

## Una Especie Nueva de *Atelopus* (Amphibia: Bufonidae) de Panamá

ROBERIO IBÁÑEZ D.,<sup>1,2</sup> CÉSAR A. JARAMILLO,<sup>1,2</sup> Y FRANK A. SOLÍS<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup>Smithsonian Tropical Research Institute, Apartado 2072,  
Balboa, Rep. de Panamá

<sup>2</sup>Círculo Herpetológico de Panamá, Apartado 10762,  
Estafeta Universitaria, Panamá, Rep. de Panamá

<sup>3</sup>Departamento de Zoología, Escuela de Biología,  
Universidad de Panamá, Rep. de Panamá

**ABSTRACT.**—A new species of *Atelopus* is described from the lowlands of the central region of Panamá. This new species is distinguished from its congeners mainly by color, size and skin texture. Vocalizations were recorded, and observations on the behavior related to calling were made. Vocalizations were analyzed, and compared to those of other *Atelopus*. General information on the ecology and comments on the conservation of this species are presented.

**RESUMEN.**—Se describe una especie nueva de *Atelopus* de las tierras bajas de la región central de Panamá, la cual se distingue de sus congéneres principalmente por su color, tamaño y textura de la piel. Se realizaron grabaciones de las vocalizaciones, y observaciones sobre el comportamiento asociado al llamado. Se analizan las vocalizaciones y se comparan con las de otros *Atelopus*. Se presenta información general sobre la ecología y comentarios sobre la conservación de esta especie.

En el transcurso del inventario biológico para el estudio de las alternativas al Canal de Panamá, realizado dentro de la cuenca del Canal en 1992-1993, fue encontrada una población de ranas pertenecientes a una nueva especie del género *Atelopus*. Aunque esta especie no ha sido descrita, su existencia se conoce desde hace más de dos décadas.

*Atelopus limosus* sp. nov.  
(Figs. 1, 2)

**Holotipo.**—Depositado en el Museo de Vertebrados de la Universidad de Panamá, MVUP-1346 (número del Círculo Herpetológico de Panamá: CH-3781), macho adulto colectado el 1 de noviembre de 1992 por los autores en las orillas de la Quebrada San Antonio (09°24'00"N, 79°31'07"O), aproximadamente a 180 m sobre el nivel del mar, cerca del poblado San Juan de Pequení, Provincia de Panamá.

**Paratipos.**—MVUP-1345 (CH-3775), hembra adulta colectada el 6 de septiembre de 1992 por José Barría en la localidad tipo, en la pendiente, a unos 25 m de distancia

de la Quebrada San Antonio CH-3937 hembra adulta y CH-3782, CH-3783, CH-3784 y CH-3785 machos adultos colectados junto con el holotipo.

**Etimología.**—Del latín *limosus*, en referencia al color limoso de su piel dorsal.

**Diagnosis.**—Se distingue por la siguiente combinación de caracteres: (1) rostro subacuminado; (2) parotoideas definidas y pequeñas; (3) tímpano y anillo timpánico ausentes; (4) piel dorsal lisa; (5) piel ventral cuarteada; (6) membranas interdigitales de la mano vestigiales; (7) dedos de la mano delgados, exceptuando el pulgar; (8) membranas interdigitales del pie moderadas; (9) pliegue tarsal ausente; (10) el talón alcanza el borde posterior de la órbita cuando la extremidad está pegada al cuerpo; (11) color dorsal usualmente verde oscuro, pudiendo ser chocolate oliva en hembras; (12) machos con una línea lateroventral de pigmento negro que delimita el color dorsal y ventral; (13) color ventral del cuerpo en machos blanco, usualmente con algunas manchas pequeñas negras, principalmente en la garganta; en hembras completa o par-

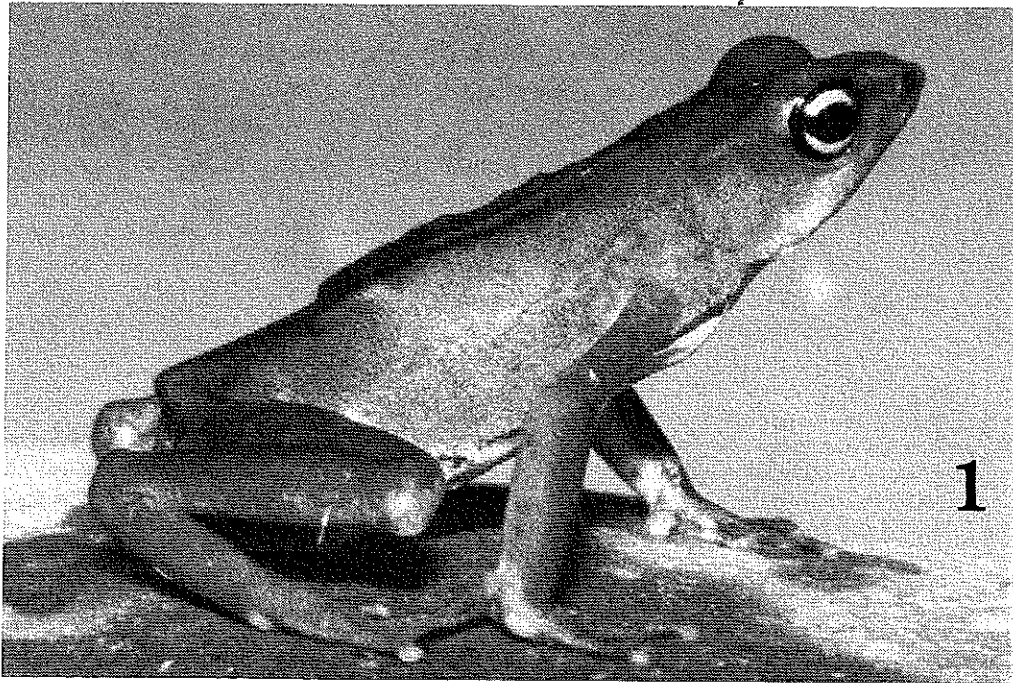


FIG. 1 Holotipo de *Atelopus limosus* (MVUP-1346), LRC = 30.7 mm

cialmente naranja; (14) longitud rostro-cloaca en machos 26–30 mm, en hembras 36–40 mm

*Atelopus limosus* se distingue fácilmente de *A. certus*, *A. chiriquiensis*, *A. glyphus*, *A. senex*, *A. varius* y *A. zeteki* de América Central por su color dorsal verde oscuro o chocolate oliva, sin manchas o marcas; además, porque los machos tienen una línea lateroventral negra.

*Descripción del holotipo* —Cabeza menos ancha que el cuerpo, un poco más larga que ancha; hocico subacuminado en vista dorsal y lateral; cantos rostrales gruesos, angulares, con sus bordes laterales cóncavos en vista dorsal, convergiendo anteriormente por delante de las narinas, después de formar sendos ángulos obtusos muy amplios para prolongarse hasta el borde anterior del hocico, que es angulado; superficie dorsal del hocico cóncava; región loreal pronunciadamente cóncava; narinas poco prominentes y dirigidas hacia los lados, más próximas al extremo del hocico que al ojo, y anteriores a la arcada maxilar (en vista lateral); distancia de la narina a la punta del hocico y distancia desde la

narina hasta la línea del labio aproximadamente equidistantes; hocico marcadamente proyectado por delante de la arcada mandibular y con perfil anteroventral recto, oblicuamente ascendente desde el labio (en vista lateral); región dorsal de la cabeza cóncava; piel de la cabeza lisa, finamente granular bajo aumento, sin tubérculos; anchura del párpado superior igual a la anchura interorbital; párpados engrosados a lo largo del borde externo; ojos protuberantes a los lados y por encima de la cabeza; pupila horizontal y elíptica; diámetro del ojo ligeramente mayor que la distancia desde el borde anterior del ojo hasta la narina; labios no prominentes; tímpano, anillo timpánico y ostia pharyngea ausentes; crestas supratimpánicas sobresalientes y gruesas; parotoideas pequeñas pero bien definidas; coanas circulares ampliamente separadas entre sí (separación ligeramente menor que la distancia entre narinas), escondidas por el reborde palatal del arco maxilar; premaxila, maxila y vómeres sin dientes u odontoides; lengua angosta y alargada, se estrecha posteriormente, sin escotadura posterior, libre posteriormente

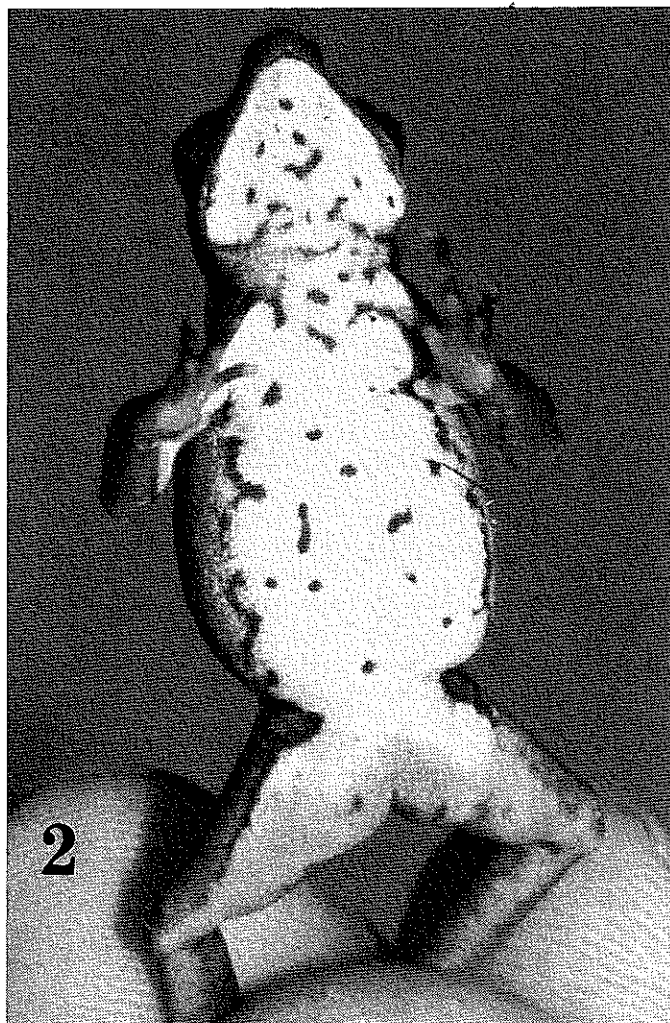


FIG 2 Vista ventral del holotipo de *Atelopus limosus* (MVUP-1346). LRC = 30.7 mm

por un poco más de la mitad de su longitud; con un par de hendiduras vocales y un saco vocal pequeño

Antebrazo robusto, mucho más grueso que el brazo, sin pliegue ulnar ni hilera de tubérculos; primer dedo de la mano mucho más corto que el segundo; prepollex exteriormente no discernible del dedo I de la mano; éste presenta una almohadilla cornificada, con granulaciones diminutas chocolates observables bajo aumento, oblonga, que ocupa casi todo el margen posterior y casi toda la superficie dorsal; el dedo es grueso y muy corto, sobresaliendo de la almohadilla únicamente su punta; de-

dos de la mano con cojinetes digitales redondeados, sin rebordes cutáneos y con membranas vestigiales carnosas, especialmente entre los dedos II y III; dedos de la mano II-IV delgados, muy levemente expandidos en la punta; tubérculo tenar no bien definido y ligeramente ovalado, menos prominente que el tubérculo palmar, que es bien definido y redondeado; resto de la superficie palmar suavemente arrugada; tubérculos subarticulares muy bajos, circulares y simples. Sin patagio axilar.

Rodillas con un pliegue, talones sin pliegue, muslos y piernas sin tubérculos; sin pliegue tarsal; dedos del pie con cojinetes

digitales de redondeados a ovalados, sin rebordes cutáneos, y con membranas gruesas, fórmula de las membranas (sistema de Savage y Heyer, 1967): I 0-2 II 0-3<sup>-</sup> III 1.5-3 IV 3.5-1 V; tubérculo metatarsal interno alargado, grande y ovalado, 2.5 veces más grande que el tubérculo metatarsal externo, que es prominente y redondo; tubérculos subarticulares muy bajos, circulares y simples. Patagio inguinal ausente.

Talones se sobreponen entre sí cuando las extremidades posteriores se flexionan, permaneciendo los muslos perpendiculares al plano sagital; cuando las extremidades posteriores se extienden hacia adelante, contra al cuerpo, los talones alcanzan el borde posterior de la órbita; cuando los brazos y los muslos permanecen pegados al cuerpo, se sobreponen entre sí los codos y las rodillas.

Piel epicraneal no coosificada; a simple vista el aspecto general de la piel en la superficie dorsal de la cabeza, cuerpo y extremidades es lisa, bajo aumento es finamente granular uniforme, siendo estos gránulos algo más cónicos y elevados en las extremidades anteriores; no se diferencian áreas glandulares desarrolladas en el borde rostral-cantal, dorso, ni extremidades; abertura de la cloaca dispuesta arriba del nivel de los ejes longitudinales de los muslos cuando éstos están perpendiculares al plano sagital del cuerpo, en un tubo corto con pliegues y sin tubérculos; a simple vista la piel de las superficies ventrales es cuarteada, y bajo aumento es granular.

Un leve abultamiento en la región occipital; lineamientos insinuados de huesos escamosos, supraescápulas, espinas neurales y procesos transversales de las vértebras, expansiones dorsalaterales de las diapófisis sacras y coxis.

*Color del holotipo.* —En vida, dorsalmente verde oscuro, algo más claro en el área rostral, garganta blanca con manchas pequeñas negras, vientre blanco con algunas manchas pequeñas de color negro. El color claro ventral está delimitado lateroventralmente por una línea irregular de pigmento negro, esta línea se continúa bordeando también la zona clara ventral de los brazos, mandíbula y muslo. Parte anterosuperior del muslo del mismo color que

el dorso, parte pósterosuperior del muslo amarillo-grisáceo, parte ventral del muslo y tibia amarilla, parte ventral de los brazos de color blanco con el margen externo bordeado por una línea negra, palma amarilla, planta con tubérculos amarillos, punta de los dedos amarilla, iris verde con pupila horizontal. En preservado, dorsalmente gris oscuro, costado gris, con una línea de pigmento oscuro que separa el color del costado del color del vientre; ventralmente blanco con algunos puntos negros dispersos.

*Medidas del holotipo (en mm)* —Longitud rostro-cloaca (LRC): 30.7, longitud cefálica: 10.0, anchura cefálica: 8.1, longitud femoral: 11.2, longitud tibial: 13.5, longitud del pie: 10.9, diámetro orbital: 3.5, distancia entre narina y órbita externa: 2.6, anchura interorbital: 2.5, distancia entre órbita y punta del hocico: 4.0, distancia entre las narinas: 3.0.

*Variaciones morfológicas.* —En la mayoría de los especímenes, las coanas sobresalen debajo del reborde palatal del arco maxilar; en los machos (CH-3782, CH-3783 y CH-3785) la mitad de éstas son visibles, mientras que en las hembras se observan más de la mitad de las coanas (CH-3937) o toda la coana (MVUP-1345). Los rangos de las fórmulas de las membranas (incluyendo al holotipo) entre los dedos del pie en las hembras son: I 0-2<sup>-</sup> II (0-1)-3<sup>-</sup> III (1.75-2<sup>-</sup>)-(3.25-4<sup>-</sup>) IV (3<sup>+</sup>-3.75)-(1.5-2<sup>-</sup>) V, y en los machos: I 0-(1<sup>+</sup>-2) II (0-1)-(2<sup>-</sup>-3<sup>-</sup>) III (1.5-2<sup>-</sup>)-(3-4<sup>-</sup>) IV (3<sup>+</sup>-4<sup>-</sup>)-(1-2) V.

*Variaciones en el color (en vida).* —El color dorsal es verde oscuro, excepto en una hembra (CH-3937) con color dorsal chocolate oliva. La línea lateroventral está presente en todos los machos, en algunos es tenue, en otros es irregular y en un espécimen es gruesa y bien definida; las hembras no presentan rasgos de esta línea negra lateroventral. Todas las superficies ventrales en una hembra (MVUP-1345) son naranja, en la otra (CH-3937) las superficies ventrales de las extremidades y el vientre son naranja con la superficie torácica blanca y la garganta manchada de amarillo y verde; las hembras no tienen manchas negras en el vientre. Las superficies ventrales de los machos son predominantemente

CUADRO 1 Medidas en mm de los especímenes de *Atelopus limosus* (Promedio ± Desviación Estándar y Rango).

	♂♂ (n = 5)	♀♀ (n = 2)
Longitud rostro-cloaca	29.6 ± 1.8 26.5-30.7	39.6 38.9-40.2
Longitud cefálica	8.8 ± 1.0 7.8-10.0	11.2 10.8-11.5
Anchura cefálica	8.0 ± 0.3 7.5-8.4	10.2 10.2-10.3
Longitud femoral	11.9 ± 0.6 11.2-12.4	16.4 15.9-17.0
Longitud tibial	13.6 ± 0.6 12.6-14.1	18.8 17.7-19.9
Longitud del pie	11.1 ± 0.6 10.5-12.0	14.8 14.2-15.3
Diámetro orbital	3.4 ± 0.2 3.2-3.8	4.2 4.1-4.3
Distancia entre narina y órbita externa	2.2 ± 0.3 1.9-2.6	3.0 3.0-3.1
Anchura interorbital	2.5 ± 0.2 2.3-2.9	3.6 3.5-3.8
Distancia entre órbita y punta del hocico	3.9 ± 0.2 3.6-4.2	5.4 5.3-5.5
Distancia entre las narinas	2.9 ± 0.1 2.7-3.0	3.8 3.7-4.0

CUADRO 2 Características temporales y espectrales del llamado de anuncio y del llamado corto de *Atelopus limosus* (Promedio ± Desviación Estándar y Rango).

	<sup>1</sup> Llamado de anuncio (♂ CH-3785, LRC = 30.7 mm)	<sup>1</sup> Llamado corto (♂ sin No., LRC = 29 mm)
Temperatura del aire (°C)	26	21
Número de llamados muestreados	13	18
Duración del llamado (mseg)	260 ± 30 205-295	10 ± 3 5-16
Pulsos por llamado	40 ± 5 31-45	—
Pulsos por segundo	151.6 ± 3.1 146.4 - 156.3	—
Frecuencia más alta (Hz)	3409 ± 174 3080-3760	2616 ± 197 2280-3000
Frecuencia dominante (Hz)	2689 ± 93 2600-2800	2082 ± 44 2000-2160
Frecuencia más baja (Hz)	2160 ± 49 2080-2200	1858 ± 62 1760-1960

<sup>1</sup> Los llamados fueron analizados utilizando un KAY DSP Sona-Graph Modelo 5500.

blancas, en dos ejemplares la parte más baja del vientre es naranja. La garganta es blanca, con manchas pequeñas negras (ausentes en un macho). La parte ventral de las extremidades posteriores son amarillo a naranja, excepto por un espécimen que posee la parte ventral del muslo blanca.

*Variaciones morfológicas* — Ver Cuadro 1.

*Dimorfismo sexual* — Antebrazo mucho más grueso que el brazo en machos, ambos de grosor similar en hembras. Dedo I de la mano con almohadilla cornificada en machos adultos, ausente en hembras. Color del vientre predominantemente blanco en machos, completamente naranja en hembras. Línea lateroventral oscura presente en machos, ausente en hembras. Machos más pequeños que las hembras.

*Llamados y comportamiento asociado*. — Un macho (CH-3785) fue encontrado llamando desde una roca a la orilla de la quebrada. Este macho emitía llamados de anuncio suaves en grupos de aproximadamente 13

llamados, a una tasa de 29 llamados/min. El macho fue observado durante una hora, y no se escuchó otro macho ni se vio otro individuo en los alrededores. Por esto, consideramos que estas vocalizaciones son series repetitivas del llamado de anuncio ("advertisement call," Wells, 1977). Cuando no vocalizaba, entre los grupos de llamado, este macho se movía dentro de un radio máximo de 50 cm, ocasionalmente moviendo varias veces el brazo izquierdo a manera de "saludo" y extendiendo ambas extremidades posteriores simultáneamente a manera de patada de caballo. Durante el movimiento de las extremidades observábamos las partes amarillas de las mismas (en las palmas de las manos, tubérculos y puntas de los dedos de los pies).

Se grabaron varios llamados emitidos por este macho. El llamado de anuncio es un trino grave muy suave, poco audible (Fig. 3). El llamado consiste de pulsos que aumentan en amplitud gradualmente a la vez que incrementa en frecuencia, decayendo

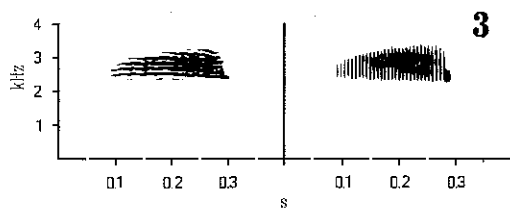


FIG 3 Sonogramas del llamado de anuncio de *A. limosus*. A la izquierda con un filtro de banda estrecha (59 Hz), a la derecha con un filtro de banda ancha (300 Hz)

en amplitud al final. Las características del llamado de anuncio son resumidas en el Cuadro 2.

El llamado de anuncio de *A. limosus* es diferente del denominado llamado pulsátil o zumbido de *A. chiriquiensis*, *A. cruciger*, *A. flavescens*, *A. franciscus*, *A. nicefori*, *A. minutulus*, *A. spumarius*, *A. varius* y *A. zeteki*, descritos por Jaslow (1979), Lescure (1981) y Cocroft et al. (1990). El llamado de *A. limosus* es estructuralmente más parecido al de *A. varius* y *A. zeteki*, pero tiene una duración más corta, una tasa de pulsos por segundo mayor y un rango de frecuencias que tiende a ser más alto.

Varios machos de *A. limosus* produjeron llamados cortos al ser manipulados. Se grabaron algunos de estos llamados (Fig 4), emitidos en cautiverio por un macho adulto que no fue preservado. Esta vocalización se puede describir como un pío muy suave, escasamente audible (ver Cuadro 2).

El llamado corto de *A. limosus* es distinto al de *A. chiriquiensis*, *A. cruciger*, *A. minutulus*, *A. spumarius*, *A. varius*, *A. zeteki* y *A. sp.*, presentados por Jaslow (1979) y Cocroft et al. (1990). El llamado corto de *A. limosus* tiene una estructura semejante al de *A. zeteki*; sin embargo, el primero es de menor duración y de frecuencias más altas.

**Notas ecológicas** —La siguiente información fue obtenida durante la estación lluviosa en la Quebrada San Antonio.

Los individuos estaban activos durante las horas del día en las pendientes, orillas y sobre rocas dentro de la quebrada. Al parecer, esta especie está estrechamente asociada a quebradas, ya que no encontramos individuos alejados de las mismas.

En 1 de noviembre de 1992 escuchamos a dos machos adicionales al que fue gra-

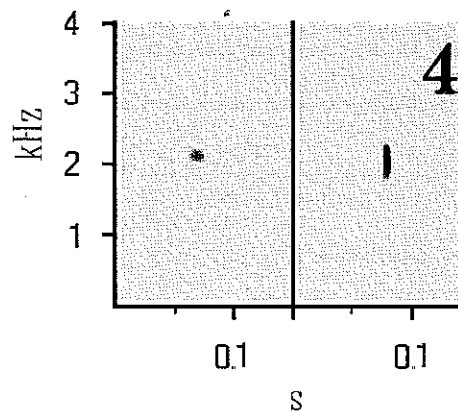


FIG 4. Sonogramas del llamado corto de *A. limosus*. A la izquierda con un filtro de banda estrecha (59 Hz), a la derecha con un filtro de banda ancha (300 Hz)

bado y encontramos una pareja en amplexo sobre una roca que sobresalía en el medio de la quebrada, conectada a la orilla por una serie de rocas sobresalientes del agua. La hembra tenía el vientre expandido con óvulos grandes, observables a través de la piel. El macho estaba en buena condición física, y abrazaba a la hembra por la axila.

La sección de la Quebrada San Antonio donde se observó esta especie está situada dentro de bosque primario. Este bosque se encuentra casi inalterado por actividades humanas. Los árboles son grandes y el dosel alto, con un sotobosque de arbustos dispersos. El lugar se encuentra dentro de la Zona de Vida de Bosque Muy Húmedo Tropical, según el sistema de clasificación bioclimático de Holdridge (Departamento de Cartografía del Catastro Rural, 1970). El lecho de la quebrada es angosto, rocoso, poco profundo y con corriente moderada. Las rocas de las orillas y en medio de la quebrada están cubiertas de limo, de color parecido al de la piel de esta especie, lo que hacía que estas ranas fueran poco visibles.

**Comentarios** —Savage (1972), en su revisión de los *Atelopus* de Costa Rica y el oeste de Panamá, menciona que los ejemplares provenientes de las regiones central y este de Panamá han sido generalmente considerados como pertenecientes a *A. varius*, y en su mayoría denominados *A. varius glyphus* Dunn (1931). Sin embargo, para esta parte de Panamá, Savage reconoce las es-

pecies *A. certus* y *A. glyphus*; además, reconoce tres poblaciones de *Atelopus* distintas, considerando a dos de éstas como especies no descritas.

Según Savage (1972), una de estas dos especies es de color chocolate oscuro uniforme arriba, amarillo claro abajo, con algunas pintas oscuras o un baño oscuro en la garganta y el pecho, machos adultos 26–30 mm en LRC, hembras adultas 36–40 mm. Posteriormente, en su escrito la describe como especie uniforme de tamaño pequeño. La breve descripción del color y las medidas de esta especie concuerdan con las de *A. limosus*.

*Distribución.*—Savage (1972) menciona que esta especie es encontrada en varias localidades de la vertiente Atlántica de la parte este de la Zona del Canal y las Provincias de Panamá y Colón, en la cuenca que vacía sus aguas en el Río Chagres, el Lago Madden (=Alajuela) y el Lago Gatún. Indica específicamente las siguientes localidades: ZONA DEL CANAL: Coco Solo; COLON: Río Cuango, Brazo del Medic, 152 m; PANAMA: entre las Estaciones Candelaria y Peluca, cerca de Boquerón. Sin embargo, no informa los museos donde se encuentran depositados los especímenes examinados, ni números de catálogo, lo que dificulta la revisión de este material. La localidad tipo se encuentra dentro de la cuenca que vierte sus aguas en el Lago Alajuela, cerca de la Estación Candelaria.

Considerando la información antes mencionada, *A. limosus* es una especie circunscrita a las tierras bajas de esta región, aproximadamente desde 10 hasta 270 m de elevación. Esta especie se encuentra dentro de las Zonas de Vida de Bosque Húmedo Tropical, Bosque Muy Húmedo Tropical y Bosque Muy Húmedo Premontano. El clima de la región es de tipo Monzón Tropical (Am), de acuerdo al sistema de Köppen (Myers, 1969).

*Conservación.*—*Atelopus limosus* es una especie endémica, con distribución muy restringida, y diversas actividades humanas, principalmente la deforestación y la minería, amenazan su existencia. Los bosques del área de distribución de esta especie, situados dentro de la Cuenca del Canal, están siendo destruidos aceleradamente.

Este problema se extiende a la vertiente Atlántica, donde gran parte del bosque en los alrededores de Coco Solo ha sido eliminado o alterado.

La extracción de oro en el cauce del Río Cuango ha afectado y modificado este río y su entorno (A. Telesca, comun. pers.). En el Río Pequení y muchos de sus tributarios, la actividad minera data de la época colonial; existiendo evidencias del lavado de áreas extensas de suelo en la Quebrada San Antonio (Robinson, 1985). Actualmente, la actividad minera en el Río Pequení y tributarios es artesanal, siendo realizada por indígenas que residen en poblaciones cercanas. En la Quebrada San Antonio observamos zonas donde se realiza la extracción de oro e incluso vimos algunos indígenas practicando esta actividad. También notamos que la población de *A. limosus* a lo largo de esta quebrada se encontraba en un sector sin indicios de actividad minera. La extracción de oro podría alterar la calidad del hábitat requerido para la puesta de los huevos y el desarrollo de las larvas de esta especie.

Por las razones anteriormente expuestas, sugerimos que *A. limosus* debe ser considerada una especie vulnerable o en peligro de extinción.

*Agradecimientos.*—Agradecemos la ayuda brindada en el campo por M. Arrunátegui, J. Barriá, Q. Fuenmayor y P. Mosquera, quien además nos sirvió como guía. A. Telesca de ANCON nos describió los problemas ambientales del Río Cuango. Los especímenes e información relacionada fueron obtenidos durante el estudio de "Antecedentes y Datos Biológicos e Inventario Biológico", en el cual participamos como un componente del Consorcio Universidad de Panamá-Consorcio ANCON. Este estudio fue realizado bajo los auspicios de la Comisión de Estudio de las Alternativas al Canal de Panamá.

#### LITERATURA CITADA

- Cocroft, R. B., R. W. McDiarmid, A. P. Jaslow, y P. M. Ruiz-Carranza 1990. Vocalizations of eight species of *Atelopus* (Anura: Bufonidae) with comments on communication in the genus. *Copeia* 1990(3): 631–643.
- Departamento de Cartografía del Catastro Rural, Re-

- forma Agraria. 1970 Mapa Ecológico de Panamá Dirección de Cartografía del Ministerio de Obras Públicas, Panamá
- Dunn, E R. 1931. New frogs from Panama and Costa Rica Occas Pap Boston Soc Nat Hist 5:385-401.
- Jaslow, A P. 1979. Vocalization and aggression in *Atelopus chiriquiensis* (Amphibia, Anura, Bufonidae). J. Herpetol. 13(2):141-145.
- Lescure, J. 1981. Contribution à l'étude des Amphibiens de Guyane française VIII. Validation d'*Atelopus spumarius* Cope, 1871, et désignation d'un néotype Description d'*Atelopus spumarius barbotini* nov ssp. Données étho-écologiques et biogéographiques sur les *Atelopus* du groupe *flavescens* (Anoures, Bufonidés) Bull Mus natn. Hist. nat., Paris, 4<sup>e</sup> sér., 3, 1981, section A, n° 3:893-910.
- Myers, C W. 1969. The ecological geography of cloud forest in Panama Amer Mus Novitates (2396):1-52
- Robinson, F. H. 1985. A report on the Panama Canal rain forest Panama Canal Commission, Meteorological and Hydrographic Branch, Panamá 70 pp.
- Savage, J M. 1972. The harlequin frogs, genus *Atelopus*, of Costa Rica and western Panama Herpetologica 28(2):77-94
- , y W. R. Heyer. 1967. Variation and distribution in the tree-frog genus *Phyllomedusa* in Costa Rica, Central America. Beit Neotrop. Fauna 5(2): 111-131.
- Wells, K D. 1977. The courtship of frogs En D. H. Taylor y S I Guttman (eds.), The reproductive biology of amphibians, pp 233-262. Plenum Press, New York