

ECOLOGÍA REPRODUCTIVA DE UNA POBLACIÓN DE *COCHRANELLA IGNOTA* (ANURA: CENTROLENIDAE)

por

Jorge Humberto Restrepo & Luis G. Naranjo*

Resumen

Restrepo, J.H. & L.G. Naranjo. Ecología reproductiva de una población de *Cochranella ignota* (Anura: Centrolenidae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **23**(86): 49-59. 1999. ISSN 0370-3908.

Durante el primer semestre de 1994, estudiamos 30 machos y 40 posturas de *Cochranella ignota* en un bosque de niebla a 1900 msnm en la Cordillera Occidental. El agrupamiento de los machos en sitios restringidos y la regularidad en su distribución dentro de cada agregado sugieren territorialidad y selección de sitios de despliegue. La ausencia de patrones en las variables estructurales de hábitat de despliegue y de desove sugiere mecanismos puramente conductuales para la escogencia de parejas. La comparación de la reproducción de esta población con la de otras especies de anfibios anuros revela un sistema tipo Lek.

Palabras claves: Ecología, reproducción, comportamiento, Anura, Centrolenidae, *Cochranella ignota*, selección sexual.

Abstract

During the first semester of 1994, we studied 30 marked males and 40 egg clutches of *Cochranella ignota* in a cloud forest at 1900 m of elevation on the Western Andes. The clumping of resident males at restricted sites and the regular spatial pattern of the individuals within the clumps suggest territoriality and male selection of display sites. The lack of patterns of the structural variables of the habitat used both by males and females suggests behavioral mechanisms of mate choice. The comparison of the reproductive strategy of this population with those of other species of anuran amphibians, reveals the occurrence of Lek behavior in this species.

Key words: Ecology, reproduction, behavior, Anura, Centrolenidae, *Cochranella ignota*, sexual selection.

Introducción

Pocos vertebrados ofrecen la multiplicidad de oportunidades para el estudio de temas centrales de la ecología conductual exhibida por los anfibios anuros neotropicales. Por una parte, el grado variable de inversión parental en la descendencia entre distintos grupos (ver **Duellman**, 1992 para una presentación general) permite examinar hipótesis acerca de la evolución de la táctica reproductiva. Adicionalmente, la reducida movilidad de los adultos de muchas especies durante la época reproductiva ejemplificada por la aparente fidelidad de los machos a perchas de despliegue sexual y las notables diferencias en el comportamiento de cortejo de ambos sexos, facilitan la búsqueda de respuestas a interrogantes básicos acerca de los factores que determinan el éxito reproductivo dentro de una población.

En este sentido, las llamadas "ranas de cristal" (Familia Centrolenidae siguiendo la clasificación genérica para la familia propuesta por **Ruiz-C. & Lynch**, 1991), resultan particularmente interesantes. Por un lado, **McDiarmid** (1975) mencionó que los cantos de todas las especies simpátricas son diferentes e informan a machos de la misma especie donde se localizan otros individuos, lo que el resulta en su espaciamiento a lo largo de las quebradas. El mismo autor comentó la existencia de una distancia mínima entre dos perchas de canto entre las cuales los machos no admiten otro macho cantor de su misma especie. Las hembras raramente se encuentran, excepto cuando van a la quebrada a aparearse, y posiblemente pasen la mayor parte del tiempo en el bosque, probablemente en el dosel. **McDiarmid** (1975) anotó que se desconoce la razón por la cual la hembra elige al macho y sugirió la dualidad de elección entre la vocalización *per se* y el sitio de canto como un buen lugar para depositar los huevos. Aunque sospechaba que los dos factores eran importantes, el autor le dió más peso al segundo.

Por su parte **Villa** (1984), en un extenso trabajo sobre la biología de *Hyalinobatrachium fleischmanni*, sugirió territorialidad basándose principalmente en los puntos enunciados por **McDiarmid & Adler** (1974). El aporte fundamental de **Villa** consistió en el seguimiento de varias posturas y la interacción con parásitos que utilizan a éstas para poner sus huevos. Si se postula que el macho ofrece protección a la progenie, por lo menos en los primeros estadios, la presencia de una postura parasitada dentro del área defendida por un macho, podría influir en la decisión de la hembra en un proceso de escogencia de pareja.

Con base en datos puntuales de *Cochranella griffithsi* en el occidente del Ecuador, **Duellman & Savitzky** (1976), propusieron que tanto el comportamiento territorial como el agonístico, son proporcionales a la densidad de ranas: en otras palabras, la densidad incrementa la probabilidad de encuentros territoriales. Por lo tanto, un número limitado de perchas para cantar podría resultar en un incremento de interacciones territoriales aún cuando existieran pocos individuos. Los autores concluyeron mencionando que las pocas observaciones disponibles sugerían que la ocurrencia de territorialidad fuese frecuente en aquellas especies de ranas en las cuales, por la naturaleza especializada de su forma de vida, utilizan recursos limitados para cantar o poner huevos.

Con base en estos precedentes, en este trabajo buscamos caracterizar aspectos ecológico-conductuales de *Cochranella ignota*, especie endémica de los Andes Occidentales de Colombia, como punto de partida para el examen de hipótesis relativas a la escogencia de pareja. Puesto que algunas observaciones preliminares sugerían el espaciamiento regular de los machos durante la reproducción y teniendo en cuenta que los centrolénidos dependen totalmente de la presencia de agua corriente para su desarrollo después de la eclosión (**Crump**, 1974; **Lynch**, 1979), pretendimos: 1) comprobar si la distribución espacial de los machos correspondía a comportamiento territorial; 2) identificar el papel de variables espaciales asociadas a las perchas de los machos como factores condicionantes del éxito reproductivo de las hembras; 3) demostrar la incidencia de apareamientos poliginicos en la población y 4) identificar los factores responsables por el éxito de apareamiento de los machos.

Área de Estudio y Metodología

Todas nuestras observaciones fueron hechas en la finca "La Cataisa" (coordenadas GPS 3°35'N, 76°38'W), a 1900 m de elevación en la vertiente occidental de la Cordillera Occidental y aproximadamente a 5 km. al sur y 2 km. al este del Corregimiento de Bitaco (Vereda Chicoral, Municipio La Cumbre, Departamento del Valle del Cauca, Colombia). Nuestro trabajo se concentró a lo largo de un transecto de 115 m marcado a lo largo de un arroyo que atraviesa una amplia porción de bosque secundario rico en anfibios. La longitud de quebrada con cobertura arbórea continua no sobrepasa los 400 m. en la primera porción, pero después se presenta sin interrupción.

La precipitación promedio del área es de 998 mm (**Ospina**, com. pers.). El patrón estacional de lluvias es de tipo bimodal y de acuerdo con el sistema de clasifica-

ción de zonas de vida de Holdridge, la localidad puede considerarse como transicional entre bosque muy húmedo premontano (bmh-PM) y bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB, IGAC, 1977).

En la localidad el paisaje está dominado por numerosas casas de recreo, con parches de bosque nativo y algunas plantaciones forestales de especies foráneas. La mayoría de las corrientes de agua presentan una buena cobertura vegetal secundaria. Adicionalmente al uso como lugar de esparcimiento, también se presentan en el área pequeños cultivos de flores, plátano, grandes extensiones de té y algunos potreros con ganadería principalmente lechera.

Tanto los remanentes de bosque nativo como la quebrada en sí misma, aún representan hábitats idóneos para varias especies de anfibios y reptiles. En fechas recientes se han registrado 17 anuros, dos salamandras, una cecilia, tres lagartos y una serpiente (J.H. Restrepo, obs. pers.). Además de *C. Ignota*, dentro de los anuros se cuentan dos especies adicionales de Centrolénidos: *Cochranella savagei* y *Centrolene geckoideum*.

Procedimientos. Nuestro trabajo de campo se realizó entre 18 de enero y el 10 de octubre de 1994, e incluyó 14 salidas de 6-10 horas de duración. Durante la búsqueda nocturna utilizamos linterna de cabeza. Generalmente iniciábamos las observaciones a las 1900, preferiblemente en noches de poca luna ya que en esta condición los machos son más propensos a cantar (McDiarmid, 1975). Dependiendo de la actividad, invertíamos entre dos y cuatro horas en el recorrido del transecto.

Con base en el levantamiento topográfico de la quebrada utilizando un decámetro y un compás determinamos puntos de referencia marcando con banderas blancas intervalos de 5 m. En cada marca anotamos la respectiva distancia respecto a un arbitrario metro cero. Para registrar tanto los encuentros de machos como de posturas utilizamos banderas amarillas, en las cuales se anotaba el número identificador en forma consecutiva, hasta llegar al final del transecto. Utilizamos este sistema siempre que se comenzaba el recorrido, razón por la cual los identificadores no llevan la secuencia de la distancia recorrida (e.g. #001 se encuentra a los 50 m.).

Hasta donde la situación permitió, registramos el cambio de percha de un macho con una bandera roja, en la cual se anotaba el código correspondiente y adicionando letras para diferenciar la secuencia de movimiento.

Con el fin de caracterizar los sitios elegidos para la puesta y los territorios de los machos, para cada una de

las posturas encontradas durante los recorridos de rutina, registramos las siguientes variables: 1) altura sobre el agua (en caso de encontrarse sobre tierra, la proyección hasta el borde de la quebrada); 2) distancia horizontal al agua (igual a cero para las posturas ubicadas directamente sobre el agua); 3) cantidad de obstáculos en el plano vertical (hasta el agua, ya fueran hojas, ramas, rocas o tierra); 4) altura sobre el agua del último obstáculo (si la postura estaba sobre tierra, proyectada hasta el borde de la quebrada); 5) profundidad del agua (para las posturas que estaban sobre el agua, se tomó la profundidad del sitio más cercano a las mismas); 6) porcentaje de cobertura del dosel (determinada con un densiómetro esférico cóncavo); 7) identidad de postura más cercana; 8) distancia de la postura más cercana; 9) distancia con respecto al inicio del transecto; 10) banda (margen del arroyo; 1 = derecha, 2 = izquierda).

Determinamos el éxito de las posturas mediante el registro del número de huevos o renacuajos (cuando fue posible, se contabilizó por lo menos tres veces y generalmente por dos observadores, hasta lograr un número igual y constante), y de la presencia o ausencia de moscas parásitas; en ocasiones, determinamos el parasitismo por la calidad de la gelatina (limpia o turbia). Para el reconocimiento individual de los machos trabajamos con una modificación del sistema de amputación de la primera falange de los dedos de manos y pies (Ferner, 1979), marcando un dedo en cada extremidad, sin contar el dedo I del pie. En total, cortando una falange de cada dedo se obtienen 16 marcas individuales. Con el fin de disminuir problemas derivados de amputar dos o más falanges de la misma extremidad, excluimos la marca doble en la misma mano o pie. Realizamos el marcaje de forma tal que la amputación no ocurriese simultáneamente en la misma extremidad, por lo cual eliminamos 24 marcas; combinando 16 objetos (dedos) y tomando dos al tiempo, resultan 120 combinaciones ya que $Combinaciones = [n!/r!(n-r)!]$ en donde n es el número de objetos (dedos) a combinar y r el tamaño del grupo a combinar. Este número más las 16 marcas individuales (una única amputación por 16 dedos) nos da un total de 136. A este resultado debe restársele las 24 marcas provenientes de la amputación simultánea en la misma extremidad. Por lo tanto el gran total corresponde a 112 marcas individuales, que para el caso resultaron más que suficientes.

Para cada macho observado, además del número identificador, también anotamos la distancia con respecto al metro 0, la banda, el desplazamiento con respecto a la anterior observación y la altura de la percha.

Para la determinación del tamaño del territorio y asuntos concomitantes como agresividad, al marcar los machos anotamos también la posición en la quebrada (e.g. altura sobre el agua, distancia de la orilla) y marcamos el sitio de percha con un número que permitió relacionarlo con el individuo marcado, o en su defecto, determinar la presencia de individuos intrusos que hubiesen "derrocado" al poseedor conocido. Cuando ya se detectaron los machos territoriales "estables", se relacionaron las características de la percha con el tamaño del territorio con base en las posturas.

Para los análisis estadísticos, explicados en el texto, se utilizó el paquete de programas estadísticos NCSS (Hintze, 1987).

Resultados

El ciclo anual. En visitas anteriores a la iniciación de este estudio se obtuvo evidencia de la localización temporal de la reproducción aparentemente coincidente con las épocas de lluvias (J.H. Restrepo, obs. pers.). Tanto el 3 de abril de 1987 como el 20 de agosto de 1989 (respectivamente, después de iniciarse la primera estación lluviosas y a comienzos de la segunda época de llu-

vias en el área) se observó gran actividad de la especie (respectivamente, 53 ejemplares, machos en combate, una postura y 42 ejemplares, algunos amplexus y una postura), lo cual contrasta con su casi total inactividad en periodos secos. En un transecto de aproximadamente 300 m, se encontraron solamente dos individuos de la especie el 11 de agosto de 1989, fecha en la que aún no se habían iniciado las lluvias. Con base en esta experiencia previa, los datos aquí presentados fueron obtenidos después de concentrar las observaciones en el primer período de alta pluviosidad del año 1994.

La presencia de machos territoriales se incrementó a partir del mes de febrero y continuó hasta finales de mayo (Figura 1). La actividad de hembras siguió un patrón similar, si bien en una mayoría de casos tuvimos que inferirla a partir de posturas nuevas, pues su comportamiento es inconspicuo y su presencia en cercanías de machos o en amplexus es un evento de difícil observación: durante los cuatro meses de la estación reproductiva, únicamente observamos seis hembras.

Abundancia de machos. Durante el tiempo de observación marcamos 30 machos. Algunos individuos presentaron mayor frecuencia de encuentro que los demás

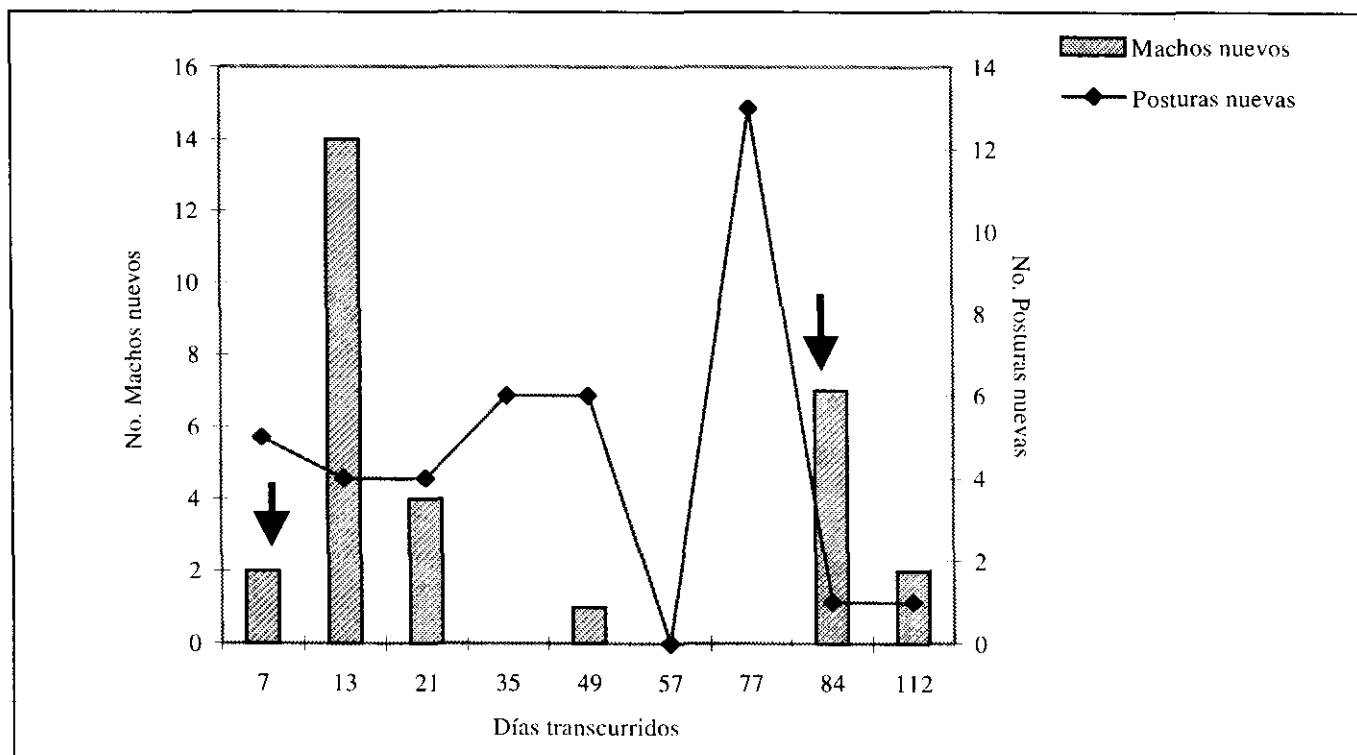


Figura 1. Indicadores de actividad reproductiva durante el estudio (las flechas indican el hallazgo de parejas amplexantes).

(Tabla 1), lo cual sugiere una marcada territorialidad de esta especie. Con base en las observaciones de la Tabla 1 obtuvimos una densidad de población de 1 macho cada 3.7 m lineales de quebrada, por lo cual deducimos que en los aproximados 400 metros de quebrada con cobertura idónea podrían existir aproximadamente 81 machos.

Territorialidad y Selección de Hábitat. Exceptuando algunos sectores con caídas de agua y barrancas rocosas, encontramos machos territoriales y posturas a lo largo de la totalidad del transecto, sobre ambas bandas de la quebrada. La fidelidad de machos a sus perchas se tomó como indicio de territorialidad, apoyada en la observación de encuentros agonísticos durante el estudio (Restrepo-T., 1996).

La localización de los machos marcados y de las posturas estuvo concentrada en los primeros 30 y últimos 20 m del transecto, por lo cual evaluamos la hipótesis de

selección de microhábitat por parte de machos y de hembras, asumiendo que la localización de las posturas refleja las "preferencias" habitacionales de estas últimas.

Un primer examen de la posible selección de hábitat consistió en la prueba de hipótesis nula de distribución uniforme tanto de machos como de posturas a lo largo de la quebrada. Para ello, realizamos pruebas no paramétricas de Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1984), con base en los datos de distancia a lo largo de la quebrada, tomando como metro cero (0) el correspondiente a la toma del acueducto hasta los 115 m., longitud total del transecto.

Los resultados de estas pruebas no permiten rechazar la hipótesis nula para el caso de los machos ($D_{\max} = 0.13630$; $D_{0.05,30} = 0.24170$) ni el caso de los padres ($D_{\max} = 0.16830$; $D_{0.05,17} = 0.31796$), por lo que asumimos que los machos se distribuían uniformemente a lo largo de la quebrada.

Tabla 1. Ocurrencia de los machos territoriales durante el periodo de estudio.

Macho	FECHA (mes-día)										Frec.
	02-18	02-25	03-03	03-11	03-25	04-08	04-16	05-06	05-13	06-10	
01	*	-	X	X	X	X	-	X	X	-	7
02	*	X	X	X	-	X	-	X	X	-	7
05	/	*	-	X	-	-	-	X	X	-	4
06	/	*	-	-	-	X	-	X	-	-	3
07	/	*	-	-	-	-	-	X	-	-	2
08	/	*	-	X	-	X	-	X	X	-	5
10	/	*	-	-	-	-	-	-	-	-	1
11	/	*	-	-	-	X	-	X	X	-	4
12	/	*	-	-	-	-	-	X	X	-	3
13	/	*	-	-	X	-	-	X	-	-	3
15	/	*	X	X	-	X	-	X	X	-	6
16	/	*	X	X	-	-	-	-	-	-	3
17	/	*	X	X	-	-	-	-	-	-	3
18	/	*	X	-	-	-	-	-	X	-	3
20	/	*	-	-	-	-	-	X	X	-	3
21	/	*	-	-	-	X	-	X	X	-	4
26	/	/	*	X	-	X	-	-	X	-	4
27	/	/	*	X	-	-	-	X	X	-	4
28	/	/	*	X	-	X	-	X	-	-	4
29	/	/	*	-	-	-	-	-	X	-	2
40	/	/	/	/	*	X	-	X	X	-	4
49	/	/	/	/	/	/	/	*	X	-	2
50	/	/	/	/	/	/	/	*	-	-	1
52	/	/	/	/	/	/	/	*	-	-	1
53	/	/	/	/	/	/	/	*	/	-	1
58	/	/	/	/	/	/	/	*	-	-	1
59	/	/	/	/	/	/	/	*	-	-	1
64	/	/	/	/	/	/	/	*	-	-	1
70	/	/	/	/	/	/	/	/	*	-	1
71	/	/	/	/	/	/	/	/	*	-	1

*= Primer Registro

X= Reencuentros

- = No observado

/ = Registros no realizados

Por otra parte, rechazamos la hipótesis de que las posturas se distribuyen uniformemente con un alto nivel de significancia ($D_{\max} = 0.29020$; $D_{0.05,40} = 0.21012$; $0.01 < P < 0.02$). Para determinar a que tipo de distribución espacial se ajustaban estos datos, examinamos los cambios de la varianza del número de posturas en bloques de quebrada de diferente tamaño, calculándola por el método de cuadrados locales de dos términos (TTQLV, Ludwig & Reynolds, 1988). Pudimos establecer que las posturas presentaban un patrón contagioso, pues la varianza de su número para bloques de diferente longitud de quebrada presentó dos picos (Figura 2), resultado acorde con las inferencias previas, ya que si los machos son territoriales, era de esperar que las posturas estuvieran reunidas en ciertas partes de la quebrada, correspondientes a los territorios de los padres. Vale la pena recordar que no todos los machos obtuvieron posturas.

Para examinar la influencia de variables estructurales del hábitat que pudieran tener algún papel en la selección de hábitat reproductivo, basamos la obtención de datos primariamente en las posturas (Tabla 2). De los machos únicamente tomamos la distancia lineal sobre la quebrada, altura estimada sobre el piso y la banda. Las diferencias en la topografía de las orillas (la banda derecha de la quebrada era aparentemente menos empinada que la izquierda, lo cual podría eventualmente determinar diferencias en la fisonomía y la estructura de la vegetación), sugirieron otra posible vía de selección de hábitat. Analizamos las diferentes variables con base en

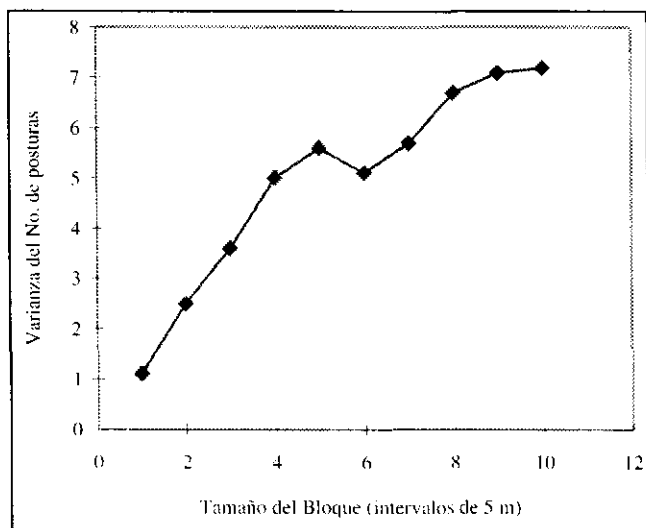


Figura 2. Determinación gráfica del patrón de distribución espacial de las posturas por el método de los cuadrados locales (TTLQV).

la situación de las posturas respecto a la quebrada. Por ser dos grupos realizamos la prueba no paramétrica de Mann-Whitney para examinar la hipótesis nula de valores medios no diferentes. La ausencia de resultados significativos sugiere una pobre selección de los sitios de despliegue de los machos y de oviposición de las hembras, si bien la diferencia en el número absoluto de machos y de posturas (derecha vs. izquierda, respectivamente, 20 vs. 10 y 27 vs. 13), podría sugerir una tendencia que los datos de esta investigación no pueden esclarecer.

Éxito Reproductivo. Con el fin de examinar si existía un éxito diferencial de la hembra según el macho elegido o según el sistema de apareamiento, hicimos pruebas no paramétricas de Mann-Whitney comparando el número de huevos por posturas parasitadas y exitosas en el primer caso y la diferencia de huevos entre las posturas de los machos monógamos y poligínicos en el segundo. Los resultados, $P(|z| > 0.495) = 0.621$, permiten afirmar que no existen diferencias significativas entre las medias de los grupos tratados en el primer caso ($n_1 = 17$, media = 17.6.2 DS = 2.3, RANGO 12-22; $n_2 = 18$, media = 18.2 DS = 2.3, RANGO 13-23). En el caso de los padres monógamos y poligínicos, $P(|z| > -1.22) = 0.220$, también se debe asumir que no existen diferencias significativas entre las medias de los grupos en cuestión ($n_1 = 5$, media = 16.4 D.S = 2.5 RANGO 12-18; $n_2 = 30$, media = 18.2 D.S = 2.2 RANGO 13-23).

Aunque el número total de posturas fue 40, realizamos las dos pruebas anteriores con $N = 35$ debido a que a dos posturas totalmente parasitadas y destruidas no fue posible realizarles el conteo pertinente. Los tres casos faltantes corresponden a conteos muy bajos debido a que los renacuajos ya estaban eclosionados (conteos 4, 5, 8).

En cuanto a las causas de fracaso de las posturas, identificamos únicamente la depredación y el parasitismo, to-

Tabla 2. Características de hábitat asociadas a las posturas incluidas en el muestreo (Media \pm 1 D.S.; excepto el número de capas y la cobertura, todas las variables en centímetros).

VARIABLE	BANDA IZQUIERDA (n = 14)	BANDA DERECHA (n = 26)
Distancia horizontal al agua	6.4 + 13.4	11.4 + 19.0
Altura sobre el agua	101.7 + 31.8	111.8 + 42.6
Número de capas ¹	1.1 + 1.7	1.2 + 1.2
Altura de la última capa	72.5 + 39.5	73.0 + 54.4
Profundidad	6.4 + 4.6	9.8 + 7.6
Porcentaje de Cobertura	74.2 + 1.5	74.8 + 2.3

¹ Ver metodología para explicación de esta variable

mando como éxito únicamente la eclosión de los huevos. El parasitismo constituyó la causa principal de fracaso, pues de 40 posturas estudiadas, la mitad fueron afectadas por este fenómeno. Puesto que el examen preliminar de los datos sugería que el éxito de las posturas no estuvo repartido de manera homogénea a lo largo de la quebrada, examinamos la distribución de las posturas parasitadas y exitosas en relación con las bandas de la quebrada mediante una prueba de χ^2 . Las probabilidades resultantes de este análisis fueron superiores al 50% sin factor de corrección y un poco más de 74% con el factor de corrección de continuidad ($\chi^2_{0.05,1} = 3.841$) y por lo cual no rechazamos la hipótesis nula de la ocurrencia aleatoria del parasitismo con respecto a las bandas de la quebrada. Adicionalmente, para determinar si las posturas parasitadas seguían un patrón de normalidad, examinamos la distribución longitudinal de tales posturas mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov, teniendo como hipótesis nula la distribución uniforme a lo largo de la quebrada. El resultado de esta prueba mostró que no era posible rechazar tal hipótesis. ($D_{\max} = 0.23260$; $D_{0.05,20} = 0.29408$).

Para examinar la influencia de variables estructurales del hábitat que pudieran tener algún ascendiente sobre el éxito de eclosión, comparamos las medias de cada una entre las posturas exitosas y las fallidas (Tabla 3) mediante una prueba de Mann-Whitney. Ninguna de las medias de las distintas variables examinadas difieren estadísticamente ($Z > 0.2$ en todos los casos), por lo que asumimos uniformidad estructural en el hábitat entre las posturas exitosas y fallidas.

Durante el trabajo de campo localizamos 40 posturas, a las cuales hicimos seguimiento de su desarrollo desde el encuentro hasta la eclosión o fracaso y a todas ellas nos fue posible asignarle un "padre". Así, de los 30 machos registrados, el 56.6% (17) se consideran como padres, al menos de una postura, lo que significa una acumulación del éxito de apareamiento en apenas una fracción de los machos estudiados (Figura 3).

Detectamos igualmente una concentración mayor de machos en la banda derecha (66.7% de los registros) que en la izquierda: de los 17 identificados como "padres", 12 (70.6%) estuvo en dicha banda y lo mismo sucedió

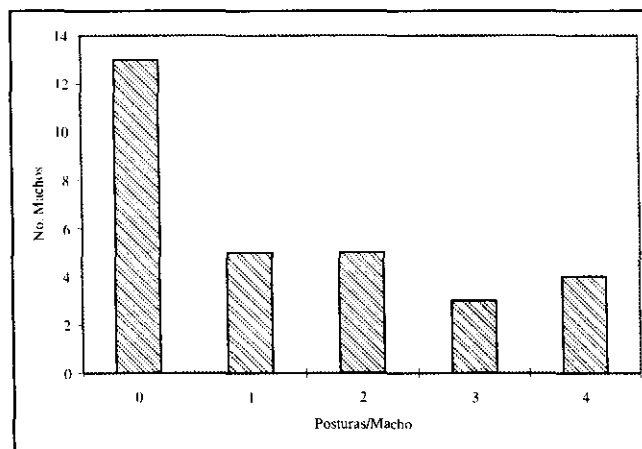


Figura 3. Distribución del éxito de apareamiento de los machos.

Tabla 3. Comparación de las variables de hábitat de las posturas parasitadas vs. las no parasitadas (excepto el número de capas y la cobertura, todas las variables en centímetros).

VARIABLE	Posturas Parasitadas (n = 20)			Posturas no Parasitadas (n = 20)		
	Media	D.S.	Rango	Media	D.S.	Rango
Distancia horizontal al agua	9.3	15.7	0-46	10.1	19.1	0-80
Altura sobre el agua	102.9	38.1	48-190.5	113.6	40.2	56.5-180
Número de capas ¹	1.3	1.5	0-4	1.1	1.2	0-4
Altura de la última capa	65.1	51.5	4-190.5	80.5	46.7	7-180
Profundidad	9.4	6.5	1-23	7.6	7.3	0.5-30
Porcentaje de Cobertura	74.5	1.9	71.2-78.6	74.7	2.2	69.8-80.3

¹ Ver metodología para explicación de esta variable

con los "célibes" pues 8 de ellos (61.5%) correspondieron al mismo margen de la quebrada. Un número reducido de los machos exitosos obtuvo el mayor número de hembras (Tabla 4).

En razón de dichos sesgos de los datos de campo, sometimos a prueba la hipótesis de una concentración espacial de la poliginia mediante una prueba de χ^2 . Dicha prueba, en principio, consistió en el examen de la distribución de los machos monógamos y los poligínicos en razón de la orilla de la quebrada. Las probabilidades resultantes de este análisis fueron superiores al 58% sin factor de corrección y un poco más de 97% con el factor de corrección de continuidad, por lo cual asumimos la no existencia de relaciones ($\chi^2_{0.05,1} = 3.841$).

Buscando una explicación para el éxito diferencial de apareamiento de los machos identificados como pa-

Tabla 4. Éxito de apareamiento de los machos según el número de posturas presentes en los territorios.

No. posturas/territorio	Posturas por banda		
	No. machos	Derecha	Izquierda
0	13	0	0
1	5	4	1
2	5	5	5
3	3	3	6
4	4	15	1

dres, confrontamos las medias de cada una de las variables de hábitat asociadas con machos monógamos vs. las de los poligínicos (Tabla 5), mediante una prueba de Mann-Whitney. En todos los casos obtuvimos probabilidades de $Z > 0.2$, por lo que aceptamos que no existían diferencias estadísticas de las medias de las diferentes variables entre los territorios de machos monógamos y poligínicos.

Discusión

El ciclo anual. La cronología de los eventos reproductivos en *C. ignota*, corresponde a una estrategia de reproducción prolongada según los criterios esbozados por Arak (1983). Según este autor, la extensión del lapso reproductivo tiene dos consecuencias principales. Primero, determina la densidad de machos en el sitio de reproducción, siendo la densidad de machos frecuentemente mucho mayor en reproductores explosivos que en prolongados. La densidad de los reproductores prolongados es baja debido a que la aparición de los individuos en el sitio de reproducción es escalonada en el tiempo (ambas condiciones se cumplen en *C. ignota*). En segundo lugar, mientras la llegada de las hembras al sitio de reproducción es notablemente sincrónica en las especies con reproducción explosiva, en las especies con extensos períodos reproductivos es asincrónica y espaciada durante la estación reproductiva, lo cual de nuevo es evidente en *C. ignota*.

Tabla 5. Estadísticas de las variables de hábitat de los territorios de machos monógamos vs. machos poligínicos (excepto el número de capas y la cobertura, todas las variables en centímetros).

VARIABLE	Machos Monógamos (n = 5)			Machos Poligínicos (n = 12)		
	Media	D.S.	Rango	Media	D.S.	Rango
Distancia horizontal al agua	10.5	12.7	0-40.2	2.3	5.1	0-11.5
Altura sobre el agua	109.7	23.4	69.6-154.5	109.3	32.1	85.7-164
Número de capas ¹	1.4	1.1	0-4	1	1.7	0-4
Altura de la última capa	73.7	32.7	10-119.3	82.5	12.2	70-98.5
Profundidad	9.7	6.1	2.4-23	8.6	6.5	1-16.5
Porcentaje de Cobertura	74.6	1.4	72.8-77.5	74.9	3.3	71.9-80.3

¹ Ver metodología para explicación de esta variable

Abundancia de machos. En una primera aproximación para estimar el tamaño de la población *C. ignota* con base en los machos, obtuvimos estimativos en un rango de 12.5 a 31.2 por cada 115 metros (108.7 - 271.3 machos por kilómetro) entre pares de muestreos consecutivos. En principio estos estimativos estaban muy por encima de los reportados por **Villa (1984)** para *Hyalinobatrachium fleischmanni*, el cual encontró entre 1 y 42.3 individuos por kilómetro de quebrada. Sin embargo, al revisar los datos presentados por **Jacobson (1985)**, fueron notablemente bajos, ya que se registraron en un transecto de 80 metros, 536 individuos (376 machos) de *H. fleischmanni* (4700 machos por kilómetro) y 353 individuos (257 machos) *Centrolene prosoblepon* (3213 machos por kilómetro). No obstante esta marcada diferencia, un buen número de estos machos solo fue registrado una vez (65% *H. fleischmanni*), lo cual contrasta con lo obtenido en la presente investigación, donde el 30% de los machos nunca fue recapturado y es un poco menor con respecto a la otra especie (37% *C. prosoblepon*). Por otro lado, es importante resaltar que la densidad de machos progenitores en el presente estudio (0.09 padres/m²) resultó comparable con aquellas derivables a partir de los datos de **Jacobson (1985)**: 0.08 padres/m² para *H. fleischmanni* y 0.05 padres/m² para *C. prosoblepon* y corresponde, como ya se dijo, a una estrategia de reproducción prolongada (**Arak, 1983**).

Territorialidad y Selección de Hábitat. Es idea comúnmente aceptada que los machos de la familia Centrolenidae son territoriales (e.g. **McDiarmid, 1975**, **Rueda-A., 1994**). Sin embargo, ninguno de estos autores sustentaron su idea con datos provenientes de investigación, limitando su inferencia a una reseña de tal comportamiento. Por ejemplo **Rueda-A. (1994)**, en un trabajo de índole principalmente anatómica y sistemática, menciona que "los machos de *Centrolene geckoideum* exhiben una marcada territorialidad y al parecer son los que seleccionan y defienden los sitios de oviposición". El mismo autor concluye afirmando que puesto que los machos utilizan los mismos sitios en noches sucesivas y las posturas estaban siendo cuidadas por los machos, se podría pensar en la posibilidad de que los machos adultos defiendan ciertos lugares que ofrecen excelentes condiciones para la supervivencia de las posturas.

En su estudio comparativo de dos especies de centrolénidos, *H. fleischmanni* y *C. prosoblepon* en un bosque húmedo montano bajo de Costa Rica, **Jacobson (1985)** marcó la quebrada cada 2 metros en ambas bandas y registró el encuentro de los individuos. Sin embargo no realizó una prueba que determinara el territoria-

lismo (e.g. distribución espacial uniforme) aunque registró siete combates para cada especie.

La fidelidad de los machos de *C. ignota* a sus perchas de despliegue resultó comparable al de *H. fleischmanni* (**Jacobson, 1985**), ya que durante las jornadas de búsqueda y recaptura observamos un escaso desplazamiento de los machos con respecto al sitio en que previamente los habíamos registrado. Así, y aunque los datos pertinentes no fueron analizados estadísticamente por pérdida de las marcas, solamente un individuo se desplazó más de 2 metros del sitio original, mientras que los restantes desplazamientos fluctuaron entre 0 y 0.4 metros. Esta marcada filopatria, junto con las observaciones de encuentros agonísticos entre machos (**Restrepo-T., 1996**) y la detección del patrón de distribución longitudinal de los mismos a lo largo de la quebrada, puede tomarse como evidencia de territorialidad para *C. ignota*. Según **Elliot (1983)** el comportamiento territorial generalmente producirá una distribución espacial uniforme de los individuos, cual es el caso para el presente estudio.

Por otra parte, de las dos pruebas de Kolmogorov-Smirnov para el examen de la uniformidad espacial en la distribución de machos y progenitores, aparte de la conclusión de territorialidad, también se puede inferir la existencia de los machos "satélites". Estos individuos, careciendo de un territorio estable, permanecen cerca a los machos territoriales y eventualmente pueden aprovechar una oportunidad para aparearse con una hembra atraída por el macho territorial o en el caso fortuito que el dueño del territorio se agote defendiéndolo o si desaparece totalmente, apropiarse de él (**Arak, 1983**).

Al confrontar los datos de **Jacobson (1985)** de machos totales contra "padres" de las respectivas especies tratadas por esta autora, nos encontramos con una singularidad: de los 376 machos de *H. fleischmanni*, únicamente fueron padres 39 (10.4%); de los 257 machos de *C. prosoblepon*, 23 (8.9%), contrastando estos datos con los de *C. ignota*, donde el 17 machos (56.7%) fueron progenitores. Por lo tanto, se debe asumir que las otras dos especies también presentan, y en alta proporción, los machos satélites.

Por otra parte, la demostración de una distribución espacial no uniforme de las posturas a lo largo de la quebrada, distribución que posteriormente, y por medio de TTQLV, se ratificó como agrupada (Figura 2), es congruente con las pruebas anteriores ya que si los padres tienen distribución espacial uniforme, es decir, territorial, las posturas van a estar agrupadas en relación con la distribución de sus respectivos padres.

Exito reproductivo. En su trabajo seminal sobre la historia natural de *H. fleischmanni*, **Villa** (1984) presentó evidencia de una amplia variación en el tamaño de la postura para tres especies de esta familia y aún dentro de una sola especie. Por comparación, la escasa variación encontrada en el presente trabajo resulta notable y sugiere una inversión energética constante por parte de las hembras, probablemente inducida por la homogeneidad en las condiciones de los sitios de oviposición que se discutirán más adelante y que, de otro lado, puede estar constreñido por limitaciones fisiológicas debidas al reducido tamaño de las ranas adultas como lo señalan **Duellman & Trueb** (1986). De cualquier manera y también de acuerdo con lo sugerido por **Villa** (1984) para *H. fleischmanni*, dentro de las especies de Centrolenidae para las cuales se conocen detalles acerca de su historia natural, *C. ignota* presenta una clara tendencia hacia la estrategia K de reproducción.

Para interpretar la estrategia de apareamiento de *C. ignota* en relación con los modelos teóricos vigentes, conviene recapitular las características conductuales y ecológicas de la especie, y en particular aquellas asociadas a los machos: a) *C. ignota* es una especie con periodo reproductivo extenso, b) algunos padres obtienen mas hembras que otros, c) un buen porcentaje de los machos disponibles no obtuvieron hembras d) las variables de los sitios de posturas pertenecientes a cada padre no presentaron diferencias entre los monógamos y los polígamos, e) aparentemente los machos no realizan ningún tipo de cuidado de las posturas, f) tanto los machos como el subconjunto "padres" presentan una distribución espacial regular y g) la relación de sexos, de los individuos encontrados durante el estudio, está sesgada a favor de los machos (muchos machos, pocas hembras).

El hecho que algunos machos obtuvieran mas hembras que otros, hace necesario el examen del sistema de apareamiento de la especie en relación con los diferentes modelos de la poliginia. El modelo de umbral de la poliginia (**Orians**, 1969), y por extensión, el de defensa de recursos (**Halliday**, 1981), pueden descartarse de plano, ya que los datos allegados permiten afirmar fehacientemente que no existen diferencias entre las variables de hábitat examinadas. Puesto que en esta especie las hembras no permanecen en el territorio de los machos después de la oviposición, puede igualmente descartarse el modelo de poliginia de defensa de hembras (**Halliday**, 1981). En cuanto al modelo del hijo sexy (**Weatherhead & Robertson**, 1979, 1981), no resulta evaluable en la presente situación, puesto que no se caracterizaron ni el fenotipo ni el comportamiento de despliegue de los machos.

Además de la ausencia de diferencias en las variables estructurales de hábitat entre machos monógamos y poliginicos antes mencionada, el patrón agregado de los machos de *C. ignota* a lo largo de la quebrada y su espaciamiento regular al interior de cada una de las concentraciones de machos, sugieren que el sistema de apareamiento de la especie sea de tipo Lek. Por otra parte, de acuerdo con la definición original de Lek de **Emlen & Oring** (1977) y como lo demostró **Howard** (1978, citado por **Duellman & Trueb**, 1986) al analizar un posible caso de este sistema propuesto para *Rana catesbeiana* por **Emlen** (1976, citado por **Duellman & Trueb**, 1986), la situación presentada por *C. ignota* no correspondería completamente a un Lek, en razón del control, por parte de los machos, de los sitios de oviposición de las hembras. Sin embargo, teniendo en cuenta que estas ranas depositan sus huevos durante el amplexo y puesto que las características de los sitios de oviposición son irrelevantes al éxito de las posturas, es aún concebible la ocurrencia de un sistema Lek en Centrolenidae, con la salvedad hecha de sus diferencias con respecto a los casos clásicos reportados para aves y mamíferos en la literatura (e. g. Fecundación externa vs. Fecundación interna).

Hasta la fecha, para la familia Centrolenidae solamente se ha registrado la poliginia de defensa de recursos (e. g. **Greer & Wells**, 1980; **Jacobson**, 1985; **McDiarmid**, 1975; **McDiarmid & Adler**, 1974). El hallazgo del sistema Lek de apareamiento en *C. ignota* resulta notable, pues además de representar el primer informe de tal comportamiento en la familia Centrolenidae, plantea un interesante interrogante filogenético. **Lynch et al.** (1983) consideran que el comportamiento de vigilia de la familia Centrolenidae corresponde a una sinapomorfia, por lo cual podría pensarse que el caso de *C. ignota* represente una situación primitiva. No obstante, es mas plausible que se trate en realidad de una homoplasia (regresión a la plesiomorfia) puesto que, a partir de la información presentada por **Duellman & Trueb** (1986), este sería el primer caso de Lek documentado para el Orden Anura.

Agradecimientos

Numerosas personas contribuyeron a que este trabajo llegara a buen término. En particular, agradecemos a Carlos de la Torre por facilitar las instalaciones de su finca, a Rosa Mary de Ayala, Felipe Estela, Luz Angela García y Berta Giraldo por su compañía y ayuda en la recolección de datos en el campo y a Carmen Cecilia Rivera, por su apoyo y paciencia en etapas difíciles. J. H. Restrepo agradece muy especialmente a Hernando

Sarria y Lilian Toro, que adicionalmente a su cariño le han brindado refugio y alimento durante largas temporadas y a Marina Toro, que con su amor de madre, su paciencia y su apoyo ha logrado mantener e incentivar su interés por el estudio. Este trabajo fue realizado como parte de la tesis de grado de J.H. Restrepo para optar al título de Magister en Ciencias en la Universidad del Valle.

Literatura Citada

- Arak, A.** 1983. Male - male competition and mate choice in anuran amphibians. pp. 181-210. In: Bateson, P. (ed.): *Mate Choice*. Cambridge University Press: Cambridge.
- Crump, M. L.** 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* (61): 1-68.
- Duellman, W. E.** 1992. Estrategias reproductoras de las ranas. *Investigación y Ciencia* (192): 54-62.
- Duellman, W. E. & A. H. Savitzky.** 1976. Aggressive behavior in a Centrolenid frog, with comments on territoriality in Anurans. *Herpetologica* 32: 401-404.
- Duellman, W. E. & L. Trueb.** 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, Inc.: New York.
- Elliot,** 1983. Some Methods for the Statistical Analysis of Samples of Benthic Invertebrates. 2 edición. *Freshwater Biol. Assoc., Scient. Public.* (25): 1-157.
- Emlen, S. T.** 1976. Lek organization and mating strategy in the bullfrog. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1: 283-313.
- Emlen, S. T. & L. W. Oring.** 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Ferner, J. W.** 1979. A review of marking techniques for amphibians and reptiles. *Herpetological Circular* (9): i-vi + 1-41.
- Greer, B. J. & K. D. Wells.** 1980. Territorial and Reproductive Behavior of the Tropical American Frog *Centrolenella fleischmanni*. *Herpetologica* 36: 318-326.
- Halliday, T. R.** 1981. Sexual Selection and Mate Choice. pp. 180-213. In: Krebs J. R. & N. B. Davies (eds.): *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. Sinauer Associates, Inc.: Sunderland, Massachusetts.
- Hintze, J. L.** 1987. *Number Cruncher Statistical System (NCSS)*. Kaysville, Utah.
- Howard, R. D.** 1978. The evolution of mating strategies in bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Evolution* 32: 850-871.
- IGAC** (Instituto Geográfico Agustín Codazzi). 1977. *Mapa Ecológico*. Bogotá.
- Jacobson, S. K.** 1985. Reproductive behavior and male mating success in two species of Glass Frogs (Centrolenidae). *Herpetologica* 41: 396-404.
- Ludwig, J. A. & J. F. Reynolds.** 1988. *Statistical Ecology: A Primer on Methods and Computing*. John Wiley & Sons: New York.
- Lynch, J. D.** 1979. The amphibians of the lowland tropical forest. pp. 189-215. In: Duellman, W. E. (ed.): *The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal*. *Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* (7): 1-485.
- Lynch, J. D., P. M. Ruiz-C & J. V. Rueda-A.** 1983. Notes on the distribution and reproduction biology of *Centrolene geckoideum* Jiménez de la Espada in Colombia and Ecuador (Amphibia: Centrolenidae). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* (18): 239-243.
- McDiarmid, R. K.** 1975. Glass frog romance along a tropical stream. *Terra*. Los Angeles County Museum 13: 14-18.
- McDiarmid, R. K. & K. Adler.** 1974. Notes on territorial and vocal behavior of neotropical frogs of the genus *Centrolenella*. *Herpetologica* 30: 75-78.
- Orians, G. H.** 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Amer. Natur.* 103: 589-603.
- Rueda - A., J. V.** 1994. Estudio anatómico y relaciones sistemáticas de *Centrolene geckoideum* (Salientia: Anura: Centrolenidae). *Trianca* 5: 133-187.
- Ruiz-C., P. M. & J. D. Lynch.** 1991. Ranas Centrolenidas de Colombia. I. Propuesta de una nueva clasificación genérica. *Lozania* (57): 1-30.
- Villa, J.** 1984. *Biology of a Neotropical Glass Frog, Centrolenella fleischmanni* (Boettger), with special reference to its frogfly associates. *Milwaukee Public Mus. Contrib. Biol. Geol.* (55): 1-60.
- Weatherhead, P. J. & R. J. Robertson.** 1979. Offspring quality and the polygyny threshold: "the sexy son hypothesis". *Amer. Natur.* 113: 201-208.
- Weatherhead, P. J. & R. J. Robertson.** 1981. In defense of the "sexy-son" hypothesis. *Amer. Natur.* 117: 349-356.
- Zar, J. H.** 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall: Englewood Cliffs, New Jersey.