

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

**Contextos de la comunicación visual en la rana arbórea
Dendropsophus carnifex (Anura: Hylidae)**

Amaru Rubio Rico

Biología

Trabajo de fin de carrera presentado como requisito
para la obtención del título de
Biólogo

Quito, 27 de mayo de 2022

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

**HOJA DE CALIFICACIÓN
DE TRABAJO DE FIN DE CARRERA**

**Contextos de la comunicación visual en la rana arbórea *Dendropsophus
carnifex* (Anura: Hylidae)**

Amaru Rubio Rico

Nombre del profesor, Título académico

Diego F. Cisneros-Heredia, PhD.

Quito, 27 de mayo de 2022

© DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído todas las Políticas y Manuales de la Universidad San Francisco de Quito USFQ, incluyendo la Política de Propiedad Intelectual USFQ, y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo quedan sujetos a lo dispuesto en esas Políticas.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en la Ley Orgánica de Educación Superior del Ecuador.

Nombres y apellidos: Amaru Rubio Rico

Código: 00209340

Pasaporte: PAM732997

Lugar y fecha: Quito, 27 de mayo de 2022

ACLARACIÓN PARA PUBLICACIÓN

Nota: El presente trabajo, en su totalidad o cualquiera de sus partes, no debe ser considerado como una publicación, incluso a pesar de estar disponible sin restricciones a través de un repositorio institucional. Esta declaración se alinea con las prácticas y recomendaciones presentadas por el Committee on Publication Ethics COPE descritas por Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing, disponible en <http://bit.ly/COPETHeses>.

UNPUBLISHED DOCUMENT

Note: The following capstone project is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this project – in whole or in part – should not be considered a publication. This statement follows the recommendations presented by the Committee on Publication Ethics COPE described by Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing available on <http://bit.ly/COPETHeses>.

AGRADECIMIENTOS

A Diego Cisneros por su apoyo, paciencia y guía a lo largo del proyecto. A Emilia Peñaherrera por su ayuda y consejos durante la revisión de datos y generación de resultados. A Carlos Valle y Mateo Davila por sus consejos y ayuda en la parte estadística del estudio. A mis amigos y familia por el apoyo moral y emocional durante la tesis. A la comunidad Achik Yaku por poner a mi disponibilidad su espacio. A la familia Agea-Castañeda por acompañarme durante mi etapa universitaria y permitir mi crecimiento en su casa. A mi hermano por la ayuda y el apoyo a lo largo de la carrera. A mis padres por brindarme la oportunidad de estudiar en Ecuador y apoyarme en todo momento a pesar de la distancia.

RESUMEN

Los anfibios cuentan con un gran repertorio de señales acústicas y visuales que depende del entorno en que se encuentran y el mensaje a enviar. No obstante, se conoce poco acerca de los contextos en que estos despliegues tienen lugar, en especial en anuros presentes en aguas estancadas. El presente estudio busca determinar en qué contextos tienen lugar las señales visuales realizadas por la rana arbórea *Dendropsophus carnifex*. Para ello, durante 37 días entre los meses de febrero y abril, se realizaron grabaciones y observaciones de 169 individuos pertenecientes a una población presente en el valle de Intag, situado en la provincia de Imbabura, Ecuador. Tras 186 horas de estudio, se reportaron 14 señales visuales, 8 de las cuales fueron nuevas señales visuales para la especie y una de ellas no había sido reportada en anuros. Se determinó que los despliegues visuales no son exclusivos de machos a pesar de que algunos despliegues podrían limitarse únicamente a estos. Los resultados sugieren que las señales visuales y acústicas podrían estar relacionadas con el cortejo y la lucha por el territorio, siendo utilizadas especialmente a modo de advertencia. Por otra parte, se observó que el sistema de comunicación de la especie es más complejo de lo que se pensaba, puesto que se basa en el uso combinado de señales visuales y señales acústicas.

Palabras clave: Cortejo, territorialidad, anfibios, displays visuales, comunicación visual, comunicación auditiva, contextos, interacciones.

ABSTRACT

Amphibians have a large repertoire of acoustic and visual signals that depends on the environment they are in and the message to be sent. However, little is known about the contexts in which these displays take place, especially in anurans that live in stagnant waters. The present study seeks to determine in which contexts the visual signals made by the tree frog *Dendropsophus carnifex* take place. For this, during 37 days between the months of February and April, recordings and observations of 169 individuals belonging to a population present in the Intag valley, located in the province of Imbabura, Ecuador, were made. After 186 hours of study, 14 visual signals were reported, 8 of which were new visual displays for the species and one of them had not been reported in anurans. It was determined that visual displays are not exclusive to males although some displays may be limited to males only. The results suggest that visual and acoustic signals could be related to courtship and the fight for territory, being used especially as a warning. On the other hand, it was observed that the communication system of the species is more complex than previously thought, since it is based on the combination of visual and acoustic signals.

Key words: Courtship, territoriality, amphibians, visual displays, visual communication, auditive communication, contexts, interactions.

TABLA DE CONTENIDO

Índice de tablas	9
Índice de figuras	9
Introducción.....	11
Justificación y Objetivos	14
Materiales y métodos.....	15
Área de estudio	15
Métodos	16
Resultados.....	18
Discusión	21
Conclusiones.....	24
Referencias bibliográficas	26
Anexo A: Tablas.....	30
Anexo B: Figuras.....	32

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.- Etograma de los despliegues visuales realizados por <i>Dendropsophus carnifex</i>	30
---	----

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.- Promedio del número de veces por individuo de <i>D. carnifex</i> que se realizó cada una de las señales visuales observadas: acercamiento, alejamiento, bandoleo patas posteriores, elevación cuerpo, elevación patas posteriores, exposición saco, extensión dados anteriores, extensión dados posteriores, giro, ondeo pata anterior, postura erguida, resituar pata anterior, vibración dedos anteriores, vibración dedos posteriores	32
Figura 2.- Número de señales visuales realizadas por interacción. Las barras verticales reflejan la media, la parte inferior de la caja el primer cuartil y la parte superior de la caja representa el tercer cuartil. Los puntos representan valores atípicos	33
Figura 3.- Señales visuales realizadas según la distancia entre individuos. Las barras verticales reflejan la media, la parte inferior de la caja el primer cuartil y la parte superior de la caja representa el tercer cuartil. Los puntos representan valores atípicos	34
Figura 4.- Número de cantos realizados por interacción. Las barras horizontales reflejan la media, la parte inferior de la caja el primer cuartil y la parte superior de la caja representa el tercer cuartil. Los puntos representan valores atípicos	35
Figura 5.- Número de señales visuales por individuo realizadas según la hora del día. Se muestran las tres señales visuales con más despliegues realizados a lo largo del estudio. Las barras horizontales reflejan la media, la parte inferior de la caja el primer cuartil y la parte superior de la caja representa el tercer cuartil. Los puntos representan valores atípicos	36
Figura 6.- Número de cantos por macho realizados según la hora del día. Las barras horizontales reflejan la media, la parte inferior de la caja el primer cuartil y la parte superior de la caja representa el tercer cuartil. Los puntos representan valores atípicos	37
Figura 7.- Número de señales visuales realizadas en interacciones macho-hembra	38
Figura 8.- Porcentajes de las señales visuales realizadas en interacciones macho-hembra. El porcentaje de cada señal resulta del número de despliegues de cada señal entre el total de señales visuales realizadas, teniendo en cuenta que dichos números corresponden tan solo al tipo de interacciones mencionado anteriormente	39
Figura 9.- Número de repeticiones realizadas por individuo en interacciones macho-macho. Las frecuencias se separaron de acuerdo con el estatus de cada macho al inicio de la interacción. Se muestran todas las señales visuales realizadas por la especie. Las barras horizontales reflejan la media, la parte inferior de la caja el primer cuartil y la parte superior de la caja representa el tercer cuartil. Los puntos representan valores atípicos.....	40
Figura 10.- Número de repeticiones realizadas por individuo en interacciones macho-macho. Las frecuencias se separaron de acuerdo con el estatus de cada macho al final de la interacción. Se muestran todas las señales visuales realizadas por la especie. Las barras horizontales reflejan la media, la parte inferior de la caja el primer cuartil y la parte superior de la caja representa el tercer cuartil. Los puntos representan valores atípicos.....	41

- Figura 11.-** Secuencia de la señal visual nombrada como resituar pata anterior. Se puede observar cómo se eleva la pata anterior hasta la mitad del cuerpo y, posteriormente, es colocada nuevamente sobre el sustrato 42
- Figura 12.-** Imagen de la señal visual nombrada como postura erguida. Se puede observar cómo están extendidas las patas anteriores de forma que la parte anterior del cuerpo está elevada 43
- Figura 13.-** Imagen de las señales visuales nombradas como extensión dedos anteriores y extensión dedos posteriores. Se puede observar cómo están extendidos los dedos de la pata anterior mostrando la zona interdigital de esta y los dedos de la pata posterior mostrando la membrana interdigital 44

INTRODUCCIÓN

La comunicación depende de la eficiencia en que se propaga la información. Para que este intercambio de información sea eficiente, las señales que transportan esta deben ser detectados, transmitidos y recibidos fácilmente. Las señales deben evolucionar para minimizar el efecto del ruido de fondo, y la selección puede favorecer varios canales o señales visuales sobre las auditivas con tal de que se transmita la información adecuadamente. Por otro lado, para evitar atraer la atención de los depredadores, las señales de alerta suelen ser sencillas y de menor duración (Preininger et al., 2009; Searcy & Nowicki, 2005).

En animales se ha observado que la comunicación puede darse mediante distintos canales y posee patrones relacionados con el tipo de señal o los obstáculos que dificultan su emisión y recepción, como puede ser el caso del ruido ambiental (Bro-Jørgensen, 2010; de Sá et al., 2016; Haddad & Giaretta, 1999; Hartmann et al., 2005; Hödl & Amézquita, 2001; Lindquist & Hetherington, 1996; Ord & Stamps, 2008; Preininger et al., 2009; Searcy & Nowicki, 2005; Seyfarth et al., 2010; Starnberger et al., 2014). Algunos de los canales de comunicación son las señales acústicas, que permiten la comunicación a la distancia y en condiciones de poca luz, las señales químicas u olfativas, que dependen de las características del entorno, y las señales visuales, las cuales permiten la comunicación a corta y media distancia.

En el caso de los anfibios, estos se comunican utilizando principalmente señales acústicas, las cuales juegan un papel crucial como mecanismos para el reconocimiento de especies y componentes esenciales de los relatos de caracterización de especies, así como defensa ante otros machos (De la Riva et al., 1997; de Oliveira, 2017; de Sá et al., 2016; Wells & Schwartz, 2006). Por ejemplo, varios anuros que se reproducen junto a los arroyos se caracterizan por llamadas desproporcionadamente agudas o débiles, que son útiles para la comunicación a distancias muy cortas, o por carecer de señales auditivas y haber desarrollado modalidades de

comunicación alternativas o complementarias, como despliegues visuales (Hödl & Amézquita, 2001; Vargas-Salinas & Amézquita, 2014).

En cuanto a las coloraciones que presentan los anuros, se ha visto que estas pueden desempeñar un papel importante en las interacciones presa-predador (como el camuflaje o el aposematismo), la comunicación intraespecífica (como en la competencia intrasexual, las preferencias de pareja, el apareamiento selectivo o el reconocimiento rápido del otro sexo) o la selección del hábitat y el uso del espacio (Augusto-Alves et al., 2018; Rehberg-Besler, 2015; Rojas, 2017). De hecho, se ha visto que en ciertos casos los patrones de color, que en ocasiones solo aparecen durante la comunicación, pueden proporcionar información sobre las habilidades de lucha o el estatus social de un individuo durante los encuentros agonísticos (Amézquita & Hödl, 2004; Hödl & Amézquita, 2001; Preininger et al., 2009; Starnberger et al., 2014). Aunque esto se ha demostrado para los machos de algunas especies, también se ha visto que los colores pueden desempeñar un papel en la resolución de conflictos también entre las hembras (Lindquist & Hetherington, 1996; Rojas, 2017). Un estudio realizado por Osorio & Vorobyev (2008), menciona que la variabilidad de color en estructuras específicas envía mayores estímulos a los organismos receptores debido a las diferentes longitudes de onda emanadas por los reflejos de estas superficies, lo cual podría explicar el motivo por el que los colores más llamativos de *D. carnifex* se encuentran en superficies ocultas. Además, también se ha comprobado que algunas especies pueden percibir visualmente las diferencias del patrón de color y transmitir o recibir señales visuales en condiciones de poca luz (Robertson & Greene, 2017).

En cuanto a las señales visuales, se ha visto que estas están relacionadas con la defensa del territorio y la elección de pareja, además de contribuir a la escalada de comportamientos agresivos en algunos casos (Amézquita & Hödl, 2004; Borges-Nojosa et al., 2016; de Sá et al.,

2016; Giasson & Haddad, 2006; Hartmann et al., 2005; Starnberger et al., 2014). Por ejemplo, Forti & Castanho (2012) sugieren que los machos pueden tener problemas a la hora de reconocer a las hembras, haciendo que las señales visuales y táctiles sean mecanismos importantes cuando se trata de identificar a los competidores o las hembras disponibles para la reproducción. También sugieren que, una vez que una hembra no está disponible para la reproducción, es considerada una competidora en el territorio de los machos, por lo tanto, el bandoleo de los pies empleado por las hembras tiene sentido en la comunicación entre sexos durante el cortejo. Por otra parte, existen casos como el reportado por Moroti et al. (2017), en el que, con el aumento de la cantidad de luz, el número de despliegues visuales disminuyó, aunque se desconoce si esta relación se da también con la luz natural o fue causa del uso de luz blanca intensa.

Además, se ha visto que algunos anuros poseen un modo de comunicación múltiple, el cual consiste en el uso de distintas modalidades sensoriales para transmitir la mayor cantidad de información posible y acoplarse al medio, lo cual ocurre tras una selección de las distintas señales y permite reducir el efecto del ruido del entorno (Grafe & Wanger, 2007; Hartmann et al., 2005; Laird et al., 2016; Ryan, 1991; Starnberger et al., 2018). Por ejemplo, según un estudio realizado por Ord & Stamps (2008), existen varias especies que realizan señales de alerta antes de determinados comportamientos y vocalizaciones, lo que asegura una mayor probabilidad de recepción del mensaje enviado.

Dendropsophus carnifex es una rana arborícola nocturna de hasta 28 mm de tamaño corporal en machos, endémica de los bosques montañosos del noroeste de Ecuador. Es una rana que se reproduce en cuerpos de agua dulce tales como charcos y pantanos, en los que los machos se encuentran cantando parcialmente sumergidos en el agua o desde la vegetación baja, y las hembras depositan sus huevos en la superficie del agua. La llamada de *Dendropsophus carnifex*

consta de una nota larga seguida de tres notas cortas (De la Riva et al., 1997). Por otra parte, Oliva (2014) observó que cualquiera de los dos tipos de notas es suficiente y necesario para el reconocimiento de pareja, y que las hembras demuestran una fuerte preferencia por las llamadas con una mayor salida acústica. Los machos se pueden discernir fácilmente al presentar una coloración amarilla dorada y tener la garganta de este mismo color, mientras que las hembras tienen un dorso marrón que les permite mezclarse bien con sus microhábitats. Ambos sexos poseen colores llamativos en las superficies ocultas, con áreas inguinales y membranas interdigitales y axilares de color naranja brillante (Duellman, 1969; Yáñez-Muñoz et al., 2009).

JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

Hay evidencia de que, tanto *D. carnifex* como *D. parviceps* y *D. kamagarini*, dos especies del grupo *D. parviceps* las cuales pertenecen al mismo género que la especie de estudio y presentan patrones de manchas en el dorso, coloración tomate y superficies ocultas anaranjadas en las membranas inguinales y axilares, utilizan despliegues visuales como método de comunicación, posiblemente en encuentros agonísticos para defender su territorio (Amézquita & Hödl, 2004; Orrico et al., 2021; Peñaherrera-Romero, 2015). Además, en el caso de *D. kamagarini* se ha visto que la convergencia del uso de señales visuales podría deberse a factores moleculares relacionados con el sistema hormonal androgénico (Anderson et al., 2021). *Dendropsophus carnifex* es una especie que se limita a pantanos, pastizales, charcos y otros cuerpos de agua estancada, por lo que este estudio contribuiría a conocer los contextos en que tienen lugar las señales visuales realizadas por especies que no viven en cuerpos de agua en movimiento, tales como arroyos. Por otra parte, es un modelo de estudio comportamental ideal, puesto que es una especie tolerante a los humanos, abundante y plástica (Duellman, 1969; Yáñez-Muñoz et al., 2009). Conocer los mensajes emitidos con las señales y la forma en que se comunican

permitiría conocer su sistema comunicativo y social (Hödl & Amézquita, 2001; Preininger et al., 2009). Por otra parte, permitiría comprobar si algunas señales visuales podrían tan solo tratarse de desplazamientos o respuestas involuntarias, y no de movimientos relacionados directamente con la comunicación en contextos agonistas, tal como indican estudios como el de Furtado et al. (2017).

El presente estudio busca obtener información acerca de los contextos en que tienen lugar las señales visuales de una población de *Dendropsophus carnifex* presente del valle de Intag. Así mismo, busca determinar cuál es la respuesta de machos y hembras a la intrusión de otros ejemplares y de qué sirven las señales de comunicación visuales frente a estas situaciones. Adicionalmente, podría establecer si las señales visuales presentadas por la especie son un mecanismo relacionado únicamente con la defensa del territorio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Dentro de una propiedad privada situada en la comunidad de El Rosario, en la parroquia 6 de Julio de Cuellaje, se buscaron poblaciones de *Dendropsophus carnifex*. Para esto, se realizaron 5 caminatas nocturnas en la zona baja de la propiedad, encontrándose solamente una población con unos 15-20 individuos observados cada noche. La población se encontró en una zona lodosa en la que el agua se acumula ($0^{\circ} 27' 3.2''$ N, $78^{\circ} 31' 27.372''$ O), la cual se encuentra a una altitud de 2086 metros sobre el nivel del mar.

La comunidad de El Rosario se encuentra situada a 13 kilómetros del núcleo de la parroquia, la cual se encuentra en el valle de Intag y está conformada principalmente por bosque húmedo montano. Específicamente, la zona en la que se localizó la población de *D. carnifex* se encuentra en el exterior de un bosque secundario por el que pasa un riachuelo, y en la que se

encuentra principalmente chilca (*Baccharis latifolia*) de máximo 4.53m de altura. La zona consta de partes encharcadas y partes lodosas con gramíneas que forman una cubierta verde de unos pocos centímetros de altura.

Las condiciones climáticas en la parroquia son de una humedad relativa media superior al 85%, temperaturas de 10-20°C y una precipitación promedio de 1500-3000 mm/año (Cevallos-Suárez, 2015).

Métodos

Desde el 14 de febrero hasta el 6 de abril de 2022, se realizó un esfuerzo de 186 horas-persona repartidos en 37 días de estudio entre las 20h00 y 01h00. Con la finalidad de encontrar a los ejemplares de *D. carnifex*, se caminó lentamente por la zona de estudio y sus cercanías, buscando de arriba hacia abajo (altura máxima 1.65 m y mínima nivel del suelo). Con el objetivo de observar interacciones entre individuos, ocasionalmente se desplazaron ejemplares, inicialmente lejanos, de su localidad a una cercana a otra rana.

Tras encontrar un individuo, utilizando una cámara Canon EOS 7D Mark II y un teleobjetivo Canon EF 100-400mm f/4.5-5.6L IS II USM, se grabó a cada ejemplar encontrado. A excepción de las ocasiones en que se podía grabar varios individuos a la vez, se grabó a un solo individuo y se rotó con grabaciones al resto de individuos presentes en la zona sin un tiempo específico de grabación. Mientras se grababa a un ejemplar, se anotaba y/o relatava lo que se podía ver a simple vista del resto de ranas alrededor de la grabada.

De cada rana que realizó una señal, se indicó si esta se encontraba ya presente en el lugar o fue un ejemplar desplazado, el sexo de la rana que realizó la señal y de la rana con la que interactuó, el tipo de percha sobre la que estaba posada (lodo, agua, hoja o rama), el sustrato sobre el que estaba su percha (lodo o agua) y la distancia a la rana más cercana. Se marcó el lugar en el que

se encontraba cada individuo y, al día siguiente, siguiendo lo indicado por Amézquita & Hödl (2004), se midió la altura del sustrato al lugar en que realizó la señal, la altura de la percha respecto al promedio de la vegetación cercana, el grosor de la percha (en caso de que esta fuese una rama) o el área foliar (en caso de que estuviera sobre una hoja), la distancia de la rana a la altura máxima de la planta sobre la que estaba posada, la distancia hasta el borde de la zona de estudio y la densidad de la vegetación. Por otra parte, se midió la precipitación diaria en la vivienda de la propiedad, situada a 190 metros de la zona de estudio. Con la finalidad de determinar si había una relación entre el patrón de actividad y la cantidad de luz natural disponible, se registraron la cantidad de nubosidad (clasificada en despejado, parcialmente nublado, nublado o lluvioso) y la luna (clasificada en creciente, cuarto creciente, llena, decreciente, cuarto menguante o nueva) presentes en cada día de muestreo.

Tras la toma de datos, se revisaron las grabaciones en el Reproductor de Windows Media a una velocidad de 0.125x, con la finalidad de determinar las señales realizadas por cada rana a lo largo de estas. Este procedimiento se realizó siguiendo los etogramas establecidos por Hartmann et al. (2005) y Peñaherrera-Romero & Cisneros-Heredía (2022).

Para los gráficos se utilizó RStudio y Excel, mientras que para los estadísticos se utilizó Excel. Para comprobar la homocedasticidad se utilizó la prueba de Barlett, mientras que, para comparar las señales visuales observadas por los individuos presentes en el lugar, las señales visuales y los cantos realizados a distintas horas, se utilizó un ANOVA de Welch. Por otra parte, se realizaron pruebas de los rangos con signo de Wilcoxon para comparar las señales visuales realizadas por machos y hembras, invasores (individuos que se acercan a otro ejemplar invadiendo su territorio) y residentes (individuos que son invadidos) y ganadores (individuos que permanecieron en el lugar tras la interacción) y perdedores (individuos que se desplazaron fuera del campo de visión tras la interacción).

RESULTADOS

En el transcurso de los 37 días de estudio se observaron 169 individuos de los cuales 35 realizaron señales visuales. De los individuos que realizaron despliegues visuales, 5 machos realizaron señales estando solos, lo cual podría indicar que interactuaban con un individuo que no se logró ver, realizaban señales por si les veía otro individuo en algún momento o las señales eran simples movimientos que no estarían relacionados a la comunicación. Adicionalmente, se observaron 23 interacciones entre individuos, de las cuales 20 fueron interacciones entre individuos presentes y 3 fueron producto de experimentos de intrusión, de las cuales una de ellas se limitó tan solo al alejamiento por parte del individuo desplazado. El bajo número de interacciones producto de experimentos de intrusión se debió al alejamiento por parte del individuo desplazado antes de grabarlo. Estos alejamientos podrían deberse a la perturbación ocasionada al desplazar al individuo o a la presencia del ejemplar que se encontraba en el lugar. Catorce de las interacciones fueron entre machos, mientras que 8 de ellas fueron entre un macho y una hembra y otra fue entre un macho y un individuo del que no se logró conocer su sexo. Igualmente, en dos de las interacciones entre machos hubo enfrentamientos con contacto físico y exposición de sus sacos vocales y membranas interdigitales previo a estos. Mientras que en una de las dos interacciones tan solo hubo un enfrentamiento con contacto físico, en la otra hubo cuatro enfrentamientos.

Además de las señales reportadas hasta el momento para *D. carnifex*, se reportaron señales observadas en otras especies y una nueva señal para los anuros, la cual fue nombrada como “resituarse pata anterior” (Tabla 1, Figuras 11, 12 y 13). Asimismo, durante una interacción entre machos que posteriormente se enfrentaron, uno de ellos realizó un amago de salto en el que soltó las patas anteriores del lugar en el que estaba, hizo el gesto de saltar sin despegar las patas posteriores de la percha y abrió la boca sacando la lengua, gesto parecido a si fuese a cazar.

Este movimiento no se contabilizó como señal visual puesto que, a pesar de que se realizó en un momento en el que el individuo estaba realizando señales visuales, tan solo se observó una vez, lo cual podría tratarse de un intento de caza o un movimiento involuntario. En cuanto al conteo de las señales visuales correspondientes a la exposición del saco vocal y a la postura de la rana (elevación de cuerpo y postura erguida), estos se realizaron cada vez que se iniciaba el despliegue, puesto que tenían lugar de forma prolongada durante las interacciones.

Dentro de las señales visuales realizadas por individuo, la media más alta fue para giro ($X = 5.43 \pm 7.51$; 0 – 28; $N = 35$), seguida por la elevación de las patas posteriores ($X = 4.89 \pm 8.32$; 0 – 33; $N = 35$). Al contrario, las señales visuales con una media más baja fueron la vibración de dedos posteriores ($X = 0.31 \pm 0.80$; 0 – 4; $N = 35$) y la extensión de dedos anteriores ($X = 0.17 \pm 0.62$; 0 – 3; $N = 35$) (Figura 1). De esa forma, no se observaron diferencias significativas en las señales visuales realizadas por los individuos presentes en el lugar. Por otra parte, los 29 machos observados realizaron un total de 493 cantos, indicando que se realizaron 17 cantos/macho como media y presentándose un número de cantos muy superior en una interacción macho-hembra ($N = 236$) y dos interacciones macho-macho con enfrentamientos físicos ($N1 = 70$; $N2 = 66$) (Figura 4).

En cuanto al número de señales visuales realizadas por interacción, se observó que todas las señales fueron realizadas generalmente menos de 10 veces por interacción, siendo el ondeo de las patas anteriores, la elevación de las patas posteriores y el giro las señales que, en general, más veces se realizaron por interacción (Figura 2). No obstante, hubo interacciones en las que varias señales se realizaron con más frecuencia, las cuales probablemente fueron aquellas en las que hubo enfrentamientos entre individuos o eran interacciones entre un macho y una hembra.

Por otra parte, la mayoría de las señales visuales se realizaron hasta una distancia aproximada de 60 cm entre individuos, destacando la vibración de dedos posteriores, que por lo general se realizó a distancias de hasta 10.3 cm entre individuos, y los acercamientos, bandoleos de patas anteriores, elevaciones de cuerpo y patas posteriores y extensiones de dedos anteriores, las cuales se realizaron por lo general hasta los 40 cm de distancia entre individuos (Figura 3).

Al analizar los datos de las señales visuales y cantos realizados a cada hora del día, no se observaron grandes diferencias a excepción de un ligero aumento en el número de giros y ondeos de la pata anterior a las 22h y un número de cantos muy bajo a las 23h (Figuras 5 y 6). Así mismo, no se presentaron diferencias significativas en el número de despliegues y cantos realizados a distintas horas.

Se analizaron las interacciones entre un macho y una hembra presentes y, a pesar de que generalmente los machos realizaron más repeticiones de cada señal visual, las hembras realizaron más alejamientos, ondeos de las patas anteriores y giros. Además, se observó que las hembras no realizaron exposiciones de saco ni vibraciones de los dedos posteriores, lo cual podría indicar que ambas señales se limitan tan solo a machos, aunque en el caso de las vibraciones de dedos posteriores no se puede confirmar debido al bajo número de señales observado. De igual forma, no se observaron extensiones de los dedos anteriores, lo cual podría indicar que esta señal tan solo se presenta en interacciones entre machos, aunque tampoco se puede confirmar puesto que se vieron pocos despliegues de dicha señal visual (Figura 7). Tras observar el porcentaje de cada señal visual con respecto al total de despliegues realizados, se observó que porcentualmente las hembras realizaron más acercamientos, alejamientos, giros, ondeos de patas anteriores y resituaron más sus patas anteriores que los machos (Figura 8). No obstante, no se presentaron diferencias significativas en las señales visuales realizadas por machos y hembras.

Por lo que se refiere al número de señales visuales realizadas por invasores y residentes, se observó que los invasores realizaron más repeticiones en el caso de todas las señales visuales excepto las elevaciones de cuerpo y resituar la pata anterior (Figura 9). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas entre invasores y residentes.

Finalmente, no se observaron grandes diferencias en cuanto al número de señales visuales realizadas por ganadores y perdedores en interacciones entre machos a excepción de un aumento en el número de giros, ondeos de patas anteriores y resituar patas anteriores por parte de los perdedores (Figura 10). Aun así, no se observaron diferencias significativas entre ganadores y perdedores.

DISCUSIÓN

Durante gran parte de las interacciones, los machos exponían sus sacos vocales, lo cual podría indicar que la utilización de este potencia el mensaje a transmitir y, cuando es acompañado por vocalizaciones, tiene más probabilidades de llamar la atención de otros individuos (Augusto-Alves et al., 2018; Rosenthal et al., 2004; Wells & Schwartz, 2006). Además, se observó que los individuos realizaron señales visuales tanto acompañadas de vocalizaciones y otras señales visuales como en solitario. Esto podría indicar que la especie realiza señales de alerta antes de realizar otros despliegues visuales y acústicos con la finalidad de que el mensaje enviado tenga más posibilidades de ser recibido (Ord & Stamps, 2008).

En el curso del estudio, se observó un mayor número de señales visuales que de cantos, aunque se debe tener en cuenta que tan solo los machos realizan señales acústicas. Furtado et al. (2019) observó los mismos resultados en *Hylodes meridionalis*, una especie de la familia Leptodactylidae que también presenta señales visuales. Esto sugiere que el uso de ambos tipos

de señales es fundamental en el sistema de comunicación entre individuos, lo cual dificulta la identificación de la función de cada modalidad de comunicación.

En otro orden de ideas, el mayor número de señales visuales por interacción se dio en una interacción agonística en la que tuvieron lugar cuatro enfrentamientos físicos (N = 233), seguida por una interacción macho-hembra que ya había iniciado al momento de encontrar a los individuos (N = 172). Este último hecho impidió determinar si hubo un amplexo entre los individuos, lo cual no permitió determinar si las altas frecuencias de señales visuales realizadas en dicha interacción se debieron a esto. En esta última interacción, destacó el hecho de que el macho, tras seguir un poco a la hembra mientras esta se alejaba, dejó de orientarse hacia esta y empezó a realizar vocalizaciones y señales visuales tras orientarse en dirección a otro macho. Esto podría indicar que hubo una preferencia en defender su territorio sobre el cortejo.

Adicionalmente, las diferencias en el número de señales visuales realizadas con respecto a Amézquita & Hödl (2004) y Peñaherrera-Romero (2015) fueron considerables teniendo en cuenta que el número de individuos que realizaron despliegues no fue muy distinto. Esto podría deberse a que la población no es prácticamente perturbada por humanos o cambios en el lugar. En cambio, la población estudiada por Amézquita & Hödl (2004) se encontraba en charcas producto de los cambios en el nivel del agua de un río, y las poblaciones estudiadas por Peñaherrera-Romero (2015) se encontraban en zonas urbanas, por lo que dichas poblaciones sufrían grandes perturbaciones provocadas por cambios ecosistémicos o los humanos. Otra explicación podría ser la perturbación durante la realización de los estudios, puesto que Amézquita & Hödl (2004) obtuvieron resultados principalmente de experimentos de intrusión, mientras que el presente estudio obtuvo los resultados principalmente de observaciones espontáneas sin manipulación de las ranas.

Los resultados obtenidos en cuanto al uso de señales acústicas indica que estas son utilizadas en interacciones entre machos y hembras e interacciones entre machos con y sin enfrentamientos con contacto físico. Las altas frecuencias de cantos observadas en una interacción macho-hembra y las dos interacciones agonísticas con enfrentamientos podrían indicar que estas señales no son solo utilizadas a modo de advertencia entre individuos sino también a modo de señales territoriales o de agresividad o a modo de cortejo. Sin embargo, se requeriría de la observación de más interacciones con el fin de determinar si los cantos son más frecuentes en dichas interacciones.

Además, un estudio llevado a cabo por Aguiar et al. (2022) acerca de *D. branneri*, una especie perteneciente al mismo género que *D. carnifex*, sugiere que la especie posee un comportamiento agresivo escalado. Por otro lado, al igual que se ha observado en *Hylodes meridionalis* (Furtado et al., 2019), en el presente estudio se realizaron señales visuales y acústicas antes y después de los enfrentamientos con contacto, los cuales tuvieron lugar tras el acercamiento por parte del atacado.

Si bien algunas señales dejan a la vista las superficies ocultas con la finalidad de comunicarse y asegurar que el mensaje se envía de forma correcta, la exposición de estas, al ser brillantes y coloridas, podría llamar la atención de depredadores del lugar tales como los búhos de la especie *Glaucidium jardinii*, las arañas del género *Cupiennius* o la serpiente *Erythrolamprus epinephelus*, de la cual se tuvo un avistamiento tratando de cazar ranas durante una de las noches (Hailman, 1977; Osorio & Vorobyev, 2008; Prémel & Torres, 2021). De igual forma, las señales acústicas y visuales podrían realizarse también hacia especies presentes en el lugar como fue el caso de *Pristimantis w-nigrum* con la finalidad de reconocerse entre especies o defender sus territorios (de Sá et al., 2016).

CONCLUSIONES

El presente estudio pudo no solamente ampliar el repertorio de señales visuales realizadas por *D. carnifex*, sino que permitió determinar que las señales visuales son realizadas tanto por machos como por hembras, lo cual indica que no se limitan solamente a comportamientos agonísticos sino también a interacciones entre machos y hembras, pudiendo haber una relación con el cortejo de la especie. Así mismo, la presencia de pocos enfrentamientos podría deberse a que las señales visuales son realizadas a modo de advertencia, lo cual explicaría el contraste entre el gran número de señales visuales realizadas y el bajo número de enfrentamientos que tuvieron lugar. Además, el uso de señales acústicas en combinación con señales visuales durante las interacciones, indica que el sistema de comunicación de la especie es más complejo de lo que se creía, puesto que se basa en el uso combinado de ambos tipos de señales. Debido a esto, se recomienda un análisis de los cantos de la especie para determinar si hay distintos tipos de señales acústicas, las cuales podrían tener distintas funciones en la comunicación intraespecífica.

No obstante, debido a la falta de datos, se sugiere una mayor investigación para determinar si la composición del hábitat, las condiciones climáticas o la cantidad de luz influyen en la realización de despliegues visuales. Por otra parte, se requieren de más datos para saber con mayor exactitud si hay diferencias entre machos y hembras, individuos residentes e invasores y ganadores y perdedores. De igual forma, es necesario obtener datos de más interacciones agonísticas con enfrentamientos físicos e interacciones macho-hembra con amplexo con la finalidad de determinar si hay diferencias en los despliegues y conocer acerca de qué tan agonistas o de cortejo son las señales visuales y acústicas. Además, se sugiere realizar estudios en diversos lugares para determinar qué tanto afectan factores como los cambios ecosistémicos o las perturbaciones por parte de los humanos en la comunicación de esta y otras especies.

Por tanto, se recomienda realizar estudios acerca de la comunicación de especies presentes en cuerpos de agua estancada. De igual forma, se sugiere enfatizar en especies con colores brillantes en superficies ocultas y la posterior comparación con especies que carecen de estas, con la finalidad de determinar si hay diferencias en la comunicación mediante señales visuales.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar, P. L., Souza, R. F., de Oliveira, E. B., & Nali, R. C. (2022). Male aggressiveness in the tree frog *Dendropsophus branneri* (Anura, Hylidae): Physical combat, fighting call, and escalated behavior. . . *Caldasia*, 5.
- Amézquita, A., & Hödl, W. (2004). How, when, and where to perform visual displays: The case of the Amazonian frog *Hyla parviceps*. *Herpetologica*, 60(4), 420-429. <https://doi.org/10.1655/02-51>
- Anderson, N. K., Schuppe, E. R., Gururaja, K. V., Mangiamele, L. A., Martinez, J. C. C., Priti, H., May, R. von, Preininger, D., & Fuxjager, M. J. (2021). A Common Endocrine Signature Marks the Convergent Evolution of an Elaborate Dance Display in Frogs. *The American Naturalist*, 198(4), 522-539. <https://doi.org/10.1086/716213>
- Augusto-Alves, G., Dena, S. A., & Toledo, L. F. (2018). Visual communication and aggressive behaviour in a giant mute torrent-frog, *Megaelosia apuana* (Anura; Hylodidae). *Amphibia-Reptilia*, 39(2), 260-264. <https://doi.org/10.1163/15685381-20181000>
- Borges-Nojosa, D. M., Lima, D. C., Melo, J. C. L., & Cascon, P. (2016). Defensive behaviors in two species of *Odontophrynus* Reinhardt and Lütken, 1862 (Anura: Odontophrynidae). 5.
- Bro-Jørgensen, J. (2010). Dynamics of multiple signalling systems: Animal communication in a world in flux. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(5), 292-300. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.11.003>
- Cevallos-Suárez, M. P. (2015). Plan de Desarrollo y Ordenamiento Territorial pdot, de la parroquia “6 de Julio—Cuellaje” 2015—2019. GAD Parroquial de Cuellaje.
- De la Riva, I., Márquez, R., & Bosch, J. (1997). Description of the advertisement calls of some South American Hylidae (Amphibia: Anura): Taxonomic and methodological consequences.pdf.
- de Oliveira, F. F. R. (2017). Mating behaviour, territoriality and natural history notes of *Phyllomedusa ayeaye* Lutz, 1966 (Hylidae: Phyllomedusinae) in south-eastern Brazil. *Journal of Natural History*, 51(11-12), 657-675. <https://doi.org/10.1080/00222933.2017.1296196>
- de Sá, F. P., Zina, J., & Haddad, C. F. B. (2016). Sophisticated Communication in the Brazilian Torrent Frog *Hylodes japi*. *PLOS ONE*, 11(1), e0145444. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145444>
- Duellman. (1969). A New Species of Frog in the *Hyla parviceps* Group from Ecuador. *Herpetologica*, 241-247.
- Forti, L. R., & Castanho, L. M. (2012). Behavioural repertoire and a new geographical record of the torrent frog *Hylodes cardosoi* (Anura: Hylodidae). 6.

- Furtado, R., Lermen, L. N., Márquez, R., & Hartz, S. M. (2019). Neotropical dancing frog: The rich repertoire of visual displays in a hylodine species. *Journal of Ethology*, 37(3), 291-300. <https://doi.org/10.1007/s10164-019-00600-x>
- Furtado, R., Márquez, R., & Hartz, S. M. (2017). In front of a mirror: Visual displays may not be aggressive signals in nocturnal tree frogs. *Journal of Natural History*, 51(7-8), 443-454. <https://doi.org/10.1080/00222933.2016.1262078>
- Giasson, L. O. M., & Haddad, C. F. B. (2006). Social Interactions in *Hypsiboas albomarginatus* (Anura: Hylidae) and the Significance of Acoustic and Visual Signals. *Journal of Herpetology*, 40(2), 171-180. <https://doi.org/10.1670/205-05A.1>
- Grafe, T. U., & Wanger, T. C. (2007). Multimodal Signaling in Male and Female Foot-Flagging Frogs *Staurois guttatus* (Ranidae): An Alerting Function of Calling. *Ethology*, 113(8), 772-781. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01378.x>
- Haddad, C. F. B., & Giaretta, A. A. (1999). Visual and Acoustic Communication in the Brazilian Torrent Frog, *Hylodes asper* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica*, 55(3), 324-333.
- Hailman, J. P. (1977). *Optical signals: Animal communication and light*. Indiana University Press.
- Hartmann, M. T., Giasson, L. O. M., Hartmann, P. A., & Haddad, C. F. B. (2005). Visual communication in Brazilian species of anurans from the Atlantic forest. *Journal of Natural History*, 39(19), 1675-1685. <https://doi.org/10.1080/00222930400008744>
- Hödl, W., & Amézquita, A. (2001). Visual signaling in anuran amphibians. En M. J. Ryan (Ed.), *Anuran communication* (pp. 121-141). Smithsonian Institution Press.
- Laird, K. L., Clements, P., Hunter, K. L., & Taylor, R. C. (2016). Multimodal signaling improves mating success in the green tree frog (*Hyla cinerea*), but may not help small males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70(9), 1517-1525. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2160-9>
- Lindquist, E. D., & Hetherington, T. E. (1996). Field Studies on Visual and Acoustic Signaling in the «Earless» Panamanian Golden Frog, *Atelopus zeteki*. *Journal of Herpetology*, 30(3), 347. <https://doi.org/10.2307/1565171>
- Moroti, M. D. T., Pedrozo, M., Sestito, G., & Santana, D. J. (2017). First record of visual displays in *Scinax cardosoi* (Anura: Hylidae). *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 16(2), 283. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v16i2p283-287>
- Oliva, M. V. (2014). *Vocal repertoire and female choice in an Ecuadorian treefrog, Dendropsophus carnifex*. California State University.
- Ord, T. J., & Stamps, J. A. (2008). Alert signals enhance animal communication in “noisy” environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(48), 18830-18835. <https://doi.org/10.1073/pnas.0807657105>

- Orrico, V. G. D., Grant, T., Faivovich, J., Rivera-Correa, M., Rada, M. A., Lyra, M. L., Cassini, C. S., Valdujo, P. H., Schargel, W. E., Machado, D. J., Wheeler, W. C., Barrio-Amorós, C., Loebmann, D., Moravec, J., Zina, J., Solé, M., Sturaro, M. J., Peloso, P. L. V., Suarez, P., & Haddad, C. F. B. (2021). The phylogeny of Dendropsophini (Anura: Hylidae: Hylinae). *Cladistics*, 37(1), 73-105. <https://doi.org/10.1111/cla.12429>
- Osorio, D., & Vorobyev, M. (2008). A review of the evolution of animal colour vision and visual communication signals. *Vision Research*, 48(20), 2042-2051. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2008.06.018>
- Peñaherrera-Romero, E. (2015). Comunicación visual en la rana arbórea *Dendropsophus carnifex* (Anura: Hylidae) [Bachelor's thesis]. USFQ.
- Peñaherrera-Romero, E., & Cisneros-Heredia, D. F. (2022). Visual communication in the Neotropical treefrog *Dendropsophus carnifex* (Anura: Hylidae).
- Preininger, D., Boeckle, M., & Hödl, W. (2009). Communication in Noisy Environments II: Visual Signaling Behavior of Male Foot-flagging Frogs *stauroides* *Latopalmatus*. *Herpetologica*, 65(2), 166-173. <https://doi.org/10.1655/08-037R.1>
- Prémel, V., & Torres, P. J. (2021). Predation by banana spiders (genus *Cupiennius*) on the treefrog *Dendropsophus carnifex* (Duellman, 1969) in Ecuador. 4.
- Rehberg-Besler, N. (2015). Vocal and visual communication in an explosively breeding Neotropical toad. 112.
- Robertson, J. M., & Greene, H. W. (2017). Bright colour patterns as social signals in nocturnal frogs. *Biological Journal of the Linnean Society*, 121(4), 849-857. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx021>
- Rojas, B. (2017). Behavioural, ecological, and evolutionary aspects of diversity in frog colour patterns: Function and evolution of frog colour diversity. *Biological Reviews*, 92(2), 1059-1080. <https://doi.org/10.1111/brv.12269>
- Rosenthal, G. G., Rand, A. S., & Ryan, M. J. (2004). The vocal sac as a visual cue in anuran communication: An experimental analysis using video playback. *Animal Behaviour*, 68(1), 55-58. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.07.013>
- Ryan, M. J. (1991). Sexual selection and communication in frogs. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(11), 351-355. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90224-L](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90224-L)
- Searcy, W. A., & Nowicki, S. (2005). *The evolution of animal communication: Reliability and deception in signaling systems*. Princeton University Press.
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., Bergman, T., Fischer, J., Zuberbühler, K., & Hammerschmidt, K. (2010). The central importance of information in studies of animal communication. *Animal Behaviour*, 80(1), 3-8. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.04.012>

- Starnberger, I., Maier, P. M., Hödl, W., & Preininger, D. (2018). Multimodal Signal Testing Reveals Gestural Tapping Behavior in Spotted Reed Frogs. *Herpetologica*, 74(2), 127. <https://doi.org/10.1655/Herpetologica-D-17-00053.1>
- Starnberger, I., Preininger, D., & Hödl, W. (2014). From uni- to multimodality: Towards an integrative view on anuran communication. *Journal of Comparative Physiology A*, 200(9), 777-787. <https://doi.org/10.1007/s00359-014-0923-1>
- Vargas-Salinas, F., & Amézquita, A. (2014). Abiotic noise, call frequency and stream-breeding anuran assemblages. *Evolutionary Ecology*, 28(2), 341-359. <https://doi.org/10.1007/s10682-013-9675-6>
- Wells, K. D., & Schwartz, J. J. (2006). The Behavioral Ecology of Anuran Communication. En P. M. Narins, A. S. Feng, R. R. Fay, & A. N. Popper (Eds.), *Hearing and Sound Communication in Amphibians* (Vol. 28, pp. 44-86). Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-47796-1_3
- Yáñez-Muñoz, M. H., Meza-Ramos, P. A., Ramírez, S. M., Reyes-Puig, J. P., & Oyagata C., L. A. (2009). Anfibios y reptiles del Distrito Metropolitano de Quito (DMQ). En Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (Ed.), *Guía de campo de los pequeños vertebrados del Distrito Metropolitano de Quito (DMQ)*. Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales.

ANEXO A: TABLAS

Tabla 1.- Etograma de los despliegues visuales realizados por *Dendropsophus carnifex*.

Señal visual	Definición	Fuente
Exposición saco	El saco vocal se encuentra parcialmente hinchado, no hay canto mientras se realiza el comportamiento.	Peñaherrera-Romero & Cisneros-Heredia (2022)
Vibración dedos anteriores	Los dedos de las patas anteriores se mueven sin que se dé un movimiento de la pata. El movimiento tiene lugar en ondulaciones secuenciales, levantando un dedo a la vez.	Peñaherrera-Romero & Cisneros-Heredia (2022)
Vibración dedos posteriores	Los dedos de las patas posteriores se mueven sin que se dé un movimiento de la pata. El movimiento tiene lugar en ondulaciones secuenciales, levantando un dedo a la vez.	Hödl & Amézquita (2001)
Extensión dedos anteriores	Extensión de los dedos de la pata anterior mostrando la zona interdigital de esta.	Hödl & Amézquita (2001)
Extensión dedos posteriores	Extensión de los dedos de la pata posterior mostrando las membranas interdigitales.	Hödl & Amézquita (2001)
Resituar pata anterior	Elevación vertical de la pata anterior hasta alcanzar la altura a la que se encontraba el centro del cuerpo y su posterior colocación en el lugar sobre el que se encontraba la rana. Este desplazamiento tenía lugar mientras la rana mantenía su cuerpo quieto y podía ir acompañado de vibración de dedos anteriores. Esto difiere de la simple vibración de dedos anteriores debido a que hay un movimiento de la pata, y del ondeo de pata anterior en que la elevación de la pata es menor.	Presente estudio
Ondeo patas anteriores	Una de las patas anteriores es elevada, agitándose de arriba hacia abajo, en manera de arco por encima o por al frente de la cabeza.	Peñaherrera-Romero & Cisneros-Heredia (2022)

Elevación cuerpo	El cuerpo es levantado del suelo apoyándose únicamente en los brazos. Ambas extremidades están completamente extendidas y se puede observar fácilmente la garganta.	Peñaherrera-Romero & Cisneros-Heredia (2022)
Postura erguida	Extensión de los brazos doblados y elevación de la parte anterior del cuerpo. Puede ocurrir simplemente como una postura o llevarse a cabo antes de mostrar la garganta o caminar hacia un intruso.	Hödl & Amézquita (2001)
Bandoleo patas posteriores	Una de las patas posteriores se eleva de manera lenta dentro y fuera en arco por encima del nivel del sustrato y extendiendo completamente la pata. Se muestra diferente patrón de coloración.	Peñaherrera-Romero & Cisneros-Heredia (2022)
Elevación patas posteriores	Una de las patas traseras se eleva por encima del nivel del sustrato sin sobrepasar el dorso y sin extenderse por completo. Termina cuando el pie está en el suelo otra vez.	Peñaherrera-Romero & Cisneros-Heredia (2022)
Alejamiento	Desplazamiento de la rana de forma que la distancia entre individuos aumenta.	Amézquita & Hödl (2004)
Acercamiento	Desplazamiento de la rana de forma que la distancia entre individuos disminuye.	Amézquita & Hödl (2004)
Giro	Se reorienta el cuerpo sin desplazarse.	Amézquita & Hödl (2004)

ANEXO B: FIGURAS

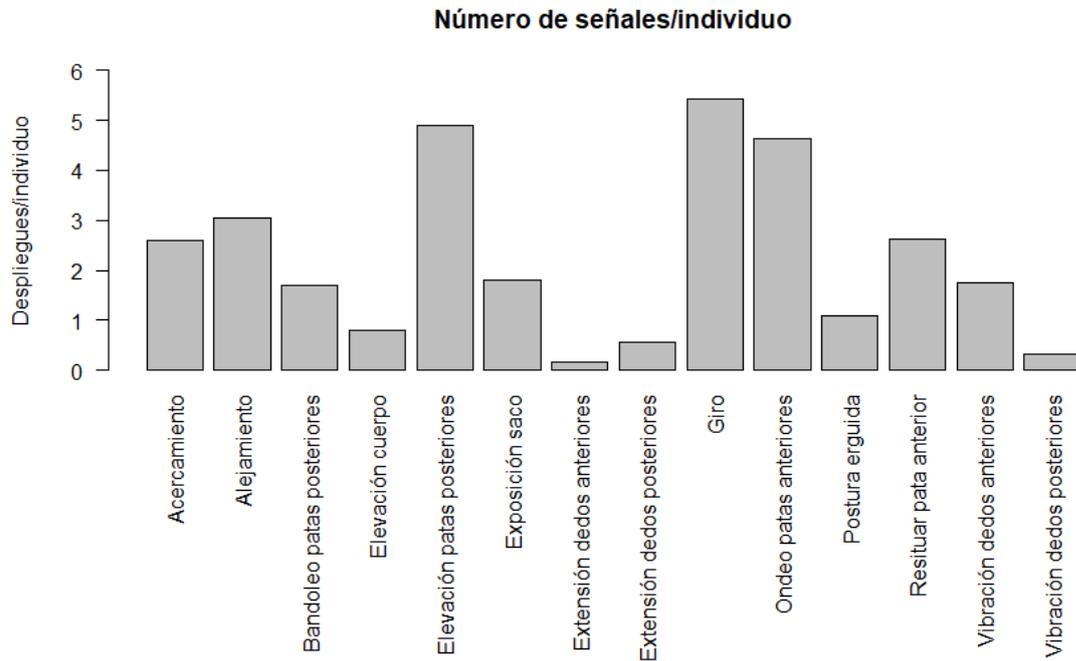


Figura 1.- Promedio del número de veces por individuo de *D. carnifex* que se realizó cada una de las señales visuales observadas: acercamiento, alejamiento, bandoleo patas posteriores, elevación cuerpo, elevación patas posteriores, exposición saco, extensión dados anteriores, extensión dados posteriores, giro, ondeo pata anterior, postura erguida, resituar pata anterior, vibración dedos anteriores, vibración dedos posteriores.

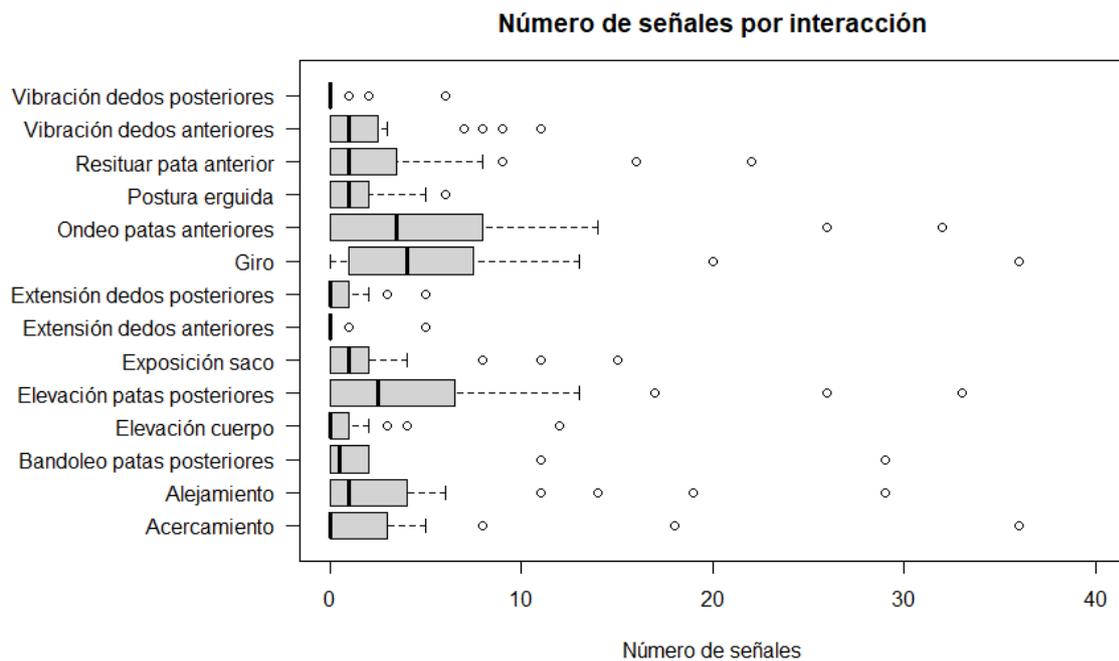


Figura 2.- Número de señales visuales realizadas por interacción. Las barras verticales reflejan la media, la parte inferior de la caja el primer cuartil y la parte superior de la caja representa el tercer cuartil. Los puntos representan valores atípicos.

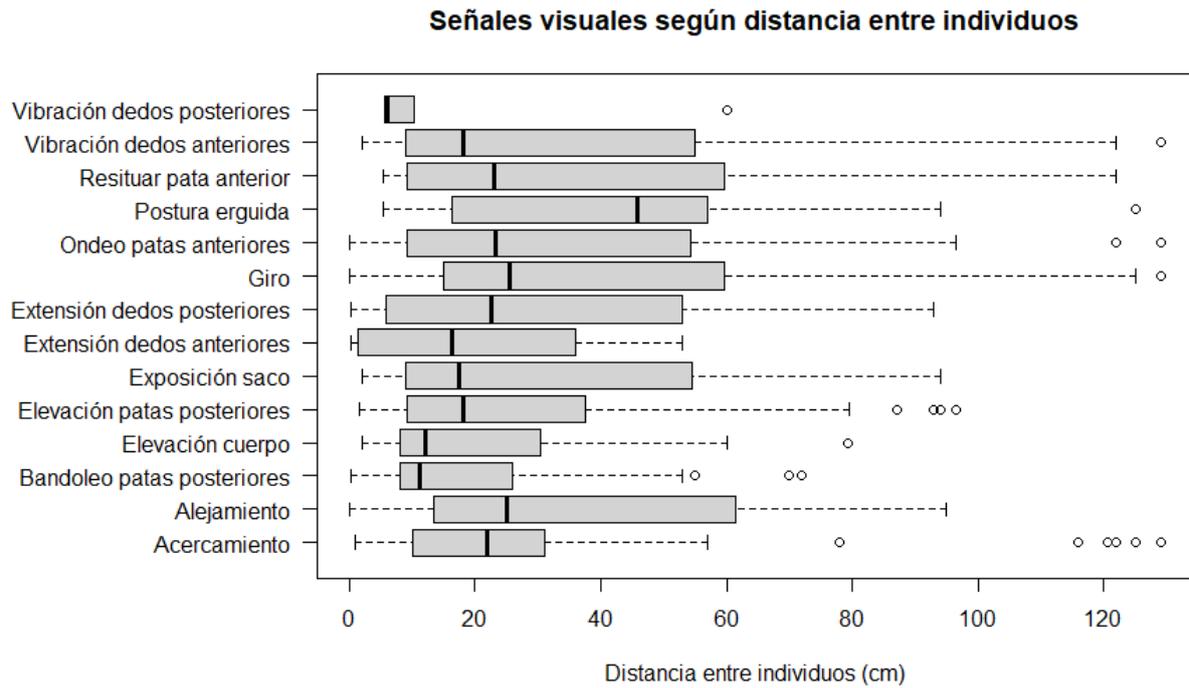


Figura 3.- Señales visuales realizadas según la distancia entre individuos. Las barras verticales reflejan la media, la parte inferior de la caja el primer cuartil y la parte superior de la caja representa el tercer cuartil. Los puntos representan valores atípicos.

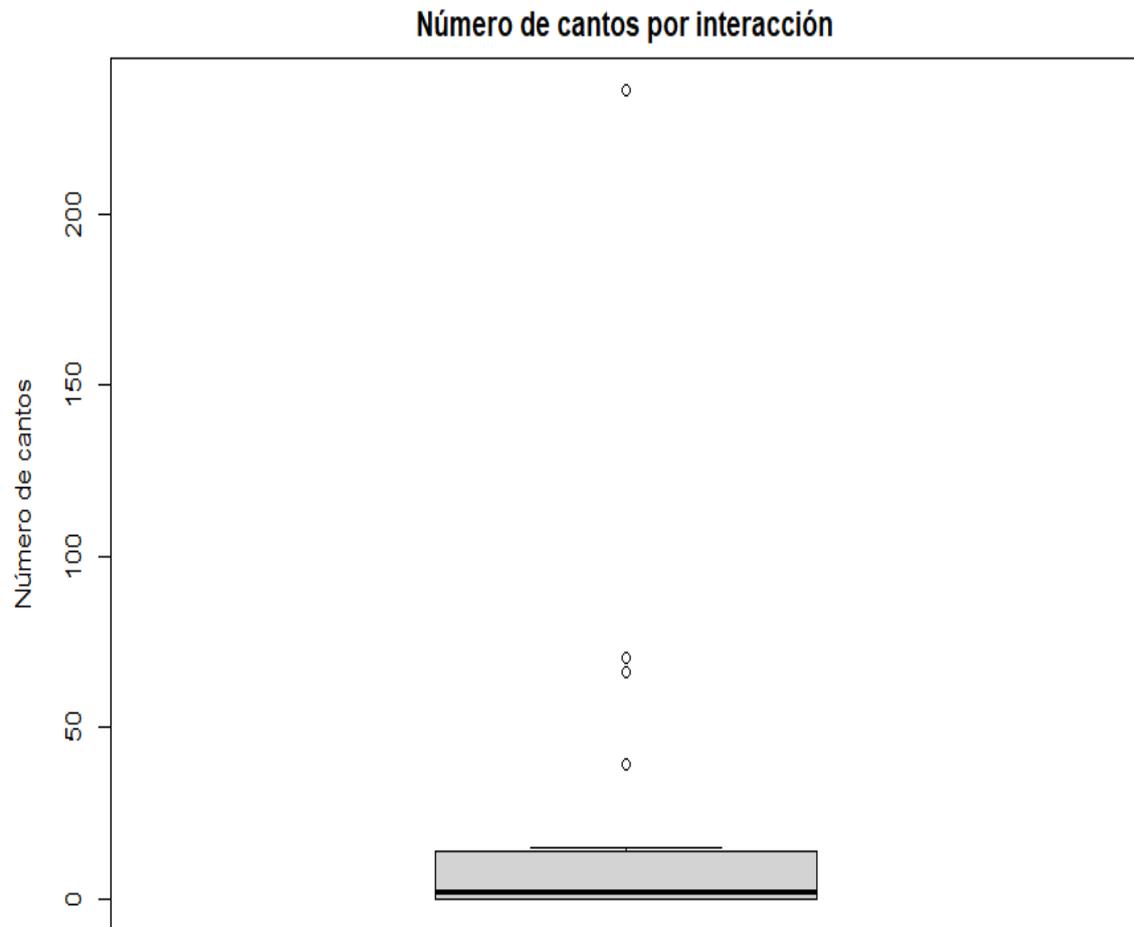


Figura 4.- Número de cantos realizados por interacción. Las barras horizontales reflejan la media, la parte inferior de la caja el primer cuartil y la parte superior de la caja representa el tercer cuartil. Los puntos representan valores atípicos.

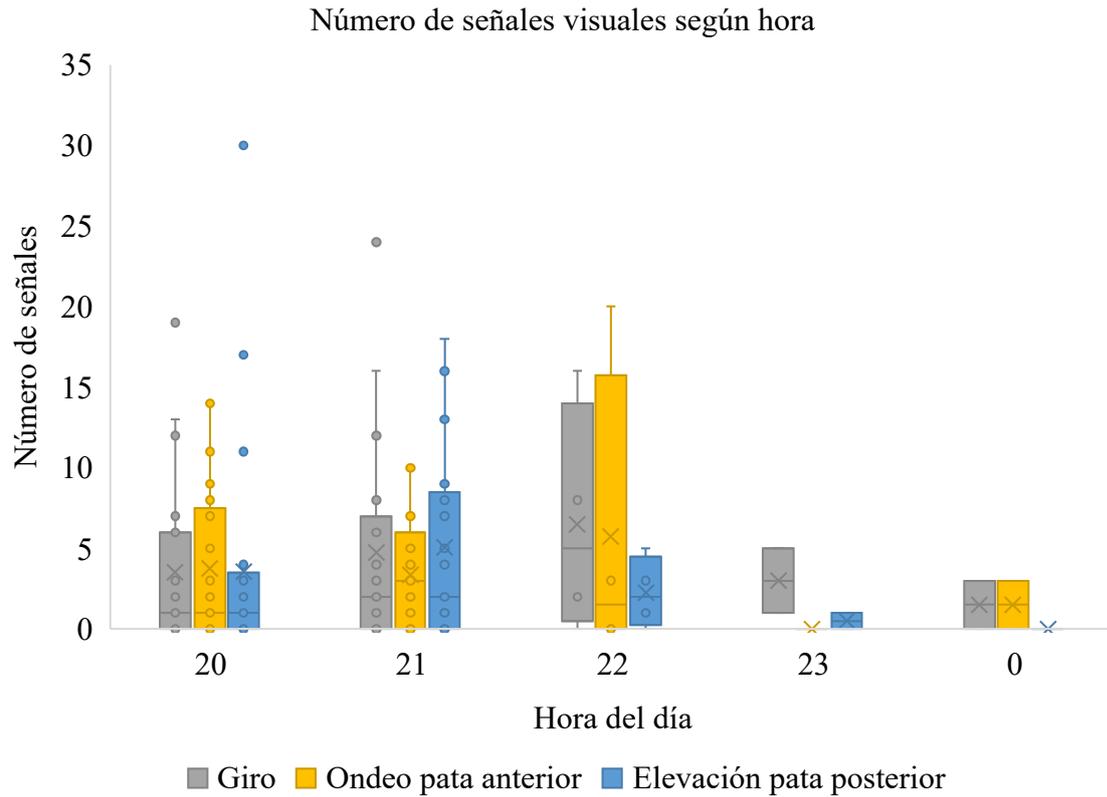


Figura 5.- Número de señales visuales por individuo realizadas según la hora del día. Se muestran las tres señales visuales con más despliegues realizados a lo largo del estudio. Las barras horizontales reflejan la media, la parte inferior de la caja el primer cuartil y la parte superior de la caja representa el tercer cuartil. Los puntos representan valores atípicos.

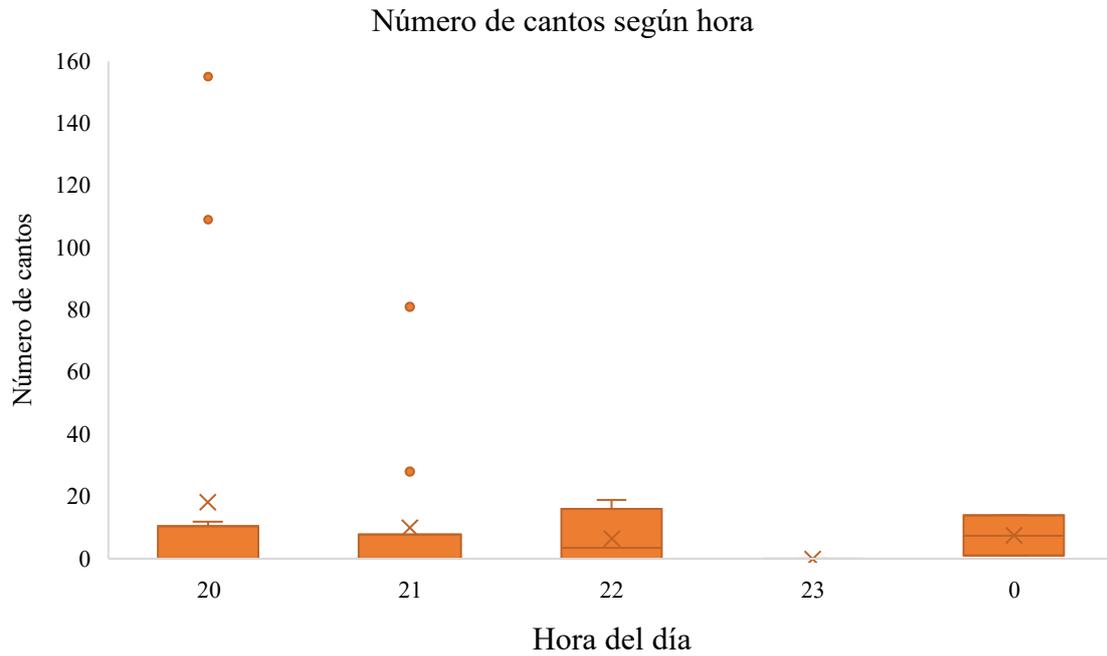


Figura 6.- Número de cantos por macho realizados según la hora del día. Las barras horizontales reflejan la media, la parte inferior de la caja el primer cuartil y la parte superior de la caja representa el tercer cuartil. Los puntos representan valores atípicos.

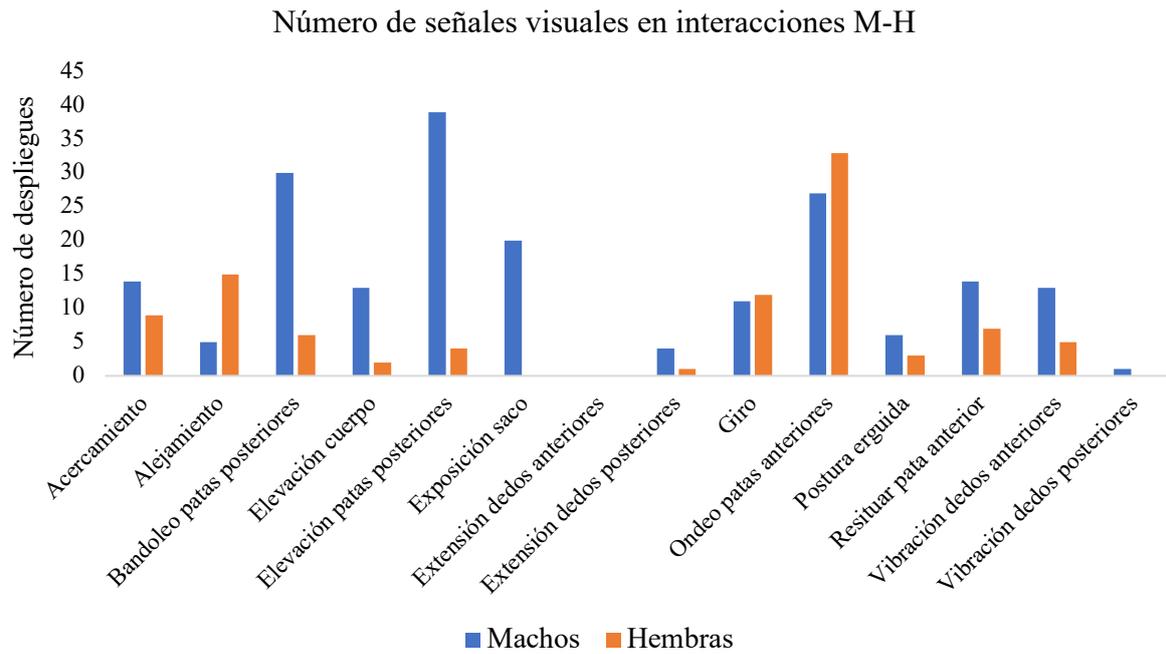


Figura 7.- Número de señales visuales realizadas en interacciones macho-hembra.

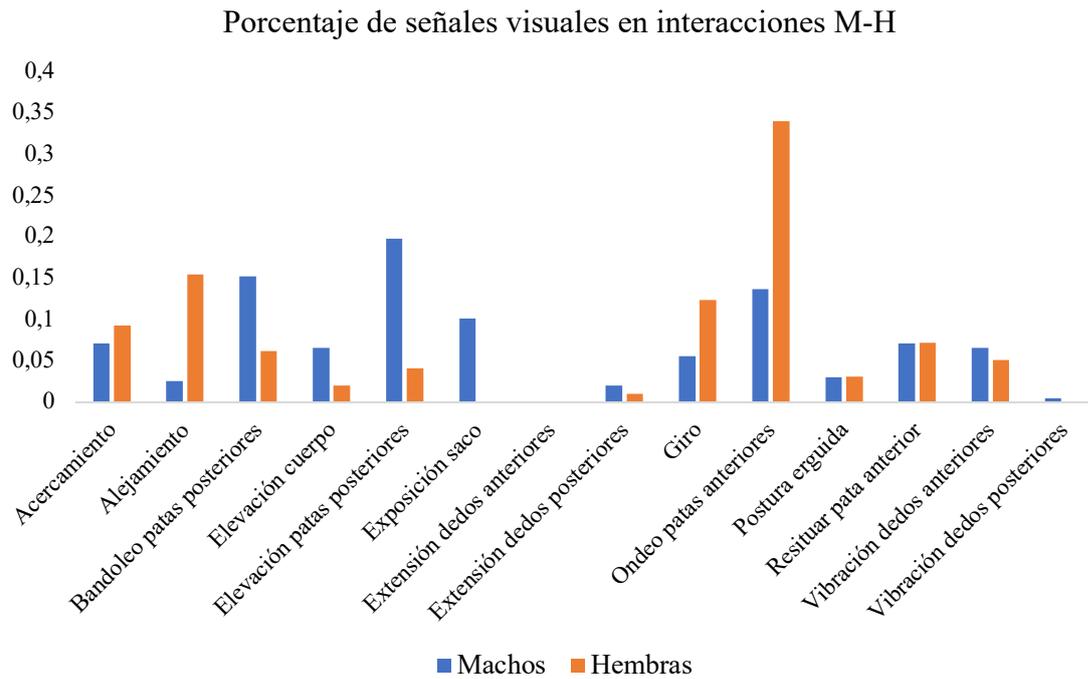


Figura 8.- Porcentajes de las señales visuales realizadas en interacciones macho-hembra. El porcentaje de cada señal resulta del número de despliegues de cada señal entre el total de señales visuales realizadas, teniendo en cuenta que dichos números corresponden tan solo al tipo de interacciones mencionado anteriormente.

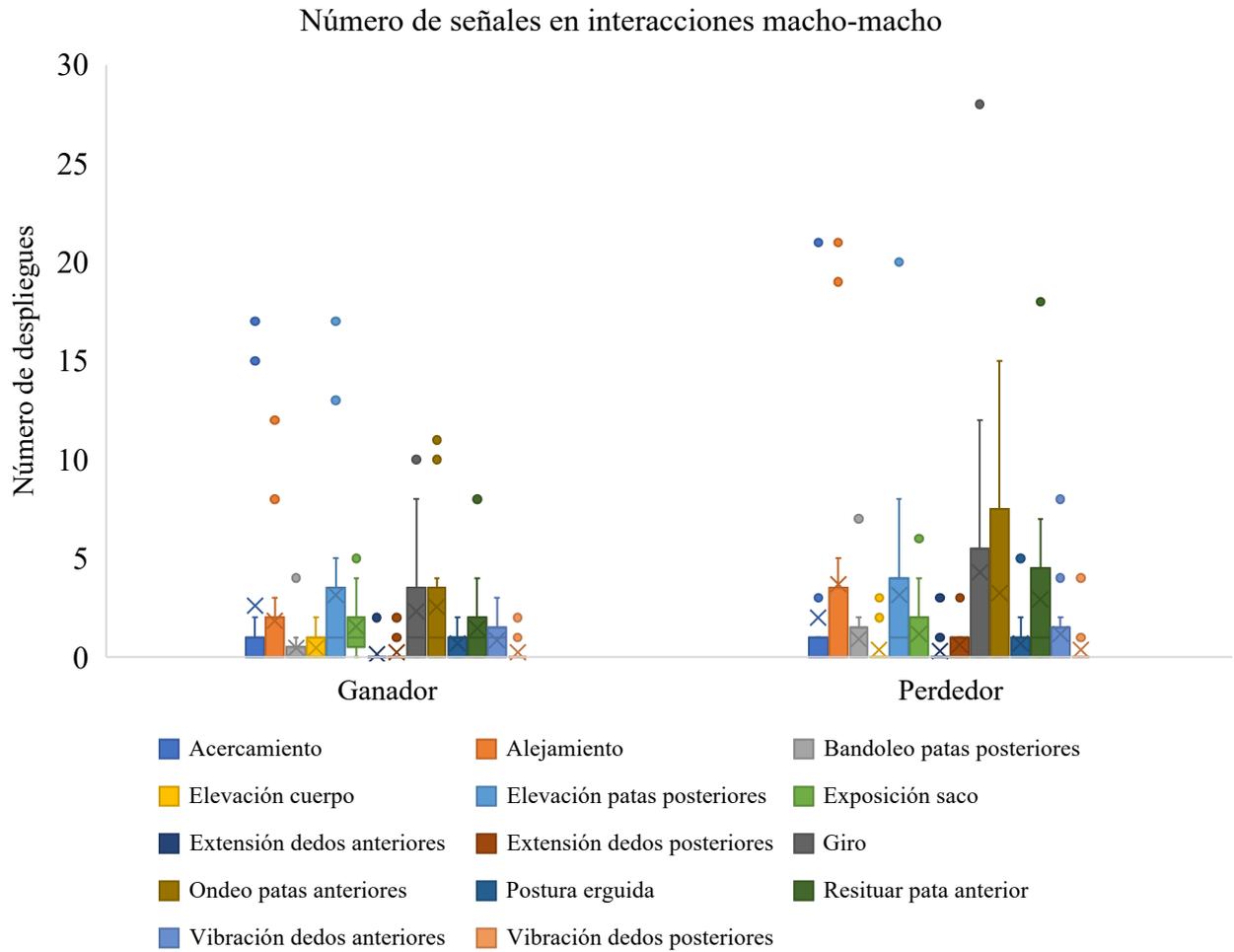


Figura 10.- Número de repeticiones realizadas por individuo en interacciones macho-macho. Las frecuencias se separaron de acuerdo con el estatus de cada macho al final de la interacción. Se muestran todas las señales visuales realizadas por la especie. Las barras horizontales reflejan la media, la parte inferior de la caja el primer cuartil y la parte superior de la caja representa el tercer cuartil. Los puntos representan valores atípicos.



Figura 11.- Secuencia de la señal visual nombrada como resituar pata anterior. Se puede observar cómo se eleva la pata anterior hasta la mitad del cuerpo y, posteriormente, es colocada nuevamente sobre el sustrato.



Figura 12.- Imagen de la señal visual nombrada como postura erguida. Se puede observar cómo están extendidas las patas anteriores de forma que la parte anterior del cuerpo está elevada.



Figura 13.- Imagen de las señales visuales nombradas como extensión dedos anteriores y extensión dedos posteriores. Se puede observar cómo están extendidos los dedos de la pata anterior mostrando la zona interdigital de esta y los dedos de la pata posterior mostrando la membrana interdigital.