



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

ESTRATEGIA REPRODUCTIVA Y DESARROLLO
LARVAL DE *HYLA PUGNAX* “SCHMIDT, 1857” EN
UNA LOCALIDAD DEL PIEDEMONTE ANDINO DE
VENEZUELA

Realizado por el Br. Andrés Eloy Chacón Ortiz

Laboratorio de Ecología Animal

Bajo la Tutoría de la Prof. Amelia Díaz de Pascual

Trabajo de Investigación Presentado
como Requisito Parcial para Optar al
Título de Licenciado en Biología, en la
Facultad de Ciencias, Universidad de
Los Andes, Mérida, Venezuela

Diciembre, 2001



**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA**

**ESTRATEGIA REPRODUCTIVA Y DESARROLLO LARVAL DE
HYLA PUGNAX “SCHMIDT, 1857” EN UNA LOCALIDAD DEL
PIEDEMONTES ANDINO DE VENEZUELA**

bdigital.ula.ve

**REPRODUCTIVE STRATEGY AND LARVAL DEVELOPMENT OF *HYLA*
PUGNAX “SCHMIDT, 1857” IN A LOCALITY OF THE ANDEAN
PIEDMONT OF VENEZUELA**

Br. Andrés Eloy Chacón Ortiz

Laboratorio de Ecología Animal

Diciembre, 2001

AGRADECIMIENTOS

A la Profesora Amelia Díaz de Pascual por sus enseñanzas, amistad incondicional y colaboración desinteresada.

A la Universidad de Los Andes, por darme hasta ahora los mejores años de mi vida.

A mi papá Ortiz, mi mamá Alcira y mi mamá Magaly, mis hermanos Andrea y Angel por su fuerza físico, moral y espiritual para continuar las etapas que quedan en mi vida.

A Cesar Barrio, gran amigo, excelente persona, por sus consejos en la tesis.

A DESURCA, por permitirme el paso y uso de sus instalaciones.

A Francisco Godoy, biólogo de DESURCA, muy especialmente por ser mi amigo y guía en las inmediaciones del Complejo Uribante-Caparo.

Al profesor Benito Briceño, por hacer más fácil con su apoyo el desenvolvimiento experimental del trabajo de tesis.

A mis compañeros U.E.C.A, Nelsón (Pirro), Lizardo, Jack, Jesús, Vicente, Emiro, Simón, Sr. José, Eudes, José Arroyo, sin ellos no se hubiese logrado este trabajo.

A mis amigos, Cherly, Delimar, Henry Marquina, Guillermo, Eliecer, Jesús, Sioly, Sharlene, Gaston, Robert, Zahylis, Diego.

MUCHAS GRACIAS

INDICE

Capitulos	Contenido	Paginas
	RESUMEN	xi
	ABSTRACTS	xiii
I	INTRODUCCIÓN	1
I. 1	Estrategias reproductivas en anuros	1
I. 2	Las ranas gladiadoras. Edificación de nidos	5
I. 3	Objetivos	10
II	CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ÁREA DE ESTUDIO	11
III	MATERIALES Y MÉTODOS	15
III. 1	Trabajo de Campo	15
III. 2	Trabajo de Laboratorio	16
IV	RESULTADOS	20
IV. 1	Observaciones de Campo	20
IV. 2	Observaciones de Laboratorio	27
IV. 2.1	Caracterización de los Estadios Larvales	27
IV. 2.2	Caracterización Morfológica del adulto Macho de <i>Hyla pugnax</i> .	38
IV. 2.3	Osteología del adulto Macho de <i>Hyla pugnax</i>	39
V	DISCUSIÓN	41

VI	CONCLUSIONES	51
VII	LITERATURA CITADA	53
VIII	LAMINAS ANEXAS	59

bdigital.ula.ve

INDICE DE TABLAS

Tabla	Descripción	Paginas
1	Valores promedio de las variables medidas en los nidos durante las diferentes sesiones de muestreo, en el sector Las cuevas de la Represa Uribante-Caparo (se incluye la desviación estándar).	23
2	Promedios y desviaciones estándar de las variables medidas en cada uno de los estadios de desarrollo.	29

bdigital.ula.ve

INDICE DE FIGURAS

Figura	Descripción	Paginas
1	Ubicación geográfica del área estudio, sector las cuevas, represa Uribante. Cortesía de la Unidad de Ecología y Calidad Ambiental de DESURCA	11
2	Río Doradas, Sector las cuevas. Represa Uribante	12
3	Variación de temperatura y precipitación del área de estudio	14
4	Riachuelos donde se encontraron los nidos.	15
5	Características del nido de <i>Hyla pugnax</i> .	21
6	Lugar donde se ubicaron nidos	22
7	Esquema de la localización de los nidos en el área de estudio, del sector Las cuevas Represa Uribante.	22
8	Variación Temporal del número de nidos en relación con la precipitación	24
9	Variación de los diámetros promedios en el tiempo	25
10	Variación Temporal del área ocupada por el nido y del área total de los nidos a través del tiempo	25
11	Variación temporal del número de huevos promedio depositados en los nidos.	26

12	Crecimiento de la larva de <i>Hyla pugnax</i> , TL representa el tamaño corporal y BL la longitud del cuerpo sin incluir la cola.	28
13	<i>Hyla pugnax</i> Juvenil desarrollado en el laboratorio	40

INDICE DE LÁMINAS

Lámina	Descripción
I	A. Estadio 1 (Huevo). B. Estadio 15 (Embrión Temprano). Escala 1mm
II	A. Estadio 22. Vista lateral. B. Vista ventral. Escala 5 mm
III	Estadio 23. Vista Ventral Embrión. Escala 1 mm
IV	Estadio 24. Vista Ventral Embrión, Escala 5 mm
V	Estadio 25. A. Vista lateral de la larva. B. Vista Dorsal. Escala 5 mm
VI	Estadio 26. A. Vista lateral del renacuajo. Escala 5 mm B. Detalle de la eruptopodia. Escala 1 mm
VII	Estadio 26. Detalle de la morfología oral. Escala 1 mm
VIII	Estadio 35. A. Vista lateral del renacuajo. Escala 10mm. B. Detalle de la diferenciación de los dedos. Escala 1 mm
IX	Estadio 39. A. Vista lateral del renacuajo. Escala 10mm. B. Detalle del desarrollo de los dedos. Escala 3 mm
X	Estadio 39. Detalle de la morfología oral, pérdida de P4. Escala 4 mm
XI	Estadio 40. A. Vista ventral del renacuajo. B. Vista dorsal. Ambos con escala 10 mm
XII	Estadio 41. Detalle de la morfología oral. Escala 4 mm

- XIII** Estadio 45. Vista dorsal del juvenil. Escala 10 mm
- XIV** Estadio 45. A. Mano derecha en vista ventral. B. Pie derecho, vista ventral. Ambos con escala 1 mm
- XV** Macho Adulto. A. Vista lateral de *Hyla pugnax*. B. Vista lateral de *Hyla crepitans*. Ambos con escala 5 mm
- XVI** Macho Adulto *Hyla pugnax*. A. Mano derecha. B. Pie derecho. Ambos con escala 5 mm
- XVII** Macho Adulto *Hyla crepitans*. A. Mano derecha. B. Pie derecho. Ambos con escala 5 mm
- XVIII** Detalle dorsal del cráneo *Hyla pugnax*. escala 5 mm
- XIX** Detalle dorsal del cráneo *Hyla crepitans*. escala 5 mm
- XX** Detalle ventral del cráneo *Hyla pugnax* escala 2 mm
- XXI** Detalle ventral del cráneo *Hyla crepitans*. escala 2 mm
- XXII** Macho Adulto *Hyla pugnax* A. Osteología General de la Mano derecha. escala 5 mm B. Detalle de la espina prepolical. escala 1 mm
- XXIII** Macho Adulto *Hyla crepitans* A. Osteología General de la Mano derecha. escala 5 mm B. Detalle de la espina prepolical. Escala 1 mm
- XXIV** Detalle de la unión de los huesos diapófisis sacral, sesamoide e ilión. A. *Hyla pugnax*. B. *Hyla crepitans*. Ambos en escala 5 mm
- XXV** Mapa de distribución geográfica de ***Hyla pugnax*** en Venezuela

RESUMEN

ESTRATEGIA REPRODUCTIVA Y DESARROLLO LARVAL DE *HYLA* *PUGNAX* EN UNA LOCALIDAD DEL PIEDEMONTE ANDINO DE VENEZUELA

Se provee un estudio de la estrategia reproductiva, así como la descripción del desarrollo larval de *Hyla pugnax*, en las inmediaciones del río Doradas, Sector la cuevas, segundo desarrollo del Complejo Uribante-Caparo (7° 46'N; 82° 00'W), Estado Táchira, Venezuela. Se detectaron 159 nidos. La mayoría se encontraban localizados en sustratos arenosos a las márgenes de las quebradas, la forma de algunos nidos era circular, la de otros elípticos. El área promedio por nido es de 326,12 cm², que alberga un volumen de agua de 1476,89 cm³. Los nidos eran simples en su edificación, compuestos de una sola cámara, donde se encontraban depositados los huevos. En las observaciones de campo, se detectaron otros sitios con condiciones húmedas donde habían depósitos de huevos de *Hyla pugnax*, lo que conlleva a considerar a ésta especie facultativa para la construcción del nido, dependiendo del ambiente en el que se encuentre. En el mes de febrero del presente año se encontraron 46 nidos, en plena época de sequía, que fueron disminuyendo a través del tiempo, en correspondencia con el comienzo de la primeras lluvias, lo que permite inferir que la reproducción se verifica durante la estación seca. La cantidad de huevos

depositados por la especie en estudio se encuentra en un rango de (1783-2050) con un promedio de 1896, depositados en una masa gelatinosa transparente colocada en monocapa sobre la superficie del agua. El desarrollo larval de la ***Hyla pugnax***, desde el huevo hasta la metamorfosis completa, dura 95 días a una temperatura de 21° C. La tasa de crecimiento de la larva, una vez eclosionada, es acelerada, luego se estabiliza, para comenzar una tasa exponencial de crecimiento, hasta el momento de la erupción en el que el crecimiento se hace mas lento, declinando con la reabsorción de la cola. El estatus taxonómico de ***Hyla pugnax*** ha sido objeto de controversias y cuestionamientos, considerado una sinonimia de ***Hyla crepitans***. Los aportes morfológicos y osteológicos de éste trabajo permiten corroborar la dilucidación de la entidad específica, separándola claramente de ***H. crepitans***.

ABSTRACTS

REPRODUCTIVE STRATEGY AND LARVAL DEVELOPMENT OF *HYLA PUGNAX* "SCHMIDT, 1857" (ANURA:HYLIDAE) IN A LOCALITY OF THE ANDEAN PIEDMONT OF VENEZUELA

A study of the reproductive strategy is provided, as well as the description of the larval development of *Hyla pugnax*, near of the Doradas river, Sector Las Cuevas, Uribante-Caparo Complex (7° 46' N; 82° 00' W), Táchira State, Venezuela. 159 nests were detected. Most was located in sandy substrate, the form of some nests was circulate, that of other elliptic ones. The area average for nest is of 326,12 cm², a volume of 1476,89 cm³. The nests were simple in their construction, made up of a single camera. In the field observations, other places were detected with deposits of eggs of *Hyla pugnax*, I consider this species facultative for the construction of the nest. In February of the present year I find 46 nests, in dry season, they were diminishing through the time, in correspondence with the beginning of the first rains. The quantity of eggs deposited by the species in study is (1783-2050) with an average of 1896, placed on the surface of the water. The larval development of the *Hyla pugnax*, were 95 days to a temperature of 21° C. The rate of growth of the larva, once eclosionada, is quick, then it is stabilized, to begin an exponential rate of growth, until the moment of the

eruptopodia in the one that the growth is made but slow, declining with the reabsorption of the line. The taxonomic status of *Hyla pugnax* has been object of controversies, considered a synonymy of *Hyla crepitans*. The morphological and osteological contributions of this work corroborate the differences with *H. crepitans*.

bdigital.ula.ve

I.- INTRODUCCIÓN

I. 1. – ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS EN ANUROS

En contraste con la mayoría de los grupos animales, los anuros tienen una gran diversidad de modos o estrategias reproductivas que varían desde el desove en agua de una gran cantidad de huevos que eclosionan en larvas acuáticas, padres que transportan los huevos o renacuajos, huevos que son depositados en tierra donde la larva se desarrolla rápidamente en condiciones de baja humedad, hasta el desarrollo directo de los huevos dentro de bolsas o de oviductos en la hembra (Duellman y Trueb, 1986). La combinación de atributos tanto fisiológicos, morfológicos y de conducta que actúan conjuntamente para producir un número óptimo de descendientes bajo ciertas condiciones ambientales, se conoce como estrategia reproductiva.

En los bosques lluviosos tropicales de tierras bajas o en bosques nublados con alta humedad, la reproducción de los anuros no es estacional; muchas especies depositan los huevos en tierra, sobre la vegetación o en el agua depositada en las bromelias, en el que la larva se desarrolla rápidamente. Otra de las adaptaciones terrestres en anuros es el encontrado en el género ***Eleutherodactylus***, el cual deposita huevos que resultan en pequeñas replicas de los adultos a través del desarrollo directo (Townsend y Stewart, 1985).

Algunas especies desovan poca cantidad de huevos de gran tamaño, lo que les permite garantizar un mayor porcentaje de nacimientos viables (estrategias *K*). Mientras que otras colocan gran cantidad de huevos de pequeño tamaño, garantizando así una mayor probabilidad de sobrevivencia de los descendientes en una típica estrategia *r* (Duellman y Trueb, 1986).

El clima en los trópicos favorece una reproducción continua en los anuros depositando varias nidadas al año, mientras que en las zonas templadas los ciclos son interrumpidos y el número de nidadas es sólo una al año o una cada dos años. La reproducción de los anfibios en ambientes desprovistos de bosques tropicales en algunos casos es altamente estacional y está correlacionada con la estación lluviosa y casi siempre consiste de huevos que son depositados directamente en el agua (Duellman y Trueb, 1986).

Duellman y Trueb (1986), reconocen cuatro patrones de reproducción para las zonas de los trópicos donde hay una marcada estacionalidad de las lluvias, que se pueden enumerar de la siguiente manera:

1. Continuo, el apareamiento ocurre durante todo el año (a excepción de las noches de luna llena).

2. Oportunistas, que se aparean después de una lluvia intensa sin importar la estación del año.
3. Esporádica húmeda, cuando se aparean solo en la estación de lluvia.
4. Esporádica seca, cuando se aparean solo en la estación de sequía.

La mayoría de las especies, dependiendo de la temperatura y la humedad en una determinada área, son fisiológicamente capaces de reproducirse todo el año, pero la disponibilidad de sitios de apareamiento pueden limitar la actividad reproductiva. Aquellos anuros que colocan huevos en charcos temporales, solo lo hacen después de una lluvia fuerte. Aquellos que utilizan los riachuelos generalmente se aparean en los periodos secos, cuando el nivel de agua es bajo y la corriente es lenta (Duellman y Trueb, 1986).

En los trópicos con estaciones secas bien definidas, la actividad reproductiva de la mayoría de los anuros esta muy ligada con la estación de lluvias. Una condición particular es la encontrada en un charco en los llanos de Venezuela, en el que trece especies de anuros se aparean, restringiendo su actividad a la estación de lluvias (Hoogmoed y Gorzula, 1979).

El sitio más común de ovoposición de los anuros es el agua, permanente o temporal, ya sea aguas someras o corrientes. También el agua que se encuentra atrapada en las cavidades de los árboles o en

bromelias es utilizada por algunas especies de anfibios (Dunn, 1926; Carvalho, 1949; Duellman, 1970; Duellman y Trueb, 1986).

La construcción de nidos de espuma en la superficie de riachuelos y quebradas es común en la mayoría de los Leptodactílicos (Heyer, 1969; Martin, 1970). Los huevos de algunos anuros colocados en la tierra, eclosionan y se desarrollan directamente a juveniles sin pasar por un estado de larva, nutriendose de la yema, como por ejemplo el caso de ***Eleutherodactylus coqui*** (Towsend y Stetwart, 1985). Adicionalmente una estrategia para los anuros que habitan tanto en regiones húmedas como en regiones secas es el transporte de huevos o larvas por parte de los adultos, como las ranas del género ***Colostethus*** (Edwards, 1974).

Algunas especies depositan sus huevos en hojas sobre el agua y los renacuajos caen directamente a las charcas o riachuelos, entre ellos se encuentran algunos Hílicos como el género ***Phyllomedusa*** y Centrolenidos (Duellman, 1970; Duellman y Trueb, 1986).

I. 2. - LAS RANAS GLADIADORAS. EDIFICACION DE NIDOS

Una estrategia muy particular de un grupo de especies del género ***Hyla*** es la construcción de nidos en pozos excavados por los machos, en las inmediaciones de ríos o quebradas. Estas especies son conocidas como “ranas arbóreas gladiadoras” y pertenecen al grupo ***Hyla boans*** [Duellman

(1970); Kluge (1979), (1981); Hoogmoed (1990); La Marca (1996); Höbel (1999), (2000)], debido a su conducta agresiva y territorial durante la reproducción; una manifestación de tal conducta es el uso de sus espinas prepolicales para disuadir a sus competidores. El desarrollo temprano de la larva ocurre en el pozo y la subsiguiente inundación hace que los renacuajos se dispersen en la corriente de las aguas abiertas.

Las especies que pertenecen a éste 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 según las listas de anfibios de La Marca (1992); Barrio (1998) y Péfaur (2000), incluyen cuatro especies que pertenecen a este grupo de ranas arbóreas gladiadoras: ***H. boans***, distribuido para Amazonas y los Andes; ***H. crepitans***, de amplia distribución en el país; ***H. pugnax*** localizado solo para los Andes e ***Hyla wavrini*** en la cuenca Amazónica.

Éste tipo de estrategia fue reportado por primera vez en ***H. faber*** en Brasil (Goeldi, 1895), quien observó un grupo de machos de ésta especie removiendo el barro con el hocico, formando un hueco circular, luego con las patas delanteras elaboraba las paredes a los lados de la depresión, para producirse el amplexus y el posterior depósito de los huevos en él. Posteriormente, Lutz (1960a); (1960b) ratifica éste hecho en ***H. faber*** en

Brasil, en el que machos de esta especie fueron observados luchando con sus espinas prepolicales y haciendo nidos con el hocico sacando arena o arcilla para formar las paredes del pozo; para el mismo año Lutz (1960c) describe un hecho similar en ***H. pardalis***, posteriormente Duellman (1970) reseña el mismo comportamiento para ***H. boans***, y Martins y Moreira (1991) para ***H. wavrini***.

Kluge (1981) es el único autor que hace una descripción detallada de la construcción de nidos por ***H. rosenbergi*** en Panamá y Colombia, los machos construyen nidos, para el desarrollo de los huevos, son muy territoriales y agresivos; cavan pozos formados con la tierra y arena en las cercanías de los cuerpos de agua y en ellos depositan los huevos como una película en la superficie, sin vencer la tensión superficial. El macho patrulla el área aledaña al nido atacando a otros machos que se acercan. La inundación de los pozos, debido a la lluvia, hace que parte de las larvas y huevos sean liberados a las quebradas, dependiendo de la intensidad de las lluvias, y el resto puede permanecer por mayor tiempo en el nido para ser liberado en un desarrollo más tardío.

Duellman (1970) y Kluge (1981), curiosamente han observado que ***H. crepitans*** e ***H. circumdata*** en varias localidades, dentro de su amplio rango de distribución geográfica, no construyen nidos. Estas especies poseen gran plasticidad en el momento de la reproducción y pueden o no construir

los nidos dependiendo de las condiciones ambientales. De la misma manera se ha encontrado que *H. boans* e *H. crepitans* (Caldwell, 1992) y más reciente en una población de *H. rosenbergi* (Höbel, 1999) en Costa Rica, la construcción de nidos se produce de manera facultativa. Este ultimo autor señala que los machos no patrullan el área y tampoco se involucran en luchas con otros machos intrusos. Esto pudo ser explicado en base a la alta disponibilidad de sitios para la construcción de nidos.

El desarrollo larval de un anuro, en general, consiste de una serie de cambios morfológicos y fisiológicos en el tiempo: partiendo de un estado de huevo, pasando por un desarrollo temprano, luego el desarrollo de las branquias, espiráculo, la formación miembros, reabsorción de la cola en un proceso conocido como metamorfosis (Gosner, 1960; Duellman y Trueb, 1986).

Gosner en 1960 elaboró una tabla de los diferentes estadios del desarrollo larval de los anuros a diferentes temperaturas ambientales. La tabla es aplicable a la mayoría de las especies, de tal manera que la aparición de ciertos caracteres morfológicos externos permite asignar el estadio en que se encuentra una larva determinada. De la misma manera permite asignar, a cada una de estas fases, la edad correspondiente en días y horas para una temperatura dada. Por otra parte el conocimiento del desarrollo larvario de cada una de las especies es muy importante ya que

eso permite identificar las especies rápidamente sin necesidad de desarrollarlas completamente en condiciones de laboratorio. El propósito de éste trabajo es el de producir una tabla del desarrollo larval de una especie desconocida que construye el tipo de nidos, descritos anteriormente, y caracterizar sus estrategias y esfuerzos reproductivos en condiciones de naturales. Con la ayuda de esta información y su comparación con animales adultos capturados en el área se podrá determinar la especie.

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

Ésta especie fue descrita por Schmitd (1857) con terra típica en Chiriquí, Panamá, especie centroamericana que se extiende a Colombia. ***Hyla pugnax*** ha sido objeto de controversias y cuestionamientos en cuanto a su estatus taxonómico, siendo considerado sinonimia de ***Hyla crepitans*** (Duellman, 1970). Kluge (1979) realiza una reevaluación de la sistemática de las ranas gladiadoras en Colombia y la valida como especie plena, bajo el holotipo KM 1009 del "Kansas Museum". En Venezuela fue reportada por primera vez para El Vigia-Caja seca, proveniente de la región biogeográfica de la Hoya del Lago de Maracaibo (La Marca, 1996). Éste trabajo a parte de ampliar la distribución geográfica, aporta nuevos caracteres para la

dilucidación a la problemática planteada acerca del parentesco con *Hyla crepitans*.

I. 3. - OBJETIVOS

- Caracterizar la estrategia reproductiva de la especie en estudio basándose en observaciones en el campo.
- Reproducir en detalle el desarrollo de la larva de *Hyla pugnax*.
- Constatar que *Hyla pugnax* es involucrada en la producción de este tipo de nido sobre la base de las características morfológicas de la larva y la comparación de los juveniles que emergen una vez ocurrida la metamorfosis.
- Comparar la morfología de la larva, morfología y osteología del adulto de *Hyla pugnax* con *Hyla crepitans*.

II. - CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el sector Las Cuevas (Figura 1), regiones aledañas al Río Doradas, 28 Km. SSE de Pregonero, Estado Táchira, Venezuela (7°46'N; 72°00'W), a 800 m.s.n.m., el lugar pertenece al Segundo Desarrollo del Complejo Uribante-Caparo, bajo la influencia del embalse "Leonardo Ruiz Pineda" o embalse Uribante, contenido por la represa La Honda (Sierra, 1989).

El Río Doradas se alimenta de aportes del embalse Uribante, así como de numerosos afluentes que transcurren por suelos de distinto origen geológico (Figura 2), siendo los más importantes aquellos de las formaciones Iglesias, La Quinta, Aguardiente, Río Negro y Mucuchachí (Castillo, 1968 y Péfaur, 1986).

Los suelos estudiados el área de muestreo en su mayoría pertenecían a la formación La Quinta, característica por su color rojo debido a los óxidos ferrosos, constituida por capas de areniscas, lutita y conglomerados intercalados en algunos casos caliza. Por esta condición los suelos se hacen inestables, produciéndose gran cantidad de sedimentos cargados 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 unidades ecológicas entre selva húmeda submontana y la selva semicaducifolia montana. (Ataroff y Sarmiento, en prensa).

Por su situación geográfica y por 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 desde 400 a 2.800 m.s.n.m., constituido por una gran área de selvas naturales poco intervenidas, siendo una continuación de los corredores Sierra Nevada y Pueblos del Sur (Yerena, 1994).

La vegetación es siempreverde y presenta una elevada riqueza florística como son: Lauraceas, Moraceas. Un dosel medio-alto caracterizado por los géneros: *Ficus*, *Heliocarpus*, *Vismia* *Miconia* *Piper*, *Solanum*. En el lugar también se encontraban algunos elementos de Selva Nublada, como es el caso de *Cecropia santanderensis*, algunos *Podocarpus* entre otros.

Climáticamente el área se caracteriza por tener un régimen unimodal. Una insolación promedio anual de 2000 H/año. 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. La cantidad total de precipitación mensual exceden los 400 mm. Las lluvias se producen entre los meses de mayo a octubre, con los máximos ubicados en los meses de junio y julio. La estación seca se produce entre los meses de diciembre a marzo, con precipitación total que apenas sobrepasa los 100 mm. Siendo los meses de enero y febrero los más secos, con valores por debajo de los 70 mm (Péfaur, 1986; Sierra, 1989).

III. - MATERIALES Y METODOS

III. 1. - TRABAJO DE CAMPO

Siguiendo el camino que lleva a los túneles forzados de la presa las Cuevas se localizaron la mayoría de los nidos presentes en el lugar, algunos cerca de riachuelos, otros en aguas superficiales con lechos arenosos, y el resto en las playas formadas por la disminución del cauce del Río Doradas (Figura 4).

Los recorridos se realizaban durante el día y la noche con el fin de contabilizar el número de nidos, medir su diámetro para cálculos de áreas, medir la distancia entre nidos, contar el número de huevos depositados por nido, y observar la evidencia de adultos en las zonas aledañas a los pozos.

Una vez realizado la observación se procedió a coleccionar, de una manera aleatoria, el 20% de las nidadas con huevos recién colocados, encontradas en el mes de febrero. Éstas se transportaron en bolsas plásticas con capacidad para un kilogramo, cerrándolas en forma hermética con una burbuja de aire donde se pudo entonces transportar fácilmente en una cava hasta el laboratorio de Ecología en la Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes (ULA).

III. 2. - TRABAJO DE LABORATORIO

Una vez en el laboratorio se colocaron 150 huevos en recipientes hechos de malla sintética de menos de 1 mm de poro con un área de 400 cm², las cuales se rotularon con el número del nido al que pertenecen, dichas mallas fueron sumergidas en acuarios conteniendo agua de tubería que se dejó reposar durante 24 horas, a una temperatura constante de (21°C), luz artificial que reemplazó la luz del sol (12 horas de luz diaria) y se les alimentó a diario con hojuelas de producto comercial para peces marca Universal, además se les colocó plantas de Elodea con el fin de proporcionarles alimento adicional. Se hizo un recambio de agua cada tres días para evitar el crecimiento de hongos o cualquier tipo de infección a los renacuajos, cada recipiente se identificó con los datos del lugar y fecha de colecta.

Con el fin de permitir el desarrollo del mayor número de características diagnósticas que permitieron distinguir la especie comparándola en forma directa con especímenes de la Colección de vertebrados de la Universidad de Los Andes (**CVULA**) y con las descripciones de las especies del grupo gladiador presentes en Venezuela; una vez ocurrida la metamorfosis, los juveniles fueron colocados en terrarios con fondo de hojarasca y vegetación, alimentados con pequeños invertebrados, colectados con malla entomológica en los alrededores de la Facultad de Ciencias.

Diariamente se tomaron tres renacuajos de cada cesta, cada animal fue sacrificado por enfriamiento en una nevera, se fijaron en una cámara húmeda de formol al 7% por 48 horas, para luego ser pasados a una solución de formol al 5% por una semana, y finalmente a una solución de alcohol isopropílico 70% y formol 1%, donde se conservaron para el análisis posterior de su morfología externa.

El estadio de cada ejemplar se determinó con ayuda de la tabla de Gosner (1960), teniendo en cuenta las características morfológicas desarrolladas hasta el momento, además se les asignó la edad (en días). Se describió y dibujó en detalle la morfología general del cuerpo, el tipo de espiráculo (posición), orificio cloacal (posición), ojos, orificios nasales, color del cuerpo, aleta caudal, descripción y posición de la morfología del disco oral, posición y caracteres de las líneas de dentículos, papilas marginales y sub-marginales y se realizó un estudio morfológico de los machos adultos en los nidos o en las cercanías de los mismos, para así constatar comparando con la bibliografía existente de las especies del grupo presentes en Venezuela si efectivamente la especie en estudio es ***Hyla pugnax***.

Las medidas fueron tomadas con un calibrador (apreciación 0,05mm) y la descripción de la morfología externa se realizaron siguiendo la

metodología de Altig (1970); con ligeras modificaciones, estarán expresadas en milímetros junto con su desviación estándar. Las medidas se abrevian de la siguiente forma: **TL**: longitud total (incluyendo la cola); **BL**: longitud cuerpo (sin incluir cola); **TH**: altura cola; **MH**: altura aleta ventral; **SP**: longitud tubo espiracular. La terminología y descripción general de la morfología interna oral de las larvas son los propuestos por Altig (1970), Wassersug (1976, 1980). La coloración de las larvas de los especímenes en vida y preservados fueron basados en los ejemplares depositados en la colección de vertebrados de la Universidad de Los Andes (CVULA) bajo el número CVULA-IV-6444.

Las muestras serán observadas bajo la lupa Leica Wild M5 con cámara clara, para realizar los esquemas y dibujos definitivos.

Durante el estudio se colectó un total de 13 animales adultos en las inmediaciones del nido, para luego ser procesados para análisis posteriores. De esta muestra se tomaron los machos seleccionados por la presencia de las espinas prepolicales en las patas anteriores y se midieron algunas características morfométricas con el fin de relacionarlas con el tamaño del nido.

Los datos del número de nidos en cada uno de los meses de muestreo fueron graficados en función del tiempo, así como el diámetro, el área y el número de huevos promedio por nido.

IV. - RESULTADOS

IV. 1. - OBSERVACIONES DE CAMPO

Las observaciones se realizaron entre los meses de febrero y octubre del año 2001. Se detectó un total de 159 nidos algunos de forma circular, otros ligeramente elípticos (Figura 5). Algunos con uno de los bordes en contacto directo con el cuerpo de agua. Los nidos se encontraron entre los meses de febrero a julio del 2001 (Tabla 1), distribuidos en las márgenes de las quebradas, que circundan el lugar (Figura 6). Los pozos estaban ubicados en bancos de arena, en zonas expuestas con muy poca cobertura vegetal, algunos de ellos fueron contruidos a la sombra de alguna planta herbácea que se encontraba en las orillas de las quebradas. Algunos individuos adultos fueron colectados en las inmediaciones del nido, unos en amplexus, e inclusive un macho fue capturado dentro de uno de los pozos. Ninguno de los machos capturados fue observado en el proceso de la construcción de nidos.

Se pudo observar en zonas aledañas a las quebradas algunos 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 instalaciones de la represa Las Cuevas (Figura 7), 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 en el área contenían huevos, la mayoría depositados recientemente. Un 6% (10) contenían larvas ya desarrolladas y el restante 5,7 (9) no contenían nada, algunos abandonados y otros donde se habían liberado las larvas.

Tabla 1. Valores promedio de las variables medidas en los nidos durante las diferentes sesiones de muestreo, en el sector Las Cuevas de la Represa Uribante-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
Area promedio de los nidos (cm ²)	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 ³)	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

Los nidos son excavaciones en bancos de arena formados por las quebradas durante la época de sequía, con una profundidad de mas o

menos cinco centímetros. El reborde del pozo sobresale de la superficie del banco de arena (Figura 4). No se observaron rampas en el nido, una segunda depresión de menor tamaño, donde el macho canta llamando a la hembra para iniciar el apareo (Kluge, 1979; 1981; Höbel, 1999). Se observaron numerosas huellas de las patas en los alrededores del nido. Las nidadas se encontraban separadas 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 (Figura 8). Si se compara este resultado con los datos promedio mensual de precipitación se observa una relación inversa entre estos valores indicando que el mayor número de nidos se encontraron en la época de sequía, para disminuir drásticamente con la aparición de las lluvias (Tabla 1).

El diámetro promedio del nido no presenta variación a través del tiempo de muestreo, sus desviaciones estándar son muy pequeñas (Figura 9). El tamaño muestral aparece reflejado en la Tabla 1.

En la figura 10, las barras representan el área promedio ocupada por cada nido, y se observa poca variación a lo largo del tiempo. La línea continua representa el área total que ocupan los nidos en cada época de

muestreo. Se observa una disminución gradual debido a la desaparición de los mismos.

El número de huevos promedio por nido no muestra variaciones en el tiempo (1896), sus desviaciones estándar son muy pequeñas (Figura 11). Los valores promedios por periodo de muestreo y sus desviaciones estándar se dan en la Tabla 1.

IV. 2. - OBSERVACIONES DE LABORATORIO

IV. 2. 1. - CARACTERIZACIÓN DE LOS ESTADIOS LARVALES

El crecimiento de las larvas (TL) 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. Ésta fase dura 7 días aproximadamente. La segunda fase, el embrión mantiene un crecimiento estacionario hasta que la larva cumple 40 días, momento en el que se produce el desarrollo y aparición de las branquias. 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 ésta fase se detiene ligeramente el crecimiento, hasta el momento en que ocurre la reducción de la cola y se completa la metamorfosis a los 95 días (Figura 12). El tamaño del cuerpo (BL) muestra

un crecimiento continuo; las variaciones de la longitud total (TL), se deben a cambios en proporciones del largo de la cola.

ESTADIO 1.

La masa de huevos, depositadas en la superficie de los nidos, oscilan entre 1783 y 2050 huevos, unidos por una gelatina transparente. Los huevos son esféricos, con diámetro de longitud total (TL): $1.73 \pm 0,1$ mm. El polo vegetativo es blanquecino, el casquete animal densamente impregnado de melanina, confiriéndole un color marrón oscuro a negro (Lámina I).

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 a la posterior. Las crestas neurales fusionadas apenas son visibles (Lámina I).

Tabla 2. Promedios y desviaciones estándar de las variables medidas en las larvas en cada uno de los estadios de desarrollo.

Estadios	TL	BL	TH	MH	SP
1	1,7±0,1	0	0	0	0
15	3,2±0,2	2,5±0,2	0,6±0,05	0,5±0,1	0
16	3,2±0,1	2,1±0,1	0,8±0,02	0,6±0,05	0
17	5,2±0,3	3,5±0,3	0,8±0,01	0,5±0,1	0
18	5,2±0,2	3,5±0,2	0,8±0,001	0,6±0,05	0
19	6,0±0,3	3,4±0,4	0,8±0,06	0,5±0,1	0
20	9,1±0,2	2,9±0,2	0,9±0,006	0,6±0,05	0
21	8,0±0,3	3,4±0,3	0,9±0,09	0,8±0,02	0
22	8,5±0,4	4,5±0,2	0,9±0,06	0,8±0,01	0
23	8,8±0,1	4,5±0,5	0,9±0,02	0,8±0,001	0
24	8,8±0,2	4,5±0,6	0,8±0,1	0,8±0,06	0
25	10,0±0,4	4,5±0,7	0,8±0,03	0,9±0,006	0,1±0,06
26	11,0±0,3	4,5±0,6	0,8±0,05	0,5±0,09	0,1±0,05
27	15,0±0,4	4,7±0,5	0,7±0,06	0,5±0,06	0,3±0,06
28	18,0±0,4	4,7±0,9	0,9±0,07	0,5±0,02	0,4±0,03
29	36,5±0,4	4,9±0,3	0,8±0,1	0,7±0,05	0,8±0,02
30	36,5±0,5	5,0±0,5	0,8±0,03	0,5±0,06	0,8±0,01
31	37,6±0,5	6,2±0,6	0,7±0,05	0,2±0,07	0,8±0,001
32	35,0±0,3	6,4±0,6	1,5±0,06	0,5±0,06	0,8±0,06
33	36,0±0,5	7,2±1,0	1,5±0,06	0,5±0,02	0,9±0,006
34	36,6±0,1	8,3±0,6	1,5±0,02	0,8±0,1	1,0±0,09
35	39,1±0,2	8,8±0,4	2,7±0,05	0,8±0,03	1,1±0,06
36	36,2±0,6	10,6±0,9	2,5±0,06	0,7±0,05	0,9±0,02
37	34,6±0,5	11,3±0,9	2,8±0,06	1,5±0,06	0,8±0,1
38	46,5±0,9	11,5±1,0	3,0±0,02	1,5±0,06	0,8±0,03
39	46,7±0,7	12±0,6	3,5±0,06	1,5±0,02	0,7±0,05
40	33,8±0,5	12,3±0,2	3,8±0,06	1,8±0,1	0,5±0,06
41	32,0±0,9	11,9±0,3	4,0±0,02	1,8±0,03	0,2±0,07
42	32,0± 0,4	15,0±0,6	4,5±0,06	1,7±0,05	0,1±0,001
43	23,2± 1,0	17,0±0,7	4,5±0,06	1,5±0,06	0
44	23,2±0,6	17,0±0,3	4,0±0,02	0	0
45	18,0±0,5	18,0±0,5	0	0	0
46	18,0±0,4	18,0±0,4	0	0	0

ESTADIO 16

Embrión de tamaño aproximadamente el doble que el tamaño del huevo, [longitud total (TL): $3,2 \pm 0,1$ mm]. De forma alargada. En esta etapa se culmina el cierre del surco neural.

ESTADIO 17

Embrión de tamaño casi el triple del tamaño del huevo [longitud total (TL): $5,2 \pm 0,3$ mm.] De forma oval a elíptica. En esta etapa aparece un esbozo pequeño en la zona anterior.

ESTADIO 18

Embriones de longitud total (TL): $5,2 \pm 0,2$ mm y se caracterizan por manifestar una respuesta muscular, con un movimiento ligero y esporádico. Aparece un esbozo de la cola y una prominencia pequeña en la zona anterior, que corresponde con el primordio de las branquias. En la parte anterior se observan dos ventosas, dispuestas anteroventralmente, bien desarrolladas y de forma irregular con protuberancias (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). manifiestan movimiento musculares más regulares. EL esbozo de la cola crece en

mayor proporción que el cuerpo. Se desarrolla la zona anterior, que corresponde con el primordio de las branquias.

ESTADIO 20

Embriones elongados de tamaño (TL): $9,1 \pm 0,2$ mm. Se caracterizan por poseer filamentos branquiales pares dispuestos a ambos lados del cuerpo. El superior se bifurca primero, mientras que el inferior es único. En esta fase aparece la boca, sin dentículos ni armazón corneo. La cola es corta y se insinúa ligeramente en el extremo posterior. Se produce el elongamiento del cuerpo.

ESTADIO 21

Larvas de longitud total (TL): $8,0 \pm 0,3$ mm. El filamento branquial superior se ramifica en tres ramas poco desarrollados, mientras que el inferior es bifurcado. La boca, no posee dentículos, ligera aparición de armazón corneo. Se formó una membrana cornea transparente en los renacuajos.

ESTADIO 22

Larvas de $8,5 \pm 0,4$ mm de longitud total (TL) que se caracterizan porque en los filamentos branquiales el superior se ramifica en tres ramas, así como el inferior, este ultimo poco desarrollado. Aparición de las primeras filas de denticulos (A2 y P1). En la parte anterior se observan las ventosas

que aparecieron en el estadio 18 ya atrofiadas. La cola es larga, 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 (Lámina II).

ESTADIO 23

Larvas de $8,8 \pm 0,1$ mm de longitud total (TL). Los filamentos branquiales comienzan a atrofiarse, comenzando por el superior y luego el inferior. En la parte anterior se observa un esbozo de las ventosas. Se produce un claro desarrollo de las aletas ventrales y dorsales. Aparece el poro espiracular de *situs* izquierdo (Lámina III).

ESTADIO 24

Larvas de longitud total (TL): $8,8 \pm 0,4$ mm, en el que aparece las filas de los denticulos (A1 y P2), aparición completa del armazón corneo del pico (Lámina IV).

ESTADIO 25

Larva 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 redondeado en vista dorsal. Ojos redondos, ubicados al dorso de la larva. Se inicia la reducción del plieque 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. Las branquias son internas.

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 fuerte con origen en la zona posterior del cuerpo y su extremo posterior es ligeramente romo. El dorso y la musculatura caudal es de color marrón a negro y el vientre de color crema a blanco. El aparato oral se encuentra ubicado y dirigido a la parte antero-ventral del cuerpo. Aparece claramente las filas de denticulos P3 y P4 (Lámina V).

ESTADIO 26

Renacuajos 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) de forma. 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 pequeños la distancia interocular. Distancia interocular 2 veces mayor que la distancia internarinal. Narinas situadas en la región antero-dorsal del cuerpo, en la mitad de la distancia ojo-hocico. Las aberturas de las narinas relativamente grandes, circular 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); ubicado en la zona posterior al ojo y en posición lateral, con la abertura dirigida dorso-posteriormente.

Abertura cloacal centrada, formando un tubo medianamente largo y unido a la aleta ventral; musculatura de la cola moderadamente fuerte y alcanza extremo posterior; aleta caudal con origen en la unión cuerpo-cola; aleta dorsal 2 veces más alta que la aleta ventral; extremo final de la cola agudo. Comienza la eruptopodia, con los rudimentos posteriores redondeados. El dorso y la musculatura caudal es verde aceituna con puntos negros. Presenta algunas manchas irregulares. Vientre blanco a crema. Color en alcohol, presenta dorso gris con puntos negros, vientre blanco (Lámina VI).

El aparato oral se encuentra ubicado y dirigido antero-ventralmente $\frac{1}{2}$ más pequeño que el ancho del cuerpo). El centro de la boca no posee protuberancias, solo pliegues laterales; disco oral no emarginado, bordeado por una línea de papilas marginales redondeadas a ligeramente cónicas. El pico es relativamente delgado, siendo el superior expandido distalmente, con una curvatura suave, mientras que el inferior posee una forma de V marcada. La formula oral general de las filas de dentículos (Altig, 1970) es igual a **2(2) / 4[1]**; 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 la mitad. El labio inferior con cuatro filas de denticulos (P 1-4), en el que P1 es la fila

más cercana al pico, ligeramente más corta que las filas superiores, posee una brecha mayor en el centro de la fila. La segunda fila (P2), es entera, de igual tamaño que P1. La Fila P3 es entera y más corta que la Fila P1 y P2. La cuarta fila (P4), es extremadamente corta con respecto a las filas anteriores (Lámina VII).

ESTADIO 27

Renacuajo con longitud total (TL) de $15,0 \pm 0,4$ mm, y de longitud del cuerpo (BL) de $4,7 \pm 0,5$ mm; las características externas en general son idénticas al estadio anterior, a excepción de la posición de los ojos, dirigidos hacia el dorso del cuerpo; se reduce la distancia interocular. La posición del espiráculo se desplaza al dorso. Se observan barras transversas en la zona dorso posterior de la larva. Los rudimentos de los miembros posteriores se agudizan, duplicando su tamaño.

ESTADIO 28

Larva con longitud total (TL) de $18,0 \pm 0,4$ mm, y de longitud del cuerpo (BL) de $4,7 \pm 0,9$ mm. Las características externas en general son idénticas al estadio anterior, a excepción de la posición de los ojos dirigidos al dorso; se reduce aún más la distancia interocular. La cola empieza un segundo crecimiento y ensanchamiento notorio.

ESTADIO 29

Larva con longitud total (TL) de $36,5 \pm 0,4$ mm, y de longitud del cuerpo (BL) de $4,9 \pm 0,3$ mm. Se observa el inicio de la diferenciación de dedos.

ESTADIO 30

Larva con longitud total (TL) de $36,5 \pm 0,5$ mm, y de longitud del cuerpo (BL) de $5,0 \pm 0,5$ mm; empieza el crecimiento 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 con longitud total (TL): $39,1 \pm 0,2$ mm, y de longitud del cuerpo (BL): $8,8 \pm 0,4$ mm. Se observan en las extremidades la erupción de los dedos, poco desarrollados (Lámina VIII).

ESTADIO 39

Larva con longitud total (TL): $46,7 \pm 0,7$ mm, y de longitud del cuerpo (BL) $12,6 \pm 0,6$ mm. Las extremidades posteriores muestran dedos completamente desarrollados, formación incipiente de los discos en las puntas de los dedos. Disco oral con pérdida de la fila P4 (Lámina IX; X).

ESTADIO 40

Larva con longitud total (TL) de $33,8 \pm 0,5$ mm, y de longitud del cuerpo (BL) de $12,3 \pm 0,2$ mm;. Reducción del cuerpo. Eruptopodia completa de las extremidades posteriores. Patas anteriores incluidas en una membrana sobre la región torácica. Pérdida de la fila P2 y P3 en el disco oral (Lámina XI).

ESTADIO 41

Larva con longitud total (TL) de $32,0 \pm 0,9$ mm, y de longitud del cuerpo (BL) de $11,9 \pm 0,3$ mm. Disco oral con la pérdida de las filas de dentículos P1 y A2. Formación de los primeros dientes maxilares. Desaparición del pico. Reducción y atrofiamiento del espiráculo (Lámina XII).

ESTADIO 42

Larva con longitud total (TL) de $32,0 \pm 0,4$ mm, y de longitud del cuerpo (BL) 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 dentículo A1. Pérdida total del espiráculo.

ESTADIO 45

Larva con longitud total (TL) de $18,0 \pm 0,5$ mm, y de longitud del cuerpo (BL) de $18,0 \pm 0,5$ mm. Reabsorción de la cola. Pérdida del disco oral y empieza la partición de la comisura de la boca. Formación de las membranas palpebrales (Lámina XIII; XIV).

IV. 2. 2. – CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL ADULTO MACHO DE *HYLA PUGNAX*.

Dentro de las ranas gladiatoras, *Hyla pugnax*. (Figura 13) es un animal de pequeño a mediano tamaño (N: 13 machos adultos SVL = $54,81 \pm 7,97$ mm); con un ancho de la cabeza (AC = $15,78 \pm 2,2$), ligeramente más ancha que larga, más estrecha que el ancho del cuerpo. Piel suave. Posee una membrana palpebral opaca; tímpano redondeado de gran tamaño. Cantus rostralis no definido. Hocico truncado ligeramente elongado en vista lateral. Narinas ovales, dirigidas dorsolateralmente. Ojos protuberantes a los lados y a la superficie dorsal de cabeza. Dedos con ligero reborde cutáneo, presencia de una pequeña membrana interdigital; punta de los dedos con discos ligeramente angulados, no redondeados exceptuando el primer dedo (Lámina XV A). Longitud relativa de los dedos III > IV > II > I. En los machos hay la presencia de espinas prepolicales, de forma curva poco desarrolladas, que sobresalen a los lados del primer dedo. Piernas de gran tamaño, largo del muslo ($29,99 \pm 3,37$ mm) y longitud de la tibia ($30,38 \pm 3,28$ mm). Tubérculos subarticulares medianos, redondos (Lámina XV B). Todos los dedos del pie cubiertos con un reborde cutáneo lateral como continuación de la

membrana interdigital. Punta de los dedos del pie con discos de forma similar al de las manos, no redondeados. Longitud relativa de los dedos $IV > V > III > II > I$; poseen una membrana interdigital ligeramente rugosa, con un desarrollo de tejido pedial máximo. La fórmula pedial es $I2-2II2-3III(3-3)IV3-3V$.

IV. 2. 3. – OSTEOLÓGÍA DEL ADULTO MACHO DE *HYLA PUGNAX*.

Cráneo moderadamente osificado (Lámina XVIII). Premaxilas pequeñas; ligeramente separadas entre sí, zona anterior poco ensanchada. Maxilas anchas, robustas, redondeadas en la zona anterior. Nsales delgados; poco osificados; poco prolongados en la zona anterior, con respecto al margen del esfenetmoide. Esfenetmoide ancho, ligeramente cóncava en la zona anterior, prolongandose entre los nsales. Se parte posteriomedio deprimida; márgenes laterales rectos, no forman crestas. Frontoparietales elongados, más anchos de la zona posterior que la anterior, formando un triángulo, solapando el prootico, fontanela presente. Crista parótica amplia, romboide. Prevomerianos elongados, con crestas laterales. Presenta dos líneas rectas de 14 dientes vomerinos pequeños, no dispuestos en forma regular (Lámina XX).

En los machos las patas anteriores presentan espinas prepolicales; separadas ligeramente de la margen lateral del dedo I (Lámina XXII). Espina larga; con base ancha; poco deprimida en la parte posterior. Curvada y angulado hacia el extremo anterior. Uniones de la diapófisis sacral abruptas con el sesamoide. Hueso sesamoide curvo con dos protuberancias una en dirección anterior y una posterior que solapan la unión con el Ilión (Lámina XXIV).

V. - DISCUSION

En el Sector Las Cuevas, segundo Desarrollo Uribante-Caparo, se detectaron 159 nidos pertenecientes a ***Hyla pugnax* Schmitd 1857**. La mayoría de ellos eran de forma circular, otros ligeramente elípticos. Dichos nidos fueron localizados en sustratos arenosos, en las márgenes de los riachuelos, pero nunca sobre el cauce de las quebradas.

El diámetro promedio de los nidos fue de aproximadamente 20,37 cm, y ocupan un área de 326,12 cm². Este ultimo valor es superior al reportado por Höbel (1999) en ***Hyla rosemergi***, (218 cm²). Sin embargo esta última especie es de mayor tamaño corporal (SVL=63,1 mm), sí se compara con ***Hyla pugnax*** que mide SVL: 54,81 mm. Pero en términos de volumen se observan diferencias, ya que en los nidos de ***H. rosemergi*** éste es mayor (1542 cm³), comparado con el valor de ***Hyla pugnax*** de 1476,89 cm³, esto es debido a que el nido de ***H. rosemergi*** tiene mayor profundidad. No es posible hacer mayores comparaciones con otras especies del mismo grupo debido a la falta de información numérica en relación a este aspecto.

La estructura de los nidos estudiados es simple, compuestos de una sola cámara donde se produce el amplexus a diferencia de los elaborados por ***H. rosemergi*** que poseen dos cámaras; una cámara principal donde se

depositan los huevos y una rampa de donde el macho emite su canto (Kluge, 1981; Höbel, 1999).

En las observaciones de campo, de este trabajo, se detectaron otros sitios de ovoposición tales como: cavidades sobre el piso de cemento donde se encontraban las instalaciones de la represa, suelos en lugares con pasto donde se deposita el agua de lluvia pertenecientes a la especie en cuestión ya que sus larvas fueron estudiadas en laboratorio. Resultados similares fueron obtenidos por Höbel (1999), donde este autor encontró que ***Hyla rosenbergi*** construye solo el 29% de los sitios de ovoposición (nidos), el resto; lo constituyen depresiones producidas por las patas del ganado vacuno, por las pisadas o marcas de las botas dejadas en la superficie, así como cualquier otra superficie húmeda, por lo que se considera a ésta especie facultativa para la construcción del nido (Caldwel, 1992; Höbel, 1999, 2000). ***Hyla pugnax*** utiliza este mismo patrón reproductivo, dependiendo del microhabitat en el que se encuentre.

El primer conocimiento de la existencia de estos nidos, en este trabajo, fue en el mes de febrero del presente año, en el que se encontraron 46 pozos, en plena época de sequía. Por lo que no pudimos precisar con exactitud el inicio de la actividad reproductiva. Sin embargo, el resto de las visitas al sitio de estudio nos permite por lo menos determinar que la

actividad reproductiva finaliza cuando empiezan las primeras lluvias. Por lo que podemos predecir que el comienzo de la actividad reproductiva está asociado al inicio de la época de sequía (diciembre y/o enero) 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, de las que se tiene registro, no existe un patrón general de la época reproductiva. *H. rosenbergi* e *H. faber*, se reproducen en la época seca. Mientras que *H. crepitans* en la Península de Paria, Venezuela, comienza su periodo reproductivo al final de la temporada de sequía (Donoso-Barros y León, 1972). *H. boans* en Brasil se reproduce durante la época de lluvia (Magnnusso et al., 1999).

La cantidad de huevos depositados por la especie en estudio se encuentra en un rango de (1783-2050) con un promedio de 1896. Estos valores se encuentran incluidos en el rango observado por Donoso-Barros y León (1972) para *Hyla crepitans* en Venezuela (1500-2000). Los huevos de *Hyla pugnax* son esféricos de color oscuro de un tamaño de 1,73 mm tamaño similar a los reportados por Donoso-Barros y León (*op. cit.*) para *Hyla crepitans* (1,66 mm), depositados en una masa gelatinosa transparente colocada en monocapa 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 camada, que *H. rosenbergi* (513-1231), reportado por (Höbel, 2000).

El desarrollo larval de la *H. pugnax* en estudio, desde el huevo hasta la metamorfosis completa, dura 95 días mantenidas en condiciones de laboratorio a una temperatura de 21° C. La tasa de crecimiento de la longitud total (TL) de la larva, una vez eclosionada, es acelerado durante los primeros 7 días, para luego estabilizares en los siguientes 33 días. Luego continúa con una tasa de crecimiento más alta en los siguientes 20 días. Después de este periodo el renacuajo sufre la eruptopodia y el crecimiento se hace más lento, hasta el momento de la reabsorción de la cola en el que la tasa de crecimiento declina.

Los estadios 1 al 15 en éste trabajo no pudieron ser observados, debido a que los huevos fueron colectados horas después de haber sido depositados y sí se incluye el tiempo de traslado al laboratorio transcurrieron más de 24 horas y estas primeras fases del desarrollo ocurren muy rápido (Donoso-Barros y León, 1972). De tal manera que los estadios más tempranos observados una vez fijados las primeras muestras corresponde al estadio 15. Para el estadio 17 ya el embrión empieza el desarrollo de la cola, así como el esbozo de las branquias y la formación de

la boca que aparecen en el estadio 20. Las branquias siguen su desarrollo hasta el estadio 23 en el que se produce su atrofiamiento y la subsiguiente aparición del espiráculo en el lado izquierdo del renacuajo.

En el estadio 26 se puede evidenciar la Eruptopodia. Se observa claramente dos filas superiores dentículos en la boca. La más cercana al pico posee una brecha en el centro, y cuatro filas en el labio inferior, la más cercana al pico posee una separación en el centro de la fila, la mayoría de éstas características corresponden a las señaladas por Duellman (1970), para ***H. crepitans***, pero no con las reportadas por Donoso-Barros y León (1972) para la misma especie, ya que estos autores indican que posee un arco superior y dos medios arcos inferiores. Es necesario resaltar las grandes diferencias de las dos descripciones entre larvas de ***Hyla crepitans***. Lo que nos lleva a pensar de que una de ellas debe corresponder a otra especie encriptada en el complejo ***H. crepitans***.

A pesar que la morfología oral señalada por Duellman (1970), corresponde con la descrita en éste trabajo, se observan otras diferencias importantes con las larvas desarrolladas en este estudio. Entre las que se pueden destacar: la disposición diestra del ano en ***H. crepitans*** mientras que en la ***Hyla pugnax***, es centrada. Las narinas en esta última especie tienen una posición anterodorsal con ventanillas protuberantes cónicas,

mientras que en ***H. crepitans*** están dirigidos anterolateral, sin ventanillas protuberantes. El cuerpo está fuertemente deprimido hacia la zona antero-ventral, en ***Hyla pugnax*** con espiráculo tubular y la cola es robusta y termina en forma de punta dirigida horizontalmente, en la misma dirección del cuerpo, este no es el caso de ***H. crepitans*** (Duellman, 1970), ya que el espiráculo es cónico y la cola menos robusta se dirige con la punta hacia la zona dorsal. La presencia de puntos de melanina cubriendo la zona dorsoposterior, en especial la aleta caudal de la especie en estudio, no es un patrón observado en ***H. crepitans*** (Duellman, 1970).

A partir del estadio 40 comienza la pérdida de las filas de dentículos, para finalmente desarrollarse la boca con dientes maxilares. Desaparece el espiráculo y se produce la erupción de la patas delanteras.

En relación con el adulto las diferencias morfológicas entre ***Hyla pugnax*** e ***H. crepitans***, son más notorias. Dichas diferencias, según Kluge (1979), La Marca (1996), y la comparación con los ejemplares colectados en el área de estudio es posible resumirlas de la siguiente forma: En ***H. pugnax*** la membrana palpebral es opaca, mientras que en ***H. crepitans*** es translúcida y punteada. El tímpano en ***Hyla pugnax*** es redondeado sin reborde cutáneo, mientras que el de ***H. crepitans*** posee un reborde cutáneo posterior. Hocico elongado y narinas de forma ovoide dirigidas hacia la región dorsolateral del cuerpo se encuentra en ***Hyla pugnax***

redondeadas y dirigidas hacia la región lateral del cuerpo en ***H. crepitans***. Los ojos en ***Hyla pugnax*** son más protuberantes en la región dorsal. Los machos de la especie en cuestión poseen espinas prepolicales, de forma curva y en ***H. crepitans*** tienen menor curvatura y son más pequeñas.

Debo añadir algunas observaciones personales que considero son importantes que permite una mejor diferenciación de las dos y se trata de la forma de los discos de los discos de las puntas de los dedos: en la ***Hyla pugnax*** los defino como ligeramente angulados con membrana interdigital ligeramente rugosa, ya que los animales pueden separar más los dedos, con desarrollo de tejido pedial máximo. Mientras que en ***H. crepitans*** los discos son redondeados con membranas interdigitales lisas de menor tamaño no alcanzando la punta del dedo IV.

Las diferencias osteológicas encontradas en éste trabajo entre ambas especies son evidentes y decisivas para la dilucidación de la entidad de ***Hyla pugnax***. El cráneo de ***Hyla pugnax*** es más ancho y grande que el de ***Hyla crepitans*** (Lámina XIX). Las premaxilas son más grandes en la especie en cuestión, que en ***Hyla crepitans***. Las maxilas de ***Hyla pugnax*** son anchas, robustas y ligeramente redondeadas en la zona anterior, mientras que en ***Hyla crepitans*** se agudizan hacia la zona anterior. Los nasales de ***Hyla crepitans*** son más delgados, y elongados en la zona anterior, con respecto al margen del esfenetmoide; con una ligera

disposición hacia el dorso. El esfenetmoide en ***Hyla pugnax*** es ancho y en la zona anterior es ligeramente cóncavo, mientras que en ***Hyla crepitans*** la zona anterior es fuertemente deprimido. La parte posteriomedio del esfenetmoide es más deprimida en ***H. crepitans***; que en ***H. pugnax*** Los márgenes laterales del esfenetmoide en ***H. crepitans*** ligeramente curvos y forman crestas a diferencia de ***H. pugnax*** que son rectos. Los frontoparietales en ***H. pugnax*** son elongados, solapando el prootico, mientras que para ***H. crepitans***; poco lo tocan en la margen anterior. ***Hyla pugnax*** posee una crista parótica amplia tanto en el ancho como el largo, mientras que para ***H. crepitans*** esta es más pequeña; más ancha que larga.

En ***Hyla pugnax*** los prevomerianos son elongados, presenta dos líneas de 14 dientes vomerinos de tamaño pequeño, dispuestos en forma irregular; difieren de los de ***Hyla crepitans*** (Lámina XXI) ya que este ultimo posee prevomerianos más anchos y redondeados, con dos líneas semicurvas de 6 dientes de mayor tamaño.

Las espinas prepolicales en ***Hyla pugnax*** son curvas, dispuestas ligeramente separadas de la margen lateral del dedo I, a diferencia de ***Hyla crepitans*** que posee espinas más pequeñas y la curvatura es más angulada (Lámina XXIII); dispuesta en la zona ventrolateral del dedo I. La espina de ***Hyla crepitans*** posee una base más ancha y deprimida en la

parte posterior, que la encontrada en ***H. pugnax***. En esta última especie la unión de la diapófisis sacral y el hueso sesamoide es abrupta, formándose dos protuberancias angulosas que sobresalen del hueso Ilión, mientras que en ***H. crepitans***, la unión es poco distinguible (Lámina XXIV).

En conclusión basado en las descripciones realizadas por Kluge (1979) y La Marca (1996), se constata que la especie estudiada efectivamente se trata de ***H. pugnax*** (Schmidt, 1857). Los aportes morfológicos y osteológicos de éste trabajo corroboran la dilucidación de la entidad específica. Ésta especie fue descrita de Chiriquí, Panamá, por Schmidt en 1857, extendiéndose por Centroamérica al norte de Colombia. El estatus taxonómico de ***Hyla pugnax*** ha sido objeto de controversias y cuestionamientos por Duellman (1970), ya que el espécimen tipo no fue encontrado, y éste ultimo autor consideraba que la especie era una sinonimia de ***Hyla crepitans***. Kluge (1979) elabora una reevaluación de la sistemática de las ranas arbóreas gladiadoras en Colombia y la valida como especie plena, basado en un espécimen holotipo encontrado en la colección del **Kansas Museum**, bajo el número **KM 1009**; con una distribución centroamericana en Panamá y Colombia con limite de altura hasta 600 m.s.n.m.

En Venezuela ***H. pugnax*** fue reportada por primera vez por La Marca (1996), para El Vigia-Caja seca, en los Andes proveniente de la región

biogeográfica de la Hoya del Lago de Maracaibo, y éste nuevo reporte, en éste trabajo, amplia su distribución geográfica hacia la vertiente oriental Piedemonte Andino, perteneciente a la bioregión Andina y Amazónica Occidental del Corredor Caparo (Yerena, 1994), en el Estado Táchira. Adicionalmente la revisión de la Colección de Vertebrados de la Universidad de Los Andes (CVULA), nos lleva a determinar que la especie en el Estado Barinas (Lámina XXV). ***Hyla pugnax***, pudo haber penetrado a ésta región por el Corredor Caparo proveniente de la región Amazónica. A pesar que ésta especie es Centroamericana, su distribución en Colombia se extiende hacia el centro (Kluge, 1979), lo suficiente para poder penetrar por el sur la cordillera Venezolana, hasta un límite de altitud de 1100 m.s.n.m.

Se hace necesario realizar un estudio más detallado de esta especie, basándose en las características diagnosticas discutidas en éste trabajo.

VI. CONCLUSIONES

1. Los nidos contruidos por *Hyla pugnax* son de forma circular, otros ligeramente elípticos; con un área de 326,12 cm², 1476,89 cm³ de volumen y albergan 1896 huevos en promedio.
2. La especie se reproduce en la época de sequía, ajustándose al modelo **esporádico seco**.
3. Las observaciones de campo, donde se detectó la utilización de otros sitios para depositar los huevos, nos permite inferir que la especie construye nidos de manera facultativa, dependiendo de las condiciones del microhabitat.
4. El desarrollo larval de *Hyla pugnax* dura 95 días a una temperatura de 21°C. La formación de las branquias ocurre a los 7 días, la aparición del espiráculo a los 22 días, la segunda etapa de crecimiento exponencial, comienza con la eruptopodia a los 45 días y por último la reabsorción de la cola el día 95 de desarrollo.
5. La larva de *Hyla pugnax* posee una depresión anteroventral en el cuerpo, muy característica que se conserva en el estado adulto, narinas con ventanillas protuberantes. El espiráculo es cilíndrico y situado en el

lado izquierdo. Ano centrado, cola gruesa dispuesta en la misma dirección horizontal al cuerpo. Fórmula oral de **2(2)/4(1)**.

6. La comparación morfológica de las larvas, morfología y osteología de los adultos machos, permite separar claramente ***Hyla pugnax*** de ***Hyla crepitans***.
7. Los caracteres diagnósticos resaltantes de la especie en vivo son: zona anteroventral de la cabeza deprimida, hocico truncado, membrana palpebral opaca. Espinas perpolicales dispuestas lateralmente al dedo I. Longitud de membrana pedial máximo.
8. El primer reporte de ***Hyla pugnax*** para Venezuela es en El Vigia-Caja Seca, este trabajo amplía la distribución geográfica hacia el área de estudio y el Estado Barinas en el piedemonte Andino de Venezuela. Se necesita hacer un estudio biogeográfico mas detallado de esta especie para poder determinar su origen de penetración geográfica para los últimos reportes, los cuales no corresponden con el citado para el primer registro.

VII. LITERATURA CITADA

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

Ataroff, M. y 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.

Carvalho, A. L. 1949. Notas sobre os hábitos de "Dendrophryniscus brevipollicatus" Espada (Amphibia, Anura). *Rev. Brasil. Biol.*, 9: 223-227.

Castillo, L. 1968. Cuenca Montañosa del Uribante. Convenio ULA Corpoandes. P: 177.

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

Consortio Estudios Hidroelectricos. 1976. Aprovechamiento integral de los ríos Uribante-Doradas, y Camburito-Caparo. *Estudio de Factibilidad. Informe Final. CADAFE.*

Donoso-barros, R y 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.

Duellman W. E. and L. Trueb 1986. The Biology of Amphibians. McGraw Hill, New York: P 670.

Dunn, E. R., 1926. The frogs of Jamaica. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, 38:111-130.

Edward, S. 1974. A phenetic analysis of the genus *Colostethus* (Anura:Dendrobatidae). *University of Kansas*. 1-419.

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.

Heyer, W. R. 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution.*, 23:421-428.

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.

Hoogmoed, M. S. and S. J. Gorzula, 1979. Checklist of the savanna inhabiting frogs of the El Manteco region with notes on their ecology and the description of a new species of tree frog (Hylidae, Anura). *Zool. Mededel.*, 54:183-216.

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

Höbel, G. 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.

Kluge, A.G. 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.

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

La Marca, E. 1996. 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.

Lutz, B. 1960b. Nacão de território em anfíbios anuros *Hyla faber* Wied. *An. Acad. Bras. Cienc.* 32:143-145.

Lutz, B. 1960c. The clay nest of *Hyla pardalis* Spix. *Ibid.* 1960:364-366.

Magnusson, W. E., A. P. Lima, J. M. Hero and 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.

Martin, A. A. 1970. Parallel evolution in the adaptive ecology of leptodactylid frogs of South America and Australia. *Evolution.*, 24: 643-644.

Martins, M. and 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. CADAPE. Facultad de Ciencias ULA. P: 124 + Anexos.

Péfaur, J. E. and 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 zooplanctonica del Embalse Uribante, Tachira. Tesis de grado para optar por la Licenciatura de Biología. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. P: 163 + Anexos.

Townsend, D. S. And M. Stetwart. 1985. Direct development in *Eleutherodactylus coqui* (Anura: Leptodactylidae): A staging table. *Copeia*, 1985(2):423-436.

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

Wassersug R. J. 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.