

Mortalidad de larvas de *Dendrobates reticulatus* Boulenger 1883 (Anura: Dendrobatidae) en varillal alto seco de la Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana, Loreto

Mortality of tadpole *Dendrobates reticulatus* Boulenger 1883 (Anura: Dendrobatidae) in white sand forest the National Reserve Allpahuayo-Mishana, Loreto

Arturo Acosta D.¹, Joel Rengifo P.² y Martha J. Vigo R.³

Recibido: julio 2011

Aceptado: septiembre 2011

RESUMEN

De julio a diciembre de 2007 estudiamos la mortalidad en *Dendrobates reticulatus* (Anura: Dendrobatidae) en varillal alto seco (VAS) de la Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana (Loreto, Perú) mediante observación directa. La tasa de mortalidad en etapa larvaria (premetamorfosis y metamorfosis) fue de 90% (n = 259 individuos muertos) y la supervivencia de 10% (29 individuos vivos); la mortalidad de larvas fue producida por: factores dependientes de la densidad como depredación: a) por larvas de caballito del diablo del género *Argia* (familia Coenagrionidae) con el 54,44%, b) por arañas con el 23,16% y c) por canibalismo con el 1,9%; así como por factores independientes de la densidad como la desecación de axilas de *Aechmea nudilarioides* (Bromeliaceae) con el 15,1%; mientras que en juveniles y adultos no se observó mortalidad.

Palabras claves: mortalidad, *Dendrobates reticulatus*, varillal.

ABSTRACT

From July to December 2007, we studied the mortality of *Dendrobates reticulatus* (Anura: Dendrobatidae) in white sand forest of the National Reserve Allpahuayo-Mishana (Loreto, Perú) by direct observation. The mortality in tadpole stage (premetamorphosis and metamorphosis) was 90% (n = 259 died individuals) and the survival 10% (29 living individuals); the mortality of tadpole was produced by density dependence process as predation: a) by larva the dragon fly genus *Argia* (family Coenagrionidae) with 54,44%, b) by spiders with 23,16% and c) by cannibalism 1,9%; and density independence process as drying the phytotelmata of *Aechmea nudilarioides* (Bromeliaceae) with 15,1%; whereas in juveniles and adults we not observed mortality.

Key words: mortality, *Dendrobates reticulatus*, white sand forest.

INTRODUCCIÓN

¿Qué factores intervienen en la mortalidad en *Dendrobates reticulatus* en el varillal alto seco de la Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana? Según Krebs (1985), los cuatro parámetros de las poblaciones que afectan

su tamaño son la *natalidad* (número de nacimientos), la *mortalidad* (número de muertes), la *inmigración* y la *emigración*. Además de estas características, es posible delinear otras secundarias para una población, como la *distribución de edades*, *composición genética* y *patrón de distribu-*

¹ Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de la Amazonía Peruana (UNAP). Av. Del Ejército 1731, Iquitos, Perú. artacosdi2013@gmail.com

² Facultad de Ciencias Biológicas. UNAP. Iquitos, Perú.

³ Especialidad de Biología-Química. Facultad de Ciencias de la Educación y Humanidades. UNAP. Iquitos, Perú.

ción (distribución de los individuos en el espacio). *D. reticulatus* es una especie que se caracteriza por presentar un color rojo dorsal con reticulaciones azul-negras en la parte baja y ventral. Los dendrobátidos son muy apreciados por sus colores vistosos que los hace atractivos, y presentan una piel rica en alcaloides que son sustancias farmacológicamente activas, las cuales son muy venenosas (Duellman y Mendelson, 1995). Actualmente *D. reticulatus* se encuentra categorizado según el Decreto Supremo 034-2004-AG, en la categoría de especies CASI AMENAZADA (NT), pero no obstante esta situación los pobladores recolectan especímenes adultos y los venden en acuarios de Iquitos para la exportación ilegal al extranjero como especie ornamental.

Trabajos sobre la relación predador-presa fueron realizados por Caldwell (1993) en *Dendrobates castaneoticus*, Caldwell y Araujo (1998) en *D. castaneoticus* y Texeira et al. (2004) en *Rana castesbiana*; mientras que sobre los mecanismos de defensa química por Endler (1991), Daly et al. (1999), Hagman y Forsman (2003), Darst et al. (2005) y Summers (2003). En el presente trabajo la mortalidad en etapa larvaria (premetamorfosis y metamorfosis) fue de 90% (n = 259 individuos muertos) y la supervivencia de 10% (29 individuos vivos); la mortalidad de larvas fue producida por: factores dependientes de la densidad como depredación: a) por larvas de caballito del diablo del género *Argia* (familia Coenagrionidae) con el 54,44%, b) por arañas con el 23,16% y c) por canibalismo con el 1,9%; así como por factores independientes de la densidad como la desecación de axilas de *Aechmea nudilarioides* (Bromeliaceae) con el 15,1%; en juveniles y adultos no se observó mortalidad.

El objetivo del presente trabajo es describir aspectos relacionados con la mortalidad

de *D. reticulatus* (Anura: Dendrobatidae) en varillal alto seco (VAS) de la Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana, en Loreto, Perú.

MATERIAL Y MÉTODO

La población de estudio de *D. reticulatus* fueron todos aquellos individuos distribuidos en los varillales de la Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana y la muestra de estudio lo constituyeron los individuos cuyo hábitat es el varillal alto seco ubicado aproximadamente a 0672712 longitud oeste y 9558764 latitud sur (UTM) (3° 59' 30" LS y 73° 15' 25" LO), a la altura del km 31,5 de la carretera Iquitos-Nauta, cerca al centro poblado 13 de Febrero. El varillal fue seleccionado a partir de un mapa satelital digital a una escala de 1/100 000 (IIAP, 2004) teniendo como criterio básico que mantenga su cobertura vegetal lo más original posible.

El varillal alto seco (VAS) estudiado forma parte de los ecosistemas de arena blanca (localmente conocidos como varillales), donde hay predominancia de las familias Bombacaceae, Fabaceae y Clusiaceae, de los cuales el 22,46% (n = 227) de árboles tienen una altura promedio de 3,73 m (rango 2,5-4,97 m) y el 60,35% (n = 227) un diámetro a la altura del pecho (DAP) que oscila entre 3 y 7,49 cm; mientras que las bromelias o sacha piñas están ubicadas en el suelo y son usadas por *D. reticulatus* para depositar sus larvas en las axilas que contienen agua (fitotelmata) y continuar con su desarrollo larvario. En el VAS, solo el 4% (n = 280) de bromelias tenía condiciones para albergar larvas de *D. reticulatus* (la axila contenía agua y detritus, y no contenía hojarasca o restos de tallos en grandes cantidades) y el 96% (n = 6632) no reunía las condiciones para albergar larvas de *D. reticulatus* u otra especie.

Seleccionamos una muestra de 288 axilas

($\alpha = 95\%$, $E = 5\%$ y $P = 0,75$) que contenían igual número de larvas desde los primeros días de su premetamorfosis, monitoreándolas hasta que terminen su metamorfosis y accedan a la vida terrestre. Las bromelias fueron señaladas con una cinta plástica de color rojo para facilitar su ubicación y las hojas de las bromelias fueron marcadas de dos modos: se le hacía un corte pequeño en la hoja en forma de V y además se le asignaba un número para el reconocimiento y control del desarrollo de la larva. Las larvas se reconocieron considerando sus características externas como color de la cabeza y cola, forma de la cola y reacción ante la luz (de linterna); en algunos casos se observó a la madre transportando la larva hacia la axila, cuando esto ocurría la madre era observada de lejos (para no estresarla) hasta que se introduzca a la axila, después de unos 20 minutos retornábamos a la bromelia para buscar en la axila donde se introdujo la madre y verificar la presencia de la larva; las observaciones fueron anotadas en una libreta de campo. La mortalidad de larvas fue considerada en dos aspectos: predación intra (en estado larvario se observa canibalismo) y extra (otras especies que depredan la larva); asimismo, se consideró dentro de esta categoría la desecación de las axilas por falta de lluvia, destrucción natural de bromelias y ataque por hongos. Los insectos depredadores fueron reconocidos taxonómicamente usando las claves taxonómicas de McCafferty (1981) y Roldán (1996) para insectos (odonatos y coleópteros), Eddy y Hodson (1961) para arañas. Los datos fueron procesados mediante la estadística descriptiva.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Mortalidad natural

La mortalidad natural por destrucción de bromelias es baja. Como parte de la diná-

mica del bosque caen árboles viejos o empujados por la fuerza del viento; se suma a esto que las plantas tienen raíces poco profundas y hace que los árboles circundantes al caer sean una amenaza para la destrucción de las bromelias donde pueden matar a larvas en desarrollo y ocasionalmente a juveniles y adultos; durante el trabajo de campo observamos que algunos árboles cayeron sobre algunas bromelias y provocaron su destrucción, pero ninguna bromelia que contenía larvas en desarrollo y estaba considerada en la muestra fue aplastada por la caída de árboles.

Mortalidad de larvas

La mortalidad en la fase premetamórfica fue determinada a partir del número de larvas observadas en el dorso de la madre. Durante el trabajo de campo en el varillal alto seco reportamos 124 individuos hembras con larvas en el dorso que buscaban activamente alguna axila que reunía las condiciones para depositar su(s) larva(s), de las cuales el 32% ($n = 40$) de las hembras tenían simultáneamente en su dorso dos larvas y el 68% ($n = 84$) transportaban solo una larva, indicando que las hembras de *D. reticulatus* oviponen entre uno y dos huevos (dos a tres huevos según Rodríguez y Duellman, 1994) que los esconden o protegen muy bien (asumiendo que no hay mortalidad en la fase de prometamorfosis, aunque podría ser que todas las hembras ovipongan un máximo de dos huevos y que la mortalidad esté entre 100 y 50%, con predominancia del 50%, lo que explicaría el mayor número de madres con una sola larva), porque durante el trabajo de campo no logramos detectar los lugares donde la hembra coloca sus huevos, pues fueron buscados tanto en la hojarasca y hojas de algunas bromelias. El bajo número de huevos por puesta es coincidente con otros especímenes adultos del género *Dendrobates*, los cuales típicamente

depositan pequeños paquetes de huevos sobre la tierra (tres a cuatro para *D. granuliferus* (Crump, 1972); dos huevos en *D. azureus* (Silverstone, 1975); tres huevos en *D. histrionicus* (Silverstone, 1975); cinco huevos en *D. pumilo* (Limerick, 1980); tres a seis huevos en *D. castaneoticus* (Caldwell y Myers, 1990). Después de eclosionar (término de prometamorfosis) y un periodo de desarrollo breve fuera del agua, los renacuajos son transportados por uno de los padres al agua donde ellos permanecerán durante el resto de su desarrollo (premetamorfosis y metamorfosis). Típicamente, solo un renacuajo es transportado a la vez, aunque infrecuentemente individuos de varias especies pueden ser observados llevando dos o más renacuajos (Silverstone, 1975; Summers, 1992), coincidiendo con las observaciones de nuestro trabajo.

D. reticulatus en su fase larvaria (premetamorfosis y metamorfosis) tiene una alta mortalidad y una baja supervivencia. La tasa de mortalidad en etapa larvaria fue de 90% (n = 259 individuos muertos) y la supervivencia de 10% (29 individuos vivos) o sea aquellas larvas que terminaron su meta-

morfosis y abandonaron exitosamente la axila de la bromelia. La mortalidad (figura 1) de larvas fue producida por factores dependientes de la densidad como depredación: a) por larvas de caballito del diablo en diferentes estadios de desarrollo (figura 2) del género *Argia* (familia Coenagrionidae) con el 54,44%, b) por arañas el 23,16% (figura 3) y c) por canibalismo el 1,9%; y por factores independientes de la densidad como la desecación de axilas con el 15,1%, principalmente por falta de lluvias prolongadas en la zona de estudio durante la época de verano (julio-septiembre) y en época de invierno (octubre-junio) cuando hay ausencia de lluvia (entre 10 y 15 días) o "veranillos" (la ausencia prolongada de lluvias aumentará la competencia por espacio o axilas con agua para colocar las larvas), y ataques de hongos con el 5,4% (en la larva muerta por ataque de hongo, el individuo está entero y su coloración es blanquecina, mientras que un individuo vivo tiene la coloración negruzca característica de este estadio de desarrollo); a diferencia de un ataque por depredador se observan larvas sin cabeza u otras partes de su cuerpo faltantes.

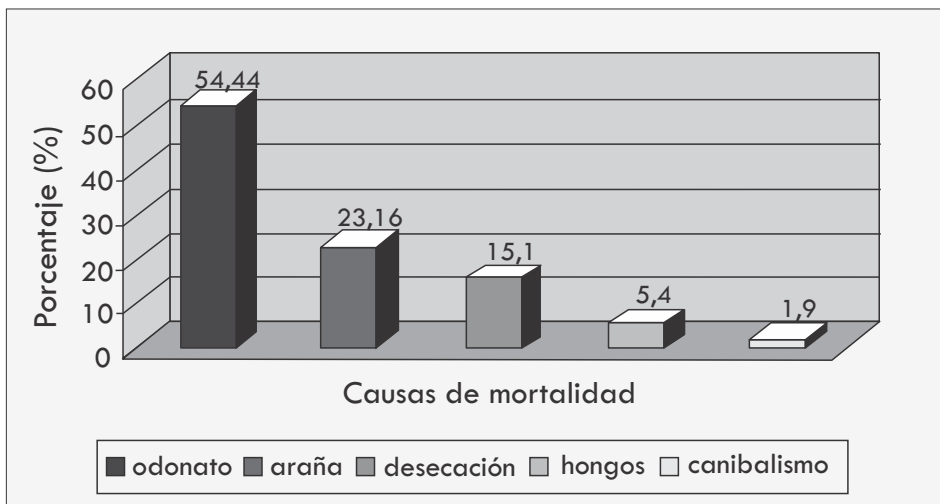


Figura 1. Mortalidad de larvas de *D. reticulatus* en axilas de *Aechmea nudularioides* en la RNAM, 2007.



Figura 2. Fotografía de ninfa o náyade de *Argia* sp. (Insecta: Odonata) en diferentes tamaños de desarrollo recolectados en *Aechmea nudilarioides* en VAS-RNAM, 2007.

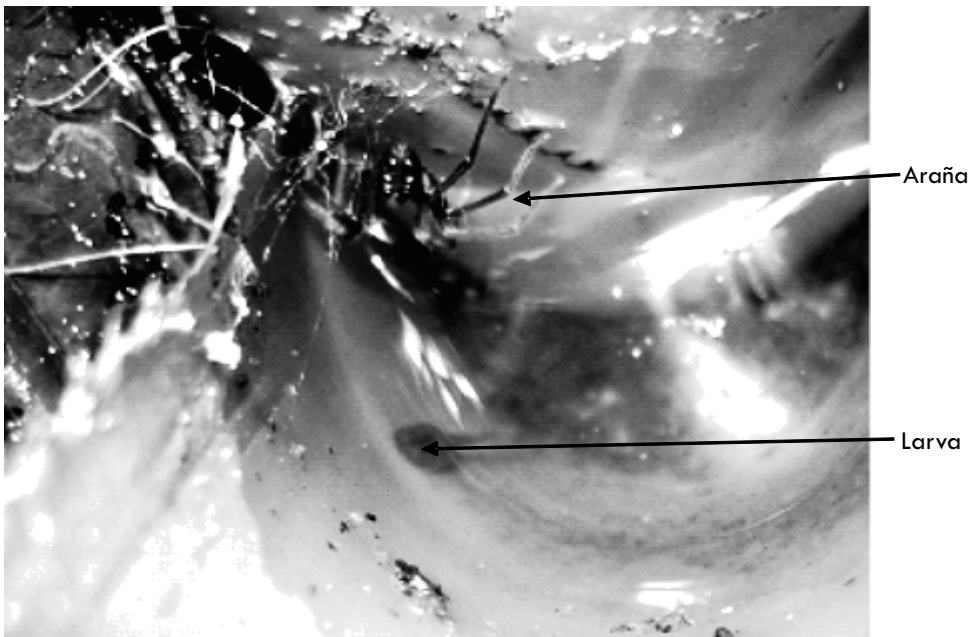


Figura 3. Fotografía de araña depredadora ingresando a la axila con larva.

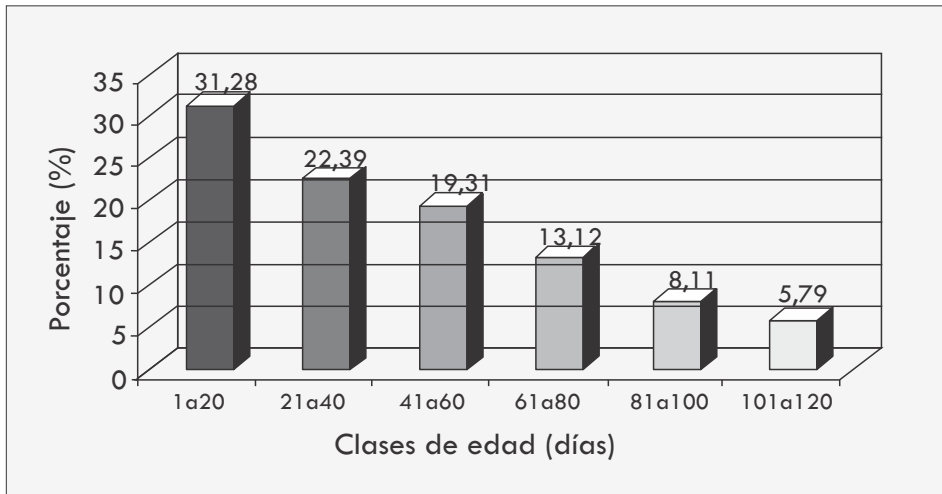


Figura 4. Mortalidad y clases de edad en larvas de *D. reticulatus* en VAS, 2007.

Las larvas de *D. reticulatus* son más susceptibles a ser depredadas en los primeros días de colocadas en la axila. En la figura 4 se observa que el 31,28% de larvas de *D. reticulatus* fue muerto entre 1 y 20 días de ser colocado en la axila con agua, cuando las larvas tenían una longitud total (desde la parte anterior del cuerpo hasta la parte más distal de la cola) que varió entre 10 y 11,2 mm y los demás individuos muertos tuvieron mayor tamaño, siendo el principal responsable la larva de *Argia* (Odonata) que tenía entre 15 y 20 mm de longitud total del cuerpo. Estudios experimentales realizados por Caldwell (1993), sobre la interacción predador-presa en cápsulas del fruto de la nuez de Brasil (*Bertholletia excelsa*) entre renacuajos de *Dendrobates castaneoticus* y dos larvas de insectos depredadores en la selva de Brasil demuestran que la interacción es dependiente del tamaño: las larvas grandes del insecto con longitud >10 mm siempre mataron renacuajos de cualquier tamaño, mientras que larvas pequeñas de tamaño entre 6 y 10 mm frecuentemente mataron renacuajos, pero algunas veces fueron muertos por ellos, indicando que este es el rango crítico en términos de determinación en el cual el organismo sobrevivirá si

ambos están presentes.

En otro experimento sobre las relaciones entre renacuajos de *Dendrobates* y *Toxorhynchites* (larva de odonato) estuvo también relacionado con el tamaño: los renacuajos más pequeños fueron muertos y comidos por la larva de *Toxorhynchites*, el cual fue 2,9 mm más pequeño que el renacuajo. En otra cápsula, un renacuajo con 4,7 mm más grande que la larva de mosquitos y 45 días después de coexistencia, mató al mosquito. Según esto, el tamaño del depredador probablemente puede tener un efecto sobre la tasa de consumo.

Algo semejante ocurre en la crianza de la rana toro (*Rana catesbiana*) en su fase larvaria, pues Teixeira et al. (2004) encontraron que los renacuajos más jóvenes son depredados por insectos acuáticos como odonatos y notonectídeos, provocando pérdidas en su crianza, e indican que los notonectídeos (*Boenoa* sp.) son insectos acuáticos depredadores capaces de proporcionar pérdidas significativas a la crianza cuando no son controlados de forma eficiente.

Caldwell y Araujo (1998), estudiando la

población de *Dendrobates castaneoticus* en cápsulas de nuez (*Bertholletia excelsa*), un microhábitat usado por *D. castaneoticus* para depositar sus renacuajos, observaron que dos renacuajos (10%) ($n = 42$) fueron muertos por una araña grande, *Ancylometes bogotensis* (Ctenidae) que habita estas cápsulas. Estas arañas típicamente se introducen en la cápsula por encima del nivel del agua con el abdomen hacia arriba y rápidamente entran al agua cuando se enturbia y así, es probablemente que ellos puedan capturar un renacuajo bajo el agua.

Según Roldán (1996), los odonatos, llamados también libélulas o caballitos del diablo son insectos hemimetábolos, cuyo periodo larval es acuático, empleando desde dos meses hasta tres años en su desarrollo hasta adultos, de acuerdo con el tipo de especie y clima. Las larvas (ninfas o náyades) son generalmente depredadoras de insectos y peces, y son consideradas buenas bioindicadoras de la calidad del agua y buena salud del ecosistema (Westfall y Tennesen, 1996), para lo cual, su aguda visión juega un papel muy importante; viven en pozos, pantanos, márgenes de lagos con corrientes lentas y poco profundas; en nuestro estudio, individuos del género *Argia* utilizan las axilas con agua de la bromelia para desarrollarse, mientras que el detritus lo utilizan para esconderse (y pasar desapercibidos cuando la madre y larva de *D. reticulatus* se introducen al interior de la axila para depositar a su larva) y probablemente como alimento hasta esperar que otros anuros depositen su larva o huevos, pues en varias ocasiones observamos madres que intentaban poner sus larvas en axilas que contenían ninfa de odonato. Medina (2006), reporta la presencia de larvas de odonatos de la familia Coenagrionidae en bromelias de las especies *Vriesea gigantea* y *Aechmea chantinii*, que probablemente sea del mismo género que el reportado en nuestro estudio, lo que indica-

ría su capacidad de colonizar bromelias ubicadas en el suelo y epífitas, y no ser selectivo. Aunque Wildermuth (1992, 1993), sugiere que la distribución de larvas de Odonata depende del comportamiento de los adultos, los cuales seleccionan el hábitat adecuado para la oviposición basados principalmente en el tipo de vegetación, predación (Ubukata, 1984) y profundidad del agua (Benke, 1976; Wissinger, 1988; Baker y Felmate, 1989).

Durante los muestreos se observaron algunos casos de canibalismo ($n = 5$ ind.) que generalmente ocurrieron cuando las larvas tuvieron aproximadamente la misma edad (en fase de premetamorfosis). En los casos observados, una de las larvas desaparecía dentro de las 48 horas. Cuando la larva es colocada en una axila que contiene a otra larva de más edad (las larvas de mayor edad están referidas a individuos que estaban en proceso de metamorfosis, cuando pierden los queratodontes y rostrodontes) el canibalismo no ocurría y la larva más joven continuaba con su desarrollo junto con la larva de más edad hasta que esta (la larva de mayor edad) abandonaba la axila.

Summers (1990) observó individuos de *D. auratus* canibalizando renacuajos muertos y mordiendo a renacuajos vivos, y concluye que los renacuajos pequeños fueron muertos por los más grandes. Mientras que Caldwell y Araujo (1998), estudiando la población de *D. castaneoticus* en un bosque lluvioso de Pará (Brasil) en cápsulas de nuez (*Bertholletia excelsa*), un microhábitat usado por *D. castaneoticus* para depositar sus renacuajos, encontraron que de 42 renacuajos depositados durante 55 días de estudio, 20 fueron muertos: 16 de estos fueron muertos por renacuajos de la misma especie y los renacuajos que mataron a individuos de la misma especie tuvieron una longitud total de $23,4 \pm 6,9$ mm (rango 14-31; $n = 16$) con un

promedio de 8,5 mm más grandes que los renacuajos muertos. Concluyen que el desarrollo del comportamiento predatorio en renacuajos de sapos venenosos es principalmente un mecanismo para eliminar predadores de los pequeños fitotelmas, en el cual ellos se desarrollan y el canibalismo es una consecuencia o resultado secundario de este comportamiento.

Mortalidad en juveniles y adultos

Durante el tiempo de muestreo no observamos depredador(es) de adultos y juveniles de *D. reticulatus*. Esto se debe probablemente a las toxinas que hay en su piel (como producto de su dieta basada en hormigas) y la coloración rojo brillante (coloración aposemática) ubicada en la parte media dorsal del cuerpo, principalmente en su fase adulta, pues los juveniles todavía poseen dos líneas negras en la parte dorsal cuando terminan la metamorfosis, que luego va desapareciendo paulatinamente a medida que crece y aumenta de edad hasta quedar completamente rojo; la acumulación de toxinas en la piel de esta especie empezaría cuando acceden a la vida terrestre y la alimentación insectívora que adoptan, aunque podría empezar también cuando el individuo ya presenta sus patas anteriores y posteriores durante su permanencia en la axila, porque en esta etapa ellos salen a la parte alta de la hoja para cazar insectos y luego vuelven a la axila con agua o cuando advierten algún peligro se deslizan hasta alcanzar el agua.

Daly et al. (1999) indican que la persistencia de alcaloides acumulados en la piel en dendrobátidos sugiere que el enlace de dieta y defensa puede ser relativamente poco exacto; un rango amplio de presas puede ser consumido, ya que los sapos comen bastantes presas que contienen alcaloides para mantener sus defensas. Por

lo tanto, la defensa puede no requerir una dieta completamente o constantemente compuesta de un tipo de presa que contiene alcaloides. Sin embargo, la asociación entre especialización dietética y alcaloides en la piel es estrecha.

Hagman y Forsman (2003) determinaron que la coloración más llamativa ha sido generalmente acompañada por incrementos evolutivos en el tamaño del cuerpo y la evolución hacia coloración menos llamativa ha sido generalmente asociada con la evolución del tamaño del cuerpo más pequeño dentro de cada uno de los grupos de *Epipedobates*, *Phyllobates* y *Dendrobates*. No encontraron una correlación significativa entre el cambio evolutivo en el tamaño del cuerpo y el cambio evolutivo en la toxicidad. Los resultados encontrados por estos autores sugieren que la coloración en los sapos venenosos ha evolucionado uno tras otro, no solamente con la toxicidad sino también con el tamaño del cuerpo. Este resultado es consistente con la hipótesis que relaciona la evolución de coloración llamativa y la evolución del tamaño del cuerpo más grande, o alternativamente, que el tamaño del cuerpo promueve la evolución de coloración más llamativa. Según esto, la coloración de *D. reticulatus* no sería muy llamativa pero es suficiente para manifestar su impalatabilidad a sus depredadores.

Según Darst et al. (2005) ciertas variables dietéticas están más fuertemente asociadas con alcaloides en la piel que otros, pues encontraron que el porcentaje del número de hormigas tienen un alto coeficiente de correlación con la cantidad de alcaloides binarios. La correlación alta entre porcentaje de hormigas y la cantidad de alcaloides binarios sugiere solo que la presencia de hormigas puede ser un factor importante en la presencia/ausencia de alcaloides en muchos dendrobátidos.

Sin embargo, no se descarta la posibilidad de que exista algún depredador en esta fase de desarrollo, pues Master (1999) observó en la selva de Costa Rica, un cortejo entre dos ejemplares (macho y hembra) de rufous motmot (*Baryphthengus martii*) en el cual el macho le proporciona a la hembra un sapo venenoso (*Dendrobates auratus*) para alimentarse, donde ninguno de los individuos mostró efectos por el consumo. El efecto de las toxinas sobre varios predadores potenciales ha recibido poco interés. Brodie y Tumbarello (1977) en ensayos de alimentación de *Thamnophis sirtalis* (serpiente) con sapos venenosos, observaron que su consumo provocó reacciones adversas como abertura de la boca, convulsiones y disminución del equilibrio, mientras que solo una murió. Estas serpientes no poseen visión en color y pueden no estar influenciados por la coloración aposemática como puede ocurrir en un organismo con visión en color. Mientras los motmots en general pueden ser advertidos por la coloración aposemática, el rufous motmot al menos es capaz de manipular y consumir esta especie de sapo venenoso. Asimismo, Kricher (1997) reporta que la especie *Momotus momota* (blue-crowned motmots) consume algunas especies de sapos venenosos que incluye a *D. auratus* (black and green dart frog) y *D. tricolor* (phantasmal poison dart frog). En la zona de estudio se reportan estas especies de aves pero no fueron observadas consumiendo *D. reticulatus*.

Según Futuyama (1993) ninguna especie esta enteramente libre de predación, todas han escapado de algunos de sus depredadores y parásitos en potencia por la evolución de mecanismos de defensa. Muchas especies animales poseen productos químicos nocivos que los vuelven impalatables a través de la coloración de alerta (aposemática); después de unos pocos encuentros con tales organismos desagradables, los

predadores inexpertos rápidamente asocian el patrón de coloración con su experiencia desagradable y evitan tales presas por algún tiempo. Las especies coloridas aposemáticamente son, con frecuencia, modelos de sistemas de mimetismo por convergencia a un patrón de coloración común en especies que no son semejantes. Endler (1991), indica que los animales que son desagradables, nocivos o de diferente tipo de peligro, poseen colores brillantes (siempre rojo, amarillo, o blanco en combinación con negro) y simples, presumiblemente para indicar su naturaleza desagradable a los predadores potenciales. Summers (2003) menciona que el aposematismo, cuando el color y patrón sirven como advertencia de impalatabilidad a los depredadores, es uno de los principales mecanismos considerados para generar selección a favor de la coloración brillante y patrón de contraste.

CONCLUSIONES

1. La tasa de mortalidad en etapa larvaria (premetamorfosis y metamorfosis) fue de 90% (n = 259 individuos muertos) y la supervivencia de 10% (29 individuos vivos).
2. La mortalidad en su fase larvaria fue provocada por larvas de *Argia* (Odonata: Coenagrionidae) (54,44%) y arañas (23,16%) entre los factores dependientes de la densidad, y por desecamiento de la axila (15,1%) entre los factores independientes de la densidad; mientras que en juveniles y adultos no se observa mortalidad probablemente por la coloración aposemática que presentan.
3. Las larvas de *Argia* sp. (Odonata: Coenagrionidae) en sus diferentes estadios de desarrollo, son los principales depredadores de *D. reticulatus* en su fase larvaria, con una mortalidad de 31,28% en larvas de 1 a 20 días de edad y 22,39%

en larvas de 21 a 40 días de edad.

biological perspectives Vol. 13: 1-161.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Baker RL, Felmate BW. 1989. Depth Selection by Larval *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae): Effects of Temperature and Food. *Freshwater Biology* 22: 169-175.

Benke AC. 1976. Dragonfly Production and Prey Turnover. *Ecology* 57: 915-927.

Brodie ED, Tumbarello MS. 1977. The Antipredator Functions of *Dendrobates auratus* (Amphibia, Anura, Dendrobatidae) Skin Secretion in Regard to a Snake Predator. *Journal Herpetological* 12: 264-265.

Caldwell JP. 1993. Brazilian Nut Fruit Capsules as Phytotelmata: Interactions among Anuran and Insect Larvae. University of Oklahoma. *Candollea Journal Zoological*. 71: 1193-1201.

Caldwell JP, Araujo MC. 1998. Cannibalistic Interactions Resulting from Indiscriminate Predatory in Tadpoles of Poison Frogs (Anura: Dendrobatidae). *Biotropica* 30(1): 92-103.

Caldwell JP, Myers CW. 1990. A New Poison Frog from Amazonian Brasil, with further Revision of the *quinquevittatus* Group of *Dendrobates*. *American Museum* 2988: 1-21.

Crump M. 1972. Territoriality and Mating Behavior in *Dendrobates granuliferus* (Anura: Dendrobatidae). *Herpetologica* 28: 195-198.

Daly JW, Garraffo HM, Spande TF. 1999. Alkaloids from Amphibian Skin. In S.W. Pelletier (Ed) *Alkaloids: chemical and*

Darst CR, Menéndez P, Coloma L, Cannatella D. 2005. Evolution of Dietary Specialization and Chemical Defense in Poison Frogs (Dendrobatidae): A Comparative Analysis. The American Naturalist Vol 165 (1): 56-69.

Duellman WE, Mendelson Jr. 1995. *Amphibians and Reptiles from Northern Departamento Loreto, Peru: Taxonomy and Biodiversity. Univ. Kansas. Sci. Bull.* 55 (10): 329-376.

Eddy S, Hodson AC. 1961. *Taxonomic Keys to the Common Animals of the North Central States. Burgess Publishing Company.* 161 pp.

El Peruano. 2004. *Categorización de Especies Amenazadas de Fauna Silvestre. Normas Legales – D.S. 034-2004-AG: 276854-276855.*

Endler Jr. 1991. *Interactions Between Predators and Prey. Behavioural Ecology:* 169-196.

Futuyma DJ. 1993. *Biología Evolutiva. Segunda Edición.* 631 pp.

Hagman M, Forsman A. 2003. *Correlated Evolution of Conspicuous and Body Size in Poison Frogs (Dendrobatidae). Evolution* 57 (12): 2904-2910.

Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana. 2004. *La Reserva Nacional Allpahuayo-Mishana. Internet. Google.*

Krebs C. 1985. *Ecología: Estudio de la distribución y la abundancia. Segunda Edición.* 753 pp.

Kricher J. 1997. *A Neotropical Companion.*

- Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 89 pp.
- Limerick S. 1980. Courtship Behavior and Oviposition of the Poison - Arrow Frog *Dendrobates pumilo*. *Herpetologica* 36: 69-71.
- Master TL. 1999. Predation by Rufous Motmot on Black and Green Poison Dart Frog. *Wilson Bulletin* 111 (3): 439-440.
- McCafferty WP. 1981. Aquatic Entomology. Jones and Bartlett Publishers, INC. USA. 448 pp.
- Medina DN. 2006. Composición de la fauna fitotelmática de *Vriesea gigantea* L.B. Smith y *Aechmea chantinii* (Carr.) Baker (Bromeliaceae), en la Estación Biológica Madre Selva, río Orosa, Loreto, Perú. Tesis de biólogo. Facultad de Ciencias Biológicas, UNAP. Iquitos. 47 pp.
- Rodríguez L, Duellman W. 1994. Guide of the Frogs of the Iquitos Region Amazonian, Perú. Spec. Publ. Nat. Hist. University of Kansas. 80 pp.
- Roldán PG. 1996. Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del departamento de Antioquia. Universidad Nacional de Colombia. 217 pp.
- Silverstone PA. 1975. A Revision of the Poison Arroz Frogs of the genus *Dendrobates* Wagler. *Science Bulletin. Natural History Museum of Los Angeles* 21: 1-55.
- Summers K. 1990. Parental Care and the Costo of Polygyny in the Green Dart-Poison Frog, *Dendrobates auratus*. *Behaviour Ecology Sociobiology* 27: 307-313.
- Summers K. 1992. Mating Strategies in Two Species of Dart-Poison Frog: A Comparative Study. *Animal Behaviour* 43: 907-919.
- Summers K. 2003. Convergent Evolution of Bright Coloration and Toxicity in Frogs. *The National Academy of Science of the USA*. Vol 100 (22): 12533-12534.
- Texeira BMR, Rezende FP, Moura W, Dantas G, Santos LC, Pereira MM, Cintra JEV. 2004. Potencial de Predacao de Notonects *Boenoa* sp. Sobre Girinos de Rátouro *Rana catesbiana* Shaw, 1802. En: Resúmenes del XXV Congreso Brasileiro de Zoologia. Pág. 214.
- Ubukata H. 1984. Oviposition Site Selection and Avoidance of Additional mating by Females of the Dragonfly *Cordulia aenea amurensis* Selys (Corduliidae). *Research in Population Ecology*. 26: 285-301.
- Westfall M, Tennessen KJ. 1996. Odonata. In: *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Third Edition Kendall/Hunt. Iowa. Merritt & Cummins Eds.: 164-211.
- Wildermuth H. 1992. Visual and Tactile Stimuli in Choice of Oviposition Substrates by the Dragonfly *Perithemis mooma* Kirby (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 21 (3): 309-321.
- Wildermuth H. 1993. Habitat Selection and Oviposition Site Recognition by the Dragonfly *Aeshna juncea* (L.): An Experimental Approach in Natural Habitats (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* 22 (1): 27-44.
- Wissinger SA. 1988. Spatial Distribution, Life History and Estimates of Survivorship in a Fourteen Species Assemblage of Larval Dragonfly (Odonata: Anisoptera). *Freshwater Biology* 20 (3): 329-340.