

CAMBIOS MORFOLÓGICOS Y MORTALIDAD EN EMBRIONES Y RENACUAJOS DE *AGALYCHNIS SPURRELLI* BOULENGER (ANURA: HYLIDAE)

MORPHOLOGIC CHANGES AND MORTALITY ON EMBRYOS AND TADPOLES OF *AGALYCHNIS SPURRELLI* BOULENGER (ANURA: HYLIDAE)

Fernando Vargas-S.¹, Paúl David A. Gutiérrez-C.²

Resumen

Describimos los cambios morfológicos que suceden en embriones y renacuajos de la rana arbórea *Agalychnis spurrelli* y registramos los niveles y causas de mortalidad en ellos. El estudio se llevo a cabo entre noviembre 1998 y marzo 1999 en una población de esta especie que se reproduce alrededor de un estanque artificial ubicado en la vereda El Danubio, región de Anchicayá (Valle del Cauca), Colombia. Un lote de 289 renacuajos fue colectado y 26 nidadas fueron monitoreadas. Los embriones eclosionaron a los ocho días de edad en el estadio 24 de desarrollo. El desarrollo embrionario es similar al observado en otras ranas de Phyllomedusinae. Después de eclosionar, los renacuajos caen al agua y su patrón de crecimiento y desarrollo es similar al exhibido por renacuajos de especies cuya oviposición sucede en el agua. Los renacuajos eclosionan con un promedio de longitud total (LT) de 11,94 mm (n = 3); los renacuajos terminaron la metamorfosis con un LT de 44,16mm (n = 4). La mayor mortalidad de embriones fue debido a depredación por la serpiente *Leptodeira annulata* (< 25% de las nidadas) mientras que la mayor mortalidad de renacuajos fue debido a depredación por peces *Astyanax* sp. (Pisces: Characidae). Observaciones de campo sugieren que las características del cuerpo de agua estudiado (grande y permanente) pueden afectar el patrón de crecimiento de los renacuajos.

Palabras clave: *Agalychnis spurrelli*, Anchicayá, Anura, metamorfosis, renacuajos, Phyllomedusinae.

Abstract

We describe changes in some morphological traits of embryos and tadpoles of the treefrog *Agalychnis spurrelli*. Also, we made observations about their natural history. Between November 1998 and March 1999, a group of 289 tadpoles were collected, and 26 egg clutches were monitored from a population that breeds around an artificial pool located in Vereda Danubio, región Anchicayá (Valle del Cauca), Colombia. The former 24 stages of embryo development occur in eggs placed in arboreal substrates. After hatching (stage 24) and dropping in water, the gills are reabsorbed, and the growth and development patterns of tadpoles are similar to the showed by tadpoles of anuran species with aquatic oviposition. After 8 days from oviposition, individuals hatched with a mean body length (BL) of 11.94 mm (n = 3), tadpoles ended metamorphosis with a mean BL of 44.16 mm (n = 4). Most of the embryos' mortality was due to predation by the snake *Leptodeira annulata* (< 25% of clutches), while the most of the mortality in tadpoles was due to fishes *Astyanax* sp. (Pisces: Characidae). Field observations suggest that characteristics of the body water (permanent, large) could affect the growth pattern of tadpoles.

Key words: *Agalychnis spurrelli*, Anchicayá, Anura, metamorphosis, Phyllomedusinae, tadpoles.

¹ Programa Graduado de Biología. Universidad de Puerto Rico (Río Piedras). San Juan, Puerto Rico. Correo electrónico: <vargassalinasf@yahoo.com>.

² Grupo Herpetológico de Antioquia, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia. A. A. 1226. Medellín (Antioquia), Colombia. Correo electrónico: <pdgutierrez2@yahoo.com>.

INTRODUCCIÓN

La diversidad de modos reproductivos que exhiben los anuros ha sido discutida como estrategias que permiten reducir los niveles de depredación y/o competencia por sitios de reproducción entre especies simpátricas (Duellman y Trueb, 1994). La postura de huevos en vegetación sobre hábitats acuáticos con larvas que al eclosionar caen al agua, es uno de los más notorios. Este modo reproductivo [modo 18, Zug et al. (2001)] es característico de ranas Centrolenidae y algunas especies de Hylidae (Phyllomedusinae y algunas especies de *Dendropsophus*), Rhacophoridae y Mantellinae (Duellman y Trueb, 1994). Respecto a los Phyllomedusinae, aspectos relacionados con la historia natural, biología reproductiva y características larvales se han delineado ampliamente para algunas especies (Bagnara et al., 1986; Caldwell, 1994; Cannatella, 1980; Donnelly et al., 1987; Duellman, 2001; Jungfer y Weigoldt, 1994; Kenny, 1968; Marquis et al., 1986; Pyburn, 1970, 1980; Roberts, 1994; Scott y Starret 1974; Vargas-S. et al., 2000; Warkentin, 1995, 1999a, b, 2000). No obstante, pocos trabajos describen en detalle su desarrollo embrionario (e. g.: Kenny (1968) en *Phyllomedusa trinitatis*).

Dado que el desarrollo ontogénico de especies que colocan los huevos fuera del agua [modos 12-27, Zug et al. (2001)] difiere de aquel en especies de reproducción acuática [modos 1-11, Zug et al. (2001)], la importancia de este trabajo radica en la utilidad que tienen las descripciones de ontogenia para el entendimiento de los patrones generales de desarrollo de taxones representativos, su estandarización y la comparación entre ellos (Gollmann y Gollmann, 1991; Hall et al., 1997). Con base en lo anterior, se describen aspectos morfométricos de embriones y renacuajos de la especie *Agalychnis spurrelli* Boulenger 1913, además de ofrecen algunas anotaciones de su historia natural.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. Este trabajo se realizó en el corregimiento El Danubio, municipio de Dagua, (aproximadamente,

3° 33' N, 76° 53' O; 300 msnm), departamento del Valle del Cauca, Colombia. Esta es una región de bosque húmedo tropical en la vertiente occidental de la Cordillera Occidental, con una precipitación promedio anual que supera los 3.000 mm y distribuida principalmente entre los meses de marzo a mayo y septiembre a noviembre [Corporación Autónoma Regional Valle del Cauca (C. V. C.)].

Se estudió una población de *A. spurrelli* presente alrededor de un estanque artificial permanente ubicado en la margen derecha de la quebrada El Danubio. Este estanque posee un área de 24 m² y una profundidad aproximada de tres metros, el cual hace parte de un antiguo estanque de 140 m de longitud que fue destruido casi en su totalidad por derrumbes naturales. Los alrededores del estanque poseen abundante vegetación herbácea y arbustiva que poco a poco se solapa con el bosque adyacente.

Metodología. Entre noviembre 1998 y marzo 1999 se realizó seguimiento a 26 posturas de huevos de *A. spurrelli*, de las cuales 21 fueron registradas desde su oviposición. Las cinco posturas en que no se observó la oviposición (**grupo A**) fueron colocadas sobre canastas de malla parcialmente sumergidas en el agua, cuyo volumen alcanzado se calculó en 91,125 cm³. El número de huevos en dichas posturas fue de 42, 54, 76, 106, y 219, respectivamente. Los renacuajos de cada postura eclosionaron y cayeron dentro de cada canasta permitiendo monitorear su crecimiento. En cada canasta se seleccionó al azar, cada 24 h 15 individuos cuya longitud total fue registrada; posteriormente los renacuajos fueron retornados a su canasta correspondiente. Debido a la proliferación de algas y flujo de agua a través de la malla de las canastas, las condiciones de alimentación y características del medio se consideraron naturales e iguales entre ellas y su exterior. Lamentablemente, nuestras observaciones fueron limitadas a las cuatro primeras posturas y a 60 días de desarrollo (1.440 h), debido a que fuertes lluvias y caída de vegetación destruyeron las canastas.

Dado que las nidadas del grupo A poseían diferente número de embriones desarrollándose, la densidad de renacuajos en cada canasta experimental fue diferente. Posibles diferencias en el crecimiento de los renacuajos como causa de dicha diferencia en densidad de individuos fue analizada con un análisis de varianza. La talla de cada individuo fue transformada a logaritmo natural para homogeneizar la varianza entre individuos en los valores registrados (Zar, 1998). Los análisis de datos fueron realizados con el paquete estadístico STATISTICA 5.1 (StatSoft, 1997).

De las 21 posturas restantes (con oviposición observada), se seleccionaron cinco posturas (**grupo B**) que no se trasplantaron y fueron monitoreadas hasta su eclosión. A lo largo de este monitoreo se seleccionó de cada postura 10 huevos al azar para registrar su tamaño (diámetro) y coloración; luego se fijaron y preservaron en formaldehído 10% para determinar su desarrollo embrionario con base en la propuesta de Kenny (1968). Las restantes 16 posturas constituyeron el **grupo C**, que fue monitoreado con el fin de registrar niveles y causas de mortalidad. Igual se hizo con los renacuajos confinados en las canastas y fuera de ellas.

Al inicio del periodo de estudio, fueron colectados al azar 289 renacuajos presentes fuera de las canastas y preservados inmediatamente en formaldehído al 10%. Los estadios de desarrollo de embriones (huevos, grupo B) y renacuajos fueron determinados en el laboratorio de Zoología del Departamento de Biología de la Universidad del Valle (Cali, Colombia). Los estadios son determinados con base en Kenny (1968) y se compararon con Gosner (1960). Las características de embriones y renacuajos se observaron a través de microscopio estereoscópico (Nikon SMZ-1) (figura 1) y realizándose mediciones corporales de longitud cola, longitud cuerpo, longitud total y distancia interorbital con un calibrador Tajima Black-15 (precisión ± 0,05 mm). Los especímenes colectados se depositaron en el Museo de Herpetología Universidad de Antioquia (MHUA), Medellín (Antioquia, Colombia). Para

cada una de las variables corporales se calculó el promedio y desviación estándar, estos valores fueron graficados con los estadios de desarrollo como variable independiente. Esta grafica permite visualizar el patrón general de crecimiento y desarrollo de los renacuajos hasta el fin de la metamorfosis.

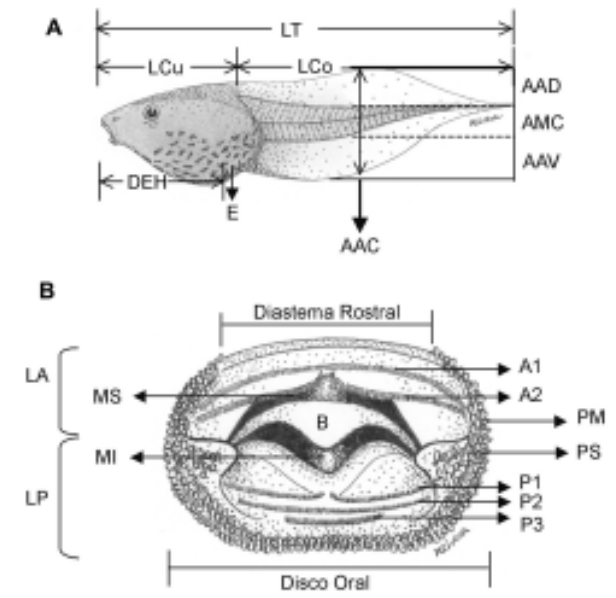


Figura 1. Morfología de un renacuajo. **A.** Vista lateral izquierda (estadio 27, CRUA 072-8). **B.** dibujo esquemático de las partes bucales. LT = longitud total; LCu = longitud cuerpo; LCo = longitud cola; AAD = altura aleta dorsal; AMC = altura musculatura caudal; AAV = altura aleta ventral; AAC = altura aleta caudal; E = espiráculo; DEH = distancia espiráculo-hocico; LA = labio anterior; LP = labio posterior; MS = mandíbula superior; MI = mandíbula inferior; A1 = primera línea dental anterior; A2 = segunda línea dental anterior; P1 = primera línea dental posterior; P2 = segunda línea dental posterior; P3 = tercera línea dental posterior; PM = papilas marginales; PS = papilas submarginales (estadio 29, CRUA 072-10). Dibujos elaborados por Mauricio Rivera.

RESULTADOS

Desarrollo y crecimiento. El desarrollo embrionario de *A. spurrelli* consistió de 24 estadios (Kenny, 1968) durante un periodo de hasta ocho días, momento en que sucede la eclosión. Durante dichos estadios de desarrollo sucedieron cambios morfológicos significativos en los embriones (tabla

1; figura 2 A-G). Los primeros 11 estadios de desarrollo ocurren en las primeras 28 horas. En el lote de renacuajos colectados en el estanque se determinaron 19 estadios de desarrollo,

comprendidos entre los estadios 24-43 (Gosner, 1960). A continuación se describen de manera general los cambios morfológicos que suceden en *A. spurrelli* desde la eclosión (estadio 24) hasta el estadio 43.

Tabla 1. Principales características del desarrollo embrionario de *Agalychnis spurrelli*. Los estadios son determinados con base en Kenny (1968) y se comparan con los de Gosner (1960). [N.º = número de renacuajos de la muestra; K = Kenny (1968); G = Gosner (1960)]

Estadio		N.º	Diagnosis
K	G		
6	7	3	Blastómeros diferenciados, polo animal con células más pequeñas que en el polo animal (figura 2A).
7	8	2	Blastómeros reducen su tamaño notablemente.
11	10	2	Formación del blastóporo (figura 2B).
12	11	2	Reducción del diámetro del blastóporo (figura 2C).
13	12	2	Blastóporo elíptico y muy delgado, se hace notoria la invaginación del mismo.
14	14	2	Pliegues neurales pronunciados, rudimentos arco mandibular e hioides aparentes (figura 2D).
15-16	16	2	Pliegues neurales fusionados a excepción de una corta fisura en la parte posterior del embrión.
17	17	1	La cola es conspicua sobre el saco del vítelo; cuerpo del embrión notorio; ojos han comenzado su desarrollo.
18	18	2	Aparecen primeros rudimentos branquiales en posición lateral a las copas ópticas.
19	19-20	2	Desarrollo progresivo de los filamentos de las branquias en forma de papilas.
20	21-22	2	Comienza desarrollo de filamentos branquiales (figura 2E).
21	22	2	Ojos bien pigmentados, fisura del coroides se reduce, filamentos branquiales desarrollados.
22	23	2	Fisura de los coroides prácticamente cerrada, filamentos branquiales en extremo desarrollo.
23	23	2	Fisura del coroides cerrada excepto por una pequeña muesca en el iris, comienza desarrollo de la boca.
24	23-25	3	Eclosión (figura 2F). Labios y papilas orales aparentes (figura 2G), branquias desarrolladas, fisura del coroides desaparece totalmente, pliegue opercular desarrollado.

Estadio 24. Eclosión. Cuerpo ovalado. Saco de vítelo redondeado de color verde cremoso. Cornea transparente y agallas externas; opérculo con margen posterior libre. Coloración parda oscura uniforme en el dorso del cuerpo, extendiéndose desde el hocico hasta el margen posterior del cuerpo y hacia los lados hasta el área medial. Cola pigmentada con un patrón moteado limitado a la mitad superior de la musculatura caudal y a la aleta dorsal; aleta ventral pigmentada solo en la mitad distal (figura 2F). El alto de la aleta dorsal es casi el 50% de la altura de la musculatura caudal, mientras que la aleta ventral es más del 80% de la musculatura. Aparente desarrollo de labios y papilas orales en el labio pos-

terior y en las márgenes del disco oral, mandíbulas corneas poco desarrolladas, área gutural con exceso de pigmento en forma de mancha redondeada, cápsulas nasales y narinas externas presentes (figura 2G).

Estadio 25. Cuerpo robusto, tan ancho como alto. Parte superior de la cabeza es plana. El rostro se alarga, en vista lateral, el hocico redondeado y visto dorsalmente, truncado. La abertura cloacal es destral al eje medio del cuerpo. La altura basal de la musculatura caudal equivale al 37% de la altura total de la cola; la musculatura se extiende casi hasta la punta de la cola, siendo muy delgada distalmente y curvada dorsalmente. La aleta dorsal

no se origina en la base de la cola, siendo más alta en la mitad de la misma (\bar{X} = 1,61 mm); la aleta ventral es más alta (\bar{X} = 1,97 mm) que la dorsal, casi en un 23%. El cuerpo es pardo olivo oscuro en el dorso y se extiende hacia el área dorsolateral; la coloración en el área ventrolateral y ventral es gris azulosa siendo más oscura en los lados. La musculatura caudal es de color gris bronceado especialmente en la mitad anterior y extendiéndose hacia la mitad superior de la misma en toda su longitud. Aletas transparentes con un patrón moteado uniforme de cromatóforos excepto en el área basal de la aleta ventral. Ausencia de brotes de las extremidades posteriores. Por su posición con el eje medio del cuerpo (en vista lateral) la boca es anteroventral; las partes bucales están bastante desarrolladas. El desarrollo de papilas es extenso y delimita los márgenes del disco oral excepto el área medial superior (diastema rostral; figura 3A). Las mandíbulas corneas comienzan a ser más pigmentadas; la mandíbula superior tiene bordes poco serrados y es más pequeña que la mandíbula inferior, la cual presenta bordes serrados puntiagudos. Hay dos hileras dentales superiores y tres inferiores con denticulos notables pero en poca cantidad.

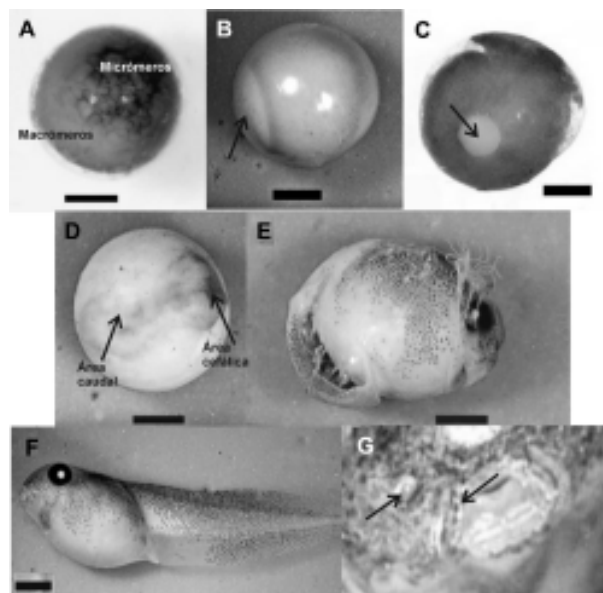


Figura 2. Varios estadios de desarrollo de *A. spurrelli* durante la embriogénesis. **A.** Estadio seis de desarrollo:

el clivaje es bilateral, lo cual da origen a micrómeros en el polo animal y macrómeros en el polo vegetal. **B-C.** Estadios 11 y 12, respectivamente: el blastóporo (flecha) se reduce hasta invaginarse completamente. **D.** Estadios 14-15: el embrión empieza a diferenciarse sobre el vitelo; pliegues neuronales (flecha) se hacen conspicuos y comienzan a unirse; parte cefálica se diferencia del resto del cuerpo del embrión. **E.** Estadio 21: obsérvese las branquias bien desarrolladas, parte posterior del embrión desprendida del vitelo, ojos bien desarrollados, pero el coroides en su parte inferior no se ha cerrado totalmente. **F.** Estadio 24: obsérvese mancha oscura debajo de la garganta. **G.** Boca en estadio 24 mostrando cápsula nasal y papilas orales poco formadas (flechas). La barra corresponde a 1 mm.

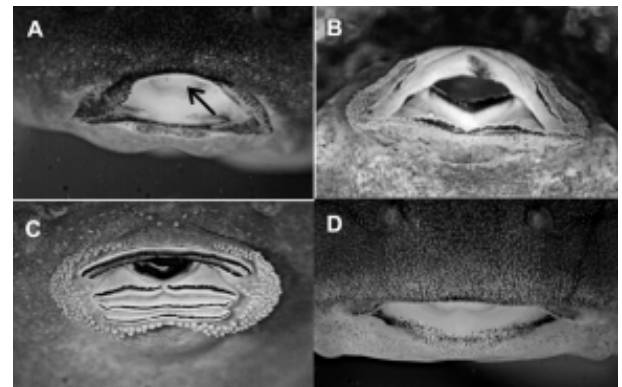


Figura 3. Desarrollo ontogénico de partes bucales desde estadio de desarrollo 25 al 41 en *A. spurrelli*. **A.** Estadio 25: obsérvese pigmentación de las mandíbulas corneas (flecha) y desarrollo de papilas orales. **B.** Estadio 26: obsérvese mandíbula superior que forma un arco amplio. **C.** estadio 27: partes bucales completamente formadas, obsérvese diastema rostral y la interrupción medial de A2 (flechas). **D.** Estadio 41: reabsorción de partes bucales.

A partir del estadio 26 al 38, los cambios morfológicos y de coloración no son significativos, excepto por el desarrollo de las partes bucales (figura 3 B-D) y de las extremidades posteriores (figura 4 A-D). Los cambios puntuales sucedidos son descritos a continuación:

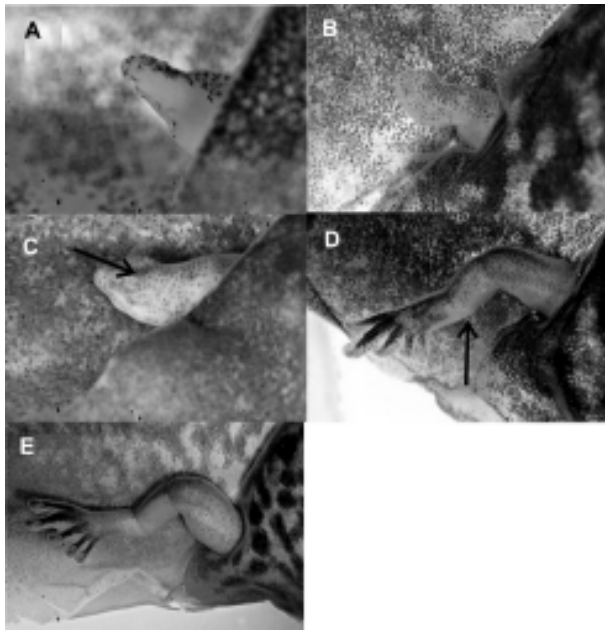


Figura 4. Desarrollo ontogénico en extremidades posteriores, desde estadio 25 hasta el estadio 41. **A.** Estadio 29: longitud de la extremidad es $L > 3/2$ su diámetro. **B.** Estadio 31: pata cuyo extremo es en forma de remo y sin divisiones entre los dedos. **C.** Estadio 34: se aprecia una división interdigital entre el primer y segundo dedos (flecha). **D.** Estadio 38: aparece tubérculo metatarsal (flecha). **E.** estadio 41: desarrollo avanzado de la extremidad posterior.

Estadio 26. Se incrementa el número de papilas labiales aunque se vuelven más pequeñas. La mandíbula superior es poco profunda y forma un arco amplio (figura 3B). Extremidades posteriores comienzan a desarrollarse en forma de un brote pequeño en la margen posterior del cuerpo. La longitud de este brote es menor a la mitad de su diámetro ($L < d/2$). Se presenta el espiráculo, el cual es parecido a una solapa, localizado ventralmente a la izquierda del eje medio del cuerpo; la abertura espiracular se encuentra a casi $2/3$ (64%) de la distancia entre el rostro y la margen posterior del cuerpo.

Estadio 27. La boca está bordeada por una hilera de pequeñas y delgadas papilas que conforman el disco oral, pero ampliamente interrumpida en el centro del labio superior (diastema rostral, figura 3C) y sin comisura. Los denticulos han incrementado

en número en cada hilera. Las hileras anteriores (A1, A2) son casi iguales en longitud aunque la hilera A2 se interrumpe centralmente, por lo tanto, la fórmula dental es $2(2)/3(1)$. Las hileras posteriores son de menor longitud que las anteriores; la hilera P3 es la más corta de todas. La pigmentación de las mandíbulas también puede variar entre individuos. Después de este estadio y hasta el 41, las partes bucales no se modificaron notablemente. La longitud del brote de la extremidad posterior es igual o mayor a la mitad de su diámetro ($L \geq d/2$). Narinas dorsolaterales, dirigidas lateralmente, situadas a menos de $1/3$ de la longitud entre el hocico y el ojo. El diámetro del ojo varía entre 1,95-2,70 mm ($\bar{X} = 2,28 \pm 0,29$). La longitud entre la boca y el espiráculo varía entre 7,40-10,90 mm ($\bar{X} = 9,59$). La altura de la musculatura caudal en la base de la cola está entre 4,50-6,70 mm ($\bar{X} = 5,43 \pm 0,54$). La aleta dorsal en su parte más alta mide entre 2,20-3,60 mm ($\bar{X} = 2,95 \pm 0,38$); la altura promedio de la aleta ventral es 3,55 mm ($\pm 0,41$; 2,90-4,50).

Estadio 28. La longitud del brote de la extremidad posterior es igual o mayor que su diámetro ($L > d$).

Estadio 29. El brote alcanza una longitud mayor que $3/2$ veces su diámetro (figura 4A).

Estadio 30. La longitud del brote de la extremidad posterior es aproximadamente dos veces su diámetro ($L = 2d$).

Estadio 31. El brote de la extremidad posterior en forma de remo en su margen distal (figura 4B); se inicia el desarrollo del pie. No se presentan muescas interdigitales. La pigmentación en la parte distal de la cola comienza a presentar un patrón reticulado.

Estadio 32. Comienza a presentarse una división entre el cuarto y quinto dedos, con la aparición de una muesca no muy profunda.

Estadio 33. Una nueva división se presenta en el margen posterior del pie; muesca interdigital entre el tercer y cuarto dedo.

Estadio 34. División interdigital entre el segundo y tercero, el tercero y cuarto, y el cuarto y quinto dedo (figura 4C).

Estadio 35. Se presenta una pequeña muesca interdigital entre el primer y segundo dedo. La coloración del vientre comienza a ser más blanquecina.

Estadio 36. Todos los dedos del pie están completamente separados excepto entre los dedos primero y segundo. Reticulaciones pardo oscuras están presentes en la mitad anterior de la musculatura caudal. Longitud total promedio 54,16 mm. El cuerpo es más corto que la longitud de la cola.

Estadio 37. Los cinco dedos del pie están bien desarrollados y separados entre sí. La región dorsal de la extremidad y el pie comienza a pigmentarse.

Estadio 38. Aparece el tubérculo metatarsal. Aparición de tubérculos tarsales y pedales (subarticulares) (figura 4D).

Estadio 39. El cuerpo comienza a ser más ancho que profundo. Parches blancuzcos surgen en la superficie interna de los dedos, los cuales marcan la posición de los tubérculos subarticulares.

Estadio 40. Los tubérculos subarticulares están completamente diferenciados. El número de tubérculos en cada dedo es igual al descrito en *Bufo valliceps* (Limbaugh y Volpe, 1957).

Estadio 41. La boca está proyectada frontalmente. Reabsorción de partes bucales (figura 3D). Hileras dentales A1 y P3 fragmentadas. Las extremidades posteriores están bien desarrolladas (figura 4E) y se inicia el desarrollo de las extremidades anteriores. La piel sobre el punto de origen de los brazos es más delgada y transparente. El cuerpo es más largo que ancho. La pieza cloacal de la cola está

ausente, marcando el inicio de la reabsorción de la cola. Espiráculo aún presente. Aletas caudales se reducen en su altura. Vientre blanquecino con pocas manchas pardas. Cola muy pigmentada con reticulaciones negras muy pronunciadas. La mayoría de individuos ya tienen puntos blancos en el dorso. Longitud total promedio 47,58 mm.

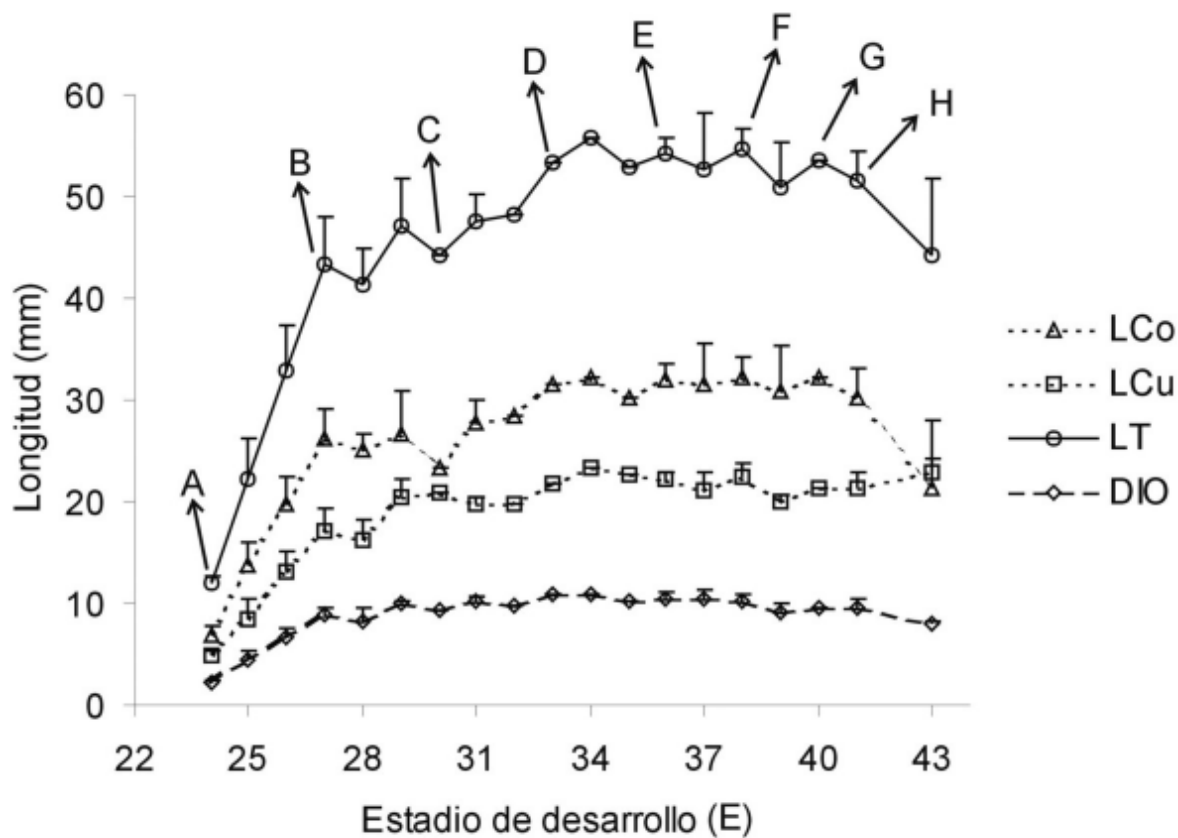
Estadio 43. El ángulo de la boca (comisura), visto lateralmente, está en un punto medio entre las narinas y la pupila del ojo. Las extremidades anteriores completamente desarrolladas. Espiráculo ausente. Partes bucales típicas de adulto. La cola se vuelve más corta que la longitud del cuerpo.

El patrón de crecimiento y desarrollo elaborado a partir de los 289 renacuajos colectados del estanque muestran que los renacuajos desde el estadio 24 al 26 aumentan hasta 3 veces el tamaño del cuerpo (LCu) (figura 5). La longitud total promedio que exhiben los renacuajos de esta población de *A. spurrelli* (estadio 36: $\bar{X} = 54,16$ mm; ver figura 5) son mayores a los registrados en otras poblaciones de Centro América [e. g.: Puntarenas-Costa Rica; estadio 36: $\bar{X} = 45$ mm (Scott y Starret, 1974); estadio 34-37: $\bar{X} = 41,5$ mm (Duellman, 2001)]. Por otro lado, en las canastas experimentales se observó que la longitud total promedio de los renacuajos varió significativamente ($F = 2,60$; g. l.: 3,174; $p < 0,03$) dependiendo de la densidad de larvas en la que se encontraban creciendo (figura 6). En todas las canastas solo se observaron individuos en los estadios de desarrollo 25 y 26. La mayoría (78%) de los individuos colectados en el estanque también se encontraron en los estadios 25-26 (figura. 5).

Mortalidad. El nivel de mortalidad a nivel de posturas fue del 25%. Cuatro posturas de huevos murieron en su totalidad. Esto fue debido en tres casos a depredación por *Leptodeira annulata* (colúbrido de hábitos nocturnos) y en un caso a inundación, ya que los huevos fueron colocados

en un sustrato bajo que fue cubierto de agua después de fuertes lluvias. El porcentaje de supervivencia de embriones en las otras 12 posturas superó el 80%. Causas de mortalidad observadas en estos casos fueron depredación por hormigas (*Paraponera clavata*, *Ectatomma* sp.) e infección por hongos. En la etapa post-eclosión, se observó mortalidad solo cuando los

embriones que eclosionaban de los huevos caían al agua y fueron depredados por peces de *Astyanax* sp. (Characidae). El porcentaje de individuos que sobreviven a la depredación por dichos peces no se pudo cuantificar pero después de este evento no se observó ataques sobre los renacuajos o que estos últimos exhibieran heridas o mutilaciones.



Tamaño de muestra para cada estadio (E = n)

E24=3; E25=186; E26=40; E27=16; E28=3; E29=3; E30=1; E31=5; E32=3

E33=2; E34=1; E35=1; E36=5; E37=3; E38=4; E39=5; E40=2; E41=6; E43=1

Figura 5. Patrón de crecimiento corporal de renacuajos de *A. spurrelli* durante el proceso de metamorfosis. LCo = longitud cola; LCu = longitud cuerpo; LT = longitud total; DIO = distancia interorbital (ver figura 1 para referencia grafica de las medidas corporales). **A-H.** Características específicas en ciertas etapas del desarrollo: **A.** Eclosión. **B.** Partes orales completas. **C.** Extremidad posterior L= d. **D.** Formación de tres dedos. **E.** cinco dedos. **F.** aparición tubérculo metatarsal. **G.** Tubérculos subarticulares completos. **H.** inicio desarrollo extremidad anterior, absorción partes bucales y inicio de absorción de la cola.

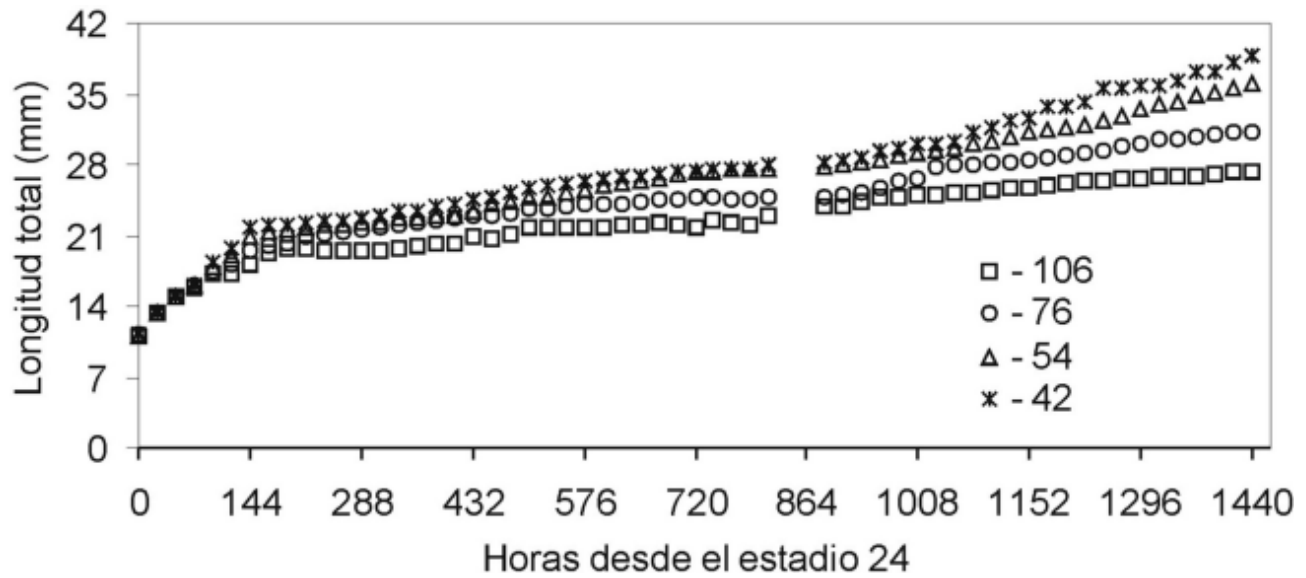


Figura 6. Variación en crecimiento corporal de renacuajos de *A. spurrelli* (grupo A, ver metodología) como posible efecto de densidad inicial (42, 54, 76 y 106 individuos). La discontinuidad en las líneas de tendencia se debe a una ausencia de registros durante dicho período de tiempo.

DISCUSIÓN

Crecimiento y desarrollo. Los estadios embrionarios (1 al 24) se caracterizan por un lento crecimiento corporal, pero con un alto grado de desarrollo morfológico (Altig, 2003). Los procesos de segmentación, formación de blástula y gastrulación que ocurren en los primeros estadios de desarrollo de *A. spurrelli* (1 al 13) son iguales a los encontrados en la mayoría de anfibios (Browder et al., 1991). En cuanto a los estadios posteriores (14 al 24), los embriones de *A. spurrelli* exhiben el mismo patrón de desarrollo que se ha observado en otras especies de anuros Phyllomedusinae, aunque con diferencias interespecíficas en aspectos tales como tiempo de formación de ojos, branquias, pliegues neuronales o edad de eclosión [*Phyllomedusa trinitatis*, Kenny (1968)].

Al exhibir oviposición fuera del agua, los embriones de las ranas Phyllomedusinae enfrentan problemas de espacio, mantenimiento de agua e intercambio gaseoso con el medio (Kenny, 1968). El crecimiento que exhibieron los embriones de *A. spurrelli*,

encorvándose sobre sí mismo a lo largo del perímetro del vitelo, es típico de este tipo de especies y es atribuido a limitantes de espacio y a la necesidad de mantener la forma esférica de la membrana que contiene el medio acuoso (Kenny, 1968). El desarrollo de branquias externas grandes ayuda a captar el oxígeno que se difunde a través de la membrana del huevo (Kenny, 1968; Warkentin, 1999a), aunque una alta vascularización en la cola también puede cumplir una importante función en este aspecto ya sea en ranas Phyllomedusinae o de diversas especies con oviposición fuera del agua (Towsend y Steward, 1985).

La eclosión en *A. spurrelli* fue en el estadio 24 de desarrollo, lo cual es similar a lo descrito en las otras especies del género *Agalychnis* y demás Phyllomedusinae. Sin embargo, la edad de eclosión no es igual para todas las especies. Algunas especies toman menos días para eclosionar [e. g.: *A. craspedopus* (Hoogmed y Cadle, 1991)], mientras que otras se tardan el mismo tiempo que *A. spurrelli* o más días [e. g.: *A. calcarifer*, 7-10 días (Caldwell, 1994); *Phyllomedusa hypochondrialis*, 8-9 días

(Pyburn, 1980)]. Más aún, el tiempo de eclosión es flexible y puede presentar variación intraespecífica como respuesta a estímulos ambientales. Por ejemplo, embriones de *Agalychnis callidryas* pueden adelantar el momento de eclosión (de 8 hasta 5 días) ante el ataque de depredadores (Warkentin, 1995, 2000) y hongos (Warkentin et al., 2001). Esto a su vez, afecta su desarrollo en el momento de ingresar al agua para completar la metamorfosis (Warkentin, 1999a). Esta plasticidad del momento de eclosión no la observamos en *A. spurrelli*, aunque ha sido registrada para ésta y otras especies de *Agalychnis* (Warkentin, 1995) y otros géneros y familias de anuros (Chivers et al., 2001; Laurila et al., 2002; Schalk et al., 2002).

Posterior a la eclosión, el patrón de crecimiento y desarrollo del cuerpo, y de la cola de *A. spurrelli* fue el típico presentado en renacuajos (Altig, 2003): una fase de mucho crecimiento y poco desarrollo (estadios 25-41, especialmente estadios 25-27) para después seguir en una fase de poco crecimiento y mucho desarrollo (estadios 42-46). Este patrón, sin embargo, puede presentar variaciones debido a diferencias en tiempo de eclosión (Warkentin, 1995, 1999a), tamaño de óvulos, densidad de individuos, temperatura del agua, disponibilidad de alimento y presencia de depredadores (Alford, 1999; Laurila y Kujasalo, 1999; Newman, 1992). Por ejemplo, efectos denso-dependientes en el crecimiento corporal han sido registrados en diversas especies (Alford, 1999) y pudiesen estar presentes en *A. spurrelli* (figura 6). No obstante, este aspecto requiere ser debidamente comprobado en *A. spurrelli* pues nuestro experimento careció de replicas y no se puede descartar efectos genéticos de los machos y hembras de cada amplexus (Sullivan et al., 1995).

La formación de las partes bucales no es estrechamente relacionada con las características usadas para determinar estadios de desarrollo (Altig y McDiarmid, 1999a). Sin embargo, como es típico en renacuajos, en el estadio 25 la mayoría de las partes bucales estaban formadas (Altig, 2003) per-

mitiéndoles alimentarse poco después de la eclosión. Los renacuajos de *A. spurrelli* son exotróficos, y al igual que la mayoría de especies de los géneros *Agalychnis* y *Phyllomedusa*, pertenecen a la categoría eco-morfológica ocho (raspador en suspensión) de Altig y McDiarmid (1999b). Los renacuajos de *A. spurrelli* son de comportamiento pelágico y forrajean sobre superficies sumergidas, lo cual fue continuamente observado en el campo.

La gran abundancia de renacuajos en estadios de desarrollo 25 y 26 que se observó en el sitio de estudio podría deberse a las condiciones del cuerpo de agua. Este cuerpo de agua es grande, permanente, y al parecer con bajos niveles de depredación (ver sección más adelante) y altos recursos alimenticios (obs. pers.). Estas condiciones podrían permitir a los renacuajos de *A. spurrelli* demorarse más tiempo en estos estadios de crecimiento y alcanzar tallas corporales grandes, así implique retrasar un poco el tiempo de metamorfosis (Altig y McDiarmid, 1999a, figura 5). Este balance entre tasas de crecimiento y desarrollo de los renacuajos ha sido registrado ya en numerosas especies de anuros (Alford, 1999; Laurila y Kujasalo, 1999; Newman, 1992; Werner, 1986). Retardarse en el tiempo de metamorfosis mientras ganan un mayor tamaño corporal parece estar asociado con una mejor adaptación (*fitness*) de los individuos a las condiciones del medio terrestre (Alford, 1999; Werner, 1986).

Mortalidad. Generalmente se asume que la oviposición en microhábitats fuera del agua evolucionó para evadir altas mortalidades presentes en microhábitats acuáticos (Duellman y Trueb, 1994; Magnusson y Hero, 1991). Sin embargo, resultados de diversas investigaciones no apoyan esta hipótesis y por el contrario, sugieren que la mortalidad en huevos puestos fuera del agua siguen siendo altas (Lips, 2001; Oliveira y Wachlevsky, 2004; Rödel et al., 2002; Vonesh, 2000; Warkentin, 1995). En *A. callidryas*, por ejemplo,

la serpiente *Leptodeira septentrionalis* puede atacar hasta un 60% de las posturas en una congregación reproductiva (Warkentin, 1995, 2000), mientras que diversos insectos pueden causar mortalidades desde cerca de un 20% hasta más de un 50% en ésta y otras especies de ranas (Villa, 1977; Villa y Townsend, 1983; Vonesh, 2000; Warkentin, 2000). Comparado con estas cifras, la mortalidad de embriones en la población de *A. spurrelli* estudiada aparenta ser baja. Esta diferencia pudiese deberse a factores ecológicos que difieren entre los lugares de estudio, pero un monitoreo más intensivo es necesario. El nivel de depredación sobre huevos de *A. spurrelli* podría estar subestimado, ya que no se observó mortalidad por depredadores comúnmente registrados en huevos arbóreos (e. g.: aves, avispas, moscas parásitas) (Villa, 1983; Warkentin, 2000).

De igual forma, tradicionalmente ha sido aceptado que las poblaciones de anfibios sufren altos niveles de mortalidad en la etapa de renacuajo, ya sea por la desecación de cuerpos acuáticos y/o porque son depredados por vertebrados e invertebrados (Duellman y Trueb, 1994). Los peces *Astyanax* sp. son oportunistas y depredan elementos alimenticios justo cuando estos caen en la superficie del agua, tal como sucede cuando los renacuajos de *A. spurrelli* eclosionaron. Kenny (1968) también documenta este tipo de depredación en *Phyllomedusa trinitatis*, sugiriendo que la eclosión simultánea de huevos puede reducir la mortalidad de renacuajos por dichos peces. En *A. spurrelli* se observó eclosión simultánea de huevos (entre las 10:00 y 11:00 h) de una misma postura y en ocasiones varias posturas (todas con ocho días de desarrollo). Dada la abundancia de renacuajos en el estanque (obs. pers.), muchos de los individuos sobrevive el ataque de los peces *Astyanax* sp.

Si los renacuajos que entran al agua después de eclosionar sobreviven a la depredación de peces *Astyanax* sp. tendrán aparentemente altas posibilidades de terminar la metamorfosis. Esto

debido a las características que ofrece el cuerpo de agua estudiado. Voraces depredadores de renacuajos tales como larvas de odonatos, coleópteros (Dytiscidae) y hemípteros, son inusuales en cuerpos de agua permanentes, profundos y con peces (Caldwell, 1989; Heyer et al., 1975). Por otro lado, no sucede mortalidad por desecación pues el cuerpo de agua es permanente (obs. pers. del primer autor entre 1995 y 1998). Depredadores terrestres pueden arribar al estanque, pero debido al tamaño del mismo, los renacuajos tienen suficiente espacio para alejarse de los bordes del estanque y escapar (obs. pers.). Por otro lado, la escasez de alimento no fue aparente, siempre hubo renacuajos forrajeando sobre algas creciendo sobre las paredes del estanque, troncos sumergidos e incluso, la malla de las canastas experimentales.

CONCLUSIONES

Los cambios morfológicos que se observaron en embriones y renacuajos de *A. spurrelli* muestran una similitud general a los cambios registrados en las demás especies de *Agalychnis* y otros Phyllomedusinae. No obstante, diferencias interespecíficas tales como, presencia de cápsulas de agua en algunas especies [e. g.: Pyburn (1980)] pero no en otras [e. g.: Caldwell (1994)], huevos enrollados en hojas o no (Jungfer y Weygoldt, 1994) y diferencias en tiempo de eclosión también sugieren e implican diferenciación en otros aspectos tales como tiempo de formación de estructuras embrionarias, fisiología y conducta. Sería de esperar que las características de los embriones y renacuajos de *A. spurrelli* exhibieran más similitud con aquellos de *A. litodryas*, ya que estas dos especies son altamente emparentadas dentro del género *Agalychnis* (Duellman, 2001). Lamentablemente, aún no se ha publicado la descripción del renacuajo de *A. litodryas* (Duellman, 2001).

El aparente incremento en tallas corporales de los renacuajos de *A. spurrelli* desde poblaciones en Centroamérica a poblaciones en Sudamérica es un gradiente también observado a nivel de individuos adultos (Duellman, 2001). Mejores colecciones ayudarían a establecer este patrón con certeza y evaluar posibles causas. Finalmente, el monitoreo de los niveles y causas de mortalidad en embriones de *A. spurrelli* y otras especies con oviposición fuera del agua es importante, pues la acción de depredadores en estadios tempranos de desarrollo ha sido poco documentada en congregaciones reproductivas tropicales de anuros (Oliveira y Wachlevsky, 2004).

REFERENCIAS

- Alford RA.** 1999. Ecology: Resource use, competition and predation. Pp. 240-278. *En:* McDiarmid RW, Altig R (eds.). *Tadpoles, the biology of anuran larvae*. University of Chicago Press. Chicago, E. U. A.
- Altig R.** 2003. Development. Vol. 2, pp. 387-410. *En:* Jamieson BGM (ed.). *Reproductive biology and phylogeny of anura*. Science Publishers Inc. New Hampshire, E. U. A.
- Altig R, McDiarmid RW.** 1999a. Body plan. Development and morphology. Pp. 24-51. *En:* McDiarmid RW, Altig R (eds.). *Tadpoles, the biology of anuran larvae*. University of Chicago Press. Chicago, E. U. A.
- Altig R, McDiarmid RW.** 1999b. Research. Materials and techniques. Pp. 7-23. *En:* McDiarmid RW, Altig R (eds.). *Tadpoles, the biology of anuran larvae*. University of Chicago Press. Chicago, E. U. A.
- Bagnara JT, Iela L, Morrisett F, Rastogi RK.** 1986. Reproduction in the Mexican leaf frog (*Pachymedusa dacnicolor*) I. Behavioral and morphological aspects. *Occasional Papers of the Museum of Natural History (The University of Kansas)*, 121:1-31.
- Browder LW, Erickson CA, Jeffery WR.** 1991. *Developmental Biology*. Tercera Ed. Saunders College Publishing. Filadelfia, E. U. A.
- Caldwell JP.** 1989. Structure and behavior of *Hyla geographica* tadpole schools, with comments on classification of group behavior in tadpoles. *Copeia*, 1989:938-948.
- Caldwell JP.** 1994. Natural history and survival of eggs and early larval stages of *Agalychnis calcarifer* (Anura, Hylidae). *Herpetological Natural History*, 2:57-66.
- Cannatella DC.** 1980. A review of the *Phyllomedusa buckleyi* group (Anura:Hylidae). *Occasional Papers of the Museum of Natural History (The University of Kansas)*, 87:1-40.
- Chivers DP, Kiesecker JM, Marco A, DeVito J, Anderson MT, Blaustein AR.** 2001. Predator induced life history changes in amphibians: Egg predation induces hatching. *Oikos*, 92:135-142.
- Donnelly MA, Guyer C, Krempels DM, Braker HE.** 1987. The tadpole of *Agalychnis calcarifer* (Anura: Hylidae). *Copeia*, 1987:247-250.
- Duellman WE.** 2001. *The Hylid frogs of Middle America*. New and expanded edition. Museum of Natural History, Monograph 1-2:1-753. Universidad de Kansas. Kansas, E. U. A.
- Duellman WE, Trueb L.** 1994. *Biology of amphibians*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. E. U. A.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a los pobladores de Anchicayá por su colaboración durante la realización de esta investigación. Fernando Castro-H. permitió el acceso a las instalaciones y los estereoscopios del área de Zoología de la Universidad del Valle. Carla Osorio (Universidad de Puerto Rico) y Mauricio Rivera (Grupo Herpetológico de Antioquia) colaboraron en la toma de fotografías y dibujos. Evaluadores anónimos ayudaron a aclarar y mejorar las ideas expuestas en este trabajo. Agradecemos especialmente a Carlos Arturo Saldarriaga, "Capullo" (q.e.p.d.), por su ayuda e incondicional amabilidad durante los años en que visitamos la Región de Anchicayá y a quien dedicamos el presente trabajo.

- Gollmann B, Gollmann G.** 1991. Embryonic development of the myobatrachine frogs *Geocrinia laevis*, *Geocrinia victoriana*, and their natural hybrids. *Amphibia-Reptilia*, 12:103-110.
- Gosner KL.** 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16:183-190.
- Hall JA, Larsen JH Jr., Fitzner RE.** 1997. Postembryonic ontogeny of the spadefoot toad, *Scaphiopus intermontanus* (Anura: Pelobatidae): external morphology. *Herpetological Monograph*, 11:124-178.
- Heyer WR, McDiarmid R, Weigmann DLM.** 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica*, 7:100-111.
- Hoogmed MS, Cadle JE.** 1991. Natural history and distribution of *Agalychnis craspedopus* (Funkhouser, 1957) (Amphibia: Anura: Hylidae). *Zoologische Medelingen*, 65:129-142.
- Jungfer KH, Weygoldt P.** 1994. The reproductive biology of the leaf frog *Phyllomedusa lemur* Boulenger, 1882, and a comparison with other members of the Phyllomedusinae (Anura: Hylidae). *Revue Française de Aquariologie*, 21:57-64.
- Kenny JS.** 1968. Early development and larval natural history of *Phyllomedusa trinitatis* Mertens. *Caribbean Journal of Science*, 8:35-45.
- Laurila A, Kujasalo J.** 1999. Habitat duration prediction risk a phenotypic plasticity in common frog (*Rana temporaria*) tadpoles. *Journal of Animal Ecology*, 68:1123-1132.
- Laurila A, Pakkasmaa S, Crochet PA, Merila J.** 2002. Predation induced plasticity in early life history and morphology in two anurans amphibians. *Oecologia*, 132:524-530.
- Lips KR.** 2001. Reproductive trade-offs and bet-hedging in *Hyla calypsa*, a Neotropical treefrog. *Oecologia*, 128:509-518.
- Limbaugh BA, Volpe EP.** 1957. Early development of the Gulf toad, *Bufo valliceps* Weigmann. *American Museum Novitates*, 1842:1-32.
- Magnusson WE, Hero JM.** 1991. Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. *Oecologia*, 86:310-318.
- Marquis RJ, Donnelly MA, Guyer C.** 1986. Aggregations of calling males in *Agalychnis calcarifer* Boulenger (Anura: Hylidae) in a Costa Rican lowland wet forest. *Biotropica*, 18:173-175.
- Newman RA.** 1992. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *BioScience*, 42:671-678.
- Oliveira NS, Wachlevsky M.** 2004. Predation on the arboreal eggs of three species of *Phyllomedusa* in Central Amazonia. *Journal of Herpetology*, 2:242-244.
- Pyburn WF.** 1970. Breeding behavior of the leaf-frogs *Phyllomedusa callidryas* and *Phyllomedusa dacnicolor* in Mexico. *Copeia*, 1970:209-218.
- Pyburn WF.** 1980. The function of eggless capsules and leaf in nest of the frog *Phyllomedusa hypochondrialis* (Anura: Hylidae). *Proceedings of Biological Society of Washington*, 93:153-167.
- Roberts WE.** 1994. Explosive breeding aggregation and parachuting in a Neotropical frog, *Agalychnis saltator* (Hylidae). *Journal of Herpetology*, 28:193-199.
- Rödel M-O, Range F, Seppänen J-T, Noë R.** 2002. Caviar in the rain forest: monkeys as frog-spawn predators in Tai National Park, Ivory Coast. *Journal of Tropical Ecology*, 18:289-294.
- Scott NJ Jr., Starrett A.** 1974. An unusual breeding aggregation of frogs, with notes on the ecology of *Agalychnis spurrelli* (Anura: Hylidae). *Bulletin of Southern California Academy of Sciences*, 73:86-94.
- Schalk G, Forbes MR, Weatherhead PJ.** 2002. Developmental plasticity and growth rates of green frog (*Rana clamitans*) embryos and tadpoles in relation to a leech (*Macrobella decora*) predator. *Copeia*, 2002:445-449.
- StatSoft, Inc.** 1997. *STATISTICA for Windows. Version 5.1.* Tulsa (Oklahoma), E. U. A. Disponible en <<http://www.statsoft.com>>.
- Sullivan KB, Ryan MJ, Verrell PA.** 1995. Female choice and mating system structure. Pp. 470-517. En: Heatwole H, Sullivan KB (eds.). *Amphibian biology*. Volumen II. Surrey Beatty y Sons. Boston, E. U. A.
- Towsend DS, Stewart M.** 1985. Direct development in *Eleutherodactylus coqui*: a staging table. *Copeia*, 1985:423-436.
- Vargas-S F, Bolaños-L ME, Berrío-BH.** 2000. Notas sobre la ecología reproductiva de *Agalychnis spurrelli*:

(Anura: Hylidae) en una población de Anchicayá, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 24:85-99.

- Villa J.** 1977. A symbiotic relationship between frog (Amphibia, Anura, Centrolenidae) and fly larvae (Drosophilidae). *Journal of Herpetology*, 11:317-322.
- Villa J, Townsend DS.** 1983. Viable frog eggs eaten by phorid fly larvae. *Journal of Herpetology*, 17:278-281.
- Vonesh JR.** 2000. Dipteran predation on the arboreal eggs of four *Hyperolius* frog species in Western Uganda. *Copeia*, 2000:560-566.
- Warkentin KM.** 1995. Adaptive plasticity in hatching age: a response to predation risk trade-offs. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 92:3507-3510.
- Warkentin KM.** 1999a. Effects of hatching egg on development and hatchling morphology in the red-eyed treefrog, *Agalychnis callidryas*. *Biological Journal of Linnean Society*, 68:443-470.
- Warkentin KM.** 1999b. The development of behavioral defenses: a mechanistic analysis of vulnerability in red-eyed treefrog hatchlings. *Behavioral Ecology*, 10:251-262.
- Warkentin KM.** 2000. Wasp predation and wasp-induced hatching of red-eyed treefrog eggs. *Animal Behavior*, 60:1-8.
- Warkentin KM, Currie CR, Rehner SA.** 2001. Egg-killing fungus induces early hatching of red-eyed treefrog eggs. *Ecology*, 82:2860-2869.
- Werner EE.** 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. *The American Naturalist*, 128:319-341.
- Zar JH.** 1998. *Biostatistical Analysis*. Cuarta Ed. Prentice Hall, Inc. Nueva Jersey, E. U. A.
- Zug GR, Vitt LJ, Caldwell JP.** 2001. *Herpetology. An introductory biology of amphibians and reptiles*. Segunda Ed. Academic Press. E. U. A.

ANEXO

Lista de especímenes referenciados: Colombia, Valle del Cauca, municipio Dagua, vereda El Danubio, quebrada El Danubio (aprox. 3° 33' N, 76° 53' O, 300 msnm.), Colección de Renacuajos, Universidad de Antioquia (CRUA) 072-1 a 072-13. Colectores Paúl David Gutiérrez-C. y Fernando Vargas-S.:

CRUA 072-1: estadio 6	CRUA 072-2: estadio 11	CRUA 072-3: estadio 12
CRUA 072-4: estadio 14-15	CRUA 072-5: estadio 21	CRUA 072-6: estadio 25
CRUA 072-7: estadio 24	CRUA 072-8: estadio 27	CRUA 072-9: estadio 41
CRUA 072-10: estadio 29	CRUA 072-11: estadio 31	CRUA 072-12: estadio 34
CRUA 072-13: estadio 38.		