

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

**Área de vida, territorio y actividad diurna de la rana venenosa
ecuatoriana (*Ameerega bilingüis*; Dendrobatidae).**

Andrea Coloma Santos

Tesis de grado presentada como requisito para la obtención del título de
Licenciada en Ecología Aplicada.

Quito

Enero de 2008

**Universidad San Francisco de Quito
Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales**

HOJA DE APROBACION DE TESIS

**Área de vida, territorio y actividad diurna de la rana venenosa
ecuatoriana (*Ameerega bilingüis*; Dendrobatidae).**

Andrea Coloma Santos

Carlos Valle, Ph.D.
Director de la Tesis

Stella De La Torre, Ph.D.
Decano del Colegio de Ciencias Biológicas y
Ambientales

Quito, enero de 2008

DEDICATORIA

El bosque verde palidece cuando lo envuelve la niebla, a veces causada por el descenso de las nubes. Lo triste es cuando se destruye por la niebla de contaminación, colonización, deforestación, explotación; en resumen, todo lo que conlleva “la civilización”.

Este trabajo quiero dedicarlo al Yasuní, a su gente y al espíritu del bosque, pero sobre todo quiero entregárselo a mi hija Martina, que es mi vida entera y la fuerza para no desfallecer.

AGRADECIMIENTOS

Deseo dar las gracias especialmente a Carlos Valle, Günther Reck y Luis Coloma, quienes de una u otra forma no sólo me brindaron su ayuda y compartieron conmigo sus conocimientos, sino que además me demostraron su confianza.

A mis padres: Alberto Coloma y Violeta Santos, a mis hermanas: Adriana, Alejandra y Sofía, les doy mil gracias por nunca permitirme renunciar.

A mis amigos: Cristina Rivadeneira, Juan Lizarzaburo, Enrique López, Paola Espinosa, Paulina Martínez, Camilo Martínez y a todo el equipo del Ecolap que me han brindado su ayuda directa o indirectamente, también les doy las gracias.

RESUMEN

Ameerega bilingüis (Dendrobatidae) es una especie conspicua. El presente estudio busca esclarecer aspectos ecológicos de la especie, tales como: patrón de actividad, área de vida y territorio y comportamiento. Se establecieron dos cuadrantes dentro del Parque Nacional Yasuní, en la Estación Científica Yasuní (ECY), en donde se realizó captura y recaptura de individuos de la especie. Los datos obtenidos demostraron que la especie no presenta un patrón de actividad por horas del día, ni una mayor abundancia de individuos a causa de factores abióticos físicos incluidos temperatura y humedad relativa, sin embargo, posteriores estudios enfocados en cómo los factores abióticos influyen en actividades específicas de la especie, esclarecerán el tema. El área de vida entre machos y hembras tiene tamaños significativamente diferentes, lo cual puede ser explicado por la característica de territorialidad en los machos. Mientras que los machos con territorios más grandes tienden a tener áreas de vida mayores, lo cual tiene concordancia con el tipo de comportamiento territorial, puesto que machos que pueden mantener territorios (beneficios-costos energía) más grandes también pueden expandir su área de vida. De todas formas, el tamaño del cuerpo (LRC, longitud rostro - cloaca) de los machos no está correlacionado con el tamaño del territorio, que es lo que se ha reportado en otros estudios de territorialidad de otras especies de anuros. Finalmente, se anota características comportamentales de: vocalización y territorialidad, selección sexual, reproducción, cuidado parental, transporte y descarga de renacuajos e interacción interespecífica.

ABSTRACT

Ameerega bilinguis (Dendrobatidae) is a conspicuous specie. This study aims to clarify ecological aspects such as activity pattern, home range and territory and behavior. Two plots were settled down inside the National Park Yasuní, in the Scientific Station Yasuní (ECY), where it was used as a capture and recapture of the specie. Here I demonstrate that the *A. bilinguis* does not present an activity pattern at hours of the day; neither the abundance of individuals are influenced by physical abiotic factors including temperature and relative humidity, even though, posterior studies focused on how the abiotic factors influence in specific activities, will clarify the subject. Home range of males and females differed significantly in size, which spec about the territoriality characteristic in the males. Males with larger territories had larger home ranges, although body size (svl, snout-vent length) of the males did not correlate with territory size. Furthermore, I report qualitative observations on vocalization and territoriality, sexual selection, reproduction, parental care, transport and discharge of tadpoles and interspecific interaction.

TABLA DE CONTENIDO

Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Resumen.....	v
Abstract.....	vi
1. Introducción.....	02
1.1 Aspectos relevantes de la biología y ecología de <i>Ameerega bilingüis</i> ..	03
2. Metodología.....	05
2.1 Área de Estudio.....	05
2.2 Metodología.....	05
3. Resultados.....	07
3.1 Actividad diurna.....	07
3.2 Área de vida y territorio.....	07
3.3 Comportamiento.....	08
3.3.1 Vocalizaciones y territorialidad.....	08
3.3.2 Selección sexual.....	09
3.3.3 Reproducción.....	09
3.3.4 Cuidado parental.....	10
3.3.5 Transporte y descarga de renacuajos.....	10
3.3.6 Interacción interespecífica.....	11
3.3.7 Depredación.....	11
4. Discusión.....	12
5. Conclusiones.....	15
6.1 Actividad diurna.....	15
6.2 Área de vida y territorio.....	15
6.3 Comportamiento.....	15
6. Literatura citada.....	17
7. Anexos.....	19
7.1 Figuras.....	19
7.2 Tablas.....	25

LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

FIGURAS

Figura 1. Vista dorsal de una hembra de *Ameerega bilingüis* con huevos en su vientre. Obsérvese la hinchazón abdominal del animal.....19

Figura 2. Vista ventral de un macho de *Ameerega bilingüis* donde se puede apreciar la zona oscurecida de la garganta; característica fisiológica que diferencia a los machos de las hembras de la especie.19

Figura 3. Vista ventral de un macho de *A. bilingüis*, posición en la cual se debe tomar a las ranas para utilizar el marcaje de individuos por medio de la creación de códigos de identificación con el corte de dedos. Las líneas rojas muestran los dedos que pueden ser cortados en Dendrobatidos, los dedos no marcados poseen una función biológica identificada, por lo cual no fueron tomados en cuenta para la realización de códigos.20

Figura 4. Abundancia promedio (numero de individuos/m²) de *A. bilingüis* en cada uno de los cuadrantes donde se llevó a cabo el estudio (ver métodos).....20

Figura 5. Promedio de la abundancia de individuos en cinco intervalos de horas del día, con sus respectivas desviaciones estándar.....21

Figura 6. Promedio del área de vida, en m², entre machos y hembras de *A. bilingüis*. En esta gráfica se puede visualizar la amplia diferencia existente entre el tamaño del área de vida de las hembras y de los machos.....21

Figura 7. Regresión lineal, en donde se visualiza la correlación existente entre el tamaño del área de vida y el del territorio de los machos de *A. bilingüis*.....22

Figura 8. Regresión lineal entre el tamaño del cuerpo (LRC) de los machos y el área de su territorio, en donde se observa una línea casi horizontal, indicando que

no existe ninguna relación entre el LRC de un macho y el tamaño de su territorio.....22

Figura 9. Macho de *A. bilingüis* cuidando puesta en su hábitat natural.....23

Figura 10. Machos de *A. bilingüis* cargando renacuajos en su dorso.....23

Figura 11. Individuo de *Allobates femoralis* en su hábitat natural, especie simpátrica de *Ameerega bilingüis*.....24

TABLAS

Tabla 1. Promedio (X), desviación estándar (SD) y comparación entre los resultados de los cuadrantes A y B de la temperatura inicial (To), temperatura final (Tf), temperatura máxima (Tmax), temperatura mínima (Tmin), humedad relativa inicial (HRo), humedad relativa final (HRf), humedad relativa máxima (HRmax) y humedad relativa mínima (HRmin).....25

Tabla 2. Resultados de las Regresiones lineales (R^2) entre la abundancia de individuos, con sus respectivo análisis estadístico de significancia ($p < 0,05$) y las características físicas de temperatura inicial (To), temperatura final (Tf), temperatura máxima (Tmax), temperatura mínima (Tmin), humedad relativa inicial (HRo), humedad relativa final (HRf), humedad relativa máxima (HRmax) y humedad relativa mínima (HRmin).....25

1. INTRODUCCIÓN

La familia Dedrobatidae (ranas dardo venenoso o *dart-poison frogs*), a la cual pertenece *Ameerega bilingüis*, presenta comportamientos característicos, es la única familia de ranas (con excepción de algunas de las pequeñas familias

como por ejemplo Rhinodermatidae) en la cual, todos sus miembros presentan cuidado parental y es probable que las características: cuidado parental con huevos terrestres, atención de los huevos y transporte de los renacuajos, es sinapomorfía de la familia (Weygoldt 1987). El estudio de filogenia de dendrobatidos realizado por Grant *et al.* (2006) soporta fuertemente el monofiletismo de la familia. Las sinapomorfías comportamentales que se incluyen son: pérdida del amplexus nupcial reproductivo, ganancia del transporte parental de los renacuajos y origen del temblor del cuarto dedo de las extremidades posteriores. Aunque el comportamiento territorial no es una sinapomorfía de la familia, Pröhl (2005) asegura que en todos los dendrobates que se han estudiado se ha reportado la exhibición de comportamientos territoriales en uno o ambos sexos de las especies.

Los patrones de movimiento de los individuos son componentes fundamentales de la ecología y biología de poblaciones de las especies. El área de vida está considerada como el área donde los individuos desarrollan sus actividades diarias normales y el territorio se define como el área que coincide o incluye el área de vida que se defiende de los intrusos (Duellman y Trub 1994). El comportamiento territorial en dendrobatidos fue reportado por vez primera por Test (1954). En 1972, Crump afirma que existe evidencia en dendrobatidos de mantener territorios por medio de exhibiciones comportamentales y vocalizaciones y de defenderlos por medio de combates físicos. Mientras que Wells, en 1977, afirma que existen muchas ranas de la familia Dendrobatidae que defienden territorios que incluyen sitios de alimentación, vocalizaciones, cobijo y sitios de ovoposición. El comportamiento agresivo relacionado con la territorialidad sitio – específico, está reportado para varios tipos de anfibios. Muchas de estas observaciones están relacionadas con el proceso de cortejo, por lo cual, las vocalizaciones son un importante aspecto de la territorialidad de muchos anuros (Duellman y Trub 1994). Se han identificado dos tipos de comportamiento territorial en dendrobatidos; (1) las hembras o ambos sexos, defienden pequeños territorios no reproductivos que ofrecen acceso al agua, comida y refugio; y (2) los machos defienden grandes territorios reproductivos con vocalizaciones coespecíficas, sugiriendo que son las hembras el recurso limitado (Pröhl 2005).

El estudio de los patrones de actividad, área de vida y territorio y características comportamentales, son un elemento de juicio en el momento de desarrollar programas de conservación que aseguren la supervivencia real de la *Ameerega bilingüis*, especie endémica del Ecuador y con categoría de amenaza dentro de la UICN.

1.1 Aspectos relevantes de la biología y ecología de *Ameerega bilingüis* (Figura 1).

Ecuadorian poison frog (Frank y Ramus 1995), forma parte de la familia Dendrobatidae, orden Anura, clase Amphibia. Amézquita *et al.* (2004) colocó arbitrariamente *Epipedobates bilingüis* en sinónimo con *Dendrobates ingeri*. Sin embargo, ellos no presentaron ninguna evidencia que soportara este cambio taxonómico y en ningún momento discutió las diferencias citadas por Jungfer (1989) para distinguir entre las dos especies. Por tanto, se continúa reconociendo a ambas taxa como especies válidas (Grant *et al.* 2006).

Grant *et al.* (2006) a fin de establecer la filogenia monofilética de la familia Dendrobatidae, realizaron un estudio completo en donde se combinó la nueva y antigua evidencia genotípica y fenotípica para evaluar la hipótesis de diversificación de dendrobatidos. En este estudio se secuenció el ADN para 5 y 6 loci mitocondriales y nucleares respectivamente y se utilizó 174 caracteres fenotípicos de los adultos y la morfología larval, perfiles de alcaloides y comportamiento. Esos datos fueron combinados con secuencias de DNA de publicaciones relevantes y finalmente, se propuso una nueva taxonomía, en donde *Epipedobates bilingüis* cambia de género y pasa a ser *Ameerega bilingüis*. Razón por la cual, en el presente estudio, se utilizará este último para nombrar a la especie.

Todas las localidades donde se ha encontrado *A. bilingüis* están en la Amazonía norte – este del Ecuador en la cuenca del Río Napo (Provincias Orellana y Sucumbíos), a altitudes entre 200 - 700 m.s.n.m. (Zona altitudinal Tropical oriental). Su localidad tipo es: "Ecuador: Napo: 10 Km. N Puerto Francisco de Orellana (= Coca)" (Jungfer 1989).

A. bilingüis es de hábito diurno, se encuentra comúnmente en la hojarasca y claros de bosque, principalmente en el bosque primario de tierra firme o

inundable, aunque también hay registros, en densidades menores, en bosque secundario y plantaciones de banano. Los machos son territoriales. Se han encontrado machos transportando 4-11 renacuajos en su dorso a riachuelos de agua poco corriente o pantanos (Duellman 1978, Jungfer 1989, Walls 1994, Lötters *et al.*, 2007, Coloma 2005-2007).

Los estudios que se han realizado anteriormente en la especie incluyen, datos sobre su comportamiento reproductivo (Crump 1974), datos en morfología (Silverstone 1976), reproducción, historia natural, dieta y descripción del renacuajo (Duellman 1978). En 1989, Jungfer describe formalmente *Ameerega bilingüis*, proporcionando información en ecología, distribución e historia natural de la localidad tipo. Adicionalmente, se han publicado datos y discutido la evolución de su dieta y sus repercusiones en la toxicidad de la familia Dendrobatidae (Caldwell 1996, Darst *et al.* 2005). En el 2006, Darst *et al.* presentan información sobre las señales de advertencia (aposomatismo) en relación a su toxicidad y en el 2006, Darst y Cummings estudiaron patrones de mimetismo, abundancia y toxicidad que proveen una nueva hipótesis sobre mimetismo.

El objetivo de este estudio es establecer el patrón de actividad diaria de *A. bilingües* y su posible relación con factores ambientales, incluyendo la temperatura y humedad, factores a los cuales los anfibios son particularmente sensibles. Caracterizar los territorios y áreas de vida según su tamaño así como la posible influencia del tamaño del individuo en el tamaño del territorio en el caso de los machos.

2. METODOLOGÍA

2.1 Área de Estudio

El estudio se llevó a cabo entre los meses de mayo a junio de 2003 en la Estación Científica Yasuní de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (76° 24' 19" O, 0° 40' 32" S), en el Parque Nacional Yasuní. La Estación está ubicada en la ribera derecha del Río Tiputini cerca de su confluencia con el Río Tivacuno,

al sur-este del cantón Francisco de Orellana (Coca), en las provincias de Orellana y Pastaza. Dentro de la estación existen senderos marcados, dos de los cuales, el Ceiba y el Coca, fueron utilizados para establecer dos cuadrantes de estudio: A) de 35 x 30 m² subdividido en subcuadrantes de 1.25 m² (672 subcuadrantes), a 300 m del sendero Ceiba; y B) de 55 x 25 m² subdividido en subcuadrantes de 1.25 m² (880 subcuadrantes), a 200 m del sendero Coca. Los cuadrantes se establecieron mediante la búsqueda de individuos, en los senderos cercanos a la estación, por medio auditivo y por visualización directa; identificando concentraciones de *A. bilingüis* con base a la mayor cantidad de vocalizaciones y observaciones en un área dada.

2.2 Metodología

Dentro del área de estudio se usó la metodología de captura – recaptura (de cinco días por mes), en donde se muestreó animales capturados y marcados. Luego se emprendió posteriores esfuerzos de recaptura o reobservación. En cada captura – recaptura se tomó datos de temperatura y humedad relativa (cada dos horas), diferenciación sexual (macho o hembra; Figura 2)¹, peso, longitud rostro – cloaca (LRC), sustrato, posición vertical (distancia vertical entre el suelo y el individuo), actividad (quieto, vocalizando, peleando, reproducción o cuidando puesta), hora de captura y ubicación en subcuadrantes. El marcaje se realizó por medio de corte selectivo de dedos constituyendo diferentes códigos para cada individuo de *Ameerega bilingüis* (Figura 3). Para marcar un individuo se debe tomar a la rana de vista ventral y de izquierda a derecha, clasificando las cuatro extremidades en: A) extremidad izquierda superior, B) extremidad derecha superior, C) extremidad izquierda inferior y D) extremidad derecha inferior. Para proceder al corte de los dígitos se debe tomar en cuenta que en Dendrobatidae las dos extremidades superiores poseen cuatro dígitos de los cuales no se pueden cortar el primero y el tercero, en cambio, en las extremidades inferiores poseen cinco dígitos de los cuales no se puede cortar el cuarto. Teniendo en cuenta los dígitos que poseen una función importante dentro de la ecología de las ranas para no ser cortados, se procedió al corte de dígitos según un arreglo de

¹ La diferencia entre macho y hembra se la realizó por medio de si es o no encontrado vocalizando, y por la presencia (macho) o ausencia (hembra) de coloración más oscura en la región gular.

códigos, lo cual permite tener un número extenso de códigos que no se repiten, y por tanto son una identificación certera de cada individuo (e.j. A2B0C0D3). Se recomienda cortar al menos dos dígitos para la formación de los códigos, puesto que de esta manera disminuimos la probabilidad de confusiones por medio de mutilaciones naturales existentes.

El patrón de actividad diaria se estableció mediante el análisis estadístico de la relación entre el número de individuos encontrados a diferentes horas del día para determinar si existe un pico de actividad determinado por horas. Posteriormente, se procedió al análisis de la relación entre el número de individuos encontrados según la temperatura y humedad relativa presente, para determinar si existe un patrón de actividad determinado por características abióticas. El área de vida y territorio se calculó mediante el método estándar internacionalmente aceptado del Minimum Convex Polygons 90%. Posteriormente, estadísticamente se analizó la diferencia en el tamaño del área de vida entre machos y hembras; la correlación entre el tamaño del área de vida y el territorio; y la relación entre la longitud rostro – cloaca de los machos y el tamaño de su territorio.

Finalmente, los datos de comportamiento fueron obtenidos mediante observación directa, diez días cada mes, de individuos seleccionados al azar de *A. bilingüis*, intentando que dichos individuos estén alejados de los cuadrantes establecidos, como estrategia para evitar el sobre estrés de los animales capturados.

3. RESULTADOS

3.1 Actividad diurna

Los cuadrantes A y B, utilizados para el estudio, son de diferente tamaño (1050 y 1375 m² respectivamente) y las medias de abundancia de individuos por m² en cada uno también son diferentes (Figura 4). Por lo cual, fue necesario un análisis estadístico para comprobar si existían diferencias entre los dos

cuadrantes, obteniéndose que la abundancia de individuos no es significativamente diferente entre el cuadrante A y B (Mann-Whitney U test $z_c=1.926$, $p= 0.076$), a pesar de que las medias si lo son.

Gracias al resultado anterior se pudo tratar los datos del cuadrante A y B como un sólo conjunto de datos, lo cual aumenta el tamaño de muestra para poder determinar si existe un pico de actividad en algún intervalo de horas específico en el día (Figura 5). Sin embargo, las medias de abundancia de individuos en los diferentes intervalos de horas no presentaron diferencias significativas (Kruskal-Wallis Test $H= 5,511$, $df= 4$, $p=0,239$) en relación a las horas del día. Por lo cual, no existe un patrón diario de actividad determinado.

Otros factores que pueden estar afectando la actividad diaria de la especie, son las características ambientales de temperatura y humedad relativa, para lo cual se obtuvieron sus medias y se realizaron análisis estadísticos en donde no se observaron diferencias significativas entre las características físicas de temperatura y humedad relativa entre los cuadrante A y B (Tabla 1). Posteriormente, las regresiones lineales entre temperatura y número de individuos por m^2 y humedad relativa con número de individuos por m^2 , determinaron que no existía una correlación entre los factores abióticos de temperatura y humedad relativa y el número de individuos por m^2 que se encontraron (Tabla 2).

3.2 Área de vida y territorio

La comparación de las medias de las áreas de vida entre machos ($4,51 m^2$) y hembras ($32,12 m^2$), presentan diferencias altamente significativas (Mann-Whitney U test $z_c=2,872$, $p= 0.0041$; Figura 6). Lo cual indica que los patrones de movimiento en *A. bilingüis* tienen grandes diferencias de acuerdo al sexo.

La regresión lineal entre el tamaño del área de vida de un macho de la especie muestra una correlación con el tamaño de su territorio (Figura 7). Es decir, machos con territorios más grandes tienden a tener áreas de vida mayores.

No existe ninguna relación entre la longitud rostro –cloaca (LRC) de los macho y el tamaño de su territorio (Figura 8).

3.3 Comportamiento

Se presentan datos de comportamiento de diferentes individuos adultos, en: vocalizaciones y territorialidad, selección sexual, reproducción, cuidado parental, transporte y deposición de renacuajos y relaciones interespecíficas.

3.3.1. Vocalizaciones y territorialidad

Los machos de la especie poseen territorios más o menos delimitados, los cuales defienden celosamente por medio de vocalizaciones y en casos extremos, incluso pueden darse peleas territoriales entre dos machos. Sin embargo, cuando sólo se alimentan, los machos de territorios aledaños no sobrepasan los límites del territorio de otro macho, sólo lo hacen cuando están de tránsito, cargando renacuajos hacia una fuente segura de agua. Por lo general, las grandes competencias de cantos inician un poco antes de una lluvia y/o inmediatamente después (si es que la lluvia es fuerte, sino cantan bajo la llovizna) de la misma. Los machos cantan en distintos sitios de su territorio, rodeando un área, es decir, perchan en las imaginarias fronteras de sus territorios anunciando los límites del mismo al resto de machos de sus alrededores. Se puede encontrar, algunas veces, dos machos cantando uno prácticamente en frente del otro, esto generalmente no dura mucho tiempo, es sólo un anuncio limítrofe, sin embargo, si alguno de los dos quiere ampliar su territorio o competir por parte del territorio de otro macho, el macho retador realiza un canto diferente al normal (cantos cortos de una sola nota y casi consecutivos), acercándose con saltos cortos hacia el territorio del otro macho; posteriormente, el macho retado reacciona lanzándose al cuerpo del otro macho, dándole de hocicazos o abrazándolo en un falso amplexus; la lucha cuerpo a cuerpo termina rápido con uno de los machos desplazado.

Si el anuncio limítrofe no presenta ningún percance, entonces los machos empiezan una extensa competencia de vocalizaciones, al parecer las más exitosas son de machos que realizan cantos largos, de alta intensidad sonora y con intervalos cortos entre canto y canto. Generalmente, este canto es realizado en una especie de montículo, que puede ser de hojarasca, troncos caídos o un conjunto de ambos. Durante los meses de estudio, nunca fueron encontrados

perchando encima de hojas vivas de plantas erectas, aunque se los ha observado vocalizando en una posición vertical de hasta un metro de altura.

3.3.2 Selección sexual

Cuando las condiciones lo permiten (por lo general antes y después de la lluvia) los machos realizan intermitentes secuencias de vocalizaciones; por lo general el canto es un trino que realizan una y otra vez. Los machos compiten entre sí al momento de realizar las vocalizaciones, sus territorios muchas veces se encuentran unos muy cercanos de los otros, esto permite una ardua competencia por atraer al sexo opuesto, no siempre resultando exitosa. La selección sexual realizada por las hembras (las hembras receptivas cargan los huevos en sus vientres) es metódica: primero, eligen al macho por su canto (frecuencia, intensidad y tiempo) y segundo, observan cuidadosamente el territorio antes de ovoposicionar.

3.3.3 Reproducción

Cuando una hembra acude al llamado de un macho y el macho la visualiza, entonces este realiza vocalizaciones largas de intervalos cortos para que ella se acerque cada vez más. Cuando la hembra está ya muy cerca, aproximadamente a unos 50 cm. de él, entonces el macho se coloca de espaldas a ella, canta y empieza a saltar de la siguiente forma: primero infla el abdomen, luego baja la zona pélvica y finalmente salta. La hembra lo sigue, y el macho le va mostrando su territorio, si la hembra se queda parada, entonces el macho se para y realiza vocalizaciones cortas y bajitas (como pequeños lamentos), si aún así no lo sigue, entonces realiza el llamado inicial de cortejo, hasta que lo vuelva a seguir. Posteriormente el macho regresa prácticamente al lugar donde vocalizaba inicialmente, luego el macho se introduce entre la hojarasca y la hembra lo sigue, el macho empieza a realizar las anteriores vocalizaciones cortas y bajitas, si la hembra se lo permite entonces se da el amplexus, sino ella sale de entre la hojarasca y se va en busca de otro macho.

Se ha visualizado a una sola hembra acudir a dos machos diferentes en un sólo día y, sin embargo, no quedarse con ninguno. Si la hembra ha aceptado a un

macho y ha ovoposicionado en su territorio, entonces ella termina su misión y se aleja; mientras que la labor del padre sólo comienza.

3.3.4 Cuidado parental

El macho cuida celosamente sus huevos (Figura 9); los lugares donde se los han encontrado son muy buenos escondites debajo de la hojarasca. El macho pasa casi prácticamente todo el día con su puesta, sale solo a veces para alimentarse, pero no en períodos muy extensos. Los machos sueltan una sustancia transparente, como agua, encima de los huevos, que se presume los lubrica y defiende de parásitos. Cuando un macho posee una puesta, generalmente no realiza vocalización alguna, sin embargo, en una ocasión se visualizó un macho cuidador de puesta vocalizando, pero lo hizo en un territorio abandonado aledaño al suyo, no en el lugar donde se encontraba la puesta.

3.3.5 Transporte y descarga de renacuajos

Luego de que los huevos se han desarrollado en renacuajos, el macho los carga en su dorso (Figura 10) y los transporta a una fuente de agua segura. Los machos pueden recorrer distancias grandes, en comparación a su movimiento habitual. Se dirigen en busca de la fuente de agua con saltos largos y cortos, con pausas y escondiéndose de vez en cuando. No se sabe el tiempo que se demoran desde que cargan los renacuajos hasta que los sueltan. Llegan generalmente a un riachuelo no torrentoso o a una zona pantanosa, jamás se los observó descargando renacuajos en pozas temporales (generalmente brácteas caídas) de agua acumulada o se encontró renacuajos en este tipo de piscinas.

Una vez que ha llegado al sitio donde realizará la descarga de los renacuajos, empieza a recorrer el lugar, salta de tronquito en tronquito, llega hasta un punto y empieza a regresar, en el camino se coloca de espaldas en diferentes lugares y sacudiendo sus dos patas posteriores ayuda a bajar a un renacuajo en cada sitio, estos sitios no están muy alejados el uno del otro, pero tiene suficientes barreras para no conectarse. Este proceso puede durar varias horas.

3.3.6 Interacción interespecífica

Ameerega bilingüis comparte su hábitat con *Allobates femoralis* (Figura 11), sin embargo, nunca se ha visto un altercado entre las dos especies, incluso a veces vocalizan y se alimentan una muy cerca de la otra, sin que esto cause ningún tipo de reacción entre la una y la otra.

3.3.7 Depredación

No se visualizó, en los meses de estudio, ningún predador de *Ameerega bilingüis*, sin embargo se observó una gran araña saltar e intentar comerse a un *Allobates femoralis*, esto no significa que también sean predadores de *Ameerega bilingüis*, pero sí es una posibilidad.

4. DISCUSIÓN

En el presente estudio no se pudo determinar la existencia de un patrón de actividad diurna determinado por las horas del día o factores ambientales. Los factores abióticos físicos, temperatura y humedad relativa, no constituyen, por

tanto, una determinante para la mayor o menor actividad de la especie. Aunque sería interesante revisar las mencionadas características ambientales con actividades específicas de la misma, como por ejemplo: el canto, el cual, según las observaciones realizadas en el campo, estaría completamente determinado por dichos factores abióticos. El tipo de muestreo, por medio de cuadrantes en vez de transectos lineales, también pudo influenciar en los resultados, sin embargo, para determinar si este fue o no un factor determinante se debería realizar el mismo estudio pero con diferente metodología de muestreo.

El área de vida entre machos y hembras fue significativamente diferente, lo cual puede ser explicado por el fenómeno de territorialidad de los machos. Es decir, las hembras presentan un mayor desplazamiento, puesto que son ellas las que deben acudir a los llamados de los machos. Mientras que los machos permanecen la mayor parte del tiempo cerca de sus territorios. Incluso el hecho de no existir un patrón de actividad determinado corrobora la necesidad de tener un área delimitada que permita realizar los display de vocalizaciones en el momento que las condiciones lo permitan.

La relación entre el tamaño del territorio y el área de vida, es un resultado esperado, puesto que animales que logran defender áreas territoriales mayores, tienen una alta probabilidad de poder utilizar áreas mayores para su vida, es decir, machos con territorios más grandes tienden a tener áreas de vida mayores. Lo cual puede ser explicado por el hecho de que existe una selección sexual que está favoreciendo a los machos que potencialmente serían mejores padre, lo cual implica un macho más fuerte (en términos del costo energético elevado que implican las vocalizaciones) y con una calidad de territorio superior a la de otros machos.

El hecho de no existir una relación entre el tamaño del cuerpo y el tamaño del territorio, es una característica no esperada, puesto que para anfibios, el tamaño del área de vida suele estar correlacionada con el tamaño del animal (Duellman y Trueb 1994). En este caso, el tamaño del cuerpo no es un factor determinante en las capacidades de un macho. Incluso las observaciones comportamentales lo confirman, puesto que los machos más exitosos (los encontrados con puestas), no necesariamente pertenecían a los machos con un mayor tamaño de cuerpo (LRC). También se podría explicar estos resultados por

el tamaño del cuerpo de las hembras, que en la especie es mayor al de los machos, puesto que esta característica es necesaria para realizar exitosamente el amplexus, por lo cual, machos muy grandes podrían tener menores posibilidades de obtener huevos.

La mayor parte del estudio se encontró a *Ameerega bilingüis* en tierra firme, en áreas de abundante hojarasca o en claros dentro del bosque. Sin embargo, también fue encontrada en algunas ocasiones cerca de zonas pantanosas o riachuelos, lo cual se explica por constituirse como los sitios donde descargan renacuajos. Estos resultados coinciden con la literatura (Duellman 1978, Jungfer 1989, Walls 1994, Lötters et al., 2007, base de datos QCAZ).

Aunque las hembras de *A. bilingüis* son metódicas para la selección sexual, el hecho de atraer a una hembra con el canto no asegura la ovoposición, el posterior análisis del territorio conforma el factor determinante a la hora de ovoposicionar. No se sabe cuántas veces una hembra se acerca a diferentes machos antes de soltar sus huevos, lo que si es seguro es que inicialmente es atraída por las vocalizaciones y posteriormente los machos pasan de nuevo por una rigurosa inspección antes de que la hembra elija el macho con el cual se reproducirá.

Las preguntas que emergen son: ¿El cortejo puede durar más de un solo día?, ¿Cuáles son los factores influyentes en la post – elección por las vocalizaciones para que una hembra ovoposicione; el territorio, el tamaño del cuerpo, la brillantez de la coloración?, ¿Cuál es el límite de distancia recorrido por una hembra para elegir a un macho?, ¿Cuál es el costo energético de las constantes vocalizaciones de un macho en proceso de cortejo?

Cuándo un macho posee una puesta, generalmente no realiza vocalización alguna, esto puede explicarse como una buena estrategia de protección a la prole, puesto que sin llamados las probabilidades de predación se reducen a meras casualidades.

Durante el estudio no se logró ver el proceso completo del transporte de los renacuajos, desde que se suben al dorso del padre y este los transporta hasta una fuente de agua segura. Por lo cual, no se sabe el tiempo que esta actividad puede necesitar. Tampoco se observó una descarga completa de los renacuajos para saber si el macho permanece sólo en estos sitios mientras deposita todos

sus renacuajos o si se queda adicionalmente más tiempo, sin embargo, por sus características territoriales, se presumiría que ellos se alejan inmediatamente después de concluida su tarea de descarga.

Aunque no se encontró una directa interacción entre *Ameerega bilingüis* y *Allobates femoralis*, sí se evidenció un problema en el espacio acústico, puesto que el canto de estas dos especies suele muchas veces darse simultáneamente, logrando opacar la una a la otra. Sin embargo, al parecer las dos especies simpátricas conviven en completa armonía sin afectarse la una a la otra, aunque esto sólo podrá asegurarse mediante un estudio más detallado de la interacción interespecífica entre las mismas.

5. CONCLUSIONES

5.1 Actividad diurna

Al no existir diferencias significativas globales ni a nivel individual de los cuadrantes, se concluye que la abundancia de individuos (actividad) no está relacionada con las horas del día.

Los factores abióticos físicos, temperatura y humedad relativa, tampoco constituyen una determinante para la mayor o menor actividad de la especie.

5.2 Área de vida y territorio

El área de vida de las hembras es mayor al de los machos, explicado por las características territoriales de estos últimos.

Existe una relación directamente proporcional entre el tamaño del territorio y el área de vida. Es decir, machos que tienen territorios más grandes tienden a tener áreas de vida mayores.

El tamaño del cuerpo (LRC) de un macho no está relacionado con el tamaño de su territorio.

5.3 Comportamiento

Los machos de la especie son sumamente territoriales y poseen al menos tres tipos diferentes de cantos: llamado, cortejo y pelea.

Las hembras realizan una rigurosa selección sexual, antes de ovoposicionar, por medio de dos aspectos principales: calidad y cantidad de vocalizaciones y tipo de territorio; aunque las características físicas del macho también podrían estar influenciando.

Existe cuidado parental en la especie. Los machos resguardan celosamente sus huevos, escondiéndolos entre la hojarasca, lubricándolos y permaneciendo junto a ellos sin emitir vocalizaciones, la mayor parte del tiempo; alejándose poca distancia sólo por pequeños intervalos de tiempo para alimentarse. Posteriormente, cargan los renacuajos y los transportan a distancias, incluso mayores a las que habitualmente recorren, para finalmente descargarlos en zonas con agua poco corriente o pantanosas.

No se encontró ningún tipo de influencia de *Allobates femoralis* en el comportamiento de *Ameerega bilingüis*, aunque puede que haya un solapamiento acústico entre las dos especies.

Durante el estudio, no se observó ningún predador de la especie, aunque si hay evidencia de desaparición de individuos de un mes a otro.

6. LITERATURA CITADA

AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation. [web application]. 2007. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Available: <http://amphibiaweb.org/>. [Consulta: Diciembre 07, 2007].

Caldwell, J.P. 1996. The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frogs (family Dendrobatidae). *Journal of Zoology*. 240(1):75-101.

Coloma, L. A (ed). 2005–2007. Anfibios de Ecuador. [en línea]. Ver. 2.0 (29 Octubre 2005). Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador. <<http://www.puce.edu.ec/zoologia/vertebrados/amphibiawebec/anfibiosecuador/index.html>>[Consulta: Diciembre 07, 2007].

Crump, M. 1972. Territoriality and mating behavior in *Dendrobates granuliferos* (Anura: Dendrobatidae). *Herpetológica*. Vol. 28, pp 195 – 198

Darst, C. R., y Cummings, M. E. 2006. Predator learning favors mimicry of a less-toxic model in poison frogs. *Nature* 440: 208-211.

Darst, C. R., Cummings, M. E. y Cannatella, D. C. 2006. A mechanism for diversity in warning signals: Conspicuousness versus toxicity in poison frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103(15):5852-5857.

Darst, C. T., Menéndez-Guerrero, P. A., Coloma, L. A., y Cannatella, D. C. 2005. Evolution of dietary specialization and chemical defense in poison frogs (Dendrobatidae): A comparative analysis. *The American Naturalist* 165 (1):56–69.

Duellman, W., E. y Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. McGraw – Hill Publishing Company, USA.

Frank, N. y Ramus, E. 1995. *Complete guide to scientific and common names of reptiles and amphibians of the world*. N. G. Publishing Company. 377pp.

Frost, Darrel R. 2007. *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 5.1 (10 October, 2007). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA. [Consulta: Diciembre 07, 2007]

Grant, T., Frost, D. R., Caldwell, J. P., Gagliardo, R., Haddad, C. F. B., Kok, P. J. R., Means, D. B., Noonan, B. P., Schargel, W. E. y Wheeler, W.C. 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia:

Athesphatanura: Dendrobatidae). Bulletin of the American Museum of Natural History 299: 262pp.

IUCN, Conservation International, y NatureServe. 2004. Global Amphibian Assessment. <www.globalamphibians.org>. [Consulta: Diciembre 07, 2007].

Jungfer, K., H., 1989. Pfeilgiftfrosche der Gattung Epipedobates mit rot granuliertem Rücken aus dem Oriente von Ecuador und Perú. Salamandra 25(2): 81 - 98.

Lötters, S., Jungfer, K-H., Hekel, F. W. y Schmidt, W. 2007. Poison frogs. Biology, species & captive husbandry. Edition Chimaira, Frankfurt am Main, Germany. 668pp.

Pröhl, H. 2005. Territorial Behavior in Dendrobatid Frogs. Journal of Herpetology. Vol. 39, Nº 3, pp. 354-365.

Walls, J. G. 1994. Jewels of the Rainforest – Poison Frogs of the Family Dendrobatidae. J.F.H. Publications, Neptune City, NJ.

Weygoldt, P. 1987. Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). Sonderdruck aus Z. f. zool. Systematik u. Evolutionforschung Band 25, Heft 1: 51 – 57

Withfield, S. M., Bell, K. E., Philippi, T., Sasa, M., Bolaños, F., Chaves, G., Savage, J. M. y Donnelly, M. A. 2007. Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. Proceedings of the National Academy of Sciences. En línea. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0611256104.

7. ANEXOS

7.1 Figuras



Figura 1. Vista dorsal de una hembra de *Ameerega bilingüis* con huevos en su vientre. Obsérvese la hinchazón abdominal del animal.



Zona de la garganta oscurecida

Figura 2. Vista ventral de un macho de *Ameerega bilingüis* donde se puede apreciar la zona oscurecida de la garganta; característica fisiológica que diferencia a los machos de las hembras de la especie.



Figura 3. Vista ventral de un macho de *A. bilingüis*, posición en la cual se debe tomar a las ranas para utilizar el marcaje de individuos por medio de la creación de códigos de identificación con el corte de dedos. Las líneas rojas muestran los dedos que pueden ser cortados en Dendrobatidos, los dedos no marcados poseen una función biológica identificada, por lo cual no fueron tomados en cuenta para la realización de códigos.

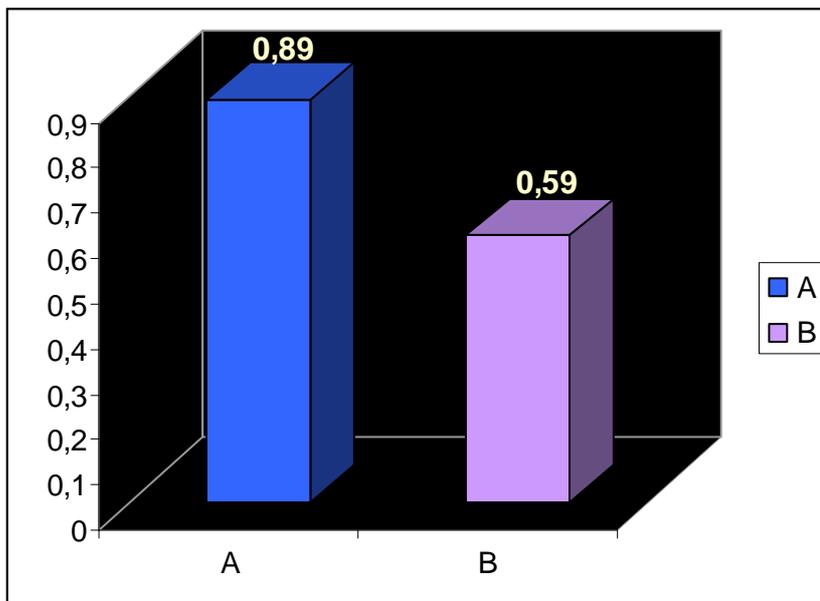


Figura 4. Abundancia promedio (numero de individuos/m²) de *A. bilingüis* en cada uno de los cuadrantes donde se llevó a cabo el estudio (ver métodos).

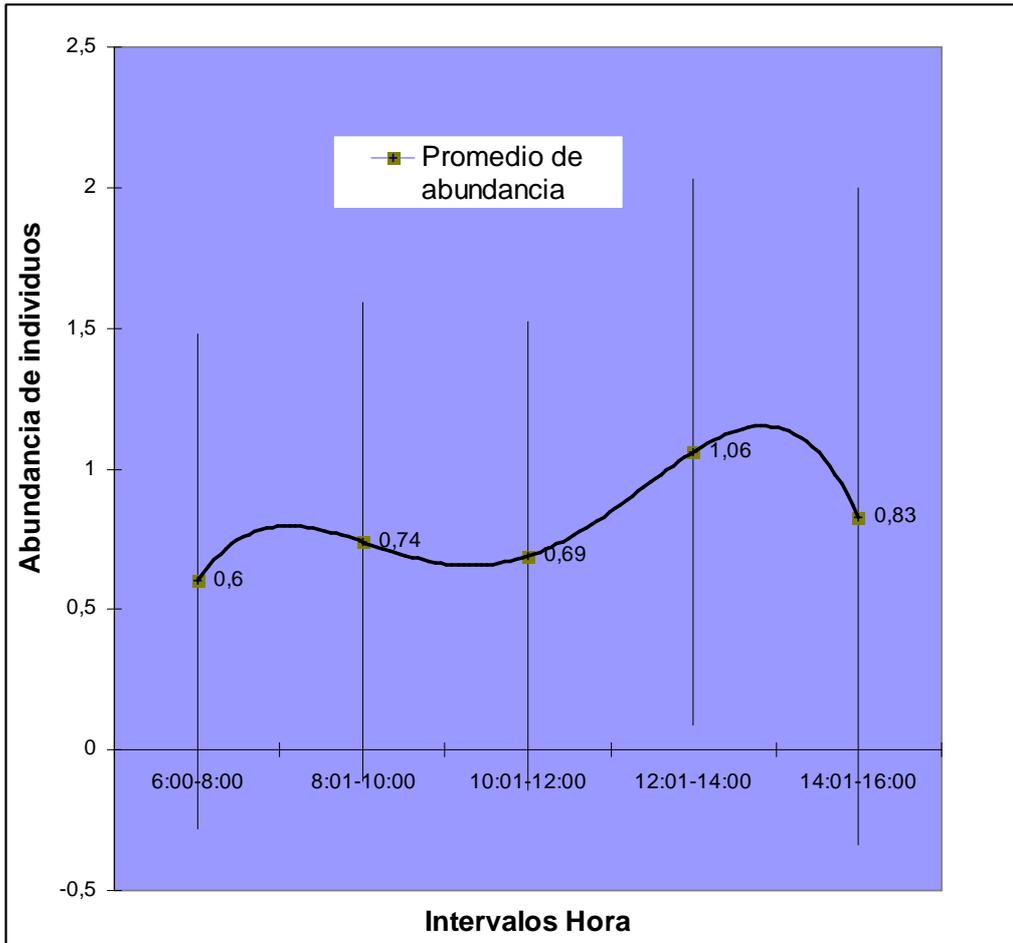


Figura 5. Promedio de la abundancia de individuos en cinco intervalos de horas del día, con sus respectivas desviaciones estándar.

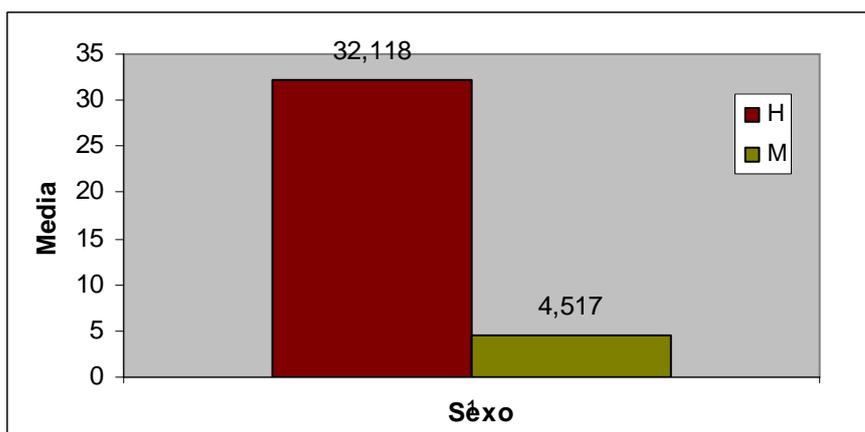


Figura 6. Promedio del área de vida, en m^2 , entre machos y hembras de *A. bilinguis*. En esta gráfica se puede visualizar la amplia diferencia existente entre el tamaño del área de vida de las hembras y de los machos.

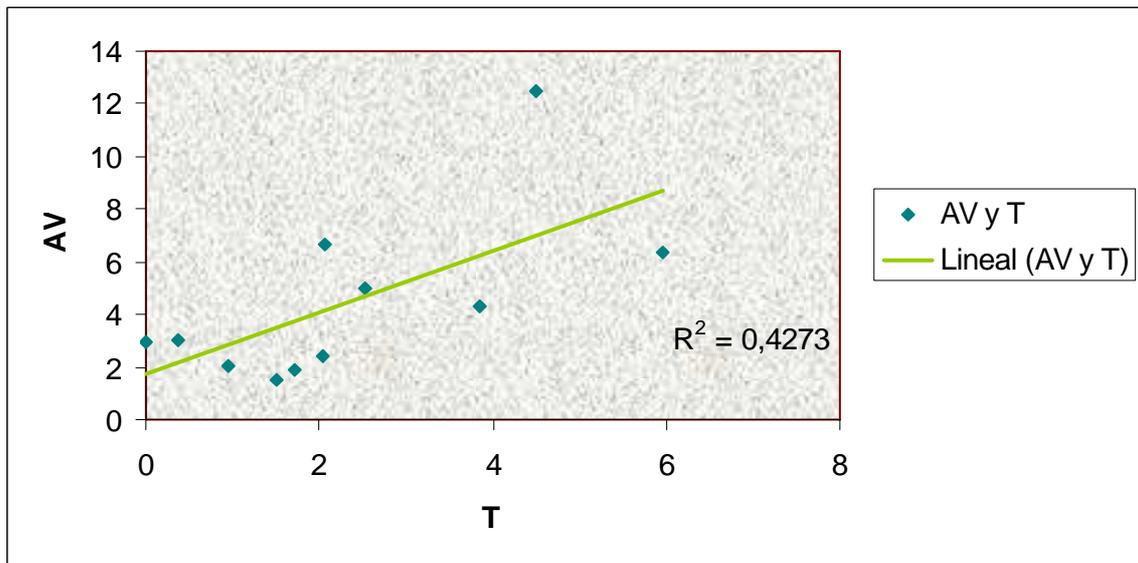


Figura 7. Regresión lineal, en donde se visualiza la correlación existente entre el tamaño del área de vida y el del territorio de los machos de *A. bilingüis*.

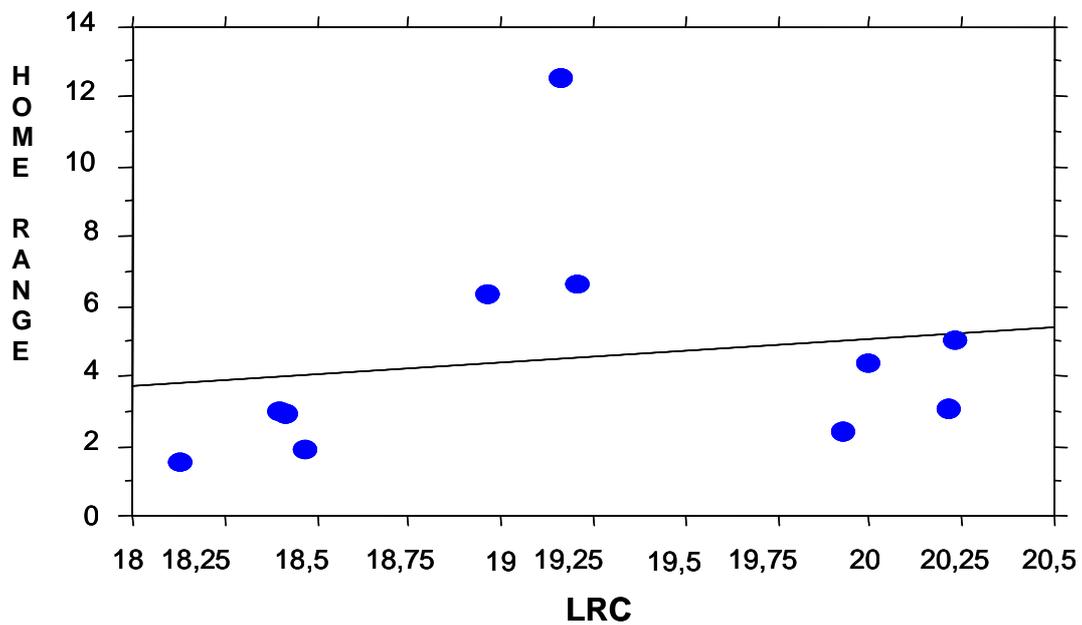


Figura 8. Regresión lineal entre el tamaño del cuerpo (LRC) de los machos y el área de su territorio, en donde se observa una línea casi horizontal, indicando que no existe ninguna relación entre el LRC de un macho y el tamaño de su territorio.



Figura 9. Macho de *A. bilingüis* cuidando puesta en su hábitat natural.



Figura 10. Machos de *A. bilingüis* cargando renacuajos en su dorso.



Figura 11. Individuo de *Allobates femoralis* en su hábitat natural, especie simpátrica de *Ameerega bilingüis*.

10.2 Tablas

Tabla 1. Promedio (X), desviación estándar (SD) y comparación entre los resultados de los cuadrantes A y B de la temperatura inicial (To), temperatura final (Tf), temperatura máxima (Tmax), temperatura mínima (Tmin), humedad relativa inicial (HRo), humedad relativa final (HRf), humedad relativa máxima (HRmax) y humedad relativa mínima (HRmin).

Características ambientales	Cuadrante				T- test	
	A		B		Ts	p
	X	SD	X	SD		
To	24,04	1,73	24,43	1,32	1,59	0,11
Tf	24,44	1,63	24,8	1,3	1,52	0,13
Tmax	26,91	1,923	26,55	1,169	0,61	0,54
Tmin	21,62	1,02	22,59	0,58	3,16	0,004
HRo	74,44	21	79,51	9,67	1,91	0,058
HRf	76,05	21,7	80,25	9,67	1,53	0,13
HRmax	81,8	19,171	88,24	9,29	1,16	0,26
HRmin	64,74	24,79	71,57	10,98	0,96	0,34

Tabla 2. Resultados de las Regresiones lineales (R^2) entre la abundancia de individuos, con sus respectivo análisis estadístico de significancia ($p < 0,05$) y las características físicas de temperatura inicial (To), temperatura final (Tf), temperatura máxima (Tmax), temperatura mínima (Tmin), humedad relativa inicial (HRo), humedad relativa final (HRf), humedad relativa máxima (HRmax) y humedad relativa mínima (HRmin).

	R^2	p
To	0,003	0,1471
Tf	0,003	0,1689
Tmax	0,01	0,4249
Tmin	0,004	0,8526
HRo	0,006	0,1798
HRf	0,006	0,1597
HRmax	0,008	0,8034
HRmin	0,003	0,4065