

**UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**ASPECTOS DEMOGRÁFICOS Y REPRODUCTIVOS DE LA RANA
ARBORÍCOLA DE OJOS DORADOS, *AGALYCHNIS ANNAE* (ANURA:
HYLIDAE), EN UNA LAGUNA NATURAL EN SAN JOSÉ, 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 en Biología**

VIVIANA ARGUEDAS PORRAS

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2010

Dedicatoria

Dedico ésta tesis a mis padres, Sonia y Jorge, a mis hermanos Randall y Alejandro y a Marco D. Barquero por el apoyo brindado durante todos estos años de esfuerzo y estudio. También quiero dedicar ésta tesis a todos mis amigos, compañeros, investigadores y profesores que colaboraron conmigo de manera desinteresada a lo largo de esta investigación y sin los cuáles este proyecto no se hubiera realizado con éxito.

Agradecimientos

Deseo agradecerle al comité revisor de tesis integrado por el Dr. José Manuel Mora Benavides, el M.Sc. Federico Bolaños Vives y el Dr. Gerardo Ávalos Rodríguez por su paciencia, dedicación y colaboración en la realización y revisión de este proyecto. A la Fundación Pro Zoológicos (FUNDAZOO), en especial a la Lic. Yolanda Matamoros H. por permitirme realizar el presente estudio en las instalaciones del Zoológico Nacional Simón Bolívar y por todas las facilidades brindadas. Al personal administrativo del Zoológico Nacional Simón Bolívar, especialmente a José Hernández, Randall Arguedas y David Sánchez por el apoyo logístico. Al señor Juan Abel Miranda del Instituto Meteorológico Nacional por facilitarme los datos climáticos del sitio de estudio. A Eduardo Chacón por identificar las especies de plantas de la laguna y a José Sánchez por la elaboración del mapa de la laguna. A Jeffrey Sibaja por sus aportes en la parte estadística de la investigación. A Manuel Araica por facilitarme el transporte y a Luis E. Soley por la traducción de artículos en alemán a español. A Rusell Alpízar, Venetia Briggs, Iván Gómez-Mestre, Branko Hilje, Héctor Zumbado, Adrián García y Melissa Mardones por sus consejos y colaboración con información. A Ruth Salas y Alejandro Muñoz por su apoyo y ayuda desinteresada. Especialmente, deseo agradecerle a Marco D. Barquero por su colaboración en el trabajo de campo y por todo su apoyo a lo largo de la investigación, así como por la paciencia, consejos y aportes para por realizar y terminar este proyecto.

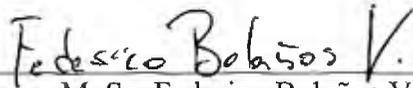
“Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae en Biología.”



Ph. D. Gustavo Gutiérrez Espeleta
**Representante de la Decana
Sistema de Estudios de Posgrado**



Ph. D. José Manuel Mora Benavides
Director de tesis



M. Sc. Federico Bolaños Vives

Asesor



Ph. D. Gerardo Ávalos Rodríguez

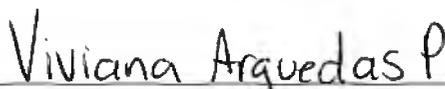
Asesor



D. Sc. Ramiro Barrantes Mesén

Director

Programa de Posgrado en Biología



Viviana Arguedas Porras

Candidata

ÍNDICE

Contenido	Página
Dedicatoria.....	ii
Agradecimientos.....	iii
Hoja de aprobación.....	iv
Índice.....	v
Resumen.....	vii
Lista de Cuadros.....	viii
Lista de Figuras.....	ix
Introducción.....	1
Materiales y Métodos.....	5
Sitio de estudio.....	5
Especie de estudio.....	6
Muestreo de individuos.....	7
Muestreo de nidadas.....	7
Cantos.....	8
Variables climáticas.....	8
Análisis estadístico.....	9
Estructura y tamaño de la población.....	9
Esfuerzo reproductivo y fenología.....	9
Uso del hábitat.....	10
Resultados.....	10
Estructura de la población.....	10
Tamaño de población y supervivencia de adultos.....	11
Esfuerzo reproductivo.....	12
Fenología y uso del hábitat.....	13
Discusión.....	15
Estructura de la población.....	15
Tamaño de población y supervivencia de adultos.....	17
Esfuerzo reproductivo.....	18

Fenología y uso del hábitat.....	21
Conclusiones.....	25
Bibliografía.....	27

RESUMEN

Para algunas especies de anuros tropicales, como la rana arborícola de ojos dorados (*Agalychnis annae*), es poca la información que existe acerca de los factores demográficos y reproductivos que influyen en su dinámica poblacional e historia de vida. Esta información es crucial para evaluar si las disminuciones de sus poblaciones se deben a causas naturales o antropogénicas y de esta manera ayudar en el manejo y la conservación de ésta especie y de sus poblaciones. El objetivo del trabajo es generar información sobre aspectos demográficos y reproductivos de *Agalychnis annae* en una laguna natural. El estudio se realizó durante 17 meses, desde agosto de 2007 a diciembre de 2008. Durante este período, se capturaron individuos adultos y juveniles y se registraron datos sobre su actividad reproductiva y uso del hábitat. En total se marcaron 76 individuos adultos y se realizaron 209 observaciones de individuos juveniles y 157 de individuos adultos. Se determinó que el tamaño de población y la probabilidad de supervivencia de *A. annae* varían considerablemente a lo largo del año y que la proporción de machos en la laguna es mayor a la de las hembras. Se identificaron tres períodos de fluctuación poblacional: uno reproductivo, uno de transición y uno no reproductivo. También se determinó que la reproducción de la especie no es continua y que el período reproductivo se da entre mayo y octubre, con picos en mayo y setiembre. Adicionalmente, se encontró que la presencia de individuos adultos y juveniles está influenciada por variables climáticas, principalmente por la temperatura y que estos difieren en el tipo de percha utilizada, pero no en la altura a la que perchán. Este trabajo es el primero en generar información sobre parámetros poblacionales de *A. annae*, además refuerza y aporta datos nuevos sobre la biología reproductiva y el uso del hábitat, de ésta especie que es endémica de Costa Rica.

LISTA DE CUADROS

Contenido	Página
Cuadro 1. Fluctuación de la población estimada de individuos adultos de <i>Agalychnis annae</i> en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica, entre agosto de 2007 y diciembre de 2008. Se incluyen los límites de confianza al 95%.....	34
Cuadro 2. Tipo de percha y sustrato utilizados por los individuos de <i>Agalychnis annae</i> , entre agosto de 2007 y diciembre de 2008, en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, según categorías de sexo/edad.....	36
Cuadro 3. Especies de plantas utilizadas como percha por los individuos de <i>Agalychnis annae</i> en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, según categorías de sexo/edad.....	37
Cuadro 4. Especies de plantas utilizadas por las hembras de <i>Agalychnis annae</i> para colocar las nidadas en la laguna del Zoológico Simón Bolívar.....	38

LISTA DE FIGURAS

Contenido	Página
Fig. 1. Mapa de la laguna natural del Zoológico Simón Bolívar donde se ubica la población de <i>Agalychnis annae</i> de este estudio.....	39
Fig. 2. Número de individuos adultos, según sexo, de <i>Agalychnis annae</i> marcados y recapturados desde agosto de 2007 a diciembre de 2008, en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.....	40
Fig. 3. Correlación del número de hembras y machos (A) y de individuos juveniles e individuos adultos (B) de <i>Agalychnis annae</i> en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.....	41
Fig. 4. Estimación mensual del tamaño poblacional promedio (A) y de la probabilidad de supervivencia (B) de los individuos adultos de <i>Agalychnis annae</i> desde agosto de 2007 a diciembre de 2008, en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica. Las barras corresponden al Error Estándar.....	42
Fig. 5. Número de machos adultos de <i>Agalychnis annae</i> observados en silencio, cantando y en amplexo, según la hora, desde agosto de 2007 a diciembre de 2008, en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.....	43
Fig. 6. Promedios de la duración (A) y la frecuencia (B) de los 32 cantos grabados de los machos adultos de <i>Agalychnis annae</i> , en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica. Las líneas en A corresponden al Error Estándar. Las grabaciones 11 y 29 corresponden a individuos que cantaron menos de tres veces.....	44
Fig. 7. Correlación entre el número de cantos ($n= 32$) y el tiempo que transcurre entre cantos realizados por los machos adultos de <i>Agalychnis annae</i> en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.....	45

Fig. 8. Número de nidadas de <i>Agalychnis annae</i> observadas por mes desde agosto de 2007 a diciembre de 2008 (incluye solo los meses en que se encontraron nidadas), en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.....	46
Fig. 9. Correlación entre el número de individuos adultos y el número de nidadas (n= 33) de <i>Agalychnis annae</i> encontrados por noche en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.....	47
Fig. 10. Correlación entre el número de individuos adultos (A-C) e individuos juveniles (D-F) de <i>Agalychnis annae</i> con tres variables climáticas en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.....	48
Fig. 11. Altura promedio a la que perchan los individuos de <i>Agalychnis annae</i> según categoría de sexo/edad, en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica. Las cajas corresponden a \pm Error Estándar y las líneas a \pm Desviación Estándar.....	49
Fig. 12. Fluctuación mensual del número de individuos adultos e individuos juveniles de <i>Agalychnis annae</i> en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.....	50

INTRODUCCIÓN

El entendimiento de los factores que influyen en los patrones de cambio de las poblaciones, así como de los parámetros que define aspectos del comportamiento, ecología y genética de las poblaciones animales, es de importancia crítica para varias áreas de la biología teórica y aplicada (Grafe *et al.* 2004, Davis & Verrell 2005). En general, para algunas especies de anuros tropicales, es poco el conocimiento que existe acerca de los factores demográficos y reproductivos que influyen su dinámica poblacional e historia de vida. Algunos de estos factores son la supervivencia estacional, el efecto de la depredación sobre el reclutamiento, el tamaño de la población, la proporción de sexos y el éxito reproductivo entre otros (Caldwell 1987, Berven 1990, Wood *et al.* 1998 Grafe *et al.* 2004, Davis & Verrell 2005).

Para organismos con ciclos de vida complejos como los anfibios, la regulación de las poblaciones puede ocurrir en cualquiera de los estados de su ciclo vital (huevos, renacuajos, individuos juveniles o individuos adultos). De esta forma, el conocimiento de los patrones demográficos que regulan sus poblaciones, así como los factores que afectan las fluctuaciones poblacionales, son esenciales para la identificación de las causas de la disminución mundial de las poblaciones de anfibios. Con el conocimiento de estos factores se podría evaluar si las fluctuaciones son naturales o si son ocasionadas por el impacto de ser humano y de esa manera establecer prioridades de manejo y conservación para las poblaciones de anfibios que han sufrido disminuciones (Wake 1991, Alford & Richards 1999, Houlahan *et al.* 2000, Reaser 2000, Grafe *et al.* 2004).

Al igual que los factores demográficos, la capacidad de reproducción y la consecuente producción de generaciones son características esenciales de toda población. En el caso

particular de los anfibios, las ideas concernientes a su reproducción se habían centrado en especies de zonas templadas, a pesar de que la mayor diversidad se encuentra en los bosques tropicales (Duellman & Trueb 1986, Donnelly & Guyer 1994). En las últimas décadas se han generado datos descriptivos sobre los patrones reproductivos y el uso del hábitat por anuros para algunas comunidades tropicales (Donnelly & Guyer 1994, Roberts 1994, Vaira 2001, Prado *et al.* 2005). Sin embargo, para gran parte de estas comunidades la información sobre la abundancia relativa de adultos y larvas, así como aspectos asociados a la reproducción, tales como la fenología y modos reproductivos, es escasa o inexistente (Duellman 1988, Gascon 1991, Donnelly 1999, Vaira 2001, Prado *et al.* 2005). Con respecto a la fenología, la actividad reproductiva de los anuros esta fuertemente influenciada por factores exógenos como la lluvia y la temperatura del aire (Beebee 1995, Oseen & Wassersug 2002). En las regiones templadas, la actividad reproductiva es dependiente de una combinación de lluvia y temperaturas cálidas (Salvador & Carrascal 1990, Ritke *et al.* 1992, Jakob *et al.* 2003). Los anuros de ambientes tropicales con una estacionalidad poco marcada tienen un alto número de especies que se reproducen a través de todo el año. En ambientes tropicales estacionales, la reproducción de la mayoría de especies está típicamente asociada con la estación lluviosa (Bertoluci & Rodrigues 2002).

En general, los anuros neotropicales presentan una amplia variedad de fenologías reproductivas, con especies que se reproducen todo el año, otras que lo hacen sólo durante la época lluviosa y algunas que se reproducen solo durante la época seca (Bertoluci & Rodrigues 2002, Watling & Donnelly 2002, Haddad & Prado 2005). Duellman (2001) sugirió que varias especies de hílidos de Mesoamérica se reproducen continuamente en sitios donde la cantidad de lluvia mensual es equitativa, por lo que la lluvia parece ser el

factor abiótico más importante que determina el tiempo de reproducción en los anuros tropicales (Donnelly & Guyer 1994, Watling & Donnelly 2002).

Con respecto a los modos reproductivos, estos son definidos por el lugar de reproducción, el sitio de oviposición, la morfología de la nidada, el sitio, la tasa y la duración del desarrollo larvario, el estadio y tamaño del renacuajo y la presencia de cuidado parental (Malone 2004, Haddad & Prado 2005). Diferentes combinaciones de estos factores hacen que los anuros, principalmente los tropicales, presenten una gran diversidad de modos reproductivos (Duellman & Trueb 1986). Dentro de este amplio espectro de modos reproductivos, los hílidos que depositan sus huevos sobre la vegetación (filomedusinos) han recibido gran atención (Pyburn 1970, Scott & Starrett 1974, Marquis *et al.* 1986, Donnelly & Guyer 1994, Roberts 1995, Leary & Packer 1998, Haddad & Sawaya 2000, Vaira 2001, Block *et al.* 2003, McCranie *et al.* 2003). Para algunos de éstos hílidos se han determinado varios aspectos de su biología reproductiva tales como el número de huevos por nidada, el tiempo de eclosión, el lugar de oviposición, el comportamiento de cortejo, las interacciones macho-macho, la selección de machos por las hembras, la estructura y ubicación de los coros, la duración del amplexo y el número de nidadas que una hembra puede poner por noche, entre otros (Proy 1992, Roberts 1994, Bastos & Haddad 1996, Haddad & Sawaya 2000, Duellman 2001, Vaira 2001, Savage 2002, McCranie *et al.* 2003). Sin embargo, para otros hílidos como la rana arborícola de ojos dorados (*Agalychnis annae*) la información es dispersa y sólo se conocen algunas facetas de su reproducción, tales como el número de huevos por nidada, los sitios de oviposición y el tiempo de eclosión (Duellman 2001, Savage 2002). Otros aspectos, tales como la duración de la metamorfosis, provienen de estudios realizados bajo condiciones de

laboratorio, por lo que se desconoce si los patrones observados difieren bajo condiciones naturales (Duellman 2001, Savage 2002).

Agalychnis annae es una especie endémica de Costa Rica, cuyas poblaciones han ido desapareciendo de varios de los lugares de su ámbito de distribución histórico donde antes eran comunes, tales como Monteverde y Tapantí (Savage 2002, Hoffmann 2005). Al igual que otras especies de ranas de tierras altas en Costa Rica, esta especie ha perdido varios de sus sitios naturales de reproducción y ha sufrido disminuciones en sus poblaciones durante las dos últimas décadas (Young *et al.* 2001, Pounds & Puschendorf 2004, Hoffmann 2005). Sin embargo, ésta especie todavía puede ser encontrada en algunos sitios del Valle Central, incluidos algunos sitios altamente alterados donde aún permanecen algunas poblaciones remanentes aisladas y con tamaños reducidos (Savage 2002, AmphibiaWeb 2009).

A pesar de que no existe un estudio formal que determine las causas que han provocado la disminución de *A. annae*, los posibles factores de las disminuciones de ésta y otras especies de anuros han sido documentados (Blaustein & Wake 1995, Lips 1998, 1999, Kiesecker *et al.* 2001, Young *et al.* 2001, Pounds *et al.* 2006, AmphibiaWeb 2009). Empero, el conocimiento de las posibles causas o factores de estas disminuciones no es suficiente y se hace necesario tener mayor información sobre la demografía y biología reproductiva de las especies, para identificar los factores naturales y antropogénicos que hacen vulnerables a las especies y así poder ayudar en el manejo y conservación de estas especies y de sus poblaciones remanentes (Caldwell 1987, Vaira 2001, Davis & Verrell 2005).

Los objetivos de esta investigación son estimar el tamaño de población, la probabilidad de supervivencia y la proporción operacional de sexos de los individuos adultos de *A.*

annae en la laguna natural del Zoológico Nacional Simón Bolívar. Específicamente, se pretende determinar las fluctuaciones de la población de los individuos adultos a través del tiempo y su relación con algunas variables climáticas. Adicionalmente, se pretende examinar algunos aspectos acerca de la reproducción y el uso del hábitat de la especie, al analizar factores como el esfuerzo reproductivo y la preferencia de sustratos y ubicación y tipos de perchas utilizadas para realizar sus actividades reproductivas. Con lo anterior se pretende generar información sobre aspectos demográficos y reproductivos de *A. annae*, poco estudiados o desconocidos hasta el momento y que en un futuro pueden contribuir a establecer planes de manejo e implementar estrategias de conservación para la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio: El estudio consistió de 53 muestreos, realizados cada una o dos semanas, entre agosto de 2007 y diciembre de 2008, desde las 18h hasta las 23h. Se trabajó con una población de *A. annae* ubicada en la laguna natural del Zoológico Nacional Simón Bolívar, en Barrio Amón, San José (9°56'18.58" N 84°04'23.06" W). Esta zona presenta un régimen climático con una época seca de diciembre a marzo y una época lluviosa de mayo a octubre, los meses de abril y noviembre son de transición. La temperatura anual promedio reportada para la zona fue de 21.2°C, mientras que la precipitación anual fue de 1,730mm.

La laguna tiene un área de aproximadamente 1,305m² y una profundidad máxima de 2.5m. La vegetación presente alrededor de la laguna está compuesta principalmente por plantas herbáceas como *Cyperus involucratus* (Cyperaceae), *Coix lacryma-jobi* (Poaceae),

Rhipidocladum racemiflorum (Poaceae), *Calathea lutea* (Marantaceae) y *Molinieria capitulata* (Amaryllidaceae). Además se encuentran algunas especies de árboles y palmas como *Eupatorium* sp. (Asteraceae), *Schinus terebinthifolia* (Anacardiaceae) y *Chamadorea costaricana* (Arecaceae) (Fig. 1). Dentro de la fauna que se encuentra en la laguna están tres especies de peces (*Poecilia reticulata*, *Poecilia gillii* y *Xhiphophorus hellerii*), tres especies de tortugas (*Kinosternon scorpioides*, *Rhinoclemmys pulcherrima* y *Trachemys scripta*), caimán (*Caiman crocodylus*), pato real (*Cairina moschata*) y algunos artrópodos como arañas, libélulas y cucarachas entre otros. De las especies de fauna mencionadas anteriormente, sólo los artrópodos y las dos especies de *Poecilia* son nativas de la laguna.

Especie de estudio: En Costa Rica existen cuatro de las cinco especies del género *Agalychnis* (Hylidae) incluida *A. annae* (Savage 2002, Faivovich *et al.* 2005, Frost 2009). Esta especie es arborícola y de hábitos nocturnos. Se caracteriza por tener los costados de color azul uniforme y los ojos de color anaranjado amarillento con la pupila vertical. Los machos adultos alcanzan una longitud hocico-ano de 57 a 74mm y las hembras adultas de 67 a 84mm. La larva mide en promedio 33mm de longitud en la etapa 31 del desarrollo, tiene la boca dirigida anteroventralmente, el iris es amarillo y el cuerpo es café grisáceo por arriba, gris azulado en los costados y azul plateado por debajo (Savage 2002).

Agalychnis annae es endémica de Costa Rica, en donde se encuentra entre los 780 y 1,650 m.s.n.m., principalmente en los bosques premontanos húmedos y lluviosos. Sin embargo, también se puede observar en sitios alterados, como lotes baldíos y jardines dentro de las áreas urbanas del Valle Central. Los machos cantan todo el año en el bosque lluvioso, pero en los bosques estacionales lo hacen sólo durante la época de lluvia. El canto

consiste en una sola nota de “wor-or-op” repetida en intervalos de 40s a varios minutos (Savage 2002). El amplexo ocurre entre los 3 y 10m sobre el suelo y los huevos son puestos sobre la vegetación, especialmente sobre las hojas, hasta los 3m de altura (Savage 2002). Los huevos generalmente son verdes, aunque el color puede variar y presentar tonos amarillentos. El tamaño promedio de los huevos es de 4mm de diámetro y hay entre 45 y 126 por nidada, los cuales eclosionan cinco o siete días después de la puesta. Los renacuajos criados en laboratorio se convierten en metamorfos después de 247 días, con tamaños entre los 20 y 23mm (Proy 1993, Savage 2002).

Muestreo de individuos: Durante cada muestreo se recorrieron los bordes de la laguna caminando o en bote y cada individuo observado se capturó, se colocó en una bolsa y se llevó al laboratorio para marcarlo (excepto cuando eran individuos juveniles). La marca consistió en una placa alfanumérica de 1.5 x 3.5mm (Northwest Marine Technology). A cada individuo capturado se le registró el número de placa alfanumérica, la categoría de sexo/edad (macho adulto, hembra adulta y juvenil) y la longitud hocico-ano (LHA), la cual se midió con una regla plástica transparente de 15cm (\pm 0.5mm). Además, se registraron los siguientes datos de percha en la que se encontró cada individuo: el tipo (tallo, hoja o rama), la ubicación (sobre agua o tierra) y la altura, la cual se midió con una cinta métrica de 2m. También se registró la actividad que estaba realizando cada individuo al momento de ser observado (cantando, en amplexo o en silencio).

Muestreo de nidadas: Durante cada muestreo se cuantificaron las nidadas encontradas, las cuales fueron señaladas con cinta topográfica para su posterior ubicación e

identificación. Para cada nidada se tomaron los siguientes datos: el lugar donde fue colocada (tallo, hoja y rama), la ubicación (sobre agua o tierra) y la altura del sitio de oviposición, el cual se midió con una cinta métrica de 2m. Además, mediante observaciones directas se determinó la presencia de depredación en la nidada y la etapa de desarrollo de los huevos. La clasificación de la etapa de desarrollo de los huevos se hizo basándose en la clasificación de Gosner (1960) y de esa manera se establecieron tres categorías: inicial (etapa 1 a 14), intermedia (etapa 15 a 19) y avanzada (etapas 22 hasta eclosionar).

Cantos: Durante 12 de los 53 muestreos, de junio a noviembre de 2008, se tuvo acceso a un equipo de grabación, por lo que se realizaron grabaciones de los cantos de machos adultos. Los cantos fueron registrados con una grabadora Olympus DS-4000 por períodos de 5min, ya que los machos de *A. annae* pueden emitir varios cantos en períodos cortos (Heyer 1994, Savage 2002). Los oscilogramas de los cantos fueron obtenidos con el programa Raven Pro. Los datos incluyeron el número de cantos de cada individuo, la duración de cada canto y el tiempo transcurrido entre un canto y otro.

Variables climáticas: Las variables climáticas se obtuvieron de la estación meteorológica de Barrio Aranjuez, del Instituto Meteorológico Nacional, la cual se ubica aproximadamente a 1km de distancia del área de estudio. Las variables utilizadas fueron precipitación diaria, humedad relativa diaria y temperatura promedio diaria.

Análisis estadístico:

Estructura y tamaño de la población: Con respecto a la estructura de la población, se calculó la proporción de sexos dividiendo el número total de machos entre el número total de hembras observadas durante todo el estudio. Adicionalmente se calculó la proporción operacional de sexos definido como el número de machos reproduciéndose dividido entre el número de hembras reproduciéndose (Vaira 2001, Briggs 2007). Además, se utilizaron pruebas de correlación de Pearson para determinar si la presencia de machos se encontraba correlacionada con la presencia de hembras y si la presencia de individuos adultos estaba correlacionada con la presencia de individuos juveniles. Para estimar el tamaño de población y la probabilidad de supervivencia de los individuos adultos se utilizó el modelo A de Jolly-Seber (Krebs 1999) calculado mediante el programa JOLLY (Pollock *et al.* 1990). Posteriormente, se obtuvo el promedio mensual del tamaño poblacional y de la probabilidad de supervivencia.

Esfuerzo reproductivo y fenología: Para analizar el esfuerzo reproductivo de los machos adultos, se realizaron pruebas de Chi cuadrado (χ^2) para determinar si estos se encontraban diferencialmente según su actividad y la hora a la cual fueron observados. Con respecto a las parejas que se encontraron en amplexo, se usó una correlación de Pearson para determinar si la LHA de machos y hembras estaba correlacionada. Además, se realizaron correlaciones de Pearson para determinar si existía una asociación entre las variables de los cantos y para determinar si el número de nidadas se relacionaba con el número de adultos. El análisis de los patrones fenológicos se realizó mediante un Análisis de Correlación Canónica, en el cual se determinó si había una relación entre las variables climáticas y la presencia de individuos adultos e individuos juveniles.

Uso del hábitat: Se comparó el uso del hábitat (tipo y ubicación de la percha) entre las categorías de sexo/edad mediante pruebas de Chi cuadrado (χ^2). Mientras que para comparar la altura a la cual perchaban los machos, las hembras y los individuos juveniles, se realizó un Análisis de Varianza (ANDEVA). También se determinó, mediante pruebas de Chi cuadrado (χ^2) y pruebas *G* la preferencia de las hembras por el tipo y ubicación de percha en la que se localizaban sus nidadas.

Por último, se analizó la normalidad de las variables utilizadas en todas las pruebas paramétricas mediante pruebas de Shapiro-Wilk y Jarque-Bera. Las variables que no seguían una distribución normal se transformaron con logaritmo en base 10. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando los programas PAST (Hammer *et al.* 2001) y SYSTAT 11.

RESULTADOS

Estructura de la población: Durante el período de estudio se registraron 366 individuos, de los cuales 209 (57.1%) eran individuos juveniles, 143 (39.1%) eran machos adultos y 14 (3.8%) eran hembras adultas. De 63 machos adultos marcados, 31 se capturaron solamente una vez y 32 se capturaron dos o más veces (tasa de recaptura = 51%; Fig. 2); mientras que de 13 hembras adultas marcadas, solamente se recapturó una (tasa de recaptura = 8%; Fig. 2). En total se marcaron 76 individuos adultos, de los cuales se recapturaron 33 (tasa de recaptura = 43%).

La proporción de sexos (machos:hembras) obtenida durante el estudio fue de 4.85:1, mientras que la estimación de la proporción operacional de sexos varió entre uno y seis con

un promedio de 3.79 (EE= 0.57) machos por cada hembra cuando tanto machos como hembras estuvieron presentes en la laguna. También se determinó que la abundancia de machos adultos aumentó cuando había más hembras en la laguna ($r= 0.66$, $p< 0.001$, $n= 33$; Fig. 3A). De igual manera, se observó una mayor abundancia de individuos juveniles cuando los individuos adultos no estaban presentes en la laguna ($r= -0.55$, $p< 0.001$, $n= 53$; Fig. 3B).

Tamaño de población y supervivencia de adultos: El tamaño estimado de la población de individuos adultos de *A. annae* varió considerablemente durante el período de estudio (Cuadro 1). Los tamaños de población más altos se registraron de agosto a octubre de 2007 y de mayo a octubre de 2008 (Cuadro 1). Para ambos años se dio una disminución en el tamaño de la población a partir de noviembre y durante el período de diciembre de 2007 a abril de 2008 la población se mantuvo constante con los tamaños de población más bajos durante todo el período de estudio (Cuadro 1).

Para el período comprendido entre agosto y noviembre de 2007, el tamaño promedio de la población fluctuó entre 11 (EE= 4) y 103 individuos. Los meses de agosto y noviembre presentaron respectivamente el mayor y menor tamaño poblacional (Fig. 4A), mientras que para el período comprendido entre mayo y noviembre del 2008, la población fluctuó entre 9 (EE= 5.29) y 144 (EE= 31.35) individuos. Noviembre fue el mes que presentó una menor población y setiembre el que presentó una mayor población (Fig. 4A). La probabilidad de supervivencia no fue constante y fluctuó a lo largo del período de estudio. Las probabilidades de supervivencia más altas se determinaron durante los meses de enero,

febrero, abril y agosto de 2008 (Fig. 4B), mientras que setiembre y diciembre de 2008 presentaron las probabilidades de supervivencia más bajas (Fig. 4B).

Esfuerzo reproductivo: Se realizaron 143 observaciones de machos adultos, los cuales se detectaron realizando distintas actividades según la hora ($\chi^2 = 12.79$, $gl = 4$, $p = 0.012$, Fig. 5). La cantidad de machos adultos cantando (73) fue mayor entre las 18h y 19h que posterior a esta hora ($\chi^2 = 15.15$, $gl = 2$, $p < 0.001$; Fig. 5), en tanto que los machos adultos en silencio (63) fueron observados indistintamente de la hora ($\chi^2 = 4.57$, $gl = 2$, $p = 0.102$; Fig. 5).

Se realizaron 32 grabaciones correspondientes a 22 machos adultos (con un tamaño estándar de 58-67mm), de los cuales 15 individuos fueron grabados una sola vez y siete fueron grabados de dos a cuatro veces. En promedio, el canto de los machos tuvo una duración de 243ms (EE= 7), aunque se observó alta variabilidad entre los cantos de los individuos grabados (Fig. 6A). Asimismo, al tomar en cuenta las grabaciones de individuos que cantaron tres o más veces durante los 5min de registro (30 grabaciones), se obtuvo que en promedio los individuos cantaban cada 46s (EE= 5; Fig. 6B). Además, se encontró una relación negativa entre el número de cantos que realiza un individuo y el tiempo que transcurre entre cada canto ($r = -0.94$, $p < 0.001$, $n = 32$; Fig. 7).

Se observaron siete parejas en amplexo, las cuales estaban ubicadas entre 24 y 125cm de altura en diferentes tipos de vegetación sobre el agua. Estos individuos en amplexo se encontraron entre las 19h y 21h (Fig. 5) y no se encontró una relación entre el tamaño (LHA) de machos y hembras ($r = 0.26$, $p = 0.573$, $n = 7$). Además, cinco de los machos en amplexo resultaron ser individuos que se capturaron dos o más veces mientras realizaban

otras actividades; en tanto que solamente una de las hembras en amplexo se recapturó posteriormente.

Se localizaron 65 nidadas, de las cuales siete se observaron entre agosto y octubre de 2007 y 58 entre mayo y setiembre de 2008 (Fig. 8). Durante el período de estudio del 2008 la cantidad más baja de nidadas se registró en julio (7), mientras que la mayor cantidad (17) se localizó en mayo (Fig. 8). Además, se encontró una relación positiva entre el número de nidadas y el número de adultos ($r= 0.47$, $p= 0.006$, $n= 33$; Fig. 9). Del total de nidadas observadas, 29 se encontraban en un estado avanzado de desarrollo, 20 en un estado intermedio y 16 en estado inicial. Aunque no se pudo calcular el tiempo promedio que tarda en eclosionar los huevos de una nidada debido a que no se realizaron muestreos diarios, sí se determinó que seis nidadas pasaron de un estado inicial a uno avanzado en ocho o nueve días después de la primera vez que fueron observadas, mientras que siete nidadas pasaron de un estado intermedio a uno avanzado en siete o nueve días después. Además, 10 nidadas que se observaron en estado inicial o intermedio no fueron encontradas en muestreos posteriores.

Fenología y uso del hábitat: Según la correlación canónica entre las variables climáticas con la presencia de individuos de *A. annae*, tanto la presencia de individuos adultos como de individuos juveniles estuvieron altamente asociadas con la temperatura, la humedad y la precipitación promedio del día de muestreo en ese orden de contribución ($F_{6,90}= 6.76$, $p< 0.001$, $n= 50$, $r^2= 0.53$). La temperatura fue la variable climática que ejerció un mayor efecto en la presencia de los individuos adultos ($t= 5.21$, $p< 0.001$, $n= 50$; Fig. 10A), seguida de la humedad ($t=2.68$, $p= 0.010$, $n= 50$; Fig. 10B) y por último de la

precipitación, la cual tuvo una influencia menor en la presencia de los individuos adultos en la laguna ($t = -0.65$, $p = 0.522$, $n = 50$; Fig. 10C). De igual manera, la temperatura fue el factor que más influyó en la presencia de los individuos juveniles en la laguna ($t = -3.63$, $p < 0.001$, $n = 50$; Fig. 10D), seguida de la humedad ($t = -2.42$, $p = 0.019$, $n = 50$; Fig. 10E) y por último de la precipitación ($t = 0.080$, $p = 0.94$, $n = 50$; Fig. 10F), con la diferencia de que los individuos adultos se relacionaron positivamente con las variables climáticas, mientras que los individuos juveniles lo hicieron de forma negativa.

Los individuos fueron localizados diferencialmente sobre los distintos tipos de percha según la categoría de sexo/edad, observándose una mayor cantidad de hembras adultas y juveniles sobre hojas y más machos adultos sobre tallos ($\chi^2 = 64.54$, $gl = 4$, $p < 0.001$, Cuadro 2). No se encontraron diferencias en la ubicación sobre el sustrato de los individuos de cada categoría de sexo/edad, ya que todos los individuos se localizaron principalmente sobre el agua ($\chi^2 = 4.78$, $gl = 2$, $p = 0.092$, Cuadro 2). Tampoco se encontraron diferencias en la altura a la cual perchaban los machos, las hembras y los individuos juveniles ($F_{2,363} = 1.34$, $p = 0.262$, Fig. 11).

Se identificaron siete especies de plantas que las ranas de ojos dorados estaban utilizando para perchar, de las cuales *Cyperus involucratus*, *Rhipidocladum racemiflorum* y *Coix lacryma-jobi* fueron las que ocuparon un mayor porcentaje de cobertura (Cuadro 3). Además, algunos individuos se observaron sobre perchas no identificadas taxonómicamente, tales como bejucos, enredaderas, ramas secas, troncos caídos y un árbol de la familia Asteraceae (Cuadro 3). En general, se encontró una mayor cantidad tanto de individuos juveniles ($\chi^2 = 528.49$, $gl = 7$, $p < 0.001$) como de individuos adultos ($\chi^2 = 43.20$, $gl = 7$, $p < 0.001$) sobre dos hierbas (*Cyperus involucratus* y *Coix lacryma-jobi*) (Cuadro 3).

Las nidadas de la rana arborícola de ojos dorados fueron encontradas sobre siete especies de plantas (Cuadro 4). No obstante, la mayoría de las nidadas se localizaron sobre lágrimas de San Pedro (*Coix lacryma-jobi*) y sobre un bambú (*Rhipidocladum racemiflorum*) ($G= 68.77$, $gl= 7$, $p< 0.001$, Cuadro 4). Asimismo, las nidadas se encontraron casi exclusivamente sobre hojas y solamente en ocho casos se encontraron sobre tallos ($\chi^2= 36.94$, $gl= 1$, $p< 0.001$). Las nidadas encontradas sobre hojas se localizaron principalmente en el haz de éstas ($\chi^2= 16.86$, $gl= 1$, $p< 0.001$, Cuadro 4). Todas las nidadas se encontraron sobre el agua, excepto una que estaba sobre la tierra. La altura promedio en la que se localizaron dichas nidadas fue de 98.35cm (EE= 4.5).

DISCUSIÓN

Estructura de la población: En las poblaciones de anuros tropicales donde el período de vida de los adultos es corto y la reproducción se da durante todo el año o bien durante una época del mismo, el porcentaje de individuos juveniles tiende a ser mayor que el porcentaje de individuos adultos (Duellman & Trueb 1986). Esta misma tendencia se observó en la población estudiada de *A. annae*. A pesar de no haber evaluado las tasas de supervivencia larval y de los individuos juveniles, el alto porcentaje de éstos últimos podría sugerir que antes y durante el período de estudio la reproducción de la especie fue exitosa y que el reclutamiento de individuos juveniles fue alto (Grafe *et al.* 2004, Davis & Verrell 2005). Esto se asocia con la probabilidad de supervivencia de los renacuajos, ya que el reclutamiento depende de la tasa de mortalidad de larvas y ésta, a su vez, está asociada con factores tales como la densidad de depredadores, la desecación del cuerpo de agua, la

disponibilidad de alimento y las variaciones climáticas (Crump 1989, Semlitsch 1993, Linsenmair 1997, Murphy 2003).

Por otra parte, la tasa de recaptura de los machos fue mayor que la de las hembras, lo cual se puede deber a una mayor exposición de los machos en la laguna. En algunas especies, los machos tienen la oportunidad de reproducirse cada noche y al salir a cantar aumentan su probabilidad de reproducción (Kluge 1981, Perrill 1984, Ritke & Semlitsch 1991, Bastos & Haddad 1996, Anholt *et al.* 2003). Otro factor que pudo influir en una mayor tasa de recaptura de los machos es que durante el período de estudio la cantidad de hembras fue considerablemente menor que la de machos. Por lo tanto, la probabilidad de capturar una hembra más de una vez resultó baja.

La proporción de sexos estuvo sesgada hacia los machos, encontrando una proporción de casi cinco machos por cada hembra. De igual manera, la proporción operacional de sexos estuvo sesgada hacia los machos, en promedio se encontraron 3.8 veces más machos que hembras en la laguna durante las noches en que se encontraban individuos de ambos sexos. Esta estimación es cercana a las reportadas para *Agalychnis callidryas* (3.4:1) y *A. moreletii* (4.5:1) (Briggs 2007). Estas dos especies, junto con *A. annae*, forman un clado, ya que comparten características de su historia de vida (Gómez-Mestre *et al.* 2008). La proporción de sexos reportada en este estudio podría ser otro carácter que confirma esta relación. Asimismo, a pesar de que en este estudio se encontró poca evidencia de competencia intrasexual, el sesgo de la proporción hacia los machos podría producir una competencia macho-macho más intensa por las hembras, en especial si la densidad de la población fuera alta (Kvarnemo & Ahnesjö 1996, Briggs 2007). En otras poblaciones de

esta especie, en las cuales se han observado altas aglomeraciones de individuos, se ha mencionado que los machos compiten intensamente por las hembras (Kubicki 2004).

Tamaño de población y supervivencia de adultos: Al no existir estudios previos sobre el tamaño poblacional de *A. annae* ni de las otras especies del género, hacer comparaciones o afirmar que el tamaño de la población estudiada es alto o bajo se hace difícil. No obstante, al analizar la estimación del tamaño poblacional de *A. annae* en la laguna, se logró determinar que existen tres períodos de fluctuación poblacional (Fig. 4A). a) Un período reproductivo, en el que el número de individuos adultos es alto (entre mayo y octubre). b) Un período de transición, en el cual el tamaño de la población de individuos adultos comienza a disminuir (noviembre). c) Un período no reproductivo, en el que el número de individuos adultos activos en la laguna es mínimo (entre diciembre y abril).

Numerosos estudios han demostrado que el inicio y la duración de la época reproductiva de un alto número de anuros están fuertemente influenciados por la precipitación (Kluge 1981, Lamotte 1983, Aichinger 1987, Rodriguez & Cadle 1990, Gascon 1991, Galatti 1992, Donnelly & Guyer 1994). Este patrón también lo presenta *A. annae*, ya que su actividad reproductiva ocurre durante la época lluviosa, época en la que se registraron los mayores tamaños de población (Fig. 4A). Lo anterior se puede deber a que durante el período reproductivo la exposición de los individuos adultos en la laguna aumenta. Otro factor que pudo influir en un mayor tamaño poblacional es el reclutamiento de individuos juveniles provenientes de períodos anteriores de reproducción, ya que en algunos anuros tropicales y subtropicales la madurez sexual se alcanza en períodos de aproximadamente un año, principalmente en los machos (Kluge 1981, Richter & Seigel

2002, Grafe *et al.* 2004). Finalmente, la inmigración de individuos de otras poblaciones juega un papel importante en el tamaño de una población (Ovaska 1991, Grafe *et al.* 2004, Chelgren *et al.* 2008). Sin embargo, en este caso es poco probable que el tamaño de ésta población se vea afectado por este factor debido a que no hay sitios reproductivos cercanos.

A diferencia del tamaño de población estimado, la probabilidad de supervivencia más alta se determinó durante la época seca (Fig. 4B). Esto se puede deber a que en esta época los individuos adultos no se están reproduciendo y de esta manera están menos expuestos a depredadores, lo cual aumentaría la probabilidad de supervivencia en este período (Berven 1990). Adicionalmente, debido a que en los análisis de marca-recaptura la emigración permanente de individuos es tratada como muerte de los mismos, es importante tomar en cuenta la emigración como una causa que afecta la probabilidad de supervivencia (Schmidt *et al.* 2002).

Esfuerzo reproductivo: Hoffmann (2005) observó que los machos de *A. annae* cantan más intensamente durante el crepúsculo y en las primeras horas de la noche. Esto concuerda con lo encontrado en este estudio, ya que los primeros machos cantando se escucharon antes del crepúsculo proviniendo del dosel y posteriormente se observó un mayor número de machos cantando entre las 18h y 20h (Fig. 5). Este patrón de actividad también se ha observado en *A. callidryas* (Pyburn 1970) y *A. moreletii* (Briggs 2007), pero no en *A. saltator* (Roberts 1994) ni en *A. spurrelli* (Scott & Starrett 1974). La alta proporción de machos cantando en las primeras horas de la noche puede estar asociada con la competencia para acceder a mejores sitios de canto. Para varias especies de ranas se ha observado que, al obtener un sitio adecuado para cantar, los machos aumentan la distancia a

la cual sus cantos pueden ser transmitidos y escuchados por las hembras, lo cual incrementa sus posibilidades de reproducción (Bastos & Haddad 1996). Durante el canto, los machos de *A. annae* parecen estimularse con los cantos de otros individuos. Aunque no se detectó sincronización en el patrón de cantos, se observó que los individuos formaban coros de corta duración (2-5min). La formación de comunidades organizadas de cantos (coros) dentro del género *Agalychnis* se ha descrito en detalle solo para *A. callidryas* (Pyburn 1970), aunque Briggs (2007) menciona que *A. moreletii* también forma coros. Por lo tanto, estas tres especies comparten la característica de que los machos se congregan para la formación de coros.

Con respecto a los cantos registrados, los promedios obtenidos de las características medidas concuerdan con lo informado por Savage (2002). No obstante, los valores mínimos registrados sí difirieron en cierta medida. Por ejemplo, el canto más corto registrado en este estudio fue de 75ms (Fig. 6A), mientras que Savage (2002) informó un valor mínimo de 160ms. También, el tiempo promedio más corto obtenido entre los cantos de un individuo fue de 13s (Fig. 6B), mientras que Savage (2002) informó un valor mínimo de 40s. Estas diferencias muestran que existe variación entre poblaciones, las cuales muestran a su vez diferencias en las presiones selectivas a las que están expuestas y que varían espacialmente. Por ejemplo, aunque en esta población solamente se detectaron cantos de una sola nota, se observaron individuos de otras poblaciones realizando cantos de dos notas (obs. pers.), con la segunda nota similar al canto agresivo reportado para *A. callidryas* y *A. moreletii* (Pyburn 1970, Lee 1996, Duellman 2001).

En cuanto a las parejas en amplexo, aunque se obtuvieron pocos datos, es posible mencionar algunos aspectos relevantes y que merecen atención. Por ejemplo, estas parejas

se encontraron a una altura promedio menor (80cm) a la comunicada por Savage (2002), quien menciona que el amplexo ocurre entre 3 y 10m. Todas las parejas fueron vistas en las primeras horas de muestreo, un poco después del pico de canto de los machos. El haber observado pocas parejas en amplexo se puede deber a dos razones: (1) que el amplexo ocurre en horas de la madrugada (Proy 1993) o durante las primeras horas de la mañana (Kubicki 2004) y (2) que el inicio del amplexo se da a alturas mayores a los 3m, lo cual dificulta su visibilidad (Proy 1993, Savage 2002). Además, el no haber encontrado una relación entre los tamaños de los machos y las hembras en amplexo podría indicar que éstas últimas no presentan una preferencia por el tamaño para escoger a los machos.

En general, para las especies del género *Agalychnis*, la duración del período reproductivo está determinado por el inicio y fin de la época lluviosa (Pyburn 1970, Roberts 1994, Lee 1996, Savage 2002). Para especies como *A. callidryas* se ha determinado que la actividad reproductiva suele ser más intensa durante ciertos meses (junio y octubre) de su época reproductiva, la cual se extiende de junio a noviembre (Roberts 1994, Savage 2002). En el caso de *A. annae*, cuya época reproductiva es de mayo a noviembre (Savage 2002), se puede decir que existe un pico reproductivo en mayo y otro en setiembre, pues fue durante estos meses cuando se registró el mayor número de nidadas (Fig. 8). Asimismo, la actividad reproductiva comienza a disminuir en octubre, pues no se registraron nidadas después de este período (Fig. 8). Finalmente, el haber detectado una menor cantidad de nidadas durante el 2007 no es indicativo de que en este año la actividad reproductiva fuera menor, pues durante ese año no se realizaron muestreos en los primeros siete meses..

Aunque no se pudo calcular el tiempo promedio que tarda en eclosionar una nidada debido a que no se realizaron muestreos diarios, los resultados sugieren que el tiempo de

eclosión de una nidada podría ser de hasta 10 días. Esto difiere con lo reportado por Savage (2002) y Kubicki (2004) quienes mencionan que el tiempo de eclosión es de entre cinco y siete días, pero sí concuerda con lo reportado por Hoffmann (2005) quien reporta que las nidadas eclosionan entre 10 y 15 días después de la puesta. Es conocido que los embriones de las especies de *Agalychnis* pueden eclosionar prematuramente para escapar a depredadores (Warkentin 1995, Gómez-Mestre *et al.* 2008) y a hongos patógenos, entre otros (Warkentin *et al.* 2001). En el caso de esta población y la estudiada por Hoffmann (2005) la ausencia de depredadores de nidadas estaría prolongando el tiempo de eclosión. Cabe destacar que a pesar de que la laguna de estudio es natural, guarda ciertas similitudes con el sitio de estudio utilizado por Hoffmann (2005) ya que en ambos casos las lagunas o estanques están rodeados de ambientes urbanos. Por otro lado, los datos de Savage (2002) y Kubicki (2004) podrían provenir de observaciones realizadas en ambientes más naturales y prístinos, donde eventualmente las nidadas podrían estar más expuestas a depredadores y eso podría acelerar el tiempo de eclosión.

Fenología y uso del hábitat: La relación que existe entre las variables climáticas y la fenología reproductiva es bien conocida para algunas especies de ranas (Gascon 1991, Donnelly & Guyer 1994, Duellman 2001). En la mayoría de especies tropicales, la precipitación es la variable que más se asocia con la actividad reproductiva de los organismos; mientras que en las especies de zonas templadas, tanto la temperatura como la precipitación ejercen un efecto importante en la reproducción (Sinsch 1988, Salvador & Carrascal 1990, Galatti 1992, Donnelly & Guyer 1994, Bertoluci & Rodrigues 2002). En este estudio se encontró que la acción conjunta de tres variables climáticas es determinante

en la abundancia y la actividad reproductiva de individuos presentes en la laguna. No obstante, la temperatura fue la variable que ejerció una mayor influencia, seguida de la humedad (Figs. 10A y 10B). Esto se puede explicar debido a que la temperatura está asociada con la actividad reproductiva de los machos, ya que a mayor temperatura mayor es la tasa de canto (Canavero *et al.* 2008), por lo que se esperaría observar una mayor cantidad de individuos adultos reproduciéndose cuando las temperaturas son altas. Asimismo, una alta humedad favorece el desarrollo adecuado de las nidadas (Duellman & Trueb 1986, Haddad & Sawaya 2000, Hoffmann 2005), por lo que esta variable también se puede correlacionar con un mayor número de individuos adultos reproduciéndose.

Varios autores (Lee 2000, Duellman 2001, Savage 2002) han reportado que la reproducción de algunos filomedusinos tales como *A. annae*, *A. callidryas*, *A. moreletii*, y *Cruziohyla calcarifer* es más o menos continua a lo largo de la estación lluviosa (aproximadamente de mayo a noviembre), con un pico inicial de reproducción después de las primeras lluvias fuertes. Incluso Gómez-Mestre *et al.* (2008) reportaron una reproducción a lo largo de todo el año en áreas donde la época seca es poco marcada. En este estudio, el patrón encontrado indica que la reproducción de *A. annae* en este sitio es estacional y no continua durante todo el año, ya que se observó una mayor abundancia de individuos juveniles cuando los individuos adultos no estuvieron presentes en la laguna. Si la reproducción fuera continua, tanto individuos adultos como individuos juveniles habrían estado presentes en la laguna durante todo el año y, a pesar de haber observado un leve traslape temporal entre ellos, los picos de abundancia para cada categoría de edad estuvieron separados temporalmente (Fig. 12).

En cuanto al uso del hábitat, se encontró un mayor número de machos sobre tallos y más hembras y juveniles sobre hojas (Cuadro 2). Posiblemente los tallos ofrecen mayor soporte que las hojas, ya que estas últimas representan superficies menos sólidas que no dan el sostén necesario para la actividad reproductiva de los machos. Los machos de *A. annae* pasaban varias horas en la laguna, por lo que resultaba importante ubicarse en estructuras firmes, que les permitieran mantener su actividad de canto por este período de tiempo. En el caso de los individuos juveniles, al ser éstos más livianos, pueden ubicarse sobre hojas. Asimismo, el hecho de que todos los individuos prefirieron ubicarse en perchas sobre el agua concuerda con el comportamiento observado en los miembros del género *Agalychnis* (Savage 2002). Los individuos adultos de este género se congregan en sitios con agua estancada durante la época reproductiva, por lo que se espera que la mayoría de individuos utilicen este tipo de perchas (Savage 2002, Hoffmann 2005).

Tampoco se encontraron diferencias en la altura de percha entre las categorías de sexo/edad (Fig.11). En otras especies de *Agalychnis* se ha determinado que los individuos adultos perchan más alto que los individuos juveniles (Donnelly & Guyer 1994). Esto se puede explicar porque los primeros deben dedicar más tiempo a actividades reproductivas y para ello deben estar más expuestos, mientras que los individuos juveniles pasan más tiempo en la vegetación baja, posiblemente para protegerse de depredadores. Tanto los individuos adultos como los individuos juveniles usaron perchas a una altura similar; esto podría explicarse de varias maneras. Por ejemplo, que la depredación en el sitio de estudio no ejerce una presión tan intensa como para hacer que los individuos juveniles procuren exponerse poco o que el alimento usado por todos los individuos podría encontrarse a una determinada altura. Tanto individuos adultos como juveniles se encontraron principalmente

sobre *Cyperus involucratus* (Cuadro 3), lo cual se puede deber a que es la especie con mayor área de cobertura en la laguna. Sin embargo, es interesante que la segunda especie de planta (*Coix lacryma-jobi*) donde se observó un mayor número de individuos adultos e individuos juveniles tiene un porcentaje de cobertura menor al de otras especies de plantas de la laguna, donde el número de individuos de ambas categorías de edad fue menor, especialmente en el caso de los individuos juveniles (Cuadro 3). Esto podría sugerir una preferencia estructural o de ubicación por parte de los individuos de *A. annae* por la especie *Coix lacryma-jobi*.

Con respecto a las nidadas, la mayoría se localizaron sobre hojas de *Coix lacryma-jobi* y de *Rhipidocladum racemiflorum* (Cuadro 4). Esto se puede deber a que el área de las hojas de *C. lacryma-jobi* es relativamente grande, lo cual da una mayor superficie para la colocación de las nidadas. A pesar de que las hojas del bambú son pequeñas, éstas se encuentran muy agrupadas, por lo que al igual que *C. lacryma-jobi* también forman una superficie amplia. Los resultados obtenidos indican que *A. annae* podría escoger la vegetación para ovipositar en términos de estructura y no de abundancia, ya que en la especie con mayor porcentaje de cobertura (*C. involucratus*) apenas se localizó el 7% de las nidadas, mientras que en *C. lacryma-jobi*, cuyo porcentaje de cobertura es menor, se localizó el 40% de las nidadas (Cuadro 4). De la misma manera, el haber encontrado que las hembras prefieren las hojas a los tallos para colocar las nidadas se puede explicar por la superficie y soporte que ofrece una hoja en comparación a la que ofrece un tallo.

Al igual que lo encontrado por Kubicki (2004), *A. annae* mostró una preferencia por colocar sus nidadas en el haz de las hojas (Cuadro 4), quizás porque en esta parte de la hoja las nidadas están más expuestas a la lluvia y esto podría ayudar a que las larvas caigan más

fácilmente al agua durante el proceso de eclosión. Finalmente, se encontró que *A. annae* colocaba sus nidadas entre 8 y 214cm de altura sobre la superficie del agua. Al comparar estas alturas con las mencionadas por otros autores (Savage 2002, Hoffmann 2005), que oscilan entre 35 y 350cm, se determinó que tanto el valor mínimo como el máximo son menores. Gómez-Mestre *et al.* (2008) determinaron que a alturas muy bajas se aumenta el riesgo de que una nidada sea cubierta por las fluctuaciones naturales del nivel del agua, promoviendo una eclosión prematura. Por lo tanto, el ámbito de alturas en que se encontraron las nidadas podría generar plasticidad en los tiempos de eclosión.

CONCLUSIONES

Para las especies de anfibios como *A. annae*, cuyas poblaciones han sufrido disminuciones, la ausencia de datos acerca de ciertas variables demográficas como el tamaño de la población, la proporción de sexos y la probabilidad de supervivencia, han dificultado llegar a identificar o entender las razones de dichas disminuciones (Richter & Seigel 2002, Green 2003). El presente trabajo es el primero en generar información sobre estos parámetros poblacionales para *A. annae*. Los resultados obtenidos en esta investigación son de gran importancia, ya que brindan una idea de cómo fluctúa la población y sirven como base para realizar estudios a largo plazo, que permitan evaluar si la población crece, disminuye o se mantiene estable a través del tiempo. Adicionalmente, estos datos podrían ser de gran utilidad para estudios comparativos con otras poblaciones de la especie así como con poblaciones de otras especies del género, de las cuales no existe ningún estudio formal donde se haya estimado el tamaño poblacional.

Los resultados obtenidos en este trabajo refuerzan alguna de la información existente, difieren de otra y algunos aportan datos nuevos para la especie. Entre los aspectos que se refuerzan están la hora a la que empiezan a cantar los machos y el período de la época reproductiva. Entre los aspectos que difieren están la duración de los cantos, la altura a la que se colocan las nidadas, el tiempo de eclosión y la cantidad de nidadas por noche. Finalmente, la información nueva que se aporta en este trabajo es que la reproducción de la especie no es continua y que el periodo reproductivo se da de mayo a octubre, con picos en mayo y setiembre; que la presencia de individuos adultos y juveniles está influenciada por variables climáticas, principalmente por la temperatura; y que la altura a la que perchan los individuos juveniles y adultos es similar, pero difieren en el tipo de percha utilizada.

Incluso, desde el punto de vista evolutivo, resulta interesante que algunos de los aspectos poblacionales y reproductivos de *A. annae* mencionados anteriormente son compartidos solamente con *A. callidryas* y *A. moreletii*. No obstante, estos aspectos difieren completamente de las otras dos especies del género, lo que podría reforzar la relación filogenética propuesta por Gómez-Mestre *et al.* (2008) para estas tres especies.

La información generada en este trabajo sobre demografía y biología reproductiva de *A. annae* puede tomarse como base para determinar si son los factores naturales o antropogénicos los que están causando las disminuciones de la especie o si esas disminuciones son parte de las fluctuaciones naturales de la especie. Esta información es crucial para establecer estrategias de conservación y planes de manejo para *A. annae*, una especie endémica de Costa Rica y en peligro de extinción (Stuart *et al.* 2008, AmphibiaWeb 2009, IUCN 2009).

BIBLIOGRAFÍA

- Aichinger, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal Neotropical environment. *Oecologia* 71: 583–592.
- Alford, R.A. & S.J. Richards. 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 133–165.
- Anholt, B.R., H. Hotz, G.D. Guex & R.D. Semlitsch. 2003. Overwinter survival of *Rana lessonae* and its hemiclinal associate *Rana esculenta*. *Ecology* 84: 391–397
- Bastos, R.P. & C.F.B. Haddad. 1996. Breeding activity of the Neotropical treefrog *Hyla elegans* (Anura, Hylidae). *J. Herpetol.* 30: 355–360.
- Beebee, T.J.C. 1995. Amphibian breeding and climate. *Nature* 374: 219–220.
- Bertoluci, J. & M.T. Rodrigues. 2002. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic rainforest anurans at Boracéia, Southern Brazil. *Amphibia–Reptilia* 23: 161–167.
- Berven, K.A. 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (*Rana sylvatica*). *Ecology* 71: 1599–1608.
- Blaustein, A.R. & D.B. Wake. 1995. The puzzle of declining amphibian populations. *Sci. Amer.* 272: 52–57.
- Block, J.E., S.L. Unser, J.K. Mooney & E.R. Wild. 2003. *Agalychnis craspedopus* (Amazon Leaf Frog). *Reproduction. Herpetol. Rev.* 34: 134–135.
- Briggs, V.S. 2007. Sexual selection and larval performance of two species of Neotropical red-eyed treefrogs, *Agalychnis callidryas* and *A. moreletii* of the Chiquibul forest reserve, Belize. Ph. D. Thesis, University of Miami, Florida, EEUU.
- Caldwell, J.P. 1987. Demography and life history of two species of chorus frogs (Anura: Hylidae) in South Carolina. *Copeia* 1987: 114–127.
- Canavero, A., M. Arim, D.E. Naya, A. Camargo, I. da Rosa & R. Maneyro. 2008. Calling activity patterns in an anuran assemblage: the role of seasonal trends and weather determinants. *North-Western J. Zool.* 4: 29–41.
- Chelgren, N.D., C.A. Pearl, M.J. Adams & J. Bowerman. 2008. Demography and movement in a relocated population of Oregon spotted frogs (*Rana pretiosa*): Influence of season and gender. *Copeia* 2008: 742–751.
- Crump, M.L. 1989. Effect of habitat drying on developmental time and size at metamorphosis in *Hyla pseudopuma*. *Copeia* 1989: 794–797.

- Davis, A.B. & P.A. Verrell. 2005. Demography and reproductive ecology of the Columbia spotted frog (*Rana luteiventris*) across the Palouse. *Can. J. Zool.* 83: 702–711.
- Donnelly, M.A. 1999. Reproductive phenology of *Eleutherodactylus bransfordii* in Northeastern Costa Rica. *J. Herpetol.* 33: 624–631.
- Donnelly, M.A. & C. Guyer. 1994. Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of neotropical hylid frogs. *Oecologia* 98: 291–302.
- Duellman, W.E. 1988. Patterns of species diversity in anuran amphibians in American tropics. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 75: 79–104.
- Duellman, W.E. 2001. The Hylid Frogs of Middle America. Vol. 2. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Nueva York, EEUU. 1158 p.
- Duellman, W.E. & L. Trueb. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw–Hill, Nueva York, EEUU. 670 p.
- Faivovich, J., C.F.B. Haddad, P.C.A. Garcia, D.R. Frost, J.A. Campbell & W.C. Wheeler. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 294: 1–240.
- Galatti, U. 1992. Population biology of the frog *Leptodactylus pentadactylus* in a central Amazonian rainforest. *J. Herpetol.* 26:23–31.
- Gascon, C. 1991. Breeding of *Leptodactylus knudseni*: responses to rainfall variation. *Copeia* 1991: 248–252.
- Gómez-Mestre, I., J.J. Wiens & K.M. Warkentin. 2008. Evolution of adaptive plasticity: risk-sensitive hatching in Neotropical leaf-breeding treefrogs. *Ecol. Monogr.* 78: 205–224.
- Gosner, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183–190.
- Grafe, T.U., S.K. Kaminsky, J.H. Bitz, H. Lüssow & K.E. Linsenmair. 2004. Demographic dynamics of the Afro-tropical pig-nosed frog, *Hemisus marmoratus*: effects of climate and predation on survival and recruitment. *Oecologia* 141: 40–46.
- Green, D.M. 2003. The ecology of extinction: population fluctuation and decline in amphibians. *Biol. Conserv.* 111: 331–343.
- Haddad, C.F.B. & J.R. Sawaya. 2000. Reproductive modes of Atlantic forest hylid frogs: a general overview and the description of a new mode. *Biotropica* 32: 862–871.

- Haddad, C.F.B. & C.P.A. Prado. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *BioScience* 55: 207–217.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 9 p.
- Heyer, W.R. 1994. Recording frog calls, p. 285–287. *In* W.R. Heyer, M.A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L.-A.C. Hayek & M.S. Foster (eds.). *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution, Washington, EEUU.
- Hoffmann, H. 2005. Some ecological notes on *Agalychnis annae* (Anura: Hylidae). *Brenesia* 65: 73–77.
- Houlahan, J.E., C.S. Findlay, B.R. Schmidt, A.H. Meyer & S.L. Kuzmin. 2000. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 404: 752–755.
- Jakob, C., G. Poizat, M. Veith, A. Seitz & A.J. Crivelli. 2003. Breeding phenology and larval distribution of amphibians in a Mediterranean pond network with unpredictable hydrology. *Hydrobiologia* 499: 51–61.
- Kiesecker, J.M., A.R. Blaustein & L.K. Belden. 2001. Complex causes of amphibian population declines. *Nature* 410: 681–684.
- Kluge, A. G. 1981. The life history, social organization and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich.* 160: 1–170.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*. Benjamin/Cummings Press, California, EEUU. 620 p.
- Kubicki, B. 2004. *Ranas de Hoja de Costa Rica. Leaf-frogs of Costa Rica*. Editorial INBio, Heredia, Costa Rica. 120 p.
- Kvarnemo, C. & I. Ahnesjö. 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends Ecol. Evol.* 11: 404–408.
- Lamotte, M. 1983. Amphibians in savanna ecosystems, p. 313–323. *In* F. Bourliere (ed.). *Ecosystems of the World*. Elsevier, Amsterdam, Holanda.
- Leary, C.J. & A.A. Packer. 1998. Egg deposition site characteristics of the red-eyed leaf frog, *Agalychnis callidryas* Cope (Hylidae). *Herpetol. Natur. Hist.* 6: 55–59.

- Lee, J.C. 1996. *The Amphibian and Reptiles of the Yucatán Peninsula*. Cornell University Press, Nueva York, EEUU.
- Lee, J.C. 2000. *Amphibians and Reptiles of the Maya World*. Cornell University Press, Nueva York, EEUU.
- Linsenmair, K.E. 1997. Risk spreading and risk reducing tactics of West African anurans in an unpredictable and stressful environment, p. 221–241. *In* D.M. Newbery, N. Brown & H.H.T. Prins (eds.). *Dynamics of Tropical Communities*. Blackwell, Oxford, Inglaterra.
- Lips, K.R. 1998. Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conserv. Biol.* 12: 106–117.
- Lips, K.R. 1999. Mass mortality of the anuran fauna at an upland site in Panama. *Conserv. Biol.* 13: 117–125.
- Malone, J.H. 2004. Reproduction in three species of *Smilisca* from Costa Rica. *J. Herpetol.* 38: 27–35.
- Marquis, R.J., M.A. Donnelly & C. Guyer. 1986. Aggregations of calling males of *Agalychnis calcarifer* Boulenger (Anura: Hylidae) in a Costa Rican lowland wet forest. *Biotropica* 18: 173–175.
- McCranie, J.R., L.D. Wilson & J.H. Townsend. 2003. *Agalychnis callidryas* (Red-eyed Treefrog). *Reproduction. Herpetol. Rev.* 34: 49.
- Murphy, P.J. 2003. Context-dependent reproductive site choice in a Neotropical frog. *Behav. Ecol.* 14: 626–633.
- Oseen, K.L. & R. J. Wassersug. 2002. Environmental factors influencing calling in sympatric anurans. *Oecologia* 133: 616–625
- Ovaska, K. 1991. Reproductive phenology, population structure and habitat use of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* in Barbados, West Indies. *J. Herpetol.* 25:424–430.
- Perrill, S.A. 1984. Male mating behavior in *Hyla regilla*. *Copeia* 1984: 727–732.
- Pollock, K.H., J.D. Nichols, C. Brownie & J.E. Hines. 1990. Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildl. Monogr.* 107: 1–197.
- Pounds, J.A. & R. Puschendorf. 2004. Clouded futures. *Nature* 427: 107–109.
- Pounds, J.A., M.R. Bustamante, L.A. Coloma, J.A. Consuegra, M.P.L. Fogden, P.N. Foster, E. La Marca, K.L. Masters, A. Merino-Viteri, R. Puschendorf, S.R. Ron, G.A.

- Sánchez-Azofeifa, C.J. Still & B.E. Young. 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* 439: 161–167.
- Prado, C.P.A., M. Uetanabaro & C.F.B. Haddad. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26: 211–221.
- Proy, C. 1992. Zur Biologie von *Agalychnis saltator* Taylor, 1955 (Anura: Hylidae). *Herpetozoa* 5: 99–107.
- Proy, C. 1993. Beobachtungen zur Biologie und Erfahrungen bei der Erhaltung und Nachzucht von *Agalychnis annae* (Duellman, 1963). *Herpetofauna* 15: 27–35.
- Pyburn, W.F. 1970. Breeding behavior of the leaf-frogs *Phyllomedusa callidryas* and *Phyllomedusa dacnicolor* in Mexico. *Copeia* 1970: 209–218.
- Reaser, J.K. 2000. Demographic analysis of the Columbia spotted frog (*Rana luteiventris*): case study in spatiotemporal variation. *Can. J. Zool.* 78: 1158–1167.
- Richter, S.C. & R.A. Seigel. 2002. Annual variation in the population ecology of the endangered gopher frog (*Rana sevosa*) goin and netting. *Copeia* 2002: 962–972.
- Ritke, M.E. & R.D. Semlitsch. 1991. Mating behavior and determinants of male mating success in gray treefrog, *Hyla chrysoscelis*. *Can. J. Zool.* 69: 246–250.
- Ritke, M.E., J.G. Babb & M.K. Ritke. 1992. Temporal patterns of reproductive activity in the gray treefrog (*Hyla chrysoscelis*). *J. Herpetol.* 26: 107–111.
- Roberts, W.E. 1994. Explosive breeding aggregations and parachuting in a Neotropical frog, *Agalychnis saltator* (Hylidae). *J. Herpetol.* 28: 193–199.
- Roberts, W.E. 1995. *Agalychnis calcarifer* (NCN). Reproduction. *Herpetol. Rev.* 26: 200.
- Rodriguez, L.B. & J.E. Cadle. 1990. A preliminary overview of the herpetofauna of Cocha Cashu, Manu National Park, Peru, p. 426–454. *In* A.H. Gentry (ed.). *Four Neotropical Forests*. Yale University Press, Nueva Haven, EEUU.
- Salvador, A. & L.M. Carrascal. 1990. Reproductive phenology and temporal patterns of mate access in Mediterranean anurans. *J. Herpetol.* 24: 438–441.
- Savage, J.M. 2002. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between Two Continents, between Two Seas*. University of Chicago Press, Chicago, EEUU. 934 p.

- Schmidt, B.R., M. Schaub & B.R. Anholt. 2002. Why you should use capture-recapture methods when estimating survival and breeding probabilities: on bias, temporary emigration, overdispersion, and common toads. *Amphibia-Reptilia* 23: 375–388.
- Scott, N.J. Jr. & A. Starrett. 1974. An unusual breeding aggregation of frogs, with notes on the ecology of *Agalychnis spurrelli* (Anura: Hylidae). *Bull. Southern California Acad. Sci.* 73: 86–94.
- Semlitsch, R.D. 1993. Effects of different predators on the survival and development of tadpoles from the hybridogenetic *Rana esculenta* complex. *Oikos* 67: 40–46.
- Sinsch, U. 1988. Temporal spacing of breeding activity in the natterjack toad, *Bufo calamita*. *Oecologia* 76: 399–407
- Stuart, S.N., M. Hoffmann, J.S. Chanson, N.A. Cox, R.J. Berridge, P. Ramani & B.E. Young (eds.). 2008. *Threatened Amphibians of the World*. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Vaira, M. 2001. Breeding biology of the leaf frog, *Phyllomedusa boliviana* (Anura, Hylidae). *Amphibia-Reptilia* 22: 421–429.
- Wake, D.B. 1991. Declining amphibian populations. *Science* 253: 860.
- Warkentin, K.M. 1995. Adaptive plasticity in hatching age: a response to predation risk trade-offs. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 92: 3507–3510.
- Warkentin, K.M., C.R. Currie & S.A. Rehner. 2001. Egg killing fungus induces early hatching of red-eyed treefrog eggs. *Ecology* 82: 2860–2869.
- Watling, J.I. & M.A. Donnelly. 2002. Seasonal patterns of reproduction and abundance of leaf litter frogs in a Central America rainforest. *J. Zool. Lond.* 258: 269–276.
- Wood, K.V., J.D. Nichols, H.F. Percival & J.E. Hines. 1998. Size–sex variation in survival rates and abundance of pig frogs, *Rana grylio*, in northern Florida wetlands. *J. Herpetol.* 32: 527–535.
- Young, B.E., K.R. Lips, J.K. Reaser, R. Ibáñez, A.W. Salas, J.R. Cedeño, L.A. Coloma, S. Ron, E. La Marca, J.R. Meyer, A. Muñoz, F. Bolaños, G. Chaves & D. Romo. 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conserv. Biol.* 15: 1213–1223.

REFERENCIAS DE INTERNET

- AmphibiaWeb, 2009. AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation. Berkeley, California. (Consultado: 04 octubre 2009, www.amphibiaweb.org).

- Frost, D.R. 2009. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.3 (12 February, 2009): *Agalychnis annae* (Duellman, 1963). American Museum of Natural History, New York, USA. (Consultado: 04 octubre 2009, www.research.amnh.org/herpetology/amphibia/).
- IUCN. 2009. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.2. (Consultado: 30 noviembre 2009, www.iucnredlist.org).

CUADRO 1. Fluctuación de la población estimada de individuos adultos de *Agalychnis annae* en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica, entre agosto de 2007 y diciembre de 2008. Se incluyen los límites de confianza al 95%.

Año	Mes	Límite inferior	Población estimada	Límite superior
2007	Agosto	21.4	102.7	1271.8
	Setiembre	6.9	27	243.7
		6.3	10	22.2
		12.7	27.5	96.8
	Octubre	12.7	30.8	121.8
		14.5	54	446.7
		6.5	19	101.5
	Noviembre	7	23	157
		7	7	7
		7	7	7
		7	7	7
	Diciembre	7	7	7
4.5		13	68.7	
		6	6	6
2008	Enero	6	6	6
		6	6	6
		6	6	6
	Febrero	6	6	6
		6	6	6
		6	6	6
		5.1	24	271.6
	Marzo	6	6	6
		6	6	6

	6	6	6
Abril	6	6	6
	6	6	6
	29.8	108.4	1051.2
Mayo	41.5	72	175.3
	44	78.8	202.2
	20.8	31.6	62
	38.1	103.5	486.3
Junio	18.3	25.2	41.4
	28	37.3	58.6
	58.7	170.6	879.6
	37.2	78.2	248.5
Julio	32.7	72.8	249.8
	43.5	185.5	1750.8
Agosto	26.6	44	98
	28.8	114	960.2
Setiembre	39.5	175.5	1754.8
	27.2	112.8	1044.2
	9.7	29	156
Octubre	11	38	263.5
	10.9	39	301.1
	7	23	157
	6	19	141.1
Noviembre	3.3	7	44.6
	1	1	1
Diciembre	1	1	1

CUADRO 2. Tipo de percha y sustrato utilizados por los individuos de *Agalychnis annae*, entre agosto de 2007 y diciembre de 2008, en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, según categorías de sexo/edad.

	Machos	Hembras	Juveniles	Total
<i>Tipo de percha</i>				
Hoja	48	9	155	212
Rama	16	1	2	19
Tallo	79	4	50	133
Otros	0	0	2	2
<i>Sustrato</i>				
Sobre el Agua	120	13	159	292
Sobre el Suelo	23	1	50	74
Total	143	14	209	366

CUADRO 3. Especies de plantas utilizadas como percha por los individuos de *Agalychnis annae* en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, según categorías de sexo/edad.

Especie	Cobertura (%)	Categoría sexo / edad			Total
		Hembras	Machos	Juveniles	
<i>Calathea lutea</i>	2.84	2	3	1	6
<i>Chamaedorea costaricana</i>	10.29	1	8	5	14
<i>Coix lacryma-jobi</i>	13.36	2	26	47	75
<i>Cyperus involucratus</i>	26.06	2	33	129	164
<i>Eupatorium</i> sp.	5.42	0	10	2	12
<i>Molineria capitulata</i>	12.79	3	13	1	17
<i>Rhipidoeladum racemiflorum</i>	20.74	2	25	5	32
Otras	8.49	2	25	19	46
Total	100	14	143	209	366

CUADRO 4. Especies de plantas utilizadas por las hembras de *Agalychnis annae* para colocar las nidadas en la laguna del Zoológico Simón Bolívar.

Especie	Cobertura (%)	Percha			Total
		Hoja		Tallo	
		Envés	Haz		
<i>Calathea lutea</i>	2.84	1	1	0	2
<i>Chamaedorea costaricana</i>	10.29	0	1	0	1
<i>Coix lacryma-jobi</i>	13.36	5	21	0	26
<i>Cyperus involucratus</i>	26.06	0	5	0	5
<i>Eupatorium</i> sp.	5.42	2	2	0	4
<i>Molineria capitulata</i>	12.79	2	0	0	2
<i>Rhipidocladum racemiflorum</i>	20.74	2	11	8	21
Otros	8.49	1	3	0	4
Total	100	13	44	8	65

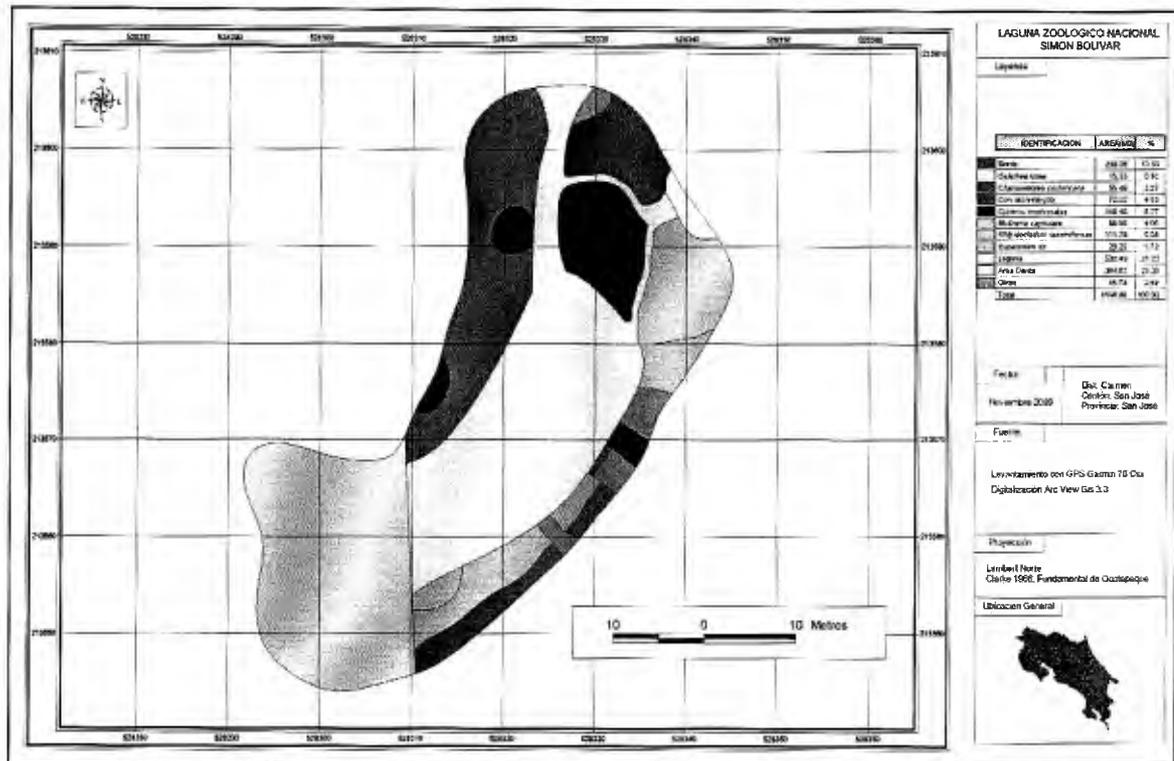


Fig. 1. Mapa de la laguna natural del Zoológico Simón Bolívar donde se ubica la población de *Agalychnis annae* de este estudio.

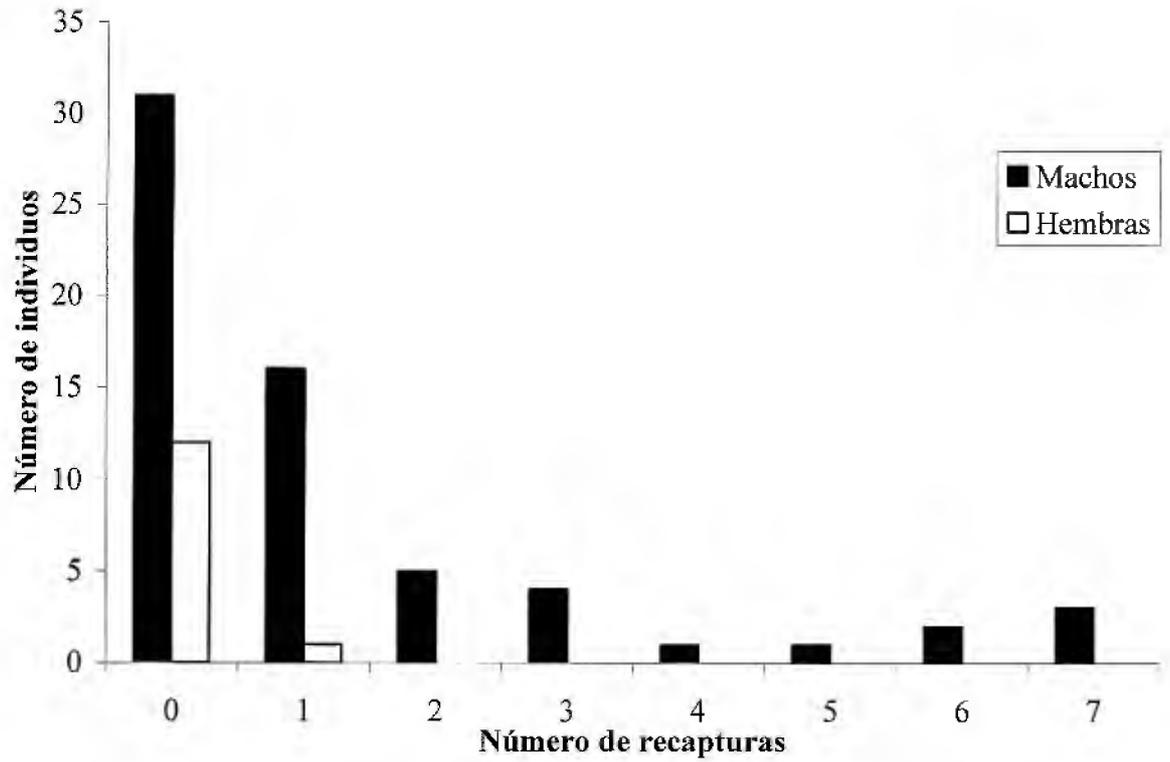


Fig. 2. Número de individuos adultos, según sexo, de *Agalychnis annae* marcados y recapturados desde agosto de 2007 a diciembre de 2008, en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.

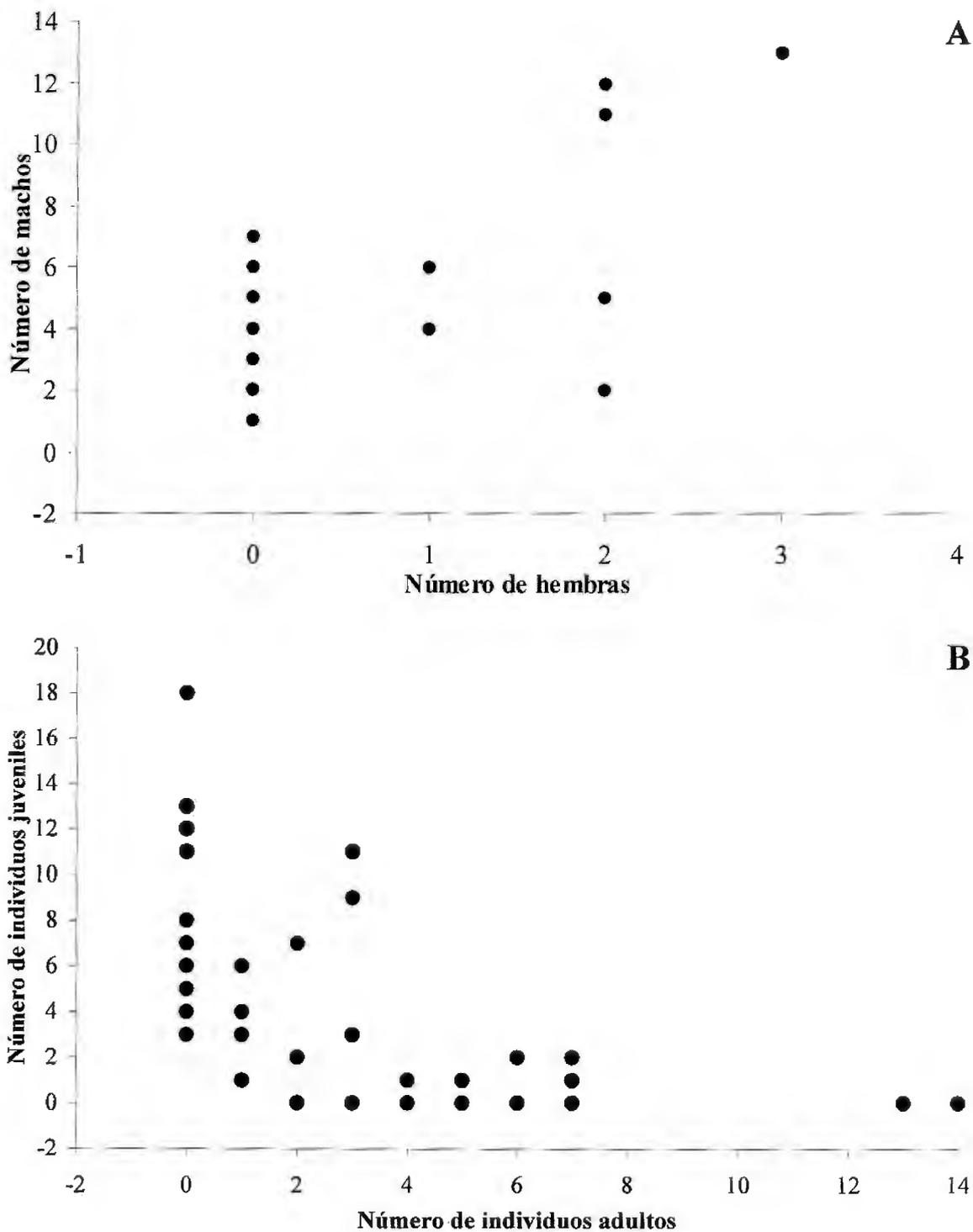


Fig. 3. Correlación del número de hembras y machos (A) y de individuos juveniles e individuos adultos (B) de *Agalychnis annae* en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.

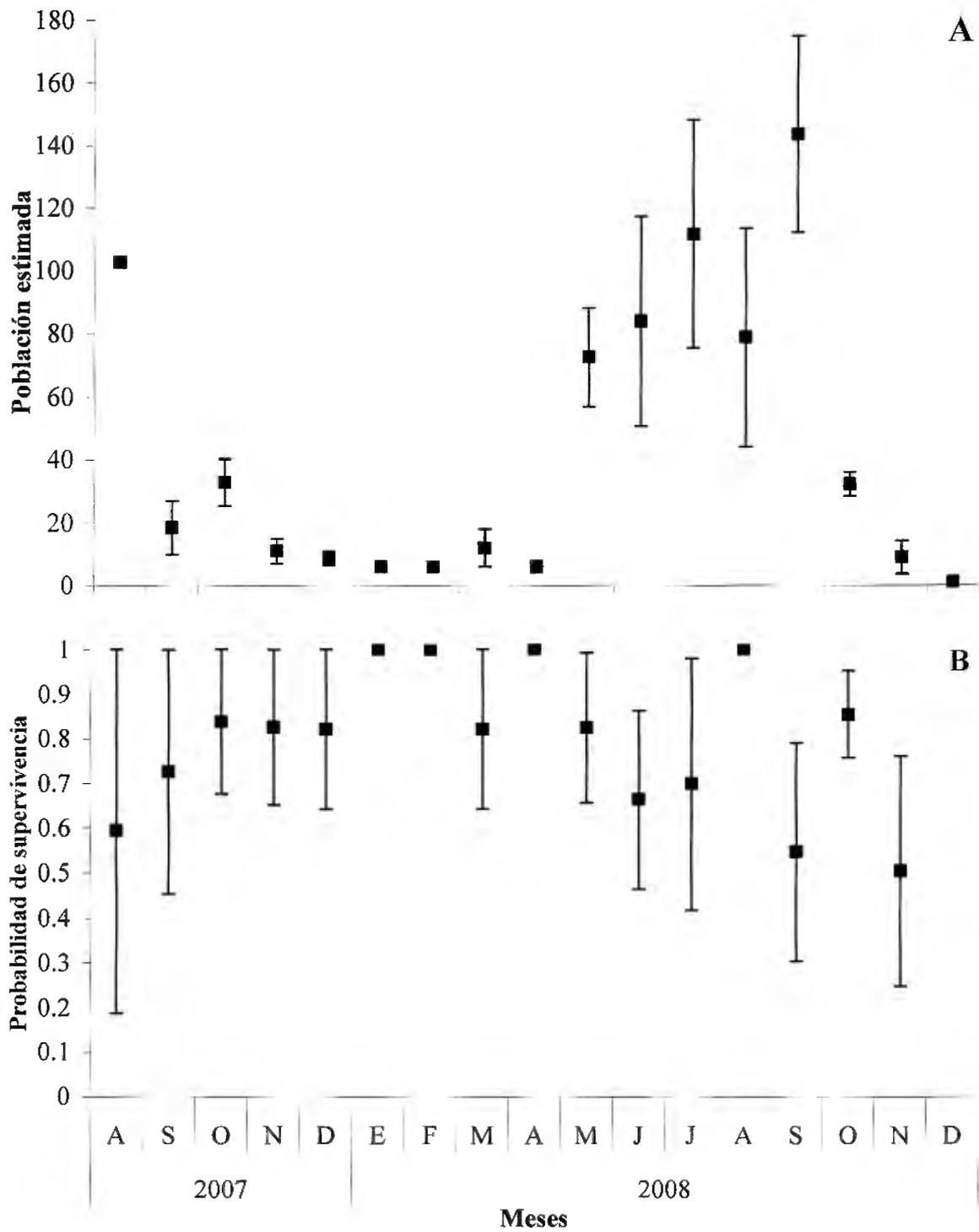


Fig. 4. Estimación mensual del tamaño poblacional promedio (A) y de la probabilidad de supervivencia (B) de los individuos adultos de *Agalychnis annae* desde agosto de 2007 a diciembre de 2008, en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica. Las barras de error corresponden al Error Estándar.

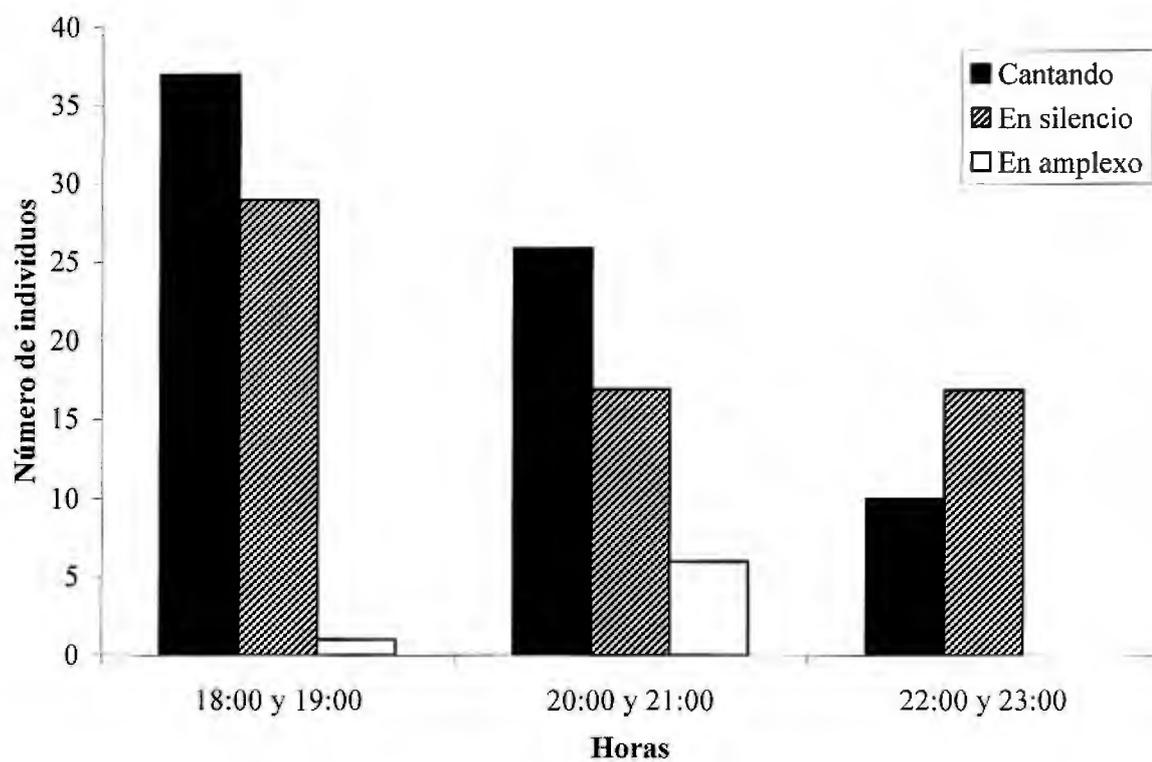


Fig. 5. Número de machos adultos de *Agalychnis annae* observados en silencio, cantando y en amplexo, según la hora, desde agosto de 2007 a diciembre de 2008, en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.

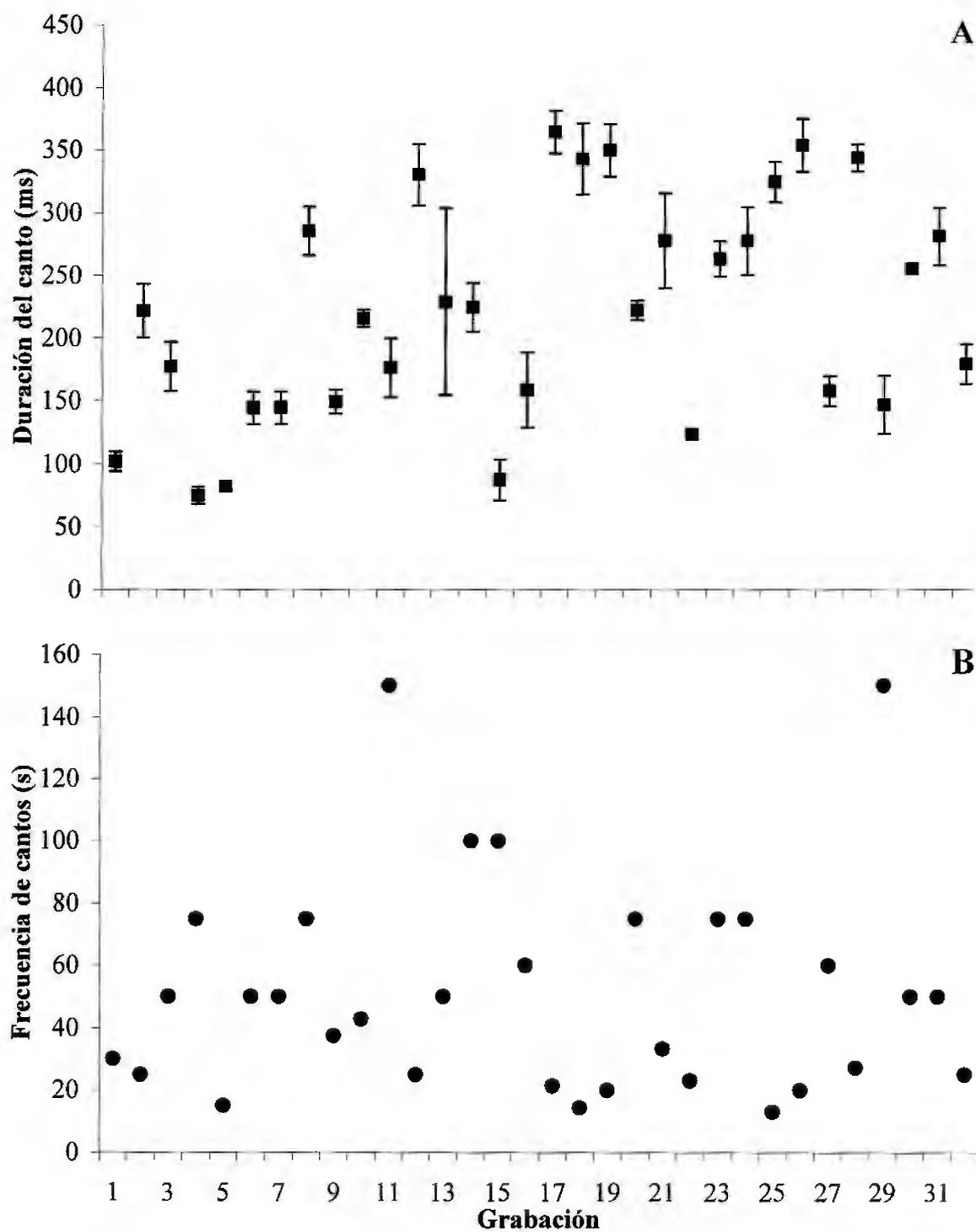


Fig. 6. Promedios de la duración (A) y la frecuencia (B) de los 32 cantos grabados de los machos adultos de *Agalychnis annae*, en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica. Las líneas en A corresponden al Error estándar. Las grabaciones 11 y 29 corresponden a individuos que cantaron menos de tres veces.

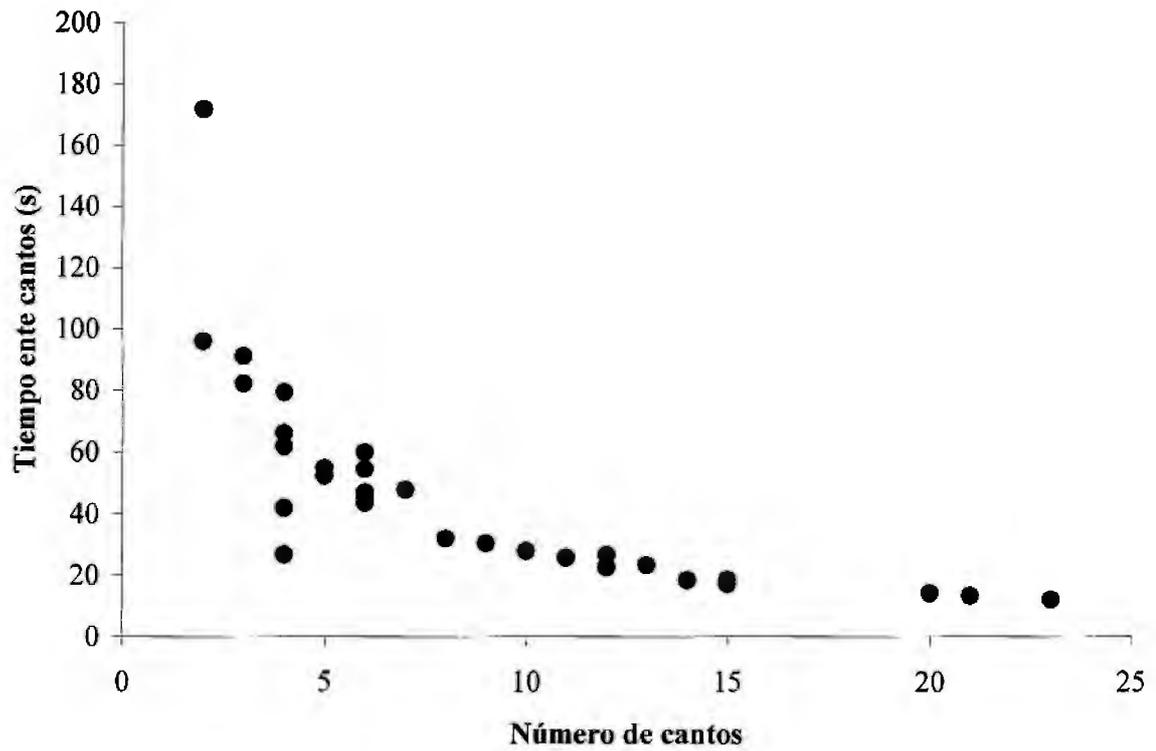


Fig. 7. Correlación entre el número de cantos ($n=32$) y el tiempo que transcurre entre cantos realizados por los machos adultos de *Agalychnis annae* en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.

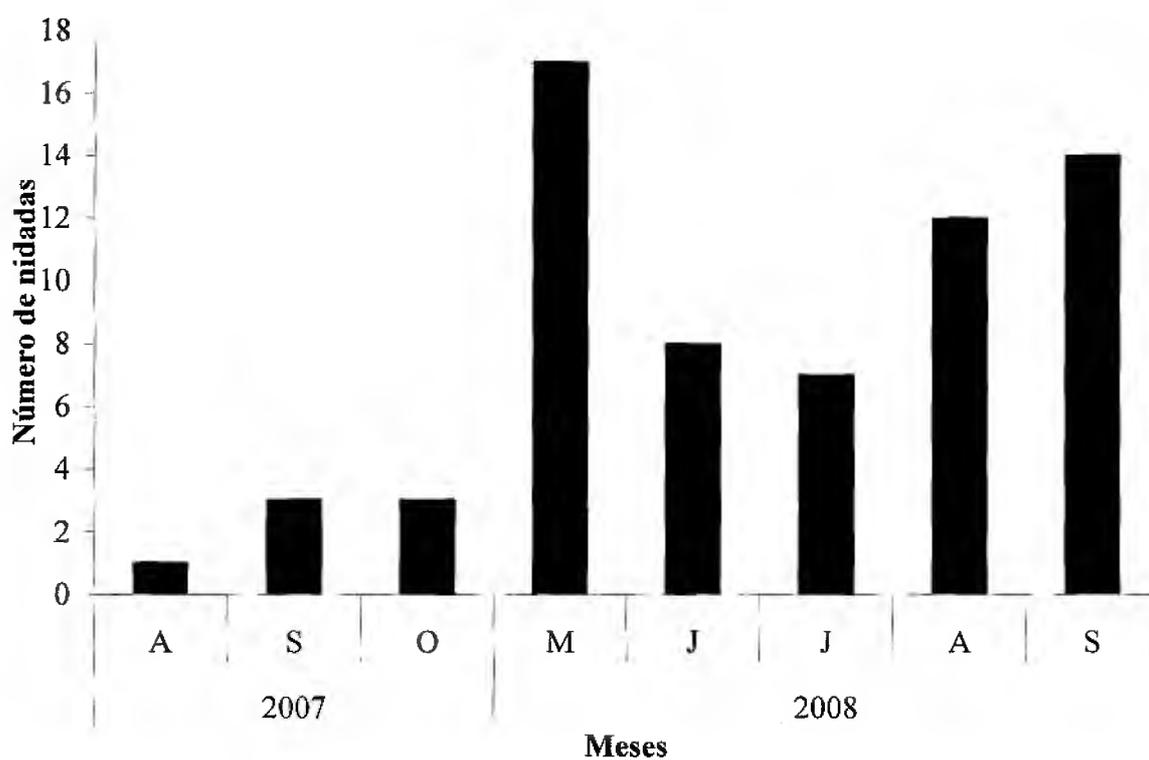


Fig. 8. Número de nidadas de *Agalychnis annae* observadas por mes desde agosto de 2007 a diciembre de 2008 (incluye solo los meses en que se encontraron nidadas), en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.

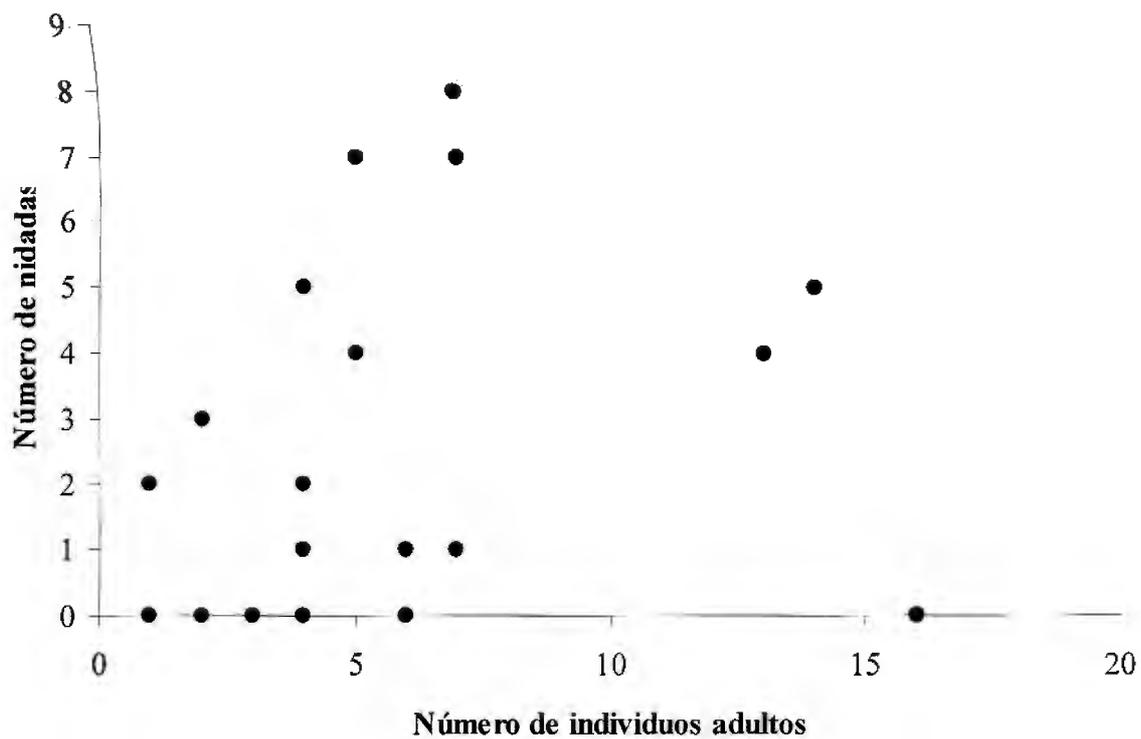


Fig. 9. Correlación entre el número de individuos adultos y el número de nidadas ($n=33$) de *Agalychnis annae* encontrados por noche en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.

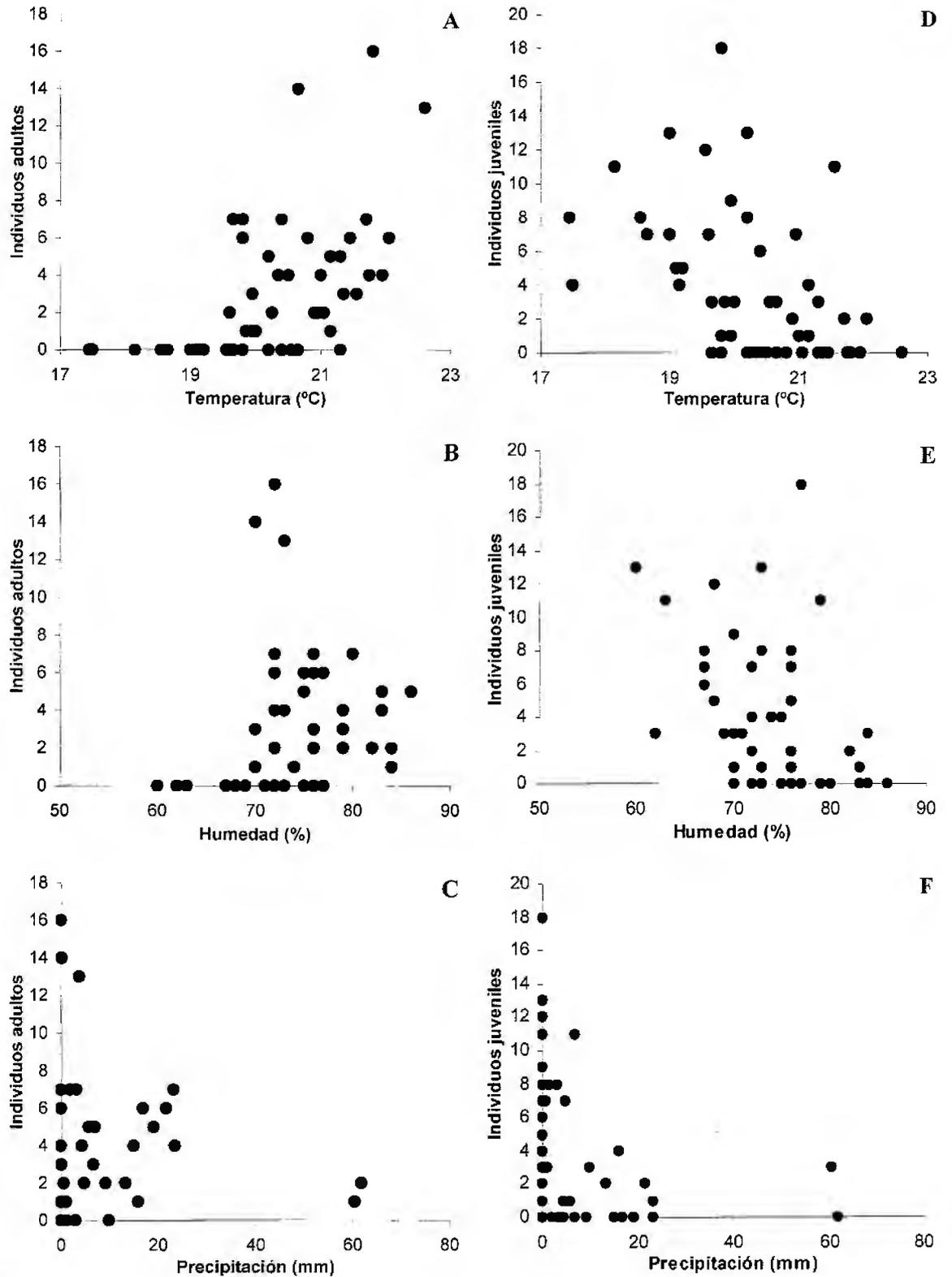


Fig. 10. Correlación entre el número de individuos adultos (A-C) e individuos juveniles (D-F) de *Agalychnis annae* con tres variables climáticas en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.

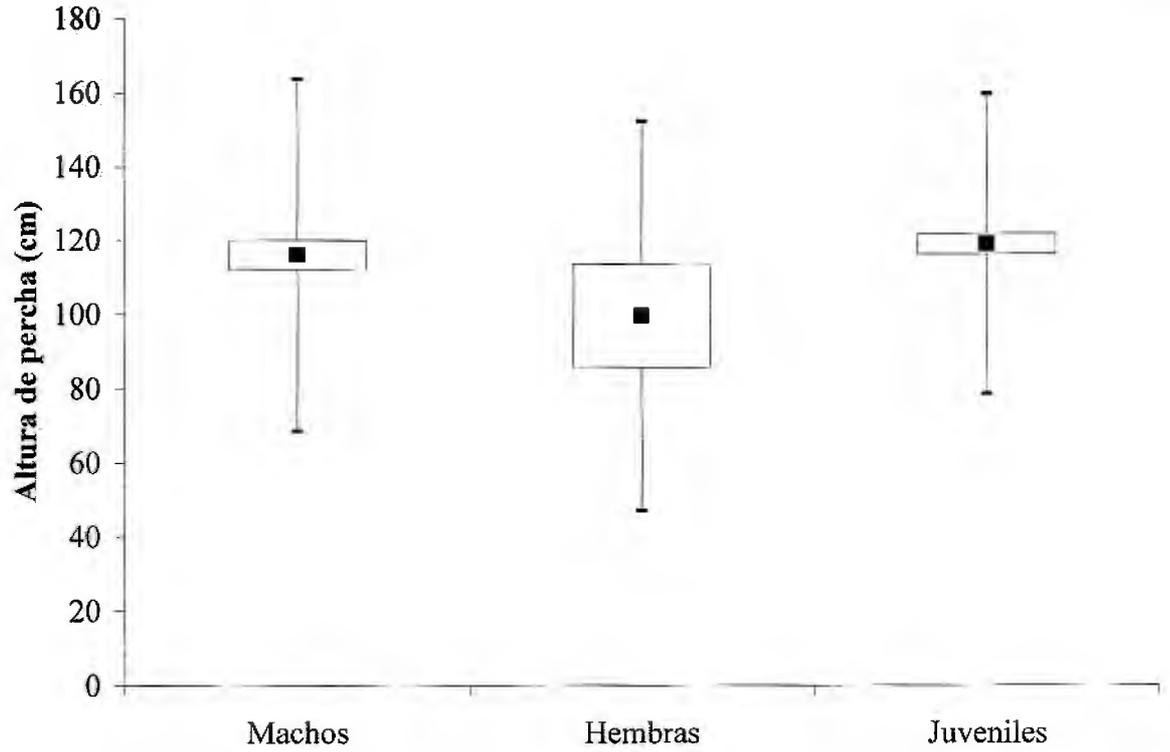


Fig. 11. Altura promedio a la que perchan los individuos de *Agalychnis annae* según categoría de sexo/edad, en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica. Las cajas corresponden a \pm Error Estándar y las líneas a \pm Desviación Estándar.

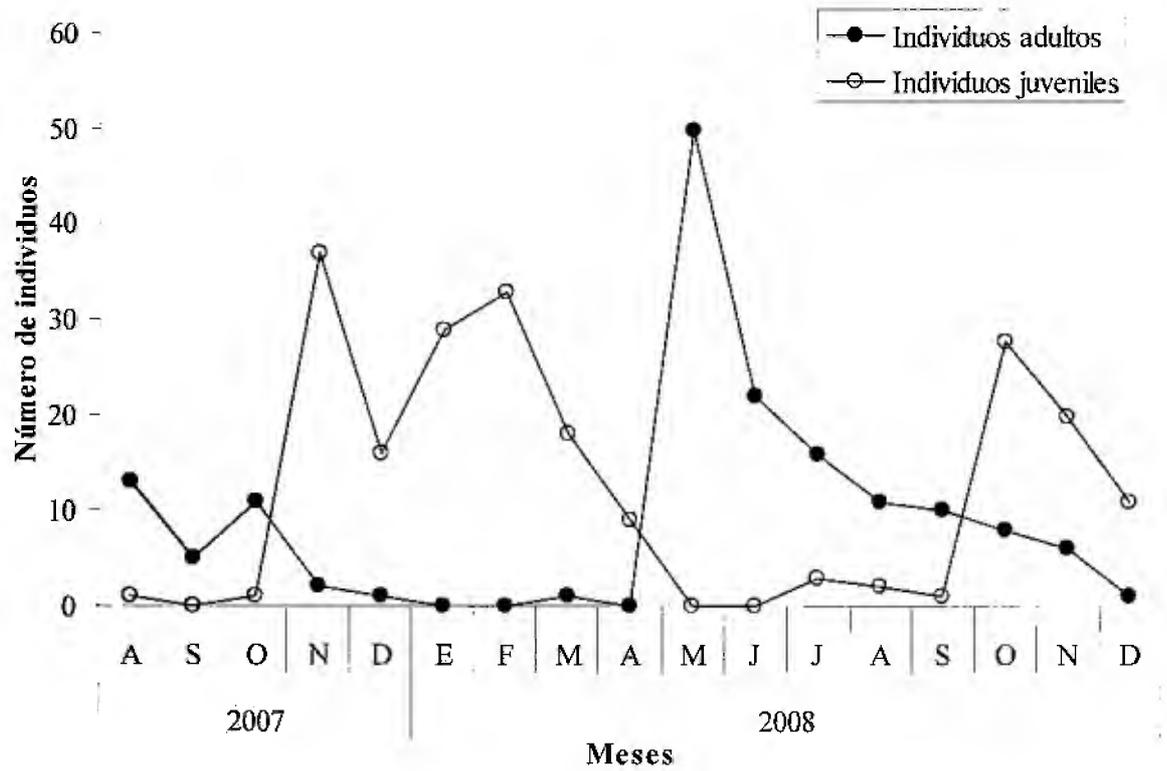


Fig. 12. Fluctuación mensual del número de individuos adultos e individuos juveniles de *Agalychnis annae* en la laguna del Zoológico Simón Bolívar, Costa Rica.