987; b) 31 agosto, 1987; c) 28 octubre, 1987; ch) 27 octubre, 1987; e) 5 noviembre, 1987; e) 10 noviembre, 1987; g) 19 marzo, 1988; g) 2. mayo, 1988; h) 19 març, 1988.

Territorialidad

Como se observa en el Cuadro 3, los machos son reobservados a menores distancias del sitio de marcaje que las hembras (Kruskal-Wallis: $H=101,48$, $gl=1$, $p=0,0$) con promedios de 167,9 y 604,4 cm respectivamente. Al comparar la distancia de acuerdo al mes de observación, se encuentran diferencias en los machos (Kruskal-Wallis: $H=21,95$, $gl=6$, $p=0,001$) y no en las hembras ($H=2,93$, $gl=6$, $p=0,818$). En los primeros la distancia menor se da en los meses de junio y julio, meses de mayor actividad de canto. En relación a hora del día (Cuadro 3), también se encuentran diferencias en los machos (Kruskal-Wallis: $H=46,79$, $gl=9$, $p=0,0$) pero no en las hembras ($H=13,14$, $gl=9$, $p=0,156$), en este último caso es más confusa la relación, pero hay una tendencia a que la distancia es menor temprano en la mañana donde se concentra la actividad de canto.

Un segundo indicio de la territorialidad se da con el uso de la distancia desde la última observación o reobservación con relación al mes del año y hora del día (Cuadro 4) se encuentran las mismas relaciones que con la distancia al sitio de marcaje. Los machos se reobservan más cerca de su última reobservación que las hembras (Kruskal-Wallis: $H=35,98$, $gl=1$, $p=0,0$) con promedios de 128,8 y 356,5 cm respectivamente. Los machos se reobservan diferencialmente en relación a la distancia de la última observación según mes (Kruskal-Wallis: $H=13,13$, $gl=9$, $p=0,041$) pero las hembras no ($H=9,99$, $gl=9$, $p=0,125$); en los primeros la distancia es menor en los meses

Cuadro 3: Número de observaciones (N), promedio (PROM.) y desviación estandar (S) de la distancia al sitio donde se observó la primera vez (cm) para machos y hembras de D. granuliferus según mes del año y hora del día, Palmar Norte.

	MACHOS			HEMBRAS		
	N	PROM.	S	N	PROM.	S
MES DEL AÑO						
MAR	7	185,70	157,40	1	700,00	-
MAY	19	167,40	185,60	7	521,40	346,20
JUN	39	119,50	178,60	10	537,00	418,40
JUL	64	131,60	186,30	14	650,00	422,00
AGO	43	136,10	168,90	20	548,50	407,50
OCT	43	219,90	212,70	29	602,80	394,30
NOV	34	263,40	227,30	19	719,20	384,90
HORA DEL DÍA						
0500	45	45,11	86,93	4	216,20	250,10
0600	70	199,20	226,60	19	532,70	401,70
0700	45	195,50	187,70	23	616,90	401,20
0800	31	215,10	174,60	16	652,50	332,30
0900	18	74,56	118,50	10	799,40	394,10
1000	14	245,40	180,20	13	650,20	344,60
1100	10	294,80	271,40	6	603,00	401,00
1200	10	113,00	221,20	4	400,00	408,20
1300	5	292,00	190,70	3	1086,00	462,60
1400	1	70,00	-	2	200,00	212,10
TOTAL	249	167,91	196,90	100	609,40	392,20

de mayor actividad de canto. De igual manera al ver la relación según hora del día se encuentran diferencias con los machos (Kruskal-Wallis: $H=32,94$, $gl=9$, $p=0,0$) pero no con las hembras ($H=8,26$, $gl=9$, $p=0,508$). sin embargo, no se observa ninguna tendencia aquí aún cuando la menor distancia fue a las 0500.

Si se comparan las distancias de marcaje con la de reobservación, la segunda es menor tanto en machos (Wilcoxon aprox. normal: $p=0,001$) como en hembras ($p=0,0$) con una diferencia mayor en las hembras.

Si se incluyen solo los machos en los que hay más de 15 observaciones se encuentra que cuando cantan la distancia al sitio de marcaje es menor que cuando no cantan (Cuadro 5) ($t=2,45$, $gl=113$, $p=0,015$), mientras que con la distancia desde la última reobservación no ($t=1,39$, $gl=126$, $p=0,164$).

En el sitio "A" se encontraron otras evidencias de que hay menor movilidad entre los machos. La mayoría de las hembras fueron observadas menos de 5 veces mientras que los machos más de 15 (Fig. 16), con diferencias claras entre los sexos ($G_w=10,83$, $gl=3$, $p=0,013$). Del total de 14 machos observados en 1987, fueron reobservados 10 en 1988, mientras que de 20 hembras vistas en 1987, 11 se volvieron a detectar en 1988. Aún cuando proporcionalmente se reobservaron más machos que hembras en 1988, no se encuentran diferencias significativas entre los sexos (Prueba exacta de Fisher: $p=0,197$).

Cuadro 4: Número de observaciones (N), promedio (PROM.) y desviación estandar (S) de la distancia de la última observación (cm) para machos y hembras de D. granuliferus según mes del año y hora del día. Palmar Norte.

	MACHOS			HEMBRAS		
	N	PROM.	S	N	PROM.	S
MES DEL AÑO						
MAR	6	186,70	193,00	1	1500,00	
MAY	16	105,60	105,10	4	262,50	286,90
JUN	37	84,24	135,20	7	206,40	144,80
JUL	62	126,70	231,10	14	500,00	420,60
AGO	43	108,70	125,80	14	340,00	314,90
OCT	42	147,30	208,10	28	390,40	314,70
NOV	34	184,40	226,20	16	203,70	253,90
HORA DEL DIA						
0500	44	56,39	134,90	4	263,20	363,00
0600	70	134,30	219,40	17	269,60	305,60
0700	42	148,30	200,30	18	456,70	433,00
0800	29	182,60	123,50	13	446,20	410,90
0900	17	70,76	86,82	8	306,50	288,60
1000	12	182,80	188,60	11	417,00	240,70
1100	10	159,70	293,70	4	312,00	354,50
1200	10	99,00	223,20	4	125,00	125,80
1300	5	292,00	190,70	3	450,30	312,10
1400	1	70,00	-	2	75,00	35,36
TOTAL	240	128,80	190,10	84	356,50	343,60

Cuadro 5: Número de observaciones (N), promedio (PROM.) y desviación estandar (S) de la distancia del sitio de marcaje y de reobservación según actividad de canto para los siete machos de D. granuliferus con más de 15 observaciones. Palmar Norte.

Distancia	Canta			No Canta		
	N	PROM.	S	N	PROM.	S
Marcaje	75	115,4	152,7	67	196,4	228,4
Reobserv.	13	97,6	171,8	66	143,1	210,4

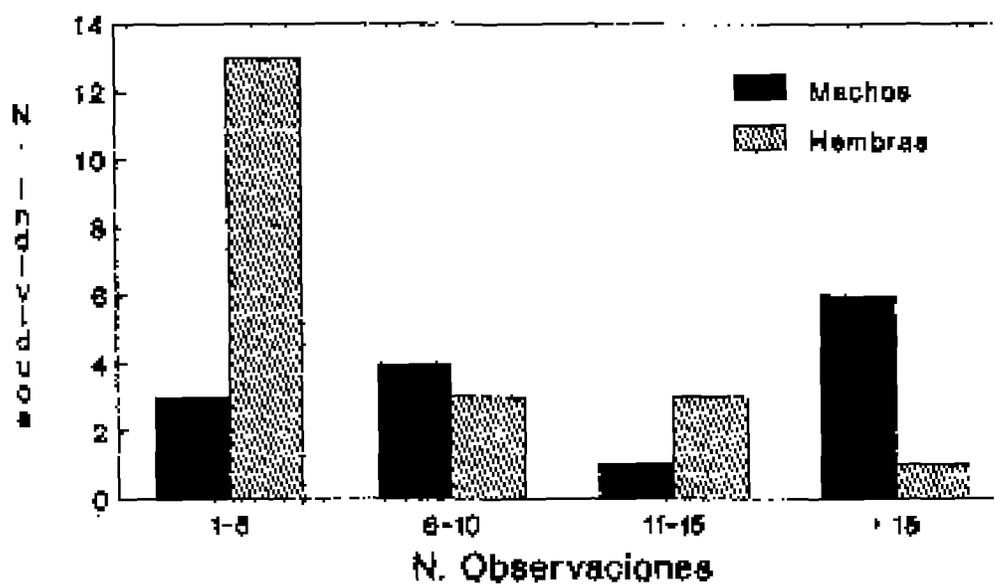


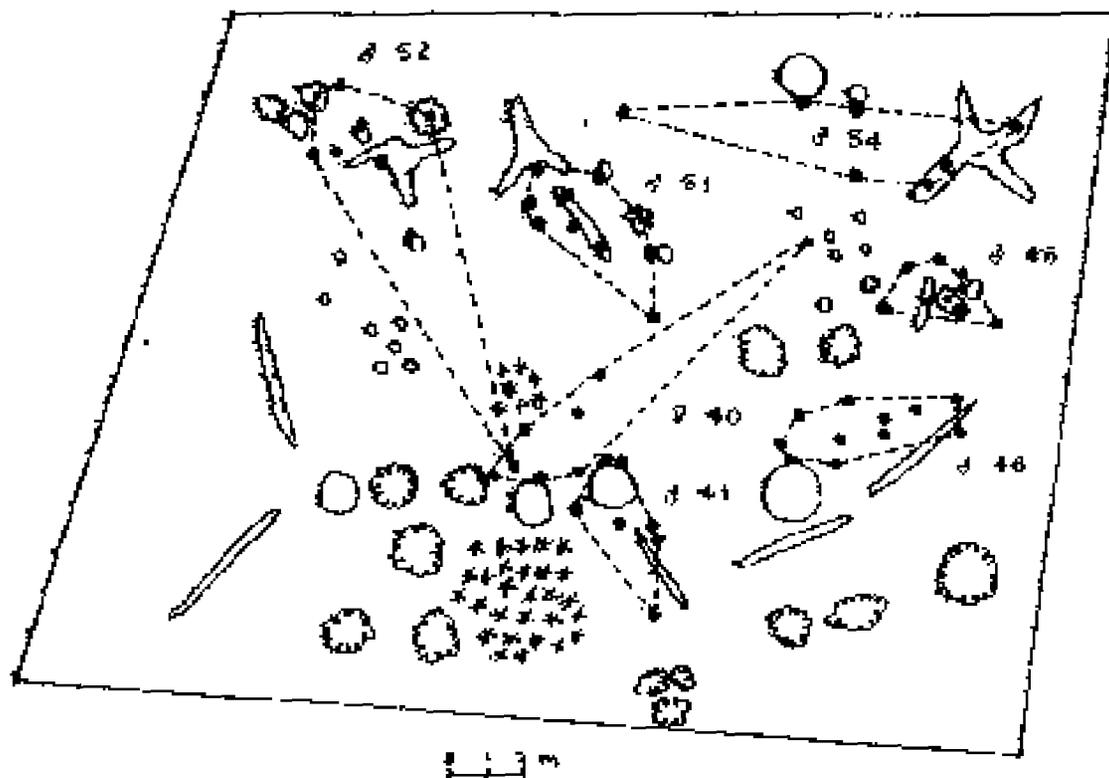
Fig. 16: Número de veces que se observaron los individuos de *D. granulosus* según sexo, sitio "A", Palmer Norte.

Los movimientos de los individuos con más de 15 observaciones del sitio "A" durante toda la investigación se muestran en la Fig. 17, se nota que los machos no presentaron traslape, sin embargo fue variable su movilidad.

Discusión

El hecho, que el macho de D. granuliferus tiene el mismo tamaño que las hembras (Fig. 4) tanto en peso como en LHA, es de esperar ya que la tendencia general en los anuros es que las hembras sean de mayor tamaño, pero hay una relación entre la territorialidad de los machos (con combates para la defensa) y un aumento en el tamaño del macho (Shine, 1985). El presente trabajo presenta poca información del tamaño de los juveniles, sin embargo parece que en el mismo año alcanzan el tamaño de adulto.

Goodman (1971) menciona que la especie es más abundante en sitios donde se encuentran troncos caídos, sin embargo, en el sitio "A" que es de donde se tiene el mayor número de observaciones en el presente trabajo, no habían troncos caídos. En D. pumilio se ha demostrado diferencias de abundancia entre sitios (McVey et al., 1981) y que el recurso reproductivo (bromelias) donde depositar los renacuajos, aumenta la densidad tanto de machos como de hembras (Donnelly, 1989a,b). El sitio "A" tenía gran cantidad de loterías (Dieffenbachia spp) que son muy utilizadas por esta especie para depositar los renacuajos (van Wijngaarden y Bolaños, 1991); sin embargo, éstas se localizaban en dos sectores y los



 clarecías.  Palma con gambas.  Palma sin gambas.  Caracolito.
 clarecías.  Concha vacía.  Piedra.

Fig. 17: Movimientos de los individuos de *D. granuliferus* que se observaron más de 15 veces en el sitio "A", Palmar Norte.

machos se localizaron en todo el sitio.

La abundancia de individuos en un sitio dado (el "A") es estacional (Figs. 8 y 10). Aparentemente, los individuos salen del área durante la época seca y regresan en la lluviosa a reproducirse, y posiblemente las diferencias entre los dos años de observación se deban a las diferencias de precipitación (Fig. 2), se encontró mayor abundancia antes en 1988 donde la precipitación fue mayor primero. En esto difiere de D. pumilio, donde no hay estacionalidad en la abundancia de adultos pero sí en juveniles (Donnelly, 1989c). El hecho de que salgan del sitio durante la época seca, se refuerza por una observación en 1986 cuando se visitó el sitio de estudio durante la época seca y solo se encontró individuos a la orilla de la quebrada, lo cual parece indicar que se van al río donde se dan las condiciones de humedad necesarias para la sobrevivencia como ocurre con D. auratus (Myers y Daly, 1983). Varias especies del mantillo en el neotrópico presentan cambios estacionales en la abundancia incluyendo varios dendrobátidos (Toft, 1980; Toft et al., 1990).

Es interesante que sean los mismos individuos los que se ven al año siguiente (Fig. 9), lo que muestra que, no solo hay poca entrada de individuos nuevos sino también una sobrevivencia muy alta y una gran fidelidad de hogar. Poco se conoce de la longevidad de anfibios, Kluge (1981) encuentra que la longevidad de adultos de Hyla rosebergi es baja en condiciones naturales (menor a un año en casi todos los individuos) pero se sabe poco con dendrobátidos. En D.

pumilio se sabe que es mayor de dos años (Donnelly, 1989a) y en D. granuliferus se sugiere aquí que también es mayor de dos años, ya que necesitan el primer año después de la metamorfosis para llegar a adulto, y se tienen observaciones de individuos reproductivos en dos años consecutivos. Las causas de mortalidad en esta especie no se conocen pero posiblemente la depredación es mínima puesto que es venenosa y aposemática.

Los machos se encuentran más en vegetación viva y las hembras en el suelo (Fig. 11) con una altura mayor en machos (Cuadro 2). Sin embargo, los machos son dinámicos en cuanto al sitio donde están, en los que varía la altura del sustrato con respecto a la hora del día y mes del año (Cuadro 2), con mayor altura del sustrato en los momentos de mayor actividad de canto (Figs. 13-15). Machos que cantan se encuentran principalmente en vegetación viva y cuando no en el suelo (Fig. 12) y la altura del sustrato es mayor cuando cantan, como se ha encontrado con D. histrionicus (Silverstone, 1973). Esto es de esperar ya que sustratos altos significan para el macho perchas de canto donde el sonido tenga una mejor difusión. A diferencia de lo encontrado por Goodman (1971) y Crump (1972), se observó algunos machos cantando desde el suelo. Las razones de esto creo se debe a que cuando un macho interactúa ya sea con otro macho (defensa del territorio) o con una hembra (cortejo) se desarrolla principalmente en el suelo y las vocalizaciones juegan un papel importante.

La actividad de canto es mayor temprano en la mañana

(Figs. 14 y 15) con un segundo pico de actividad avanzada la tarde, como ocurre con la mayoría de las aves diurnas (F. G. Stiles, comunicación personal); y en los meses de mayo a agosto (Figs. 13 y 15). Esto hace pensar que la época reproductiva va muy relacionada con la lluviosa y especialmente en los primeros meses de ésta. La actividad de canto a lo largo del día reportada aquí es muy diferente de la reportada por Goodman (1971), quien dice que la especie canta continuamente durante casi todo el día en el período de su estudio.

Los machos se mueven menos que las hembras y la movilidad de los machos varía durante el día y el año (Cuadros 3 y 4) aún cuando no con tendencias claras, el movimiento es menor cuando cantan (Cuadro 5). También, los machos se reobservan más (Figs. 7 y 17) así como tienen una tendencia a estar más en un solo sitio. El hecho de que las hembras se muevan más que los machos indica que tienen rangos de hogar mayores. El área defendida por los machos no fue cuantificada, sin embargo, se presentan una serie de evidencias de su territorialidad, y más interesante aún es que se muestra que la movilidad así como la altura de la percha varía a través del día y del año.

Todo lo aquí expuesto hace pensar que el territorio de D. granuliferus es con fines netamente reproductivos y no para todo propósito como se ha sugerido para dendrobátidos (Wells, 1977a), aún cuando en este no ocurra únicamente la reproducción, o sea, también se alimentan en él (observación

personal) además de que se conoce que el rango de hogar es mayor que el territorio defendido en D. pumilio (Donnelly, 1989b). Además, la época reproductiva, de acuerdo a actividad de canto, es prolongada en esta especie, y estacional, por lo que sería interesante demostrar agresividad o defensa de territorio fuera de ésta. En D. pumilio la actividad de canto varía a lo largo del día, y en los periodos de poca actividad de canto, los machos responden agresivamente a grabaciones (observación personal). Por lo cual, debe incluirse la variable tiempo (tanto a través del día como del año) en estudios relacionados con territorialidad y rango de hogar.

En cuanto al recurso que defienden los machos, es posible que en esta especie sea una combinación del sitio donde cantan (percha) y ovipositan, como sugiere Wells (1977a,b), y no solo donde depositan los renacuajos como parece estar demostrado en D. pumilio y sugerido para todas las especies del grupo histrionicus (Donnelly, 1989a,b). Este último recurso si puede estar afectando la abundancia, puesto que en sitios con muchas loterías habían muchos individuos, aunque éstas no necesariamente forman parte de los territorios de los machos. El sitio donde cantan es importante, porque dependiendo de su localización, presentaría una mejor difusión del canto en todas direcciones, y poder así competir mejor con los otros machos en encontrar hembras, y que puedan ser seleccionados como parejas, así como que se de una mejor espaciación de los machos. Además de que los machos rotan en el sitio donde cantan (Goodman, 1971).

El sitio donde se depositan los huevos en esta especie es cerca de donde canta el macho y el macho es el que dirige a la hembra a éste (Crump, 1972; Wells, 1977a,b; observación personal), además de que el macho no parece hacer una búsqueda de sitios potenciales sino que parece ir directo a éste (observación personal). También, como se ha encontrado en D. pumilio (Weygoldt, 1980, 1987), es posible que los machos de esta especie coman huevos fertilizados por otros machos, y que como se ha sugerido, sea el macho el encargado en el cuidado de los huevos (van Wijngaarden y Bolaños, 1991), por lo que la defensa del sitio de oviposición se justifica grandemente.

Conclusiones

- 1) Hembras y machos adultos de D. granuliferus son del mismo tamaño tanto en longitud hocico-ano como en peso.
- 2) La abundancia, de machos y hembras adultos, es estacional y mayor en la estación lluviosa.
- 3) La sobrevivencia y longevidad de los individuos es alta y la entrada de individuos nuevos baja.
- 4) La actividad de canto es estacional y mayor al inicio de la estación lluviosa.
- 5) Los machos varían su movilidad y sitio donde están de acuerdo a la hora del día y mes del año, con tendencias a tener menor movilidad y estar en sustratos más altos en los momentos de mayor actividad de canto.
- 6) Las hembras son más móviles que los machos y se encuentran en sustratos más bajos.

Literatura Citada

- Arak, A. 1983. Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. In: P. Bateson (Ed.). Mate choice. Cambridge University Press. Cambridge. pp 181-210.
- Brown, J.L. 1975. The evolution of behavior. W.W. Norton & Co. Inc. USA. 761 p.
- Bunnell, P. 1973. Vocalizations in the territorial behavior of the frog Dendrobates pumilio. Copeia 1973:277-284.
 - Crump, M.L. 1972. Territoriality and mating behavior in Dendrobates granuliferus (Anura: Dendrobatidae). Herpetologica 28:195-198.
 - Crump, M.L. 1983. Dendrobates granuliferus and Dendrobates pumilio. In: Janzen, D.H. (ed.) Costa Rican Natural History. p.396-398. Univ. Chicago Press. Chicago.
 - Donnelly, M.A. 1989a. Demographic effects of reproductive resource supplementation in a territorial frog, Dendrobates pumilio. Ecol. Monog. 59:207-221.
 - Donnelly, M.A. 1989b. Effects of reproductive resource supplementation on space-use patterns in Dendrobates pumilio. Oecologia 81:212-218.
 - Donnelly, M.A. 1989c. Reproductive phenology and age structure of Dendrobates pumilio in northeastern Costa Rica. J. Herpetol. 23:362-367.
 - Duellman, W.E. 1966. Aggressive behavior in dendrobatid frogs. Herpetologica 22:217-221.
- Duellman, W.E. & L. Trueb. 1986. Biology of Amphibians.

- McGraw-Hill Book Co. New York. 670 p.
- Gómez, L.D. 1986. Vegetación de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia. San José. Costa Rica. 327 p.
- Goodman, D.E. 1971. Territorial behavior in a neotropical frog. Dendrobates granuliferus. Copeia 1971:365-370.
- Herrera, W. 1985. Clima de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia. San José Costa Rica. 118 p.
- Jungfer, K. 1985. Beitrag zur Kenntnis von Dendrobates speciosus O. Schmidt 1857 (Salentia, Dendrobatidae). Salamandra 21:263-280.
- Kluge, A.G. 1981. The life history, social organization, and parental behavior of Hyla rosebergi Boulenger, a nest-building gladiator frog. Univ. Michigan Mus. Zool. Misc. Pub. 160:1-170.
- Leigh, E.G. Jr., A.S. Rand & D.M. Windsor. 1990. Ecología de un bosque tropical: Ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Smithsonian Institution. Editorial Presencia Ltda. Colombia. 546 p.
- Lieberman, S.S. 1986. Ecology of the leaf litter herpetofauna of a neotropical rain forest: La Selva, Costa Rica. Acta Zool. Mexicana 15:1-72.
- Limerick, S. 1980. Courtship behavior and oviposition of the poison-arrow frog Dendrobates pumilio. Herpetologica 36:69-71.
- McVey, M.E., R.G. Zahary, D. Perry & J. McDougal. 1981. Territoriality and homing behavior in the poison-dart

- frog Dendrobates pumilio. *Copeia* 1981:1-8.
- Myers, C.W. & J.W. Daly. 1983. Dart-poison frogs. *Sci. Am.* 248:120-133.
- Myers, C.W., J.W. Daly & V. Martínez. 1984. An arboreal poison frog (Dendrobates) from western Panama. *Am. Mus. Nov.* 2783:1-20.
- Savage, J.M. 1968. The dendrobatid frogs of Central America. *Copeia* 1968:745-776.
- Schiøtz, A. 1973. Evolution of anuran mating calls: Ecological aspects. In: J.L. Vial (Ed.) *Evolutionary biology of anurans*. University of Missouri Press. USA pp. 311-319.
- Scott, N.J. Jr. 1976. The abundance and diversity of the herpetofaunas of the tropical forest litter. *Biotropica* 8:41-58.
- Searcy, W.A. & M. Andersson. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:507-533.
- Shine, R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia* 1979:297-306.
- Silverstone, P.A. 1973. Observations on the behavior and ecology of a Colombian poison-arrow frog, the kokoé-pá (Dendrobates histrionicus Berthold). *Herpetologica* 29:295-301.
- Silverstone, P.A. 1975. A revision of the poison-arrow frogs of the genus Dendrobates Wagler. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Bull.* 21:1-51.
- Straughan, I.R. 1973. Evolution of anuran mating calls: Bioacoustical aspects. In: J.L. Vial (Ed.) *Evolutionary*

- biology of anurans. University of Missouri Press. USA. pp. 321-327.
- Summers. K. 1989. Sexual selection and intra-female competition in the green poison-dart frog. Dendrobates auratus. Anim. Behav. 37:797-805.
- Toft. C.A. 1980. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: A comparison of wetter and drier sites. Decologia 47:34-38.
- Toft. C.A., A.S. Rand & M. Clark. 1990 Dinámica de población y reclutamiento estacional en Bufo typhonius y Colostethus nubicola (Anura). In: Leigh. E.G. Jr., A.S Rand y D.M. Windsor. Ecología de un bosque tropical: Ciclos estacionales y cambios a largo plazo. Smithsonian Institution. Editorial Presencia Ltda. Colombia. pp. 461-468.
- Tosi. J.A. Jr. 1969. Mapa ecológico. República de Costa Rica: Según la clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge. San José. Centro Científico Tropical. Costa Rica.
- Villa. J. 1972. Anfibios de Nicaragua. Instituto Geográfico Nacional. Banco Central de Nicaragua. Managua. 217p.
- van Wijngaarden. R. & F. Bolaños. 1991. Reproductive behavior of Dendrobates granuliferus Taylor 1958. with description of the tadpole. J. Herpetol. (in press)
- Wells. K.D. 1977a. The social behaviour of anuran amphibians. Anim. Behav. 25:666-693.
- Wells. K.D. 1977b. The courtship of frogs. In: D.H. Taylor &

- S.I. Guttman (Eds.). The reproductive biology of amphibians. Plenum Press. pp. 233-262.
- Wells, K.D. 1978. Courtship and parental behavior in a Panamanian poison-arrow frog (Dendrobates auratus). Herpetologica 34:148-155.
- Wells, K.D. 1980a. Social behavior and communication of a dendrobatid frog (Colostethus trinitatis). Herpetologica 36:189-199.
- Wells, K.D. 1980b. Evidence for growth of tadpoles during parental transport in Colostethus inguinalis. J. Herpetol. 14:428-430.
- Wells, K.D. & T.L. Taigen. 1986. The effect of social interactions on calling energetics in the grey treefrog (Hyla versicolor). Behav. Ecol. Sociobiol. 19:9-18.
- Weygoldt, P. 1980. Complex brood care and reproductive behavior in captive poison-arrow frogs. Dendrobates pumilio. Behav. Ecol. Sociobiol. 7:329-332.
- Weygoldt, P. 1987. Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). Zeit. Zool. Syst. Evolut.-forsch. 25:51-67.
- Zimmermann, H. & E. Zimmermann. 1988. Etho-Taxonomie und zoogeografische Artengruppenbildung bei Pfeilgiftfröschen (Anura: Dendrobatidae). Salamandra 24:125-160.