

Patrón reproductivo en *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae)

Heike Pröhl

1. Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Bünteweg 17, 30559 Hannover, Alemania, FAX: (++49) 511-9538586
2. Proyecto Namasöl, Apartado Postal 1497 - 2050 San José, Costa Rica, FAX: (++506) 283-8204

Recibido 17-III-1997. Corregido 10-VI-1997. Aceptado 28-VII-1997

Abstract: The reproductive activity of the diurnal poison frog *Dendrobates pumilio* was studied from July to December 1993 in a tropical lowland rainforest of Costa Rica: Hitoy Cerere. The author visited the study area for 143 days. The study area of 748 m² was divided into squares of 4 m² in order to report the spacial distribution of the frogs. All adult frogs were toeclipped for identification. Each hour of observation all males were located and activity (calling and mating) was recorded. Temperature was controlled every hour of observation and precipitation was measured daily. Furthermore, during 4 days the author followed one male and recorded the temporal distribution of its behaviors: 1. calling, 2. displacement (movement), 3. feeding, 4. mating, 5. parental care. A total of 20 males and 29 females was found, of which 14 males defended a territory for more than 10 days. Calling activity (calling territorial males in proportion to all territorial males) was highest in the morning with a peak activity between 8.00 and 10.00 hours and mating activity was highest between 9.00 and 10.00 hours. At 7.00 and 8.00 hours the calling activity showed a slight correlation with the temperature. Optimal temperature for calling was between 23.5°C and 25.0°C. Precipitation had a positive influence on calling and mating activity. *Dendrobates pumilio* showed continous reproduction during the investigation period, however, mating activity was highest in September and October, with a daily average of 0.58 and 0.56 matings. Activity declined considerably towards the end of the year. The observations of one males' behaviour matched the general activity patterns. Feeding took place during and after calling and territory control, but was not consistent with mating. Displacement was related to calling, mating and feeding activity. As in some other dendrobatids, *D. pumilio*'s reproductive activity is uncyclical and dependent on rainfall. Mating activity reached its peak before months of highest precipitation (November, December), which could be an adaptation to provide water containing plant axils for tadpole development. Physiological constraints should prevent activity during hot and dry periods in most frogs. Apparently, the optimal temperature range for reproductive activity in *D. pumilio* is around 24°C and narrow. Consequently, if global climatic changes cause increasing temperatures and alter precipitations, shifts in activity patterns and geographical distribution could be expected.

Key words: reproduction activity, vocalization, poison frogs, *Dendrobates pumilio*, climatic factors, Hitoy Cerere, Costa Rica.

Patrones de la actividad reproductiva han sido estudiados en muchas especies de anfibios (Crump 1974, Duellman y Trueb 1986). En zonas templadas la actividad reproductiva es generalmente cíclica y dependiente de una combinación de temperatura y precipitación. Los anfibios tropicales muestran la capacidad

de una reproducción continúa y las lluvias parecen ser el factor determinante en el control de esta (Duellmann y Trueb 1986). Cuando existen estaciones bien marcadas, la mayoría de los anfibios se reproducen durante la estación lluviosa (Aichinger 1987, 1992, Toft y Duellman 1979).

En la familia Dendrobatidae se ha encontrado una variabilidad de patrones de reproducción, hay especies que se reproducen principalmente durante la estación lluviosa, otras se reproducen únicamente en la estación lluviosa o la estación seca, y otras especies poseen actividad reproductiva independiente de la estación (Aichinger 1987, 1992).

La ranita roja, *Dendrobates pumilio* (O. Schmidt 1857) es diurna, venenosa y de color aposemático. Los sexos no se distinguen ni en longitud hocico-ano ($x=2.14$ cm) ni en peso ($x=0.93$ g) (Pröhl 1995). Se distribuye desde Nicaragua hasta Panamá en la vertiente del Atlántico hasta una altura de aproximadamente 1000 m.s.n.m. (Savage 1968), donde habita bosque primario, secundario, igual que plantaciones de cacao y banano abandonadas. Los machos son altamente territoriales. Desde sitios de canto elevados dentro de sus territorios atraen a las hembras mediante su canto. Después de un cortejo constituido por interacciones visuales, acústicos y táctiles, la oviposición se lleva a cabo en el follaje y el macho se encarga de la hidratación de los huevos. Al eclosionar, los renacuajos son transportados por la hembra a pequeños cuerpos de agua; posteriormente la hembra los alimenta con huevos infértiles hasta que alcanzan la metamorfosis (Brust 1993, Pröhl 1995, Weygoldt 1987). En una población de *D. pumilio* en La Selva de Sarapiquí se determinó un ciclo estacional de reproducción con los picos de reproducción al principio (abril, mayo) y en medio (septiembre) de la estación lluviosa (Donnelly 1989).

En el presente trabajo se describe para una población de *D. pumilio* en Hitoy Cerere, Costa Rica, el patrón reproductivo con la distribución de la actividad de canto y de apareamiento.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo de campo se realizó en la Reserva Biológica Hitoy Cerere (Talamanca, Limón) desde el 02/07/93 hasta el 21/12/93 en un área de 748 m² ubicada en un bosque primario a 200 m.s.n.m.. Para localizar los machos dentro del área, observar su actividad (canto) y las interrelaciones de éstos y las hembras (cortejos, apareamientos) se trabajó con 187 cuadrículas de 4 m² cada una, diariamente desde las 7.00 a

las 17.00 hrs. Para identificar los ejemplares en el área de estudio se marcaron cortando uno o dos dedos de acuerdo con Donnelly *et al.* (1994).

Se determinó la temperatura al principio de cada hora de observación y la precipitación diaria se obtuvo del pluviómetro de la Reserva Biológica Hitoy Cerere.

Mediante el Muestreo Focal y Muestreo Uno-Zero (Lehner 1979) se observó la conducta del macho 5 (M5) desde las 6.00 hasta las 17.00 hrs durante los días 07/11, 11/11, 23/11 y 14/12/93. En ese macho se determinó cada minuto las actividades: 1. desplazamiento 2. alimentación 3. canto 4. apareamiento 5. cuidado parental.

Para la actividad de canto por hora y por día y su relación con la temperatura se calculó el promedio de la relación de los machos activos contra los machos territoriales presentes en el área. En número (N) de observaciones fue de 119 a 126 entre las 7.00 y las 12.00 hrs y de 14 a 38 entre las 13.00 y las 17.00 hrs. Se calculó el promedio diario de apareamientos y su distribución a lo largo del tiempo.

RESULTADOS

Se observó un total de 20 machos y 29 hembras en toda el área de estudio, 14 machos eran territoriales y defendían sus territorios de uno a 24.5 m² entre 13 días y 172, no siendo constante el número de ellos durante el período de investigación (Pröhl 1995).

La actividad de canto de los machos de *D. pumilio* se inició después de las 7:00 hrs, alcanzó su máximo entre las 8:00 y 10:00 hrs con un promedio de más de 40% de los machos territoriales. Esta actividad disminuyó por la tarde, y subió levemente antes de la puesta de sol (Fig. 1).

Las temperaturas, durante el máximo de actividad de canto, oscilaron de 23,5°C a 25° C (Fig. 1). La actividad de canto se vio incrementada a partir de las 7.00 hrs con el aumento de la temperatura, encontrándose una correlación positiva hasta las 9.00 hrs (Spearman Rank; 7:00, $r=0.47$, $P=0.0001$, $N=119$ horas; 8:00, $r=0.36$, $P=0.0001$, $N=122$ horas), a partir de la cual no se encontró correlación algunas ($P>0.05$ para todas las horas posteriores).

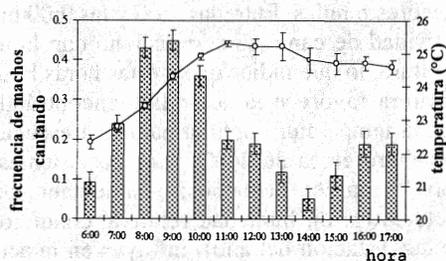


Fig. 1. Promedio (\pm ES) de machos de *D. pumilio* cantando por hora y temperatura en Hitoy Cerere, 1993. Average (\pm SE) of calling males of *D. pumilio* in function of time and temperature in Hitoy Cerere, 1993.

La actividad de canto por día fue dependiente de la cantidad de lluvia que cayó en las 24 horas antes de la observación (Spearman-Rank, $r=0.41$, $P=0.001$). En el caso de que no lloviera durante unos días, los machos cesaron de cantar, al igual que durante las lluvias fuertes. La actividad de canto se realizó todo el período de estudios con un pico en septiembre y fue bajando hacía finales del año (Fig. 2).

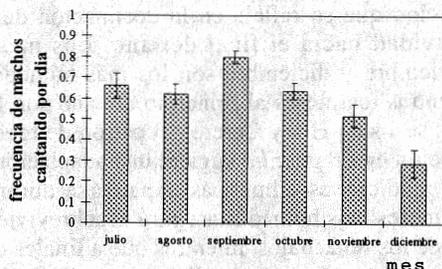


Fig. 2. Promedio (\pm ES) diaria de machos territoriales de *D. pumilio* cantando por mes en Hitoy Cerere, 1993. Daily average (\pm SE) of calling territorial males of *D. pumilio* per month in Hitoy Cerere, 1993.

Se observó un total de 44 apareamientos que se realizaron por la mañana con una mayor actividad entre las 9:00 y las 11:00 hrs (Fig. 3). Los apareamientos se realizaron entre las 7:15 y las 12:40 hrs, no encontrándose apareamientos a partir de esta hora.

La actividad diaria de apareamiento mostró una correlación positiva a la cantidad de precipitación que cayó en el día anterior a la observación (Spearman, $r=0.40$, $P=0.0001$, $N=132$). El máximo de apareamientos en un día fue de tres, particularmente después de días lluviosos (> 20 mm de precipitación). El mayor número de apareamientos por día se observó en septiembre (0.58 apareamientos/día) seguido por octubre (0.56 apareamientos/día) (Fig. 4).

El cortejo, la puesta del esperma y la

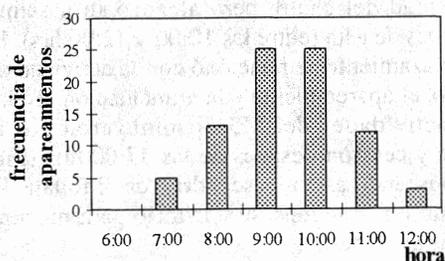


Fig. 3. Actividad de apareamientos de *D. pumilio* por hora en Hitoy Cerere, 1993 ($N = 143$ días). Total mating activity of *D. pumilio* per hour in Hitoy Cerere, 1993 ($N = 143$ days).

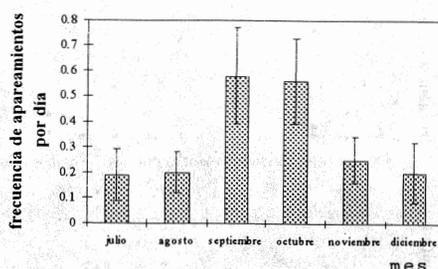


Fig. 4. Promedio (\pm ES) del número de apareamientos en *D. pumilio* observados por día para los meses julio a diciembre de 1993 en Hitoy Cerere. Average (\pm SE) of observed matings in *D. pumilio* per day during July to December, 1993, in Hitoy Cerere.

oviposición duraron entre 41 y 197 min ($x=89$, $SD=36.8$, $N=33$). Los cortejos antes de la oviposición duraron de dos a 157 min ($x=46.7$, $SD=41.3$, $N=33$) (Pröhl 1995). Los machos permanecían entre 11 y 45 min en el sitio del desove ($x=21.4$, $SD=8.7$, $N=32$), las hembras entre 19 y 70 min ($x=44$, $SD=13.9$, $N=33$). La oviposición empezó después de que el macho abandonó el sitio de desove.

El primer humedecimiento de la nidada por el macho tuvo lugar después del desove de la hembra. Todos los riegos observados ($N=8$) fueron ejecutados entre las 10.40 y 13.20 hrs. El desarrollo de los renacuajos duró un mínimo de diez días. Las hembras transportaron los renacuajos al agua entre el día 12 y 14 después de la oviposición. Se observó dos desarrollos de renacuajos dentro de las bromelias tardando 43 y 46 días hasta completar la metamorfosis.

La actividad de canto en el M5 fue mayor entre las 8:00 y 10:00 hrs. El apareamiento se realizó entre las 10:14 y 11:15 hrs y el riego de la nidada se llevó a cabo a las 13:00 hrs. La alimentación tuvo lugar en el transcurso de la

actividad del canto, pero alcanzó su máximo después de ésta (entre las 10:00 y 12:00 hrs). El desplazamiento se relacionó con la actividad de canto, el apareamiento y la alimentación. Todas las actividades del M5 disminuyeron por la tarde y cesaron después de las 17:00 hrs. (Fig. 5), buscando este un escondrijo en el follaje. El macho no abandonó su territorio para ninguna de las actividades.

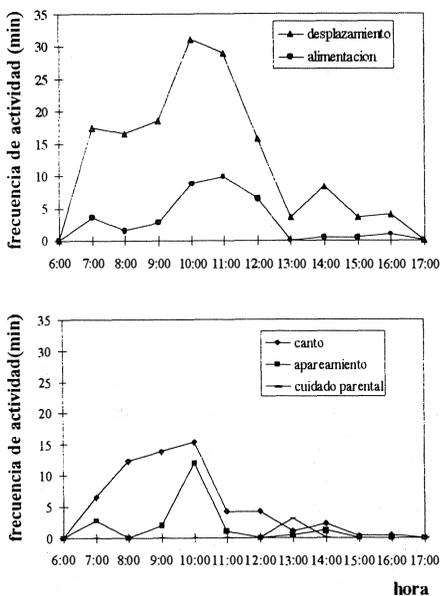


Fig. 5. Frecuencia de actividad diaria de cinco conductas de un macho (M5) de *D. pumilio* medido en minutos por hora en Hitoy Cerere, 1993 (N = 4 días). Daily frequency of five activities in one male of *D. pumilio* measured in minutes per hour in Hitoy Cerere, 1993 (N = 4 days).

DISCUSION

Una combinación de precipitación y temperatura esta asociada a la actividad reproductiva en algunas especies. Adicionalmente anfibios y especialmente anfibios terrestres que pierden agua por evaporación a través de la piel deben evitar circunstancias secas (Duellman y Trueb 1986). El comportamiento de *D. pumilio* corresponde a este esquema: pues tanto la actividad de canto, como la actividad de apareamiento muestran una correlación con la precipitación; además que a temperaturas altas (mayor de 25°C, por mediodía y por la tarde) y después de días sin lluvia estas actividades eran

menores o nulas. Entre las 7:00 y las 9:00 hrs la actividad de canto se correlacionó con la temperatura, lo que indica que a estas horas la temperatura favorece la actividad, encontrándose que la temperatura óptima para esta especie se encuentra cerca de 24°C. Los coeficientes de correlación son pequeños; posiblemente otros factores (p. ej. humedad relativa, condiciones de luz, estación del año) influyan en la actividad.

D. pumilio se aparea exclusivamente por la mañana, lo que coincide con otras especies de dendrobatidos (Jungfer 1985, Roithmair 1992, 1994b). La actividad bimodal de canto encontrada, es semejante a la reportada para *Dendrobates granuliferus*, la especie más afín a *D. pumilio* que presenta un pico de actividad por la mañana y otro poco antes del crepúsculo (Bolaños 1990, Meyer 1993).

Como otros dendrobatidos (Aichinger 1987, Roithmair 1992, 1994a, Wells 1980) *D. pumilio* muestra un patrón estacional de reproducción que se refleja en la declinación de la actividad hacia el final del año. Los meses noviembre y diciembre son los más húmedos, mientras los meses al principio del año son los más secos en Hitoy Cerere. El patrón de reproducción en *D. pumilio* sugiere una adaptación a las condiciones climáticas. Aparearse durante los meses más húmedos asegura la sobrevivencia de los renacuajos, mientras que a finales del año podría poner en peligro la vida de los renacuajos. Los hábitats de los renacuajos (axilas de bromelias, aráceas, musas) se desecan en periodos de poca lluvia (obs. pers.).

El máximo de actividad de reproducción observado coincide lo informado por Donnelly (1989) quien señala que durante abril y mayo (principio de la estación húmeda) así como en septiembre y octubre se encontró la mayor cantidad de óvulos en los ovarios de las hembras.

La observación que enfoca el comportamiento de un macho (M5) comprueba los patrones generales de actividad. La alimentación tiene lugar durante la actividad de canto y las horas preferidas para los apareamientos. Los machos aparentemente son capaces de combinar la actividad de canto con la alimentación que debería ayudar en la defensa del territorio. Sin embargo los machos no se alimentan durante los cortejos (obs. pers.). En muchas anuros la visión juega un papel importante en las conductas alimentación y cortejo

(Jaeger *et al.* 1976, Duellman y Trueb 1986, Zimmermann 1990) de modo que las condiciones de luz probablemente tienen influencia en la distribución temporal del comportamiento. Si antes de mediodía existen condiciones de luz óptimas tanto para el apareamiento como para el forrajeo, habría un conflicto o competencia del comportamiento.

En *D. pumilio* el forrajeo acarrea una alta movilidad que comprueba la captura por medio de una búsqueda activa (y contrario al forrajeo al acecho). Como otras ranas que poseen esta estrategia de alimentación, se encuentra una correlación con toxicidad, coloración aposemática y la especialización en cuanto a la alimentación [hormigas y termitas (Toft 1980, Donnelly 1991)].

La combinación de humedad y temperatura son factores importantes en la determinación de distribución de muchas especies de anfibios, lo que se atribuye a la ectothermia, la respiración cutánea que supone una piel húmeda y el intercambio de agua y a través de la piel (Duellman y Trueb 1986). Las observaciones de *D. pumilio* demuestran una dependencia de la actividad de la precipitación y temperatura. El ámbito de la temperatura donde estas son activas es estrecho y se atribuye a la adaptación a un medio ambiente estable, el bosque tropical húmedo.

Si los cambios climáticos globales causados por actividades antropogénicas acarrearán un aumento de temperatura se espera cambios en los patrones de actividad y de distribución de *D. pumilio*, aún cuando se trata de una especie oportunista. Son necesarios estudios más profundos para entender la dependencia de anfibios a factores abióticos y sus posibilidades de adaptarse a situaciones nuevas (Pounds y Crump 1994).

AGRADECIMIENTOS

Estoy en deuda con el Gobierno de Costa Rica, especialmente con Juan Diego Alfaro (Servicio de Parques Nacionales), por su colaboración y aceptación de mi trabajo en su país. Agradezco a Jorge Carbrera y Omar Rodríguez por sus comentarios al manuscrito y por la corrección del español. Doy las gracias a Walter Hödl quien supervisó mi tesis de diploma y al DAAD (Servicio Alemán de

Intercambio Académico) por financiar una parte de mi estadia en Costa Rica.

RESUMEN

La actividad de reproducción de *Dendrobates pumilio* fue observado en La Reserva Biológica Hitoy Cerere, Costa Rica de julio a diciembre 1993. La actividad diaria de canto era mayor por la mañana entre las 8.00 y 10.00 hrs, se mantuvo desde julio a octubre, pero fue declinando en noviembre y diciembre. En septiembre y octubre la actividad de apareamiento era mayor e, igual que el canto, bajó considerablemente hasta finales del año. El número de los machos que cantaron y la actividad de apareamiento fueron influidos positivamente por la precipitación. La actividad diaria de un macho territorial reveló que el forrajeo se realiza durante la actividad de canto y el control del territorio mientras no era compatible con el cortejo.

REFERENCIAS

- Aichinger, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. *Oecologia* 71: 583-592.
- Aichinger, M. 1992. Fecundity and breeding sites of an anuran community in a seasonal tropical environment. *St. Neotrop. Fauna Environm.* 27: 9-18.
- Bolaños, F. 1990. Actividad de canto y territorialidad en *Dendrobates granuliferus* Taylor 1958. Costa Rica. Universidad de Costa Rica, Sistema de Estudios de Posgrado, Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio", Costa Rica.
- Brust, D.G. 1990. Maternal brood care by *Dendrobates pumilio*: a frog that feeds its young. *J. Herpetol.* 27: 96-98.
- Crump, M. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Mis. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 61: 1-68.
- Donnelly, M.A. 1989. Reproductive phenology and age structure of *Dendrobates pumilio* in Northeastern Costa Rica. *J. Herpetol.* 23: 362-367.
- Donnelly, M.A. 1991. Feeding patterns of the Strawberry Poison Frog *Dendrobates pumilio* (Anura: *Dendrobatidae*). *Copeia* 1991: 723-730.
- Donnelly, M.A., C. Guyer, J.E. Juterbock & R.A. Alford. 1994. Techniques for marking amphibians, p. 277-284. In W.R. Heyer *et al.* (ed.). *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Duellman, W.E. & L. Trueb. 1986. *Biology of*

- Amphibians, McGraw-Hill, Nueva York. 670 p.
- Jaeger, R.G., J.P. Hailman & L.S. Jaeger. 1976. Bimodal diel activity of a Panamanian dendrobatid frog, *Colostethus nubicola*. *Herpetologica* 32: 77-81.
- Jungfer, K.-H. 1985. Beitrag zur Kenntnis von *Dendrobates speciosus*. *Salamandra* 21: 263-280.
- Lehner, P.N. 1979. Handbook of Ethological Methods. Garland STMP Press, Nueva York & Londres. 403 p.
- Meyer, E. 1993. Fortpflanzung und Brutpflegeverhalten von *Dendrobates granuliferus* Taylor, 1958 aus Costa Rica (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). *Veroff Naturhist Mus Schleusingen* 7/8: 113-142.
- Pounds, A. & M. Crump. 1994. Amphibian decline and climate disturbance: The case of the Golden Toad and the Harlequin Frog. *Conserv. Biol.* 8: 72-85.
- Pröhl, H. 1995. Territorialverhalten und Paarungsverhalten von *Dendrobates pumilio*. Tesis de diploma, Universidad Veterinaria de Hanovre, Hanovre, Alemania.
- Roithmair, M.E. 1992. Territoriality and male mating success in the dart-poison frog *Epipedobates femoralis* (Dendrobatidae, Anura). *Ethology* 92: 331-343.
- Roithmair, M.E. 1994a. Male territoriality and female mate selection in the dart-poison frog *Epipedobates trivittatus* (Dendrobatidae, Anura). *Copeia* 1: 107-115.
- Roithmair, M.E. 1994b. Field studies on reproductive behaviour in two dart-poison frog species (*Epipedobates femoralis*, *Epipedobates trivittatus*) in Amazonian Peru. *Herpetol. J.* 4: 77-85.
- Savage, J.M. 1968. The dendrobatid frogs of Central America. *Copeia* 1968: 745-776.
- Toft, C.A. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia* 45: 131-141.
- Toft, C.A. & W.E. Duellman. 1979. Anurans of the lower Rio Llullapichis, Amazonian Peru: A preliminary analysis of community structure. *Herpetologica* 35: 71-77.
- Wells, K.D. 1980. Behavioral ecology and social organization of a dendrobatid frog (*Colostethus inguinalis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6: 199-209.
- Weygoldt, P. 1987. Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). *Z. Zool. System. Evol.-Forsch., Hamburgo* 25: 51-67.
- Zimmermann, H. & E. Zimmermann. 1988. Etho-Taxonomie und zoogeographische Artengruppenbildung bei Pfeilgiftfröschen. *Salamandra* 24: 125-160.
- Zimmermann, E. 1990. Behavioral signals and reproduction modes in the neotropical frog family Dendrobatidae, p. 61-73. *In* W. Hanke (ed.). *Biology and physiology of Amphibians*. Gustav Fischer, Stuttgart, Nueva York.