

# ASPECTOS REPRODUCTIVOS Y DESARROLLO LARVAL DE *HYLA PUGNAX* (ANURA: HYLIDAE) EN EL PIEDEMONTE ANDINO DE VENEZUELA

por

Andrés Chacón-Ortiz<sup>1</sup>, Amelia Díaz de Pascual<sup>2</sup> & Francisco Godoy<sup>3</sup>

## Resumen

**Chacón-Ortiz, A., A. Díaz & F. Godoy:** Aspectos reproductivos y desarrollo larval de *Hyla pugnax* (Anura: Hylidae) en el Piedemonte Andino de Venezuela. Rev. Acad. Colomb. Cienc. **28** (108): 391-402, 2004. ISSN: 0370-3908.

Se evalúa la actividad reproductiva de *Hyla pugnax*, y se describe su desarrollo larval, en las inmediaciones del Río Doradas, segundo desarrollo del complejo de represas Uribante-Caparo (7° 46'N; 82° 00'W), Estado Táchira, Venezuela. En el lugar se detectó la presencia de 159 nidos, algunos de forma circular, otros elípticos, colocados en su mayoría en sustratos arenosos en las márgenes de las quebradas. El área promedio de cada nido fue de 326,12 cm<sup>2</sup>. Los nidos eran simples en su edificación, compuestos de una sola cámara, donde se encontraban depositados los huevos. Sin embargo, la presencia de huevos en otros sitios con condiciones húmedas sugiere que esta especie es facultativa en la construcción de sus nidos. El número máximo de nidos (46) se registró en febrero, en plena época de sequía, disminuyendo en número a lo largo del año, en correspondencia con el comienzo de las primeras lluvias, indicando que se reproduce durante la estación seca. La cantidad de huevos depositados se encuentra en un intervalo de (1783-2050) con promedio de 1896, depositados en una masa gelatinosa transparente colocada en monocapa sobre la superficie del agua. El desarrollo larval de *Hyla pugnax*, desde el huevo hasta la metamorfosis completa, dura 95 días a una temperatura de 21°C. Las larvas fueron preservadas en solución de 70% alcohol, 1% formalina y depositados en la Colección de Vertebrados de la Universidad de Los Andes (CVULA), en Venezuela. El estatus taxonómico de *Hyla pugnax* ha sido objeto de controversias. Los aportes de este trabajo permiten ratificar su entidad específica.

**Palabras clave:** Aspecto reproductivo, Desarrollo larval, *Hyla pugnax*, Grupo *boans*, Amphibia, Anura, Hylidae, Represa Uribante-Caparo, Río Doradas, Andes, Venezuela.

- 1 Biólogo, Profesional Asociado a la Investigación, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Caracas, Venezuela. Correo electrónico: aecortiz@ivic.ve.
- 2 Profesor Titular, Ecología Animal, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. Correo electrónico: adiaz@ciens.ula.ve.
- 3 Biólogo, Desarrollo Uribante-Caparo, filial de CADAFE, Táchira, Venezuela. Correo electrónico: cuencaparo @telcel.net.ve.

### Abstract

The reproductive activity of *Hyla pugnax* was evaluated, as well as the description of the larval development, near of the Doradas river, Sector Las Cuevas, second development of the Uribante-Caparo Complex (7° 46'N; 82° 00'W), Táchira State, Venezuela. 159 nests were detected. Most nest were located in sandy substrates of the riverbanks. Most of them were nearly circular or elliptic, no rampart were observed. The nest average area was 326,12 cm<sup>2</sup>. The nests were single chambers, and the eggs were deposited on the water surface. Free clutches were also found on wet areas. This species appear to be facultative nest-builder, depending on whether the substrate was suitable for doing so. The maximum number of nests (46) were registered during February, in dry season; they diminishing through the year with the beginning of the first rains, which indicate that this species reproduces during the dry station. The quantity of eggs deposited in each pool range from 1783 to 2050 (average of 1896). The larval development of *Hyla pugnax*, until completed metamorphosis last 95 days at a room temperature of 21°C. Then they were preserved in a 70% alcohol solution, 1% formalin and deposited in the Colección de Vertebrados of the Universidad de Los Andes (CVULA), in Venezuela. The taxonomic status of *Hyla pugnax* has been object of controversies. The contributions of this work allows to ratify the species entity.

**Key words:** Reproductive aspects, Larval development, *Hyla pugnax*, *boans* group, Amphibia, Anura, Hylidae, Uribante-Caparo dam, Doradas river, Andes, Venezuela.

### Introducción

En contraste con la mayoría de los grupos animales, los anuros tienen una gran diversidad de modos reproductivos, siendo una estrategia muy particular la elaborada por un grupo conocido como “ranas arbóreas gladiatoras” pertenecientes al grupo *Hyla boans* [Duellman (1970); Kluge (1979), (1981); Hoogmoed (1990); La Marca (1996); Höbel (1999), (2000)], debido a la construcción de nidos excavados en las inmediaciones de ríos o quebradas y la conducta agresiva de los machos durante la reproducción. Las especies que pertenecen al grupo son: *Hyla boans* (Linnaeus), *Hyla circumdata* (Cope), *Hyla crepitans* (Wied), *Hyla faber* (Wied), *Hyla pardalis* (Spix), *Hyla pugnax* (Schmidt), *Hyla rosenbergi* (Boulenger) e *Hyla wavrini* (Parker).

En Venezuela se encuentran [La Marca (1992); Barrio (1998) y Péfaur & Rivero (2000)] cuatro especies que pertenecen a este grupo: *H. boans*, en los Andes y Amazonas; *H. crepitans*, de amplia distribución en el país; *H. pugnax* en los Andes e *Hyla wavrini* en la cuenca Amazónica.

La construcción de este tipo de nidos, fue registrada por primera vez para *H. faber* en Brasil Goeldi (1895), quien observó un grupo de machos removiendo el barro con el hocico y formando un hueco circular, mientras con las patas delanteras elaboraban las paredes a los lados de la depresión, donde se produce el amplexo y posterior depósito de los huevos. Posteriormente, Lutz (1960a); (1960b) ratifica este hecho para *H. faber* en Brasil. El mismo año

Lutz (1960c) describe un hecho similar en *H. pardalis*; posteriormente Duellman (1970) registra esta conducta en *H. boans*, y Martins & Moreira (1991) en *H. wavrini*.

Kluge (1981) hace una descripción detallada de la construcción de nidos por *H. rosenbergi* en Panamá y Colombia; los machos son territoriales y agresivos, construyen nidos para el desarrollo de los huevos; cavan pozos en la tierra y la arena en las cercanías de los cuerpos de agua donde depositan los huevos en una película gelatinosa sobre la superficie. El macho vigila el área aledaña atacando a otros machos que se acercan. Posteriormente la inundación de los pozos, por efecto de la lluvia, hace que parte de las larvas y huevos sean liberados a las quebradas; el resto puede permanecer por mayor tiempo en el nido para ser liberado en un estadio de desarrollo más avanzado, aumentando la probabilidad de sobrevivencia.

Duellman (1970) y Kluge (1981), han observado que *H. crepitans* e *H. circumdata*, en varias localidades, no construyen nidos. Sin embargo *H. boans* en Brasil, *H. crepitans* en Venezuela (Caldwell, 1992) e *H. rosenbergi* en Costa Rica (Höbel, 1999), pueden hacerlo de forma facultativa, ya que estas especies poseen gran plasticidad en el momento de la reproducción, y pueden o no construir nidos dependiendo de las condiciones ambientales. Este último autor señala que los machos no vigilan el área ni tampoco se involucran en luchas con otros machos intrusos. Este hecho puede ser explicado con base en la alta disponibilidad de sitios para la construcción de nidos.

En las inmediaciones del complejo Urihante-Caparo, se observó una gran cantidad de nidos de este tipo elaborados por *Hyla pugnax*, lo que motivó la realización de este trabajo con la finalidad de evaluar su ciclo reproductivo.

Este trabajo tuvo como objetivos 1) caracterizar la estrategia reproductiva de *Hyla pugnax* con base en observaciones de campo; 2) reproducir en detalle el desarrollo larval de la especie y 3) proveer una descripción morfológica y osteológica del adulto de la especie.

#### Área de estudio

El estudio se realizó en el sector Las Cuevas (Fig. 1), regiones aledañas al río Doradas, 28 Km. SSE de Pregone-ro, Estado Táchira, Venezuela (7°46'N; 72°00'W), 800

m.s.n.m., el lugar pertenece al Segundo Desarrollo del Complejo de Represas Urihante-Caparo, bajo la influencia del embalse "Leonardo Ruiz Pineda" o embalse Urihante, contenido por la represa La Honda (Sierra, 1989).

El río Doradas transcurre por suelos de distinto origen geológico, siendo los más importantes las formaciones: Grupo Iglesias, La Quinta, Aguardiente, Río Negro y Mucuchuchí (Castillo, 1968 y Péfaur, 1986). Los suelos del área de estudio pertenecen a la formación La Quinta, caracterizada por su color rojo debido a la presencia de óxidos ferruginos. Constituida por capas de areniscas, lutita y conglomerados intercalados en algunos casos por caliza. Debido a esta condición los suelos se hacen inestables, produciéndose gran cantidad de sedimentos cargados

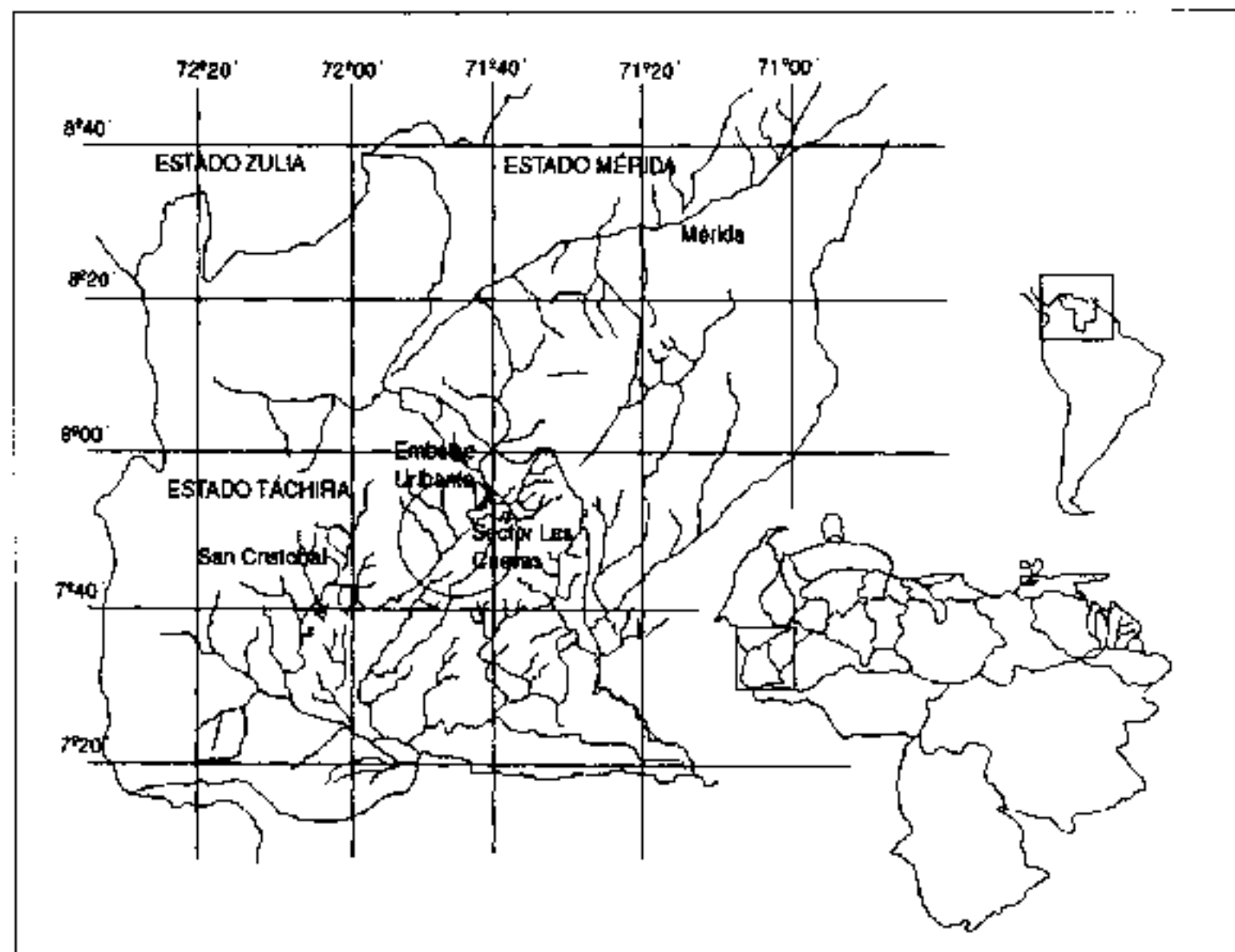


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio, Sector Las Cuevas, Represa Urihante

de humedad (**Consortio Estudios hidroeléctricos**, 1972; 1976)

El lugar de muestreo se encuentra en el piso basal de la cordillera de los Andes, con una convergencia de varias unidades ecológicas que abarcan desde selva húmeda submontana hasta selva semicaducifolia montana. (**Ataroff & Sarmiento**, en prensa).

Por su situación geográfica y su alta heterogeneidad espacial éste complejo constituye parte del Corredor Caparo, que se encuentra situado en los Estado Barinas, Mérida, Táchira y Trujillo, teniendo un rango altitudinal que va desde 400 a 2.800 m.s.n.m., constituido por selvas naturales poco intervenidas, que son una continuación de los corredores Sierra Nevada y Pueblos del Sur (**Yerena**, 1994). La vegetación en la zona es siempre verde húmeda con una elevada riqueza florística; se destacan por su abundancia los géneros: *Ficus*, *Heliocarpus*, *Vismia*, *Miconia*, *Piper*, y *Solanum*.

Climáticamente el área se caracteriza por tener un régimen unimodal (Fig. 2), una insolación promedio anual de 2000 H/año y temperatura media diaria de aproximadamente 25°C. La humedad relativa media diaria fluctúa entre 63 y 75 % mientras la precipitación promedio anual está por encima de los 500 mm. Las lluvias se producen entre los meses de mayo y octubre, con los máximos ubicados en junio y julio cuyos valores se encuentran por encima de 500 mm. La estación seca se produce entre diciembre y marzo, encontrándose en enero y febrero valores por debajo de los 70 mm (**Péfaur**, 1986; **Sierra**, 1989).

## Materiales y métodos

Los recorridos se realizaron durante el día y la noche siguiendo el camino que lleva a la presa Las Cuevas, cer-

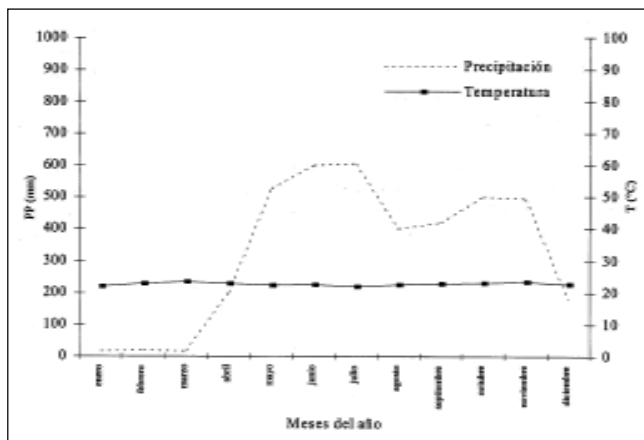


Figura 2. Variación de temperatura y precipitación del área de estudio.

ca de riachuelos, en aguas superficiales y lechos arenosos, con el fin de contabilizar número de nidos, medir su diámetro, distancia entre nidos, número de huevos / nido y observar evidencia de adultos en las zonas aledañas a los pozos. Para el estudio del desarrollo larval se procedió a recolectar, de manera aleatoria, el 20% de las nidadas con huevos recién depositados, encontrados en el mes de febrero. Se transportaron hasta el laboratorio, donde se colocaron 150 huevos, en cestas hechas de malla sintética de 1 mm de poro, con un área de 400 cm<sup>2</sup>, estas fueron sumergidas en acuarios con agua, a una temperatura constante de (2°C) y luz artificial; cada recipiente se identificó con los datos del lugar y la fecha de recolección.

Diariamente se tomaron tres renacuajos de cada cesta; cada animal fue sacrificado disminuyendo su temperatura corporal y fue fijado en una cámara húmeda de formol al 7% por 48 horas, para ser colocado finalmente en una solución de alcohol isopropílico 70% y formol 1%, para su análisis posterior.

El estadio de cada ejemplar se determinó con ayuda de la tabla de **Gosner** (1960), se le asignó la edad (en horas y días) y se dibujó en detalle su morfología corporal observada bajo lupa con cámara clara marca Leica Wild M5.

Las medidas para renacuajos fueron tomadas con un calibrador (apreciación 0,05mm) y la descripción de la morfología externa se realizó siguiendo la metodología de **Altig** (1970), con ligeras modificaciones. Las medidas se abrevian de la siguiente forma: **LT**: longitud total (incluyendo la cola); **LC**: longitud cuerpo (sin incluir cola), para hacer gráficos y observaciones del crecimiento de la especie. La terminología y descripción general de la morfología interna oral de las larvas son los propuestos por **Altig** (1970), **Wassersug** (1976, 1980). Todas las medidas de los adultos desarrollados a partir de los renacuajos en laboratorio están dadas en milímetros junto con su desviación estándar, tomadas con un calibrador (apreciación 0,05mm). Las abreviaturas de las medidas utilizadas en el texto se describen de la siguiente forma: **LCC**: Longitud Cabeza-Cuerpo; **LCa**: Longitud de la Cabeza; **AC**: Ancho de la cabeza; **LF**: Longitud del Fémur; **LTi**: Longitud de la Tibia; **LP**: Longitud del Pie; **DI**: Distancia Interorbital; **AP**: Ancho del Párpado Superior; **DO**: Diámetro del Ojo (horizontal); **ON**: Distancia entre la zona anterior del Ojo y la Narina; **DT**: Diámetro del Tímpano (horizontal); **DIN**: Distancia Internarial. La fórmula para las membranas pediales sigue a **Myers & Duellman** (1982) con ligeras modificaciones. La serie de ejemplares estudiados, tanto renacuajos como adultos fue depositada en la colección de vertebrados de la Universidad de Los Andes (CVULA) bajo el número CVULA-IV-6444.

**Resultados**

**Caracterización de los nidos.** Las observaciones se realizaron entre los meses de enero y octubre del año 2001. Se registró un total de 159 nidos (Fig. 3). Estos se encontraron entre los meses de febrero y septiembre (Tabla 1), distribuidos en las márgenes de las quebradas, que circundan el lugar. Ubicados en bancos de arena, con muy poca cobertura vegetal, algunos de ellos contruidos a la sombra de plantas herbáceas que se encontraban en las orillas de las quebradas. Algunos individuos adultos fueron recolectados en las inmediaciones del nido, en amplexo, e inclusive dos machos fueron capturados dentro de los nidos. Ningún macho se observó durante el proceso de construcción del nido.

Se observaron huevos depositados en lugares muy húmedos, fuera del tipo de nidos descritos y colocados en superficies tales como: pisos de cemento de las construcciones abandonadas de la represa, pastizales donde el agua proveniente de un tanque se acumulaba sobre el pasto y en cualquier superficie que contuviera cierta cantidad de agua. Un 88,3% de los nidos (140) observados contenía huevos, la mayoría depositados recientemente, un 6% (10) contenía larvas desarrolladas y el restante 5,7% (9) fue abandonado sin haber sido utilizado o en él ya se había producido la liberación de larvas.

Los nidos son excavaciones en bancos de arena formados por quebradas durante la época de sequía. Cada nido posee una profundidad de más o menos cinco centímetros. El reborde del pozo sobresale de la superficie del banco de arena, sin rampas (Kluge, 1979; 1981; Höbel, 1999). Se observaron numerosas huellas de las patas en los alrededores del nido. Los nidos tenían forma circular



**Figura 3.** Características del nido de *Hyla pugnax*

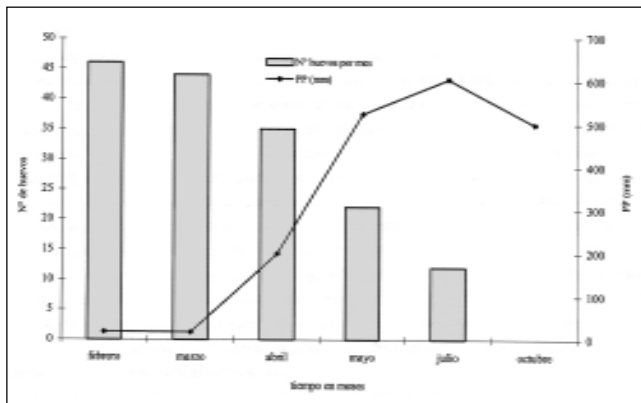
o elíptica y estaban separados entre sí por una distancia promedio de 93,6 cm que varía en 87,89 cm.

Se observó una disminución del número de nidos en el transcurso del tiempo. Si se compara este resultado con los datos del promedio mensual de precipitación se observa una relación inversa entre estos valores que indica que el mayor número de nidos se encontró en la época de sequía, para disminuir drásticamente con la aparición de las lluvias (Fig. 4).

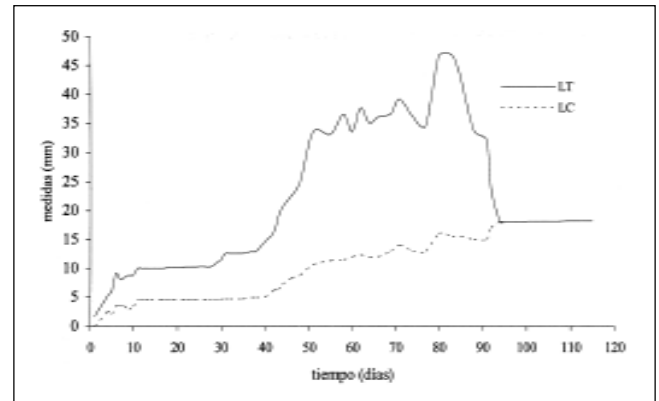
El diámetro promedio del nido no presenta variación a través del tiempo de muestreo, sus desviaciones estándar son muy pequeñas [1,06-2,53] (Tabla 1). El área promedio ocupada por cada nido, fue de 326,12 cm<sup>2</sup> con muy poca variación a lo largo del tiempo, mientras que el área total que ocupan los nidos en cada época de muestreo disminuye gradualmente debido a la desaparición de los mismos. El número de huevos promedio muestra varia-

**Tabla 1.** Variables medidas en los nidos durante las diferentes sesiones de muestreo, en el sector Las Cuevas de la Represa Urubante-Caparo (Se incluyen las desviaciones estándar).

Variables estudiadas	febrero	marzo	abril	mayo	julio	octubre
Nº de nidos	46	44	35	22	12	0
Diámetro promedio de los nidos (cm)	20,11 ± 2,53	19,92 ± 1,82	21,01 ± 2,33	20,46 ± 2,07	20,37 ± 1,06	0
Área promedio de los nidos (cm <sup>2</sup> )	317,62 ± 6,42	311,65 ± 3,51	346,69 ± 4,43	328,77 ± 4,45	325,89 ± 2,13	0
Volumen promedio de los nidos (cm <sup>3</sup> )	1238,72 ± 5,99	1371,26 ± 4,58	1664,11 ± 5,02	1643,85 ± 5,13	1466,51 ± 3,95	0
Nº huevos promedio	1918 ± 82,3	1856 ± 49,5	2010 ± 66,1	1963 ± 75,9	1736 ± 37,9	0



**Figura 4.** Variación temporal del número de nidos en relación con la precipitación.



**Figura 5.** Crecimiento de la larva de *Hyla pugnax*, LT representa la Longitud Total y LC la Longitud del cuerpo sin incluir la cola.

ción en el tiempo ( $1896 \pm 64.3$ ), sus desviaciones estándar son pequeñas (Tabla 1).

**Desarrollo larval de *Hyla pugnax*.** El crecimiento de las larvas (LT) se puede dividir en 5 fases. Una primera fase tiende a un crecimiento exponencial, en el que el huevo se desarrolla y empieza la formación del embrión; esta fase dura 7 días aproximadamente. La segunda fase corresponde al momento en el cual se produce el desarrollo y aparición de las branquias, el embrión mantiene un crecimiento estacionario hasta que la larva cumple 40 días. La tercera fase consta de una segunda etapa de crecimiento exponencial donde los renacuajos aumentan su tamaño 4 veces aproximadamente, debido al aumento rápido del tamaño de la cola, hasta cumplir 50 días, cuando comienza la eruptopodia. En esta fase se detiene ligeramente el crecimiento, hasta el momento en que ocurre la reducción de la cola; la metamorfosis se completa a los 95 días (Fig. 5). El tamaño del cuerpo (LC) muestra un crecimiento continuo, las variaciones de la longitud total (LT) se deben a cambios en proporciones del largo de la cola.

**Estadio 1.** La masa de huevos, se encuentran en la superficie del agua; los huevos se unen por una gelatina transparente no diferenciada; su número oscila entre 1783 y 2050, intervalo similar al presentado para *Hyla crepitans* [entre 1000 a 2000 (Donoso-Barros & León-Ochoa, 1972)]. Los huevos son esféricos, con diámetro de longitud total (TL):  $1.73 \pm 0,1$  mm, de mayor tamaño que para la especie *Hyla crepitans* (Donoso-Barros & León-Ochoa, *op. cit.*). El polo vegetativo es blanquecino, el casquete animal densamente impregnado de melanina, que le confiere un color pardo oscuro a negro; esta etapa puede durar de 12 a 15 horas (Fig. 6.A).

**Estadio 15.** Embrión de tamaño discretamente mayor que el huevo [longitud total (TL):  $3,2 \pm 0,2$  mm], de forma alargada. En esta etapa se inicia el cierre del surco neural, las crestas neurales convergen en la línea media empezando el cierre desde la porción anterior; este estadio se alcanza en 28 a 36 horas (Fig. 6.B).

**Estadio 16.** Embrión de forma alargada con un tamaño aproximadamente el doble que el tamaño del huevo, [longitud total (TL):  $3,2 \pm 0,1$  mm]. En esta etapa se culmina el cierre del surco neural, alcanzándose a las 40 ó 48 horas (Fig. 6.C).

**Estadio 17.** El embrión alcanza un tamaño tres veces más grande que el del huevo [longitud total (TL):  $5,2 \pm 0,3$  mm.], es de forma oval a elíptica. En esta etapa aparece un esbozo pequeño de boca en la zona anterior, formándose a partir de 4 a 5 días en adelante (Fig. 6.D).

**Estadio 18.** Este estadio se alcanza a los 6 días, con embriones de longitud total (TL):  $5,2 \pm 0,2$  mm, que se caracterizan por manifestar una respuesta muscular, con movimientos ligeros y esporádicos. Aparece un esbozo de la cola y una prominencia pequeña en la zona anterior, que corresponde al primordio de las branquias. En la parte anterior se observan dos ventosas, dispuestas anteroventralmente, bien desarrolladas y de forma irregular con protuberancias en forma de roseta. El botón caudal es corto y se insinúa ligeramente en el extremo posterior.

**Estadio 19.** Embriones de forma alargada (TL:  $6,0 \pm 0,3$  mm) con movimientos musculares más regulares. El esbozo de cola crece en mayor proporción que el cuerpo. Se desarrolla la zona anterior, que corresponde con el primordio de las branquias (Fig. 6.E).

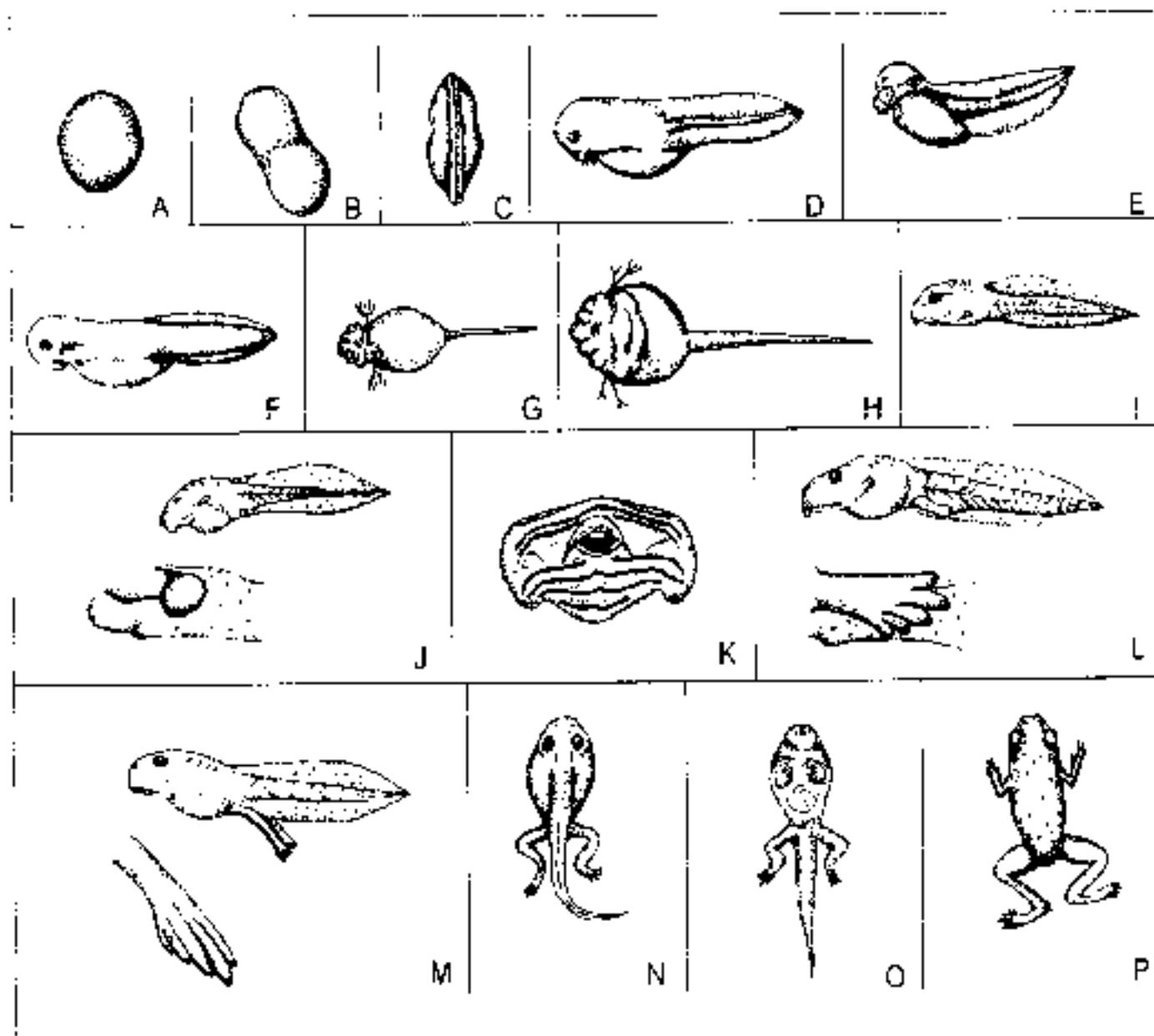


Figura 6. A. Estado 1. B. Estado 15. C. Estado 16. D. Estado 17. E. Estado 19. F. Estado 20. G. Estado 22. H. Estado 23. I. Estado 25. J. Estado 26. K. Detalle de la morfología oral del renacuajo de *Hyla collina* estado 26. L. Estado 26. M. Estado 30. N. Estado 40. O. Estado 42. P. Estado 45.

**Estado 20.** Embriónes de TL:  $9.1 \pm 0.2$  mm, desarrollados a 7 días. Se caracterizan por poseer filamentos branquiales pares dispuestos a ambos lados del cuerpo. El superior se hilum a primero, mientras que el inferior es único. En esta fase aparece la boca, sin denticulos ni armazón córneo. La cola es corta y se insinúa ligeramente en el extremo posterior.

**Estado 21.** Larvas de longitud total (TL) de  $8.0 \pm 0.3$  mm. El filamento branquial superior se ramifica en tres ramas poco desarrolladas, mientras que el inferior es bifurcado. La boca, no posee denticulos, sólo se observa un primordio de armazón córneo (Fig. 6.F).

**Estado 22.** Larvas de 9 días, con  $8.5 \pm 0.4$  mm de longitud total (TL) que se caracterizan por poseer las dos primeras filas de denticulos A2 y P1; en la parte anterior se observan las ventosas. La longitud del cuerpo es  $\frac{1}{2}$  la proporción del tamaño de la cola, se produce un claro desarrollo de las aletas ventrales y dorsales (Fig. 6.G).

**Estado 23.** Larvas de  $8.8 \pm 0.1$  mm de longitud total (TL). Los filamentos branquiales comienzan a atrofiarse, iniciando por el superior y luego por el inferior. En la parte anterior se observa un esbozo de ventosa. Se produce un claro desarrollo de las aletas ventrales y dorsales. Aparece el poro espiracular de vías izquierda (Fig. 6.H).

**Estadio 24.** Larvas de longitud total (TL):  $8,8 \pm 0,4$  mm; se observan las filas de los dentículos A1 y P2, y se completa la formación del armazón corneo del pico.

**Estadio 25.** Larva de 11 días con longitud total (TL) de  $10,0 \pm 0,4$  mm. Cuerpo deprimido, más ancho que alto, de forma ovoide a redondo. Punta del hocico relativamente redondeada en vista dorsal. Ojos redondos, ubicados al dorso de la larva. Se inicia la reducción del pliegue opercular y comienza a observarse claramente el espiráculo en el lado izquierdo del cuerpo ubicado en la zona posterior al ojo y en posición ventro-lateral (Fig. 6.I).

El intestino aparece visible y la abertura se encuentra en la parte central del cuerpo, formando un tubo medianamente largo que se comunica con el exterior. Cola robusta y con el extremo posterior ligeramente romo. El dorso y la musculatura caudal de color marrón a negro y el vientre de color crema a blanco. El aparato oral se encuentra ubicado y dirigido hacia la parte antero-ventral del cuerpo. Aparecen las filas de dentículos P3 y P4.

**Estadio 26.** Renacuajos de 17 días, con longitud total de  $11 \pm 0,3$  mm, y de longitud del cuerpo de  $4,5 \pm 0,6$  mm; cuerpo deprimido (2 veces más ancho que alto). Ojos de forma ovoide ubicados en la parte dorsal del cuerpo y dirigidos hacia la parte lateral. Diámetro ocular, tomado en dirección horizontal, casi  $\frac{1}{2}$  más pequeño que la distancia íterocular. Distancia íterocular 2 veces mayor que la distancia internarial. Narinas situadas en la región antero-dorsal del cuerpo, en la mitad de la distancia ojo-hocico. Las aberturas de las narinas relativamente grandes, circulares en vista dorsal, protuberantes con un pliegue triangular puntiagudo sobre el dorso en vista lateral. Espiráculo situado en el lado izquierdo, de forma corta, ligeramente tubular (5 veces más pequeño que el largo del cuerpo) y ubicado en la zona posterior al ojo, en posición lateral, con abertura dirigida dorso-posteriormente (Fig. 6.J).

Abertura cloacal centrada, formando un tubo medianamente largo y unido a la aleta ventral, musculatura de la cola moderadamente fuerte que alcanza el extremo posterior del cuerpo. Aleta dorsal 2 veces más alta que la aleta ventral; cola aguda y dirigida hacia arriba. Comienza la erupción de la erupción, con los rudimentos posteriores redondeados. El dorso y la musculatura caudal son de color verde oliváceo con puntos negros irregulares. Vientre blanco a crema. Coloración en alcohol gris con puntos negros.

El aparato oral en posición antero-ventral  $\frac{1}{2}$  más pequeño que el ancho del cuerpo. La boca (Fig. 6.K) con pliegues laterales sin protuberancias; disco oral no emargi-

nado, bordeado por una línea de papilas marginales redondeadas a ligeramente cónicas. El pico es relativamente delgado, el superior expandido distalmente, con una curvatura suave, mientras que el inferior es en forma de V marcada. La fórmula oral general de las filas de dentículos es igual a **2(2) / 4[1]** (Altig, 1970); posee dos filas de dentículos sobre el labio superior (A 1-2), la primera fila (A1) es la más externa o más alejada del pico, entera y ligeramente más pequeña que el tamaño del disco oral. La segunda fila (A2) es ligeramente más pequeña que A1 y posee una brecha en el centro. El labio inferior con cuatro filas de dentículos (P1-P4), en el que P1, fila más cercana al pico es ligeramente más corta que las filas superiores, con una brecha un poco mayor en el centro de la fila. La fila P2, es entera, de igual tamaño que P1. La P3 es entera y más corta que la P1 y P2. La P4, extremadamente corta con respecto a las filas anteriores, fórmula que difiere en gran medida con la presentada para *H. crepitans* (Donoso Barros & León-Ochoa, 1972), en la que los odontoides córneos forman un arco superior y dos medios arcos inferiores.

**Estadio 27.** Renacuajos de 40 días de desarrollo, con longitud total (TL) de  $15,0 \pm 0,4$  mm y longitud del cuerpo (LC) de  $4,7 \pm 0,5$  mm; las características externas en general idénticas al estadio anterior, con excepción de la posición de los ojos, dirigidos hacia el dorso del cuerpo; se reduce la distancia íterocular. La posición del espiráculo se desplaza al dorso. Se observan barras transversales en la zona dorso posterior de la larva. Los rudimentos de los miembros posteriores se agudizan, duplicando su tamaño.

**Estadio 28.** Larva de 45 días, de longitud total (TL) de  $18,0 \pm 0,4$  mm y longitud del cuerpo (LC) de  $4,7 \pm 0,9$  mm. Las características externas en general son idénticas al estadio anterior, con excepción de la posición de los ojos dirigidos dorsalmente, se reduce aún más la distancia íterocular. La cola alargada y ensanchada.

**Estadio 29.** Larva de 58 días, con longitud total (TL) de  $36,5 \pm 0,4$  mm y longitud del cuerpo (LC) de  $4,9 \pm 0,3$  mm. Comienza la diferenciación de dedos.

**Estadio 30.** Larva con longitud total (TL) de  $36,5 \pm 0,5$  mm, y de longitud del cuerpo (LC) de  $5,0 \pm 0,5$  mm; empieza el alargamiento del cuerpo y la cola se mantiene del mismo tamaño que el estadio anterior. Los rudimentos posteriores evidencian el primer y segundo dedo.

**Estadio 35.** Larva de 60 días y de longitud total (TL):  $39,1 \pm 0,2$  mm y longitud del cuerpo (LC):  $8,8 \pm 0,4$  mm. En las extremidades se observa la erupción de dedos poco desarrollados (Fig. 6.L).



**Estadio 39.** Larva de 88 días, con longitud total (TL):  $46,7 \pm 0,7$  mm y longitud del cuerpo (LC)  $12,6 \pm 0,6$  mm. Las extremidades posteriores muestran dedos completamente desarrollados, formación incipiente de los discos en el extremo de los dedos. Disco oral con pérdida de P4 (Fig. 6.M).

**Estadio 40.** Larva de 90 días, con longitud total (TL) de  $33,8 \pm 0,5$  mm y longitud del cuerpo (LC) de  $12,3 \pm 0,2$  mm; el cuerpo se reduce. Eruptopodia completa de las extremidades posteriores. Patas anteriores incluidas en una membrana sobre la región torácica. Pérdida de P2 y P3 en el disco oral (Fig. 6.N).

**Estadio 41.** Larva con longitud total (TL) de  $32,0 \pm 0,9$  mm y longitud del cuerpo (LC) de  $11,9 \pm 0,3$  mm. Disco oral con la pérdida de P1 y A2. Formación de los primeros dientes maxilares. Desaparición del pico. Reducción y atrofiamiento del espiráculo.

**Estadio 42.** Larva con longitud total (TL) de  $32,0 \pm 0,4$  mm y longitud del cuerpo (LC) de  $15,0 \pm 0,6$  mm. Crecimiento y elongación del cuerpo. Erupción de las patas anteriores, con los dedos completos. Pérdida de la fila de dentículos A1 y del espiráculo (Fig. 6.O).

**Estadio 45.** Larva de 95 días con longitud total (TL) de  $18,0 \pm 0,5$  mm y longitud del cuerpo (LC) de  $18,0 \pm 0,5$  mm. Reabsorción total de la cola. Pérdida del disco oral e inicio de la partición de la comisura de la boca (Fig. 6.P).

**Caracterización morfológica y osteológica del adulto de *Hyla pugnax*.** **Diagnosis.** Rana arbórea gladiadora, del grupo *Hyla boans* (Duellman, 1970; Kluge, 1979, 1981; Hoogmoed, 1990; La Marca, 1996; Höbel, 1999, 2000) de mediano tamaño (N:13; LCC= $54,81 \pm 7,97$ ), que no presenta dimorfismo sexual en cuanto al tamaño; de acuerdo con la siguiente combinación de caracteres: (1) membrana palpebral opaca, sin reticulaciones; (2) hocico bajo, truncado en vista lateral, deprimido anteroven-tralmente; (3) tímpano redondo, grande (alrededor de 70% de la longitud del ojo en vista horizontal), sin reborde cutáneo; (4) pequeña membrana entre los dedos de las manos; (5) líneas oscuras verticales sobre los flancos del cuerpo y en la superficie de los miembros traseros; (6) espinas prepolicales rudimentarias, cuyo nacimiento se origina en la zona lateral del dedo I de la mano y (7) ausencia de calcares en los talones. *Hyla pugnax* se puede diferenciar fácilmente de otras especies del grupo *boans* en Venezuela, ya que *Hyla boans*, presenta un mayor tamaño corporal [hasta 132 mm., Duellman (1970)]; membrana palpebral reticulada; manos casi totalmente palmeadas; no posee líneas oscuras verticales en la superficie posterior de los miembros traseros y presenta calcares

bien desarrollados en los talones. *Hyla wavrini* presenta un mayor tamaño corporal [hasta 113 mm., Hoogmoed (1990)]; membrana palpebral reticulada; cabeza dorsalmente cóncava; membranas entre los dedos de las manos totalmente palmeadas pero sin conectarse con los discos de las puntas de los dedos, últimas dos falanges del dedo IV libres de membrana; los machos poseen líneas oscuras o anillos en el dorso, calcares medianamente desarrollados; *Hyla crepitans* (Duellman, 1970; Kluge, 1979) posee membrana palpebral translúcida con pigmentación en la zona anterior; tímpano con reborde cutáneo posterior; narinas dirigidas hacia la región anterolateral; menor cantidad de membrana interdigital alcanzando solo la antepenúltima falange en el dedo IV del pie; en los machos, el nacimiento de la espina prepolicar se origina en la zona ventrolateral con respecto al dedo I de la mano.

**Descripción.** Animal de mediano tamaño. Cabeza ligeramente más ancha que larga, más estrecha que el ancho del cuerpo. Piel suave. Posee una membrana palpebral opaca; tímpano redondo de gran tamaño. Cantus rostralis no definido; hocico truncado ligeramente elongado en vista lateral; narinas ovales, dirigidas dorsolateralmente. Ojos protuberantes a los lados de la superficie dorsal de la cabeza. Dedos con ligero reborde cutáneo, presentando una pequeña membrana interdigital; punta de los dedos con discos ligeramente angulados, no redondeados excepto el primer dedo. Longitud relativa de los dedos III>IV>II>I. Presencia de espina prepolicar en machos, de forma curva poco desarrolladas, que sobresalen a los lados del primer dedo de la mano. Patas traseras de gran tamaño con longitud del muslo ( $29,99 \pm 3,37$  mm) y longitud de la tibia ( $30,38 \pm 3,28$  mm). Tubérculos subarticulares medianos redondos. Todos los dedos del pie con discos de forma similar a los de las manos, no redondeados. Longitud relativa de los dedos IV>V>III>II>I; poseen membrana interdigital ligeramente rugosa, con un desarrollo de tejido pedial máximo. La fórmula pedial es I2-2II2-3III(3-3)IV3-3V. Longitud promedio relativa de medidas en mm. con su respectiva desviación estándar (N:13), LCC: ( $54,81 \pm 7,97$ ); LCa: ( $20,30 \pm 0,15$ ); AC: ( $19,45 \pm 0,10$ ); LF: ( $33,66 \pm 0,40$ ); LTi: ( $31,39 \pm 0,27$ ); LP: ( $36,15 \pm 0,30$ ); DI: ( $5,85 \pm 0,09$ ); AP: ( $5,90 \pm 0,06$ ); DO: ( $5,60 \pm 0,06$ ); ON: ( $6,23 \pm 0,07$ ); DT: ( $4,43 \pm 0,06$ ); DIN: ( $4,17 \pm 0,08$ ).

Con respecto a la osteología, posee un cráneo moderadamente osificado, premaxilas pequeñas, ligeramente separadas entre si, zona anterior poco ensanchada. Maxilas anchas, robustas, redondas en la zona anterior. Nasaes delgados, ligeramente osificados, poco prolongados en la zona anterior con respecto al margen del esfenetmoide. Esfenetmoide ancho, ligeramente cóncavo en la zona an-

terior, prolongándose entre los nasales, zona posteromedial deprimida; márgenes laterales rectos, no forman crestas. Frontoparietales elongados, más anchos en la zona posterior que la anterior, formando un triángulo, con superposición del proótico; fontanela presente. Crita parótica amplia, romboide. Prevomerianos elongados, con crestas laterales, presenta dos líneas rectas de 14 dientes vomerinos pequeños, no dispuestos en forma regular. En los machos, las patas anteriores presentan espina prepolical, separada ligeramente de la margen lateral del dedo I. Espina larga, con base ancha, poco deprimida en la parte posterior, incurvada y angulada hacia el extremo anterior. Las uniones de la diapófisis sacra con el sesamoide son abruptas. Hueso sesamoide curvo con dos protuberancias, una en dirección anterior y la otra en posterior que se superponen en la unión con el ilion.

### Discusión

La estructura de los nidos estudiados es simple; se componen de una sola cámara donde se produce el amplexo a diferencia de los elaborados por *H. rosenbergi* que poseen dos cámaras; una principal donde se depositan los huevos y una rampa de donde el macho emite su canto (Kluge, 1981; Höbel, 1999).

El diámetro promedio de los nidos fue de aproximadamente 20,37 cm y ocupan un área de 326,12 cm<sup>2</sup>. Este último valor es superior al señalado por Höbel (1999) para *Hyla rosenbergi*, (218 cm<sup>2</sup>). Sin embargo, esta última especie es de mayor tamaño corporal (SVL=63,1 mm), si se compara con *Hyla pugnax* que mide SVL: 54,81 mm. No es posible hacer mayores comparaciones con otras especies del mismo grupo debido a la falta de información numérica en relación con este aspecto.

En las observaciones de campo se detectaron otros sitios de ovoposición para la especie, tales como: cavidades sobre el piso de cemento donde se encontraban las instalaciones de la represa, en lugares donde se deposita el agua de lluvia. Resultados similares fueron obtenidos por Höbel (1999), quien encontró que *Hyla rosenbergi* construye solo el 29% de los sitios de ovoposición (nidos); el resto está constituido por depresiones producidas por las patas del ganado vacuno, por las pisadas o marcas de las botas dejadas en la superficie, por lo que se considera que esta especie es facultativa en la construcción del nido (Caldwell, 1992; Höbel, 1999, 2000). Los resultados de este trabajo indican que *Hyla pugnax* utiliza este mismo patrón reproductivo.

El número de huevos depositados por *H. pugnax* se encuentra en un rango de 1783 a 2050 con un promedio

de 1896. Estos valores caen en el rango observado por Donoso-Barros & León-Ochoa (1972) para *Hyla crepitans* en Venezuela (1500-2000). Los huevos de *Hyla pugnax* son esféricos de color oscuro y de un tamaño de 1,73 mm, similar al registrado por Donoso-Barros & León-Ochoa (*op. cit.*) para *Hyla crepitans* (1,66 mm). Los huevos se encuentran depositados en una monocapa gelatinosa transparente colocada sobre la superficie del agua. Llama la atención que *H. pugnax*, a pesar de ser un animal más pequeño, deposita mayor cantidad de huevos por nidada que *H. rosenbergi* (513-1231), señalado por (Höbel, 2000).

El primer hallazgo de estos nidos se hizo en el mes de febrero de 2001, en plena época de sequía, cuando se encontraron 46 nidos. No se pudo precisar con exactitud el inicio de la actividad reproductiva. Sin embargo, el resto de las visitas al lugar, permite determinar que tal actividad finaliza cuando empiezan las primeras lluvias, por lo que se puede predecir que el comienzo de la actividad reproductiva está asociado con el inicio de la época de sequía, y probablemente el registro del mes de febrero corresponda al máximo real de dicha actividad, asociado con el mínimo de precipitación.

En relación con la época de reproducción de estas ranas arbóreas gladiatoras neotropicales, no existe un patrón general. *H. rosenbergi* e *H. faber*, se reproducen en la época seca, mientras que *H. crepitans* en la Península de Paria, Venezuela, comienza su período reproductivo al final de la temporada de sequía (Donoso-Barros & León-Ochoa, 1972); *H. boans* en Brasil se reproduce durante la época de lluvia (Magnusson *et al.*, 1999). Sin embargo, en el caso de *H. pugnax* se puede asignar un patrón esporádico seco, reconocido para las zonas de los trópicos donde hay una marcada estacionalidad de lluvias (Duellman & Trueb, 1986).

El desarrollo larval de *H. pugnax* dura 95 días, en condiciones de laboratorio a una temperatura de 21°C. La tasa de crecimiento de la longitud total (LT) de la larva, una vez eclosionada, es acelerado durante los primeros 7 días, pero se estabiliza en los siguientes 33 días. Luego continúa con una tasa de crecimiento más alta en los siguientes 20 días. Después de este período se produce la erupción y el crecimiento se hace más lento hasta el momento de la reabsorción de la cola, cuando la tasa de crecimiento disminuye.

Se pueden destacar los siguientes cambios morfológicos: disposición centrada del ano; narinas de posición anterodorsal con ventanillas protuberantes cónicas; cuerpo fuertemente deprimido hacia la zona antero-ventral;

espiráculo tubular y cola robusta que termina en forma de punta dirigida horizontalmente en la misma dirección del cuerpo; presencia de puntos de melanina cubriendo la zona dorsoposterior, en especial la aleta caudal.

### Conclusiones

Los nidos construidos por *Hyla pugnax* son de forma circular a elíptica; tienen un promedio de 326,12 cm<sup>2</sup>; un volumen de 1476,89 cm<sup>3</sup> y un número de 1896 huevos.

Las observaciones de campo, donde se detectó la utilización de otros sitios para depositar los huevos, permite inferir que la especie construye nidos de manera facultativa, dependiendo de las condiciones del microhábitat. La reproducción de esta especie se restringe a la época de sequía.

El desarrollo larval de *Hyla pugnax* dura 95 días a una temperatura de 21°C. La formación de las branquias se origina a los 7 días, la aparición del espiráculo a los 22 días, la segunda etapa de crecimiento exponencial, comienza con la erupción a los 45 días y por último la reabsorción de la cola a los 92 días de desarrollo.

### Agradecimientos

Unidad Ecológica y Calidad Ambiental de DESURCA; a Margarita Lampo, Cesar Barrio, Emma Camacho, Hector Suarez y Carlos Carmona por sus recomendaciones; al Prof. Benito Briceño, Jefe del Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, por el uso de la lupa; a Nelson Sánchez y Henry Marquina por su labor de campo.

### Bibliografía

**Altig, R.** 1970. A key to the tadpoles of the Continental United State and Canada. *Herpetologica*, **26**(2):180-207.

**Ataroff, M. & L. Sarmiento.** En prensa. Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela. En: La Marca, E. Y P. Soriano (eds.). *Reptiles de Los Andes de Venezuela*. Ed. MCTM, Mérida, Venezuela.

**Barrio, C. L.** 1998. Sistemática y Biogeografía de los Anfibios (Amphibia) de Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, **18** (2): 1-98.

**Caldwell, J. P.** 1992. Diversity of reproductive modes in anurans: facultative nest construction in gladiator frogs. P: 85-97. En: W. C. Hamlett (ed.) *Reproductive biology of South American vertebrates*. Springer-Verlag, New York.

**Castillo, L.** 1968. Cuenca Montañosa del Urubante. Convenio ULA CorpoAndes. P: 177.

**Consorcio Estudios Hidroeléctricos.** 1972. Aprovechamiento integral de los ríos Urubante y Caparo. *Hidrología, Tomo 3. Estudio preliminar*. CADAPE. P: 1-73+Anexos.

\_\_\_\_\_. 1976. Aprovechamiento integral de los ríos Urubante-Doradas, y Camburito-Caparo. *Estudio de Factibilidad. Informe Final*. CADAPE.

**Donoso-Barros, R & J. León-Ochoa.** 1972. Desarrollo y evolución larval de *Hyla crepitans* (Amphibia; Salientia). *Bol. Soc. Biol. de Concepción*, **44**: 117-127.

**Duellman W. E.** 1970. The hylid frogs of Middle America. *Monog. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas.*, **1**:1-753.

\_\_\_\_\_. & **L. Trueb** 1986. The Biology of Amphibians. McGraw Hill, New York: P 670.

**Goeldi, E. A.** 1895. Contribution to the Knowledge of the breeding-habits of some trefrogs (Hylidae) of the Serra dos Orgaos, Río de Janeiro, Brazil. *Proc. Zool. Soc. lond.* **1895**: 89-97.

**Gosner, K. L.** 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica.*, **16**:183-190.

**Hoogmoed, M. S.** 1990. Resurrection of *Hyla wavrini* Parker (Amphibia: Anura: Hylidae), a Gladiator frog from northern South America. *Zool. Med. Leiden* **64**(6): 71-93, figs. 1-14.

**Höbel, G.** 1999. Facultative nest construction in the Gladiator Frog *Hyla rosenbergi* (Anura: Hylidae). *Copeia*, **1999**(3): 797-801.

\_\_\_\_\_. 2000. Reproductive ecology of *Hyla rosenbergi* in Costa Rica. *Herpetologica*, **56**(4): 446-454.

**Kluge, A.G.** 1979. The Gladiator Frogs of middle America and Colombia-a reevaluation of their systematics (Anura: Hylidae). Occasional papers of the Museum of zoology University of Michigan. **688**: 1-24.

\_\_\_\_\_. 1981. The life history, social organization and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building Gladiator Frog. Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan. **60**: 1-170.

**Myers, C.W. & W.E. Duellman.** 1982. A new species of *Hyla* from Cerro Colorado, and other tree frog records and geographical notes from western Panama. *American Museum Novitates* **2752**: 1-32.

**La Marca, E.** 1992. Catalogo taxonómico, biogeográfico y bibliográfico de las ranas de Venezuela. Cuadernos Geográficos U.L.A., Mérida (9): 197pp.

\_\_\_\_\_. 1996a. First record of *Hyla pugnax* (Amphibia: Anura: Hylidae) in Venezuela. *Bull. Maryland Herp. Soc.*, **32** (2): 35-42.

**Lutz, B.** 1960a. Fighting and an incipient notion of territory in male tree frogs. *Copeia* **1960**: 61-63.

\_\_\_\_\_. 1960b. Nacao de territorio em anfibios anuros *Hyla faber* wied. *An. Acad. Bras. Cienc.* **32**:143-145.

\_\_\_\_\_. 1960c The clay nest of *Hyla pardalis* Spix. *Ibid.* **1960**: 364-366.

**Magnusson, W. E., A. P. Lima, J. M. Hero & M. Carmozina de Araújo.** 1999. The rise and fall of a population of *Hyla boans*: reproduction in a Neotropical gladiator frog. *Journal of Herpetology*, **33**(4): 647-656.

**Martins, M. & G. Moreira.** 1991. The nest and the tadpole of *Hyla wavrini* Parker (Amphibia, Anura). *Mem.ins.butantan* **53**: 197-204.

**Péfaur, J. E.** 1986. Estudio de la Calidad de agua del Embalse Uribante. Convenio MRNR. CADAFE. Facultad de Ciencias ULA. P: 124 + Anexos.

\_\_\_\_\_ & **J. A. Rivero.** 2000. Distribution, species-richness, endemism, and conservation of venezuelan amphibians and reptiles. *Amphibian and Reptile Conservation.*, **2**(2): 42-70.

**Sierra N.** 1989. Estructura de la comunidad zooplantónica del Embalse Uribante, Táchira. Tesis de grado para optar por la Licenciatura de Biología. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. P: 163 + Anexos.

**Wassersug, R. J.** 1976. Oral Morphology of anuran larvae: Terminology and general description. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas.*, **48**: 1-23.

\_\_\_\_\_. 1980. Internal oral features of larvae from eight anuran families: functional, systematic, evolutionary and ecological considerations. *University of Kansas Museum of Natural History. Miscellaneous Publication*, **68**: 1-143.

**Yerena, E.** 1994. Corredores Ecológicos en los Andes de Venezuela. Parque Nacionales y Conservación Ambiental N° 4, Editorial Torino, Caracas. P.XI + 186+ 1 mapa plegable: 12 figuras.

Recibido el 20 de junio de 2002

Aceptado para su publicación el 11 de febrero de 2004