

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

Colegio Ciencias Biológicas y Ambientales

**Comunicación visual en la rana arbórea *Dendropsophus carnifex*
(Anura: Hylidae)
Proyecto de investigación**

Emilia Peñaherrera Romero
Biología

Trabajo de titulación presentada como requisito
para la obtención del título de Licenciada en Biología

Quito, 22 de diciembre de 2015

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

HOJA DE APROBACION DE TRABAJO DE TITULACIÓN

**Comunicación visual en la rana arbórea *Dendropsophus carnifex*
(Anura: Hylidae)**

Emilia Peñaherrera Romero

Calificación:

Nombre del profesor, Título académico

Diego Cisneros-Heredia, PhD (c).

Firma del profesor

Quito, 22 de diciembre de 2015

© DERECHOS DE AUTOR

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

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo de investigación en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en el Art. 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

Firma del estudiante: _____

Nombres y apellidos: Carmen Emilia Peñaherrera Romero

Código: 00107073

Cédula de Identidad: 1716044126

Lugar y fecha: Quito, 22 de diciembre de 2015

Agradecimientos

A Diego Cisneros, Stella de la Torre y Carlos Valle por todo su apoyo en la teoría y estadística durante la realización de este proyecto. A mis padres y hermano que me apoyaron con viajes al campo y en todas las actividades. A Mirjaya Izurieta, que vivió conmigo durante toda la toma de datos; y a todos mis amigos que me apoyaron con fotos, viajes al campo y apoyo moral durante toda la tesis.

Resumen

Los anuros poseen un amplio repertorio vocal y visual que varía dependiendo de su ubicación geográfica, del mensaje que deseen enviar, y también de la cantidad de ruido que exista en su entorno. En este estudio se reporta por primera vez la señalización visual en machos de la especie *Dendropsophus carnifex* perteneciente a la familia Hylidae. Entre las señalizaciones reportadas se encontraron elevación de las patas posteriores (hind foot lifting), estiramiento de pata posterior (leg stretching), bandoleo de patas posteriores (foot-flagging), ondeo de patas anteriores (arm-waving), vibración de los dedos (toe-trembling) y exposición del saco vocal. Todas las señales documentadas fueron realizadas durante la noche, acompañadas por el repertorio vocal de la especie; lo que sugiere que existe comunicación mezclada en la misma. Durante las demostraciones visuales se pudo observar que se mostraban coloraciones brillantes existentes en las extremidades respectivas. No se encontró diferencias de tamaño entre los individuos que realizaban las señales.

Palabras clave: *Dendropsophus carnifex*, comunicación auditiva, comunicación visual, displays visuales.

Abstract

Anurans have a very wide vocal and visual repertory that may vary on their geographic location, the meaning of the signal they're sending and the amount of environmental noises that may occur in their habitat. In this study it is reported for the first time visual displays in males of *Dendropsophus carnifex* (Hylidae). This displays were hind foot lifting, leg stretching, foot-flagging, arm-waving, toe-trembling and vocal sac exposure. All displays were recorded during night time. During these displays, flash colors were visible and there wasn't a significant difference between sizes of the male individuals.

Key words: *Dendropsophus carnifex*, visual communication, acoustic communication, visual displays.

Tabla de contenido

Agradecimientos	4
Resumen	5
Abstract	6
Índice de tablas	8
Índice de Figuras	8
Introducción	9
Sobre la comunicación	9
Señales acústicas	12
Señales visuales	12
Especie de estudio	14
Justificación y Objetivos	15
Materiales y métodos	15
Área de estudio	15
Métodos	16
Resultados	18
Discusión	19
Conclusiones y recomendaciones	21
Literatura citada	22
Anexo A: Tablas	24
Anexos b: Figuras	26

Índice de tablas

Tabla 1.- Variaciones en variabilidad de luz para señales visuales en diversas situaciones ecosistémicas, y sus posibles efectos en la coloración. (Fuente: Hailman, 1977, traducido).....	24
Tabla 2.- Posibles soluciones para las necesidades de camuflaje vs. Coloración (Fuente: Hailman, 1977; traducido)	24
Tabla 3.- Etograma de los despliegues realizados por <i>Dendropsophus carnifex</i>	25

Índice de Figuras

Figura 1.- Ubicación de las localidades del estudio. Se puede observar a Centro de Educación Ambiental (CEA), Laguna de Mindo Garden, y el charco de agua; en el Bosque Nublado de Mindo, Pichincha, Ecuador.....	26
Figura 2.- Izq.: Exposición del saco vocal (sin canto), se puede observar cómo se infla parcialmente el saco vocal. Der.: Uso del saco vocal para canto, se puede observar cómo luce el saco vocal cuando se encuentra inflado en su totalidad.....	27
Figura 3.- Señal visual de <i>Dendropsophus carnifex</i> , elevación de la pata posterior. Se puede observar como se levanta la pata sin darse movimiento completo de la extremidad.....	27
Figura 4.- Señal visual de <i>Dendropsophus carnifex</i> , vibración de los dedos. Se puede observar como se realiza una ondulación de los dedos sin que se levanta la pata anterior.	27
Figura 5.- Señal visual de <i>Dendropsophus carnifex</i> , elevación de la pata anterior. Se puede observar cómo se levanta la primera parte de la extremidad, sin darse un movimiento completo de la misma...	28
Figura 6.- Comparación de los comportamientos más comunes realizados por <i>D. carnifex</i> , las barras horizontales reflejan la media, parte superior de la caja el tercer cuartil y parte inferior de la caja representa el primer cuartil. * representa a valores únicos de los datos analizados.....	29
Figura 7.- Número de ocurrencias de cada despliegue visual observado: saco vocal, ondeo de brazos, elevación de patas posteriores, bandoleo de patas posteriores, elevación del cuerpo y vibración de los dedos.	29
Figura 8.- Fotografía ventral de <i>D. carnifex</i> . Coloración inguinal anaranjada y membrana interdigital anaranjada. Vientre de color amarillo brillante.....	30
Figura 9.- Fotografía ventral de <i>D. carnifex</i> . Coloración inguinal anaranjada, vientre amarillo brillante.	30

Introducción

Los sistemas de comunicación en los animales son la base para el comportamiento a nivel inter e intra-específico debido a la complejidad de los mensajes emitidos. La manera en que se transmite la información puede dar información acerca del entorno en el que se desarrollaron cada una de las especies que se comunican. La comunicación puede incluir varios canales de comunicación de las señales (por ejemplo, visuales y auditivas) y posee patrones que varían dependiendo de si son señales de cortejo o agonistas, o influenciadas por la existencia de ruido ambiental que afecta la emisión de las señales (Wilson, 1975; Hailman, 1977; Hodl & Amézquita, 2001; Preininger et al, 2009).

Los anuros (Amphibia: Anura) poseen un amplio repertorio de señales auditivas y visuales que varía dependiendo de su ubicación geográfica, del mensaje que desean enviar, y de la cantidad de ruido que exista en su entorno. Pese a que los anfibios utilizan las señales acústicas como método principal de comunicación, existen algunos que poseen modos de comunicación múltiple, en los cuales utilizan varias modalidades sensoriales para transmitir la información. En este estudio, se llevó a cabo observaciones de la rana arbórea *Dendropsophus carnifex* (Amphibia: Anura: Hylidae) para evaluar su sistema de comunicación. No existe información disponible sobre la comunicación en esta especie de rana arbórea, sin embargo, se conoce que especies cercanas a *D. carnifex* presentan despliegues visuales (i.e., *Dendropsophus parviceps* presenta despliegues visuales en situaciones agonísticas entre machos de la misma especie; Amézquita & Hödl, 2004).

Sobre la comunicación.

La comunicación es la acción por parte de un organismo emisor que puede o no alterar el patrón de comportamiento del receptor, en una acción donde pueden participar uno o más organismos (Wilson, 1975). El paso de la información en cualquier entorno se transmite a través de acciones, como vocalizaciones o danzas, que contienen un mensaje específico. El mensaje tiene un beneficio para el receptor ya que le permite tomar un curso de acción dependiente del estímulo recibido. En base a este estímulo, el receptor puede actuar en beneficio propio o en beneficio de ambos. La base de la comunicación es la interacción, la cual explica las contribuciones de cada individuo y sigue un orden de señales específico. Para esto, el emisor y el receptor no necesitan tener las mismas habilidades, ni recibir los mismos beneficios, lo que permite a varias especies de animales sociales poder vivir en grupos organizados que se basan en las interacciones de los miembros del mismo (Smith, 1977).

A pesar de ser algo generalizado, cada especie posee una manera única de hacerse notar por otros individuos similares lo que permite compartir información de una manera más eficaz. Mientras mejor informado se encuentre un individuo, mejores decisiones puede tomar y por ende moldear su comportamiento. Esta especialización se realiza en patrones, los cuales son tratados como adaptaciones diseñadas por la selección natural (Wilson, 1975; Smith, 1977; Krebs & Dawkins, 1984). El Principio de Antítesis, uno de los principios de la comunicación

animal, fue reconocido por Darwin (1892) en "*The Expression of the Emotions in Man and Animals*" bajo el postulado de: "Cuando un animal invierte sus intenciones, invierte la señal". Un ejemplo de esto se puede observar en las interacciones agresivas entre los animales, cuando un animal que ha perdido se acerca al ganador, cambia su postura de agresivo a sumiso.

A pesar de que los animales tengan un repertorio de señales limitado, la cantidad de información transmitida puede ser aumentada si se presenta cada señal en diferentes contextos. El significado de la señal depende en otros estímulos que llegan simultáneamente al receptor. Este mensaje puede ser dirigido a individuos de la misma especie, como una vocalización de cortejo; o puede ser dirigido a otra especie, como una vocalización de advertencia para los predadores. Dentro de los individuos de la misma especie, sobre todo en vertebrados, se puede llegar a distinguir entre juveniles y adultos basándose en señales visuales, químicas o auditivas (Wilson, 1975; Krebs & Dawkins, 1984).

Las señales de los animales pueden ser clasificadas en dos categorías. La primera categoría es la categoría discreta, o digital, en la cual las señales son de reconocimiento simple, sobretodo en cortejos. Un ejemplo de esto es la intermitencia bioluminiscente de las luciérnagas. Por otro lado, se encuentran las señales graduales o análogas, las cuales tienen alta variabilidad. La intensidad/duración de este tipo de señales depende de la motivación de la acción que tenga el animal; por ejemplo, el baile que realizan las abejas al acercarse a su panal. A pesar de que se sugiere la idea que la mayoría de señales son simples, todos los animales que presenten un sistema nervioso presentan sistemas mucho más complejos de comunicación (Wilson, 1975).

Cualquier señal que sea limitada por tiempo-espacio da información sobre estos dos parámetros. Aunque la ubicación del emisor es importante, la proporción de la información transferida puede ser incrementada al bajar la tasa de emisión o elevando el umbral de concentración, o ambas. Por ejemplo, esto puede ser encontrado en señales químicas donde el intervalo entre la emisión de la feromona y el desvanecimiento de la misma en el espacio depende de la cantidad emitida. Si la distancia o la ubicación del emisor son parte del mensaje, para aumentar la transmisión de información se necesita incrementar la tasa de emisión o disminuir el umbral de concentración (Wilson, 1975).

Si una señal es producida constantemente se aumenta el potencial de la cantidad de información transferida mientras más tiempo pasa. Animales que poseen estructuras permanentes ayudan a transmitir una señal constante con un mensaje claro a todo momento. En otras ocasiones, los mensajes van gradualmente perdiéndose, pero contienen más información que su equivalente discreto. Es muy probable que el mensaje degradado varíe en la intensidad y la calidad del mensaje obtenido por el receptor. Existen mensajes que no pueden ser transmitidos por un solo individuo, por lo que ha evolucionado comunicación en masa, la cual ayuda a la transferencia de información de un grupo a otro. El hecho de que existan mensajes que se dan constantemente crea redundancia en los mismos, lo que ayuda en caso de que pueda perderse en el camino el mensaje enviado (Wilson, 1975).

Dentro de los sistemas de comunicación se pueden encontrar tres partes esenciales, el tipo de función que tiene cada señal, la inferencia de la derivación cultural que presenta, y la manera en

la que se emite la señal. Estas señales nunca son homogéneas, sin embargo, siempre emiten un mensaje confiable. Existen comportamientos que se realizan en patrones y casi nunca varían. Estos patrones de acción son actividades estereotipadas que realizan los animales e incluyen a un variado repertorio y son cruciales en la organización de las actividades regulares de los organismos, como lo es la alimentación, los predadores, entre otros (Wilson, 1975; Smith, 1977).

La motivación, es decir los estímulos previos a las señales, de los animales es uno de los factores principales que influye en la decisión sobre el repertorio que va a utilizar, ya sea de agresividad, cortejo, alimentación, entre otros. Aparte, las consecuencias que se derivan de cada comportamiento también influyen en que patrón utilizar en determinadas situaciones. Las consecuencias para cada acción se encuentran predeterminadas en los animales ya que siempre siguen una secuencia específica. Y esta predicción depende de la sensibilidad que presente el individuo ante las señales recibidas del medio o del individuo emisor (Krebs & Dawkins, 1984).

Hay patrones de acción fijos que no provocan una respuesta inmediata y clara como lo es el tamaño de una presa, sino que se pueden observar en la manera en cómo interactúan los individuos, ya sea de cortejo o defensa de territorio. En este tipo de acciones, los individuos no interactúan físicamente unos con otros, solo se envían estímulos que pueden llegar a influenciar el comportamiento del receptor. A estas acciones se les conoce como despliegues, y pueden ser el canto de pájaros, ladridos de perros, postura del cuerpo en reptiles, entre otros. Estos despliegues emiten varios tipos de señales especializadas al receptor, lo que le permite acercarse o alejarse según sea la señal recibida, y según los estímulos o causas que fueron percibidos por el emisor que influenciaron en la señal emitida (Wilson, 1975; Smith, 1977).

Los despliegues de cortejo o de territorialidad son característicamente elaborados y difieren altamente entre especies. Sus patrones repetitivos y complejos son los que evitan en gran porcentaje que se cortejen dos individuos de diferentes especies, y sólo fallan algunas veces en individuos de especies cercanas. Sin embargo, en despliegues relacionados con grados de agresividad, los comportamientos que sugieren sumisión son genéricos, sobre todo en mamíferos. Al combinar el tipo de señales emitidas, se logra darles nuevos significados que si se los utiliza de manera individual. Las señales emitidas a través de diferentes canales sensoriales, pueden aumentar a cantidad de información transmitida. En algunos casos, estas señales son redundantes, pero enfatizan el mensaje enviado. Dependiendo del grado de la intensificación de la señal, se pueden añadir componentes de diferentes modalidades (Wilson, 1975).

Dentro de los patrones más estereotípicos de señales se encuentra puede encontrar algunas que indiquen un status especial, como lo son peculiaridades visuales o en el momento de enviar una señal. También pueden ser ofertas o peticiones de alimento, lo que es bastante común en aves y mamíferos entre padres e hijos con señales relativamente simples como de colores específicos o sonidos; invitación al acicalamiento o acicalar a individuos, generalmente se realizan con fines de cortejo como en los insectos, o también con fines de afianzar lazos sociales como en los primates. Por otro lado, las señales pueden ser de alarma, para advertir sobre peligros cercanos;

angustia, utilizado altamente por individuos juveniles para atraer a adultos a sus lados; incitación a la caza, con señales visuales específicas que catalizan esa acción en particular; eclosión sincronizada, que depende de una comunicación a nivel embrionario; y, agonísticas, utilizadas para defender territorio o dominancia (Wilson, 1975). Dentro de los diferentes tipos de señales en la comunicación, en los anuros se utilizan principalmente señales acústicas y señales visuales.

Señales acústicas.

Las señales acústicas, se cree, evolucionaron gracias a presiones evolutivas relacionadas con identificación de especies y selección de entornos con buena o mala acústica. Para maximizar la distancia de transmisión, la morfología de los animales favorece a señales de alta frecuencia, por lo que la morfología actúa de manera opuesta a las propiedades del entorno (Ryan, 1986).

El entorno absorbe sonidos con alta rapidez, siendo los sonidos de alta frecuencia los que se pierden más rápido en el medio; sobre todo si los individuos se encuentran cerca al sustrato. En estos casos, se favorecen las señales acústicas de baja frecuencia, ya que además de viajar por mayor distancia, causa vibraciones en el sustrato que ayuda en la transmisión del mensaje. En pájaros, el canto puede llevar, al menos, dos tipos de información en relación al individuo que realiza la señal. Cada canto tiene una diferente estructura y diferente frecuencia, por lo que cada vocalización tiene un mensaje específico para cada receptor, e incluso puede contener diferente información dependiendo del receptor (Catchpole, 1979; Ryan, 1986).

Las señales acústicas tienen una base filogenética, lo que causa las amplias diferencias entre especies que pueden pertenecer a un mismo taxón. Un claro ejemplo de esto son los anuros, los cuales poseen un amplio repertorio vocal que varía dependiendo de su ubicación geográfica, del mensaje que deseen enviar, y también de la cantidad de ruido que exista en su entorno. La morfología del sistema auditivo en los anfibios parece que fue diseñado para captar información específica del mensaje recibido, con el objetivo principal de reconocimiento de especies. La relación entre las propiedades del espectro y la frecuencia de la vocalización difiere altamente entre especies y generalmente se encuentra correlacionado con el tamaño del cuerpo. Mientras más grande sea un individuo más baja es la frecuencia que utiliza en las vocalizaciones (Ryan, 1986; Kelley, 2004; Amézquita, 2004; Grafe, Wangert, 2007).

Pese a que los anfibios utilizan las señales acústicas como método principal de comunicación, existen algunos que poseen un modo de comunicación múltiple, en el cual se utilizan varias modalidades sensoriales para poder transmitir la información. Las señales emitidas deben ir acoplándose al medio para poder reducir al máximo el efecto del ruido del entorno. De esta manera, se empieza a dar una selección a favor de las señales acústicas o de las señales visuales para poder transmitir la mayor cantidad de información posible (Grafe, Wangert, 2007; Preininger et al, 2009).

Señales visuales.

Las señales visuales son más comunes en ecosistemas con un alto ruido ambiental. El ruido ambiental, en este caso, es todo aquello que afecta al mensaje y no puede ser separado por el receptor. Se lo puede clasificar en ruido de transmisión, que físicamente cambia la señal durante la transmisión; y el ruido de detección, que abruma la señal con entropía externa. Sin embargo, también existe ruido ambiental que puede afectar a estas señales, ya que dependen del ángulo del sol presente, la cantidad de luz disponible, y como es el ecosistema en el que se realiza la señal (Hailman, 1977).

Estas señales varían en especial en el tipo de movimiento muscular que se da para cambiar la forma corporal, o en la realización de “despliegues” predeterminados junto a gestos estereotipados. La generación de estas señales es acentuada por coloraciones brillantes de todo el cuerpo, o solo de estructuras predeterminadas. Este tipo de coloración solo aparece al momento de comunicarse, y no se considera como señales visuales todo tipo de coloración o dimorfismo existente de manera permanente (Amézquita, 2004; Preininger et al, 2009; Hailman, 1977).

Los animales pueden crear sombras en el sustrato cercano, y pueden modificarla para que parezca más grande o más pequeña según sea su necesidad; para esto se enfocan en las características físicas de coloración que poseen. También, pueden mejorar su forma al tener coloraciones especiales en ciertos apéndices, teniendo transparencias o contrastes que les ayuden a sobresalir. Dependiendo del brillo o de la opacidad el entorno, las coloraciones varían en rangos predeterminados (Ver Anexos, tabla 1) (Hailman, 1977).

El uso de este tipo de señales ya mencionadas puede crear un problema de falta de camuflaje durante la emisión de señales. Es por esto que se emiten señales en determinados periodos de tiempo que son lo suficientemente largos como para que se note la señal, pero cortos para que no capte la señal un individuo no deseado como un predador; se busca un fondo que pueda ocultar parcialmente al emisor; no es a larga distancia, etc. (Ver Anexos, tabla 2) (Hailman, 1977).

El movimiento es una de las señales que más sobresale. Si un individuo realiza un movimiento en un campo estático, este sobresale inmediatamente. Esto debe ser llevado a cabo en un rango predeterminado de velocidad para que pueda sobresalir de manera óptima; debe tener una direccionalidad específica para que cada dirección pueda tener un significado único; tener redundancia para enfatizar el mensaje y, si se da el caso tener un ritmo específico; iniciar súbitamente y, ser lo más exagerado posible (Hailman, 1977).

En los anuros, la manera en que se comunican y los mensajes que emiten con cada señal permiten conocer acerca de su complejo sistema social y comunicativo. El conocer acerca de cómo manejan su sistema de comunicación indica cómo se presenta el equilibrio entre señales auditivas y las señales visuales; y esto a la vez indica cómo realizan las señales y el significado de cada una (Hodl & Amézquita, 2001; Preininger et al, 2009; Hailman, 1977; Wilson, 1975).

El ruido ambiental existente en los ecosistemas puede llegar a afectar en gran manera en el tipo de señal emitidas por los individuos. Las señales visuales pueden llegar a ser métodos

alternativos o complementarios, dependiendo de la cantidad de ruido ambiental y del contexto social de la señal. Muchas condiciones ambientales han favorecido a este tipo de comunicación mixta, sobre todo aquellos cerca de cascadas y de ríos rápidos (Amézquita & Hodl, 2004). El uso de este tipo de señales es utilizado en su mayoría por especies diurnas, y una de las familias en la que se ha encontrado la mayor cantidad de individuos que tienen este tipo de comunicación, es la familia Hylidae.

Especie de estudio.

Dendropsophus carnifex es una rana arbórea perteneciente a la familia Hylidae. La familia Hylidae se encuentra ampliamente distribuida a lo largo de América y Europa, es una rana arbórea que posee alrededor de 932 especies (Faivovich et al., 2005). Los géneros americanos y australianos pertenecen a la subfamilia Hyliinae, la cual es la más grandes de los grupos de Hylidae con 590 especies (Faivovich et al, 2005). Esta familia posee géneros que utilizan señales visuales en la noche, sobre todo los géneros *Litoria*, *Phyllomedusa* e *Dendropsophus*. Este último género es uno de los cuales presenta una mayor cantidad de especies que utilizan una mezcla entre señales auditivas y visuales (Hartmann et al, 2004). Con base en resultados filogenéticos, se presentó una nueva taxonomía monofilética, donde Hyliinae es dividida en cuatro tribus. Además, 297 de las 353 especies hasta ahora incluidas en *Hyla* son divididas en 15 géneros, cuatro de los cuales son géneros que ya estaban en uso, cuatro son nombres resucitados de la sinonimia de *Hyla*, y siete son nuevos. *Hyla* es restringido a *H. femoralis* y los grupos de *H. arborea*, *H. cinera*, *H. eximia*, e *H. versicolor*, cuyos contenidos son en algunos casos redefinidos. Así mismo, *Phrynohyas* es incluido en la sinonimia de *Trachycephalus*, y *Pternohyla* en la sinonimia de *Smilisca*. *Dendropsophus* es revalidado para incluir todas las especies previamente incluidas en los grupos de especies de 30 cromosomas, o sospechadas de tener 30 cromosomas (Faivovich et al. 2005). Después de estos análisis, varias especies (principalmente las de menor tamaño) pertenecientes al género *Hyla* pasaron a ser parte del género *Dendropsophus*, entre ellas *D. carnifex*.

Dendropsophus carnifex se caracteriza por tener un tamaño de 27.7 mm (machos) o 32.5 mm (hembras), cabeza más delgada que el cuerpo, hocico corto, patas con membrana, y tímpano pequeño y usualmente escondido en machos y ligeramente evidente en las hembras (Duellman, 1969). En cuanto a la coloración, tiene el dorso varía entre amarillo-dorado hasta un amarillo oliváceo mientras que el vientre es de color amarillo, aunque puede variar la intensidad del color. Una característica distintiva es la mancha subocular, las membranas anaranjadas interdigitales, y las coloraciones flash presentes en las membranas axilares y superficies inguinales (Arteaga et al. 2013). El canto de esta especie es una vocalización aguda (whaak), seguida por una serie de clicks. Estas vocalizaciones las realiza usualmente en temporada reproductiva cerca del agua (Olivia, 2014).

Dendropsophus carnifex es una rana que puede variar sus tipos de vida de semiacuática, de 5 a 100 cm sobre el agua, a arbórea perchando en arbustos o árboles hasta los 350 cm sobre el suelo. Esta especie durante el día se esconde bajo la corteza de los árboles o en hojas de bromelias, y durante la noche es una rana activa y los machos vocalizan durante la mayoría del año, aunque

aumentan su actividad durante las noches lluviosas. *D. carnifex* prefiere hábitats despejados, por lo que su distribución y tamaño de población se ha visto favorecido con el incremento de pastizales en áreas aledañas a sus poblaciones (Arteaga et al, 2013).

Una especie del clado hermano a *Dendropsophus carnifex*, *D. parviceps* es una rana con coloración tomate y patrones manchados en el dorso, que posee superficies ocultas en las membranas axilares e inguinales de color anaranjado. *D. parviceps* habita generalmente en áreas cercanas a ríos en vegetación de estratos bajos. Esta especie ha presentado el uso de despliegues visuales como método de comunicación. Se conoce, además, que *D. parviceps* utiliza estas señales de manera agonística para poder defender el territorio (Amézquita & Hödl, 2004).

Justificación y Objetivos

Indicadores morfológicos de *Dendropsophus carnifex* sugieren la presencia de despliegues visuales, que no han sido estudiados anteriormente. *D. carnifex* una coloración brillante en la parte ventral y en sus membranas interdigitales. Estos colores pueden variar de amarillo a tomate brillante (Yáñez-Muñoz et al, 2009). Gracias a esta coloración, similar a *D. parviceps* y debido a su cercanía filogenética, se esperaría encontrar este mismo tipo de comportamientos en *D. carnifex* (Faivovich, 2005). Además, *D. carnifex* es una especie abundante, plástica, y difícil de ser influenciada por presencia humana en su hábitat natural, lo que la confiere característica de ser un buen modelo para estudio de comportamiento.

El presente estudio busca contribuir al conocimiento sobre el comportamiento de comunicación en el género *Dendropsophus*. Específicamente, evaluar el sistema de comunicación de *Dendropsophus carnifex* con énfasis en despliegues visuales. Conocer acerca de sus interacciones intraespecíficas puede contribuir a siguientes estudios que amplíen la comprensión de los factores que influyen a determinadas señales de comunicación, y como se encuentran compuestas las mismas. Adicionalmente, podría dar paso a una hipótesis de comunicación visual en todos los miembros del género *Dendropsophus*.

Materiales y métodos

Área de estudio.

Dentro del Bosque Nublado de Mindo, con una altitud entre 1270-1300 metros sobre el nivel del mar se buscaron poblaciones de *Dendropsophus carnifex* cercanas y lejanas al río Mindo basándonos en las observaciones realizadas por Arteaga et al. en el 2013. Para encontrar a las poblaciones, se realizaron caminatas en los alrededores de los sitios descritos por Arteaga et al, y se buscaron 3 poblaciones. Estas poblaciones se encontraron en una laguna dentro de la reserva del Centro de Educación Ambiental (0.0569°S, 78.684°O), en una laguna perteneciente a Mindo

Garden (0° 3'53.47"S, 78°43'53.26"O), y en un charco de agua estancada a lo largo de la carretera (0°4'26.26''S, 78°45'0.19''O) (Figura 1).

La reserva del Centro de Educación Ambiental (CEA), se encuentra al final del camino que lleva hacia el mariposario de Mindo y para ingresar al sitio se debe cruzar el río Mindo. El sitio escogido para el muestreo se encontraba a 1 km de distancia de la entrada principal junto a las casas del CEA. Aquí se encuentra una laguna con vegetación de borde dentro de la misma, con plantas de 60 cm de alto como altura máxima y crean un borde dentro de la laguna de 2 m de ancho. La vegetación predominante dentro de la laguna eran plantas acuáticas, y la laguna se encontraba dentro de un gap de bosque nublado.

La laguna perteneciente a Mindo Garden se encuentra a unos 800m desde la entrada al sitio frente del hostel Mindo Garden, el cual queda al final del camino del mariposario de Mindo, antes de cruzar el río Mindo. Esta laguna no posee vegetación dentro de la misma, pero existen áreas inundadas cercanas con vegetación de 1.50m de alto y se encontraban distribuidas en toda el área inundada. La planta predominante en esta área era de la familia Poaceae; y alrededor de estas áreas inundadas se podía encontrar vegetación nativa. La humedad tanto del ambiente, como la permanencia de las áreas inundadas, son permanentes.

El charco de agua se encontraba a 100m de la entrada al mariposario, en dirección a Mindo Garden. Este charco tenía una profundidad de 10 cm, era de 1m de ancho y tenía una extensión de 5 metros de largo. La vegetación dentro de esta charca era principalmente de plantas pertenecientes a la familia Poaceae, aunque también se encontraban varias especies acuáticas, con una altura máxima de 30 cm. Este charco era temporal durante la época lluviosa.

Métodos.

En cada uno de los sitios de muestreo, se caminó a velocidad lenta en el borde de la vegetación observando de arriba hacia abajo (altura máxima 1.70, altura mínima, nivel del suelo) con la finalidad de encontrar a *D. carnifex*. De cada rana encontrada se documentó las actividades que realizaba de manera descriptiva siguiendo el etograma establecido por Hodl & Amézquita (2001). Se realizó un esfuerzo de 186 horas-persona durante los meses de marzo, mayo y junio del 2015, y se muestreó entre las 20h00 y 23h00, repartiendo equitativamente los días de muestreo entre los 3 sitios, dando un total de 15 días por sitio.

Comportamiento	Definición
Vibración de los dedos (Toe trembling)	Los dedos de las patas se retuercen, vibran o se mueven sin que se dé un movimiento de la pata. Puede darse en ondulaciones secuenciales o sin un patrón aparente. Este

	comportamiento suele darse en situaciones agonísticas.
Elevación de las patas posteriores (Hind foot lifting)	Se eleva una de las patas posteriores de manera dorsal y se la vuelve a colocar en el suelo, no existe estiramiento de la extremidad. Suele darse en situaciones agonísticas.
Ondeo de patas anteriores (Arm waving)	Elevación de una de las patas anteriores, agitándole de arriba hacia abajo, en manera de arco por encima o por al frente de la cabeza. Suele darse en situaciones agonísticas.
Sacudida de extremidades (Limb shaking)	Movimientos rápidos de arriba hacia debajo de una de las patas anteriores o posteriores. Esto difiere de la elevación de una extremidad y de ondeo de patas anteriores debido a la alta velocidad en que se realiza este movimiento. Suele darse en situaciones de cortejo y agonísticas.
Estiramiento de pata posterior (Leg stretching)	Estiramiento rápido de una o ambas patas posteriores al nivel de sustrato. Puede mantenerse extendida por cierto tiempo. Suele darse en situaciones agonísticas.
Barrido (Wiping)	Movimiento nervioso de la extremidad anterior o posterior sobre el suelo, no se da elevación. Difiere de la sacudida de extremidades debido a que siempre permanecen las extremidades en contacto con el suelo, y de estiramiento de la pata posterior debido a que no se da un estiramiento de ninguna extremidad. Suele darse en situaciones de anuncio.
Bandoleo de patas posteriores (Foot flagging)	Elevación de una, o ambas extremidades posteriores de manera lenta dentro y fuera en arco por encima del nivel del sustrato. En su extensión máxima puede darse vibración o extensión de los dedos, mostrando diferente patrón de coloración. Suele darse en situaciones de cortejo y agonísticas.
Elevación del cuerpo (Body raising)	Levantamiento del cuerpo apoyándose en las extremidades anteriores. Ambas extremidades se encuentran extendidas y se

	puede observar con claridad la parte ventral de la garganta.
--	--

Fuente: Hodl & Amézquita, 2001. (Traducido).

Además de documentar de manera escrita lo observado, se grabaron con una cámara de video a las ranas observadas. Las señales fueron muestreadas en muestreos focales, es decir se observaba un individuo a la vez. Cada muestreo focal fue realizado por 1 minuto por individuo. A cada rana se registró una vez por muestreo. Se registraron también las condiciones de nubosidad de cada día de observación con el objetivo de determinar la existencia de una relación entre la cantidad de luz natural disponible y el patrón de actividades realizadas (Preininger, 2009). Para observar el clima se observó la cantidad de nubosidad presente cada día de muestreo y se clasificó en 4 categorías: nublado, parcialmente nublado, despejado, lluvioso. Después de la toma de datos, se volvieron a observar las grabaciones para determinar la frecuencia de cada señal realizada, determinando el número de veces que se realizó cada señalización. Para esto, se analizó cada uno de los videos en el laboratorio a una velocidad de 0.125x.

Para los análisis estadísticos se utilizará la prueba de Chi cuadrado para analizar las diferencias de las frecuencias de cada señal que haya sido observada, y así poder determinar cuáles son los comportamientos más comunes al igual que para determinar si existían o no comportamientos favorecidos por la especie. Observando los videos se analizaron las duraciones de cada señal emitida por cada individuo al igual que las frecuencias de cada señal.

Resultados

De todos los individuos observados, se encontró que los machos de *D. carnifex* realizan 6 señalizaciones visuales diferentes: elevación de patas posteriores (Hind-foot lifting), bandoleo de patas posteriores (foot-flagging), ondeo de patas anteriores (arm waving), vibración de los dedos (toe trembling), elevación del cuerpo (body raising) y exposición de saco vocal. Sin embargo, para los análisis estadísticos no se tomó en cuenta la señalización de elevación del cuerpo debido a que fue observado solo en 2 ocasiones. En total se registró 126 individuos de los cuales 50 individuos realizaron algún tipo de despliegue visual, y en todos los despliegues se pudo observar la coloración de las superficies ocultas ya sea de la membrana axilar, inguinal o interdigital cuando se estiraba una de las patas o se movían los dedos (Tabla 3, Figuras 2,3,4,5). A parte de los despliegues, se observó 1 enfrentamiento macho-macho, en el cual se pudo observar competencia vocal entre ambos machos y, uno de los machos realizó dos secuencias seguidas de ondeo de brazos mientras el otro macho seguía cantando.

Dentro de los despliegues observados por individuo, la media más alta fue para elevación de patas posteriores ($X=4$), seguida por bandoleo de patas posteriores ($X=1.2$), y por último vibración de los dedos ($X=1.125$) (Figura 6). Las medias para saco vocal y ondeo de brazo fueron de 1. Todos los comportamientos se realizaron una vez por individuo, con la excepción de elevación y bandoleo de las patas posteriores, y vibración de los dedos, ya que se realizaron

más de una secuencia por individuo. Estos 3 comportamientos cuales tuvieron un máximo de 5, 2 y 3 despliegues por individuo.

Al realizar la prueba de Chi cuadrado para ver el índice de bondad de ajuste, se obtuvo que la diferencia entre las frecuencias de las señales observadas es significativa ($X^2=23.36$, $df=4$, $p<0.001$). Las frecuencias realizadas fueron: saco vocal 44.07%, vibración de los dedos 18.64%, elevación de la pata posterior 15.25%, bandoleo de patas posteriores 13.56% y ondeo de patas anteriores 8.47% (Figura 7). Ninguno de los despliegues observados fue realizados junto a vocalizaciones, aunque los individuos si realizaban vocalizaciones separadas de las señales visuales. Estos despliegues usualmente se realizaban por una duración de 3 segundos por secuencia, y existía un intervalo de 5 a 10 segundos entre secuencia vocal y secuencia visual.

Por otro lado, al analizar si la diferencia de localidad afectó a la cantidad de despliegues vistos en cada muestreo, se obtuvieron resultados no significativos estadísticamente para ninguno de los comportamientos observados ($X^2_{vibración/bandoleo/elevación}=3$, $gl=2$, $p=0.22$, $X^2_{saco\ vocal/ondeo}=6$, $gl=4$, $p=0.19$). De igual manera, no se obtuvo diferencias significativas al analizar ausencia y presencia de despliegues entre localidades ($X^2=6$, $gl=2$, $p=0.19$). Sin embargo, a pesar de no tener diferencias significativas, tanto en presencia/ausencia y la frecuencia de los despliegues realizados se pudo observar diferencias entre las 3 localidades, siendo CEA el sitio con mayor número de despliegues y Mindo Garden el sitio con menor número de despliegues realizados. De igual manera, al analizar diferencias de despliegues y el clima, se encontró que no existían diferencias significativas ($X^2=16.85$, $gl=10$, $p=0.07$); a pesar de esto, se pudieron observar mayor número de despliegues cuando el clima era lluvioso o nublado en comparación con un clima despejado.

Discusión

El despliegue con mayor frecuencia es la inflación del saco vocal, sin vocalizaciones. Esto puede darse debido a la brillante coloración amarilla existente en esta área, y que resalta en comparación al resto del cuerpo. El siguiente comportamiento más abundante es la vibración de los dedos seguido con poca diferencia la elevación de las patas posteriores y el bandoleo de las mismas, esto se puede explicar debido a que la coloración en la parte inguinal de color anaranjado es mucho más prominente que la membrana axilar anaranjada. De igual manera, la membrana interdigital posee la misma coloración de las partes inguinales, lo que justifica la frecuencia de este comportamiento (Figuras 8, 9). 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. Esto podría explicar por qué los colores más llamativos de *D. carnifex* se encuentran en superficies ocultas.

El despliegue de bandoleo de patas posteriores es similar al despliegue realizado por *Dendropsophus parviceps*, y comparten una frecuencia similar, mientras que el ondeo de brazos obtuvo una frecuencia diferente entre *D. carnifex* y *D. parviceps* (Amézquita & Hödl, 2004).

Sin embargo, se reportó mayor variedad en el repertorio de *D. carnifex*, ya que se incluye la exposición de saco vocal y también vibración de los dedos. Estas diferencias podrían deberse a las diferencias existentes en las morfologías de ambas especies, ya que *D. carnifex* presenta más superficies ocultas con coloración brillante que *D. parviceps*. *D. carnifex* y *D. parviceps* son miembros del mismo clado compuesto por *D. carnifex*, *D. labialis*, *D. giesleri* y *D. parviceps*, pero se deberían realizar más estudios para poder determinar si los despliegues visuales se tratan de un comportamiento filogenético y si se encuentra presente en toda la especie *Dendropsophus* (Faivovich et al. 2005).

La exposición de saco vocal la señal más frecuente. Según Rosenthal, Rand & Ryan (2004) y Wells & Schwartz (2006), la utilización del saco vocal puede aumentar la importancia del mensaje a enviar y, en caso de ser utilizada junto a vocalizaciones, tiene una mayor probabilidad de llamar la atención de otro individuo, específicamente hembras. Sin embargo, durante los despliegues observados, los despliegues de saco vocal registrados no se llevaron a cabo junto a señales acústicas por lo que no se puede saber en realidad el rol específico.

El hecho de que ninguno de los despliegues observados junto a vocalizaciones puede haberse dado a la utilización de este tipo de señales como una “alerta” antes de que se realicen vocalizaciones con mensajes específicos. 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. El uso de señales como medio de advertencia o alerta son más utilizadas en entornos con mucho ruido ambiental o para comunicaciones a larga distancia (Hödl & Amézquita, 2001; Ord & Stamps, 2008). Para poder determinar la función específica de cada despliegue observado se deberán realizar más estudios modificando las variables de clima, número de individuos cercanos y cantidad de ruido ambiental. La evolución de la comunicación se ha dado poco a poco mediante a adaptaciones de los individuos a los entornos en los que viven. Según Krebs & Dawkins (1984), las necesidades por las que pasan los individuos poco a poco han ido seleccionando a aquellos con mejores capacidades de comunicarse en entornos con características específicas. Además, según Hailmann (1977) el hecho de que se da un movimiento por cortos periodos de tiempo, en el que sobresale la coloración del individuo, se asegura que se envíe de manera correcta el mensaje; aunque aún no se conozca el contexto en el que se realiza.

En cuanto a las localidades, la diferencia no significativa encontrada entre los 3 sitios (CEA, Mindo Garden y la Carretera) puede deberse a la variedad de plantas que se encontraban en estos sitios, lo que afectaba a la disponibilidad de perchas óptimas para *D. carnifex*. Tanto en CEA como en la Carretera se encontraba vegetación con hojas amplias y a corta distancia del agua, lo que pudo favorecer a individuos que realizaran despliegues visuales en comparación con la laguna de Mindo Garden, cuya vegetación se encontraba a mayor distancia del agua y sus hojas eran más angostas. La distancia al agua puede ser un factor importante debido al tipo de vida semiacuática que tienen estas ranas durante la época reproductiva y a que tienen un corto rango de movilidad (Olivia, 2014; Arteaga et al, 2013). Debido a esto, se pueden ver beneficiadas por vegetación más cercana al agua, ya que se encuentran más cerca de su territorio

reproductivo. Por otro lado, la diferencia en clima pudo darse debido a que al haber menor luz directa (luz de luna) al tener climas lluviosos o nublados, la posibilidad de ser vistos por un predador es menor, mientras que al estar a corta distancia de otros individuos de la misma especie la comunicación visual no se ve afectada en gran manera (Hailman, 1977). La cantidad de luz natural influencia también en los patrones de coloración mostrados durante los despliegues, por lo que esto podría explicar las diferentes frecuencias encontradas entre los diferentes tipos de nubosidades (Hailman, 1977; tabla 1).

Conclusiones y recomendaciones

A pesar de que tres comportamientos fueron los más realizados, el repertorio de *D. carnifex* incluye 6 diferentes tipos de despliegues visuales. Esto indica que existe comunicación visual para esta especie y que su utilización puede tener una alta variedad de significados e importancia al momento de emitir mensajes, debido a que ninguno de los comportamientos observados fueron realizados de manera conjunta a las vocalizaciones. Debido a que se registró un enfrentamiento con despliegue visual, se podría hipotetizar que estas señales visuales son utilizadas para comportamientos agonísticos como fue propuesto por Hödl y Amézquita (2001). Es posible que el comportamiento visual observado se encuentre influenciado por la composición del hábitat y cantidad de luz natural disponible.

Se sugiere mayor investigación con respecto a la comunicación en *D. carnifex* para poder determinar los contextos y significados de los despliegues visuales de la especie. Además, se sugiere aumentar el tamaño de la muestra y estudiar a la especie tanto en época seca como lluviosa. También mejorar los equipos utilizados para poder observar con mejor calidad los individuos estudiados; o también colocar cámaras trampa para poder observar el comportamiento sin influencia del investigador. Aparte, es necesario realizar un estudio que incluya a hembras de *Dendropsophus carnifex* para conocer si se trata de un comportamiento general o específico de machos; y que tanto éxito tienen los comportamientos de los machos frente a las hembras. Se recomienda también prestar mayor atención a despliegues macho-macho o macho-hembra para poder determinar qué tan antagonistas o de cortejo son estos despliegues visuales.

En general se sugiere continuar con investigación en los sistemas de comunicación de las demás especies del género *Dendropsophus*, con énfasis en aquellas especies que presenten coloraciones brillantes en las superficies ocultas. Esto podría ayudar a determinar si los despliegues visuales se tratan de un comportamiento común dentro del clado. Además, se podrían realizar investigaciones genéticas en cuanto a la visión de estos animales para conocer acerca del espectro de color que pueden ver y como esto difiere de los colores observados por los investigadores.

Literatura citada

- Amézquita, A, Hodl, W. (2004). How, When, and Where to Perform Visual Displays: The case of the Amazonian Frog *Hyla parviceps*. *Herpetologica*. 60(4): 420-429.
- Arteaga, A, Bustamante, L, Guayasamin, J. (2013). *The Amphibians and Reptiles of Mindo*. Universidad Tecnológica Indoamérica, Quito. 258 pp.
- Catchpole, C. (1979). Song and Communication. *Vocal Communication in birds*. Ch 4, pp 21-37.
- Duellman, W. (1969). A New Species of Frog in the *Hyla parviceps* Group from Ecuador. *Herpetologica*. 25(4): 241-247.
- Faivovich J, Haddad, C, Garcia, P, Frost, D, Campbell, J, Wheeler, W. (2005). Systematic Review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 294: 240 pp.
- Grafe, T, Wangert, T. (2007). Multimodal Signaling in Male and Female Foot-Flagging Frogs *Staurois guttatus*(Ranidae): An Alerting Function of Calling. *Ethology*. 113: 772-781.
- Hailman, J. (1977). Noise. *Optical Signals*. Indiana University Press. Ch 7, pp 190-247.
- Hartmann, M, Hartmann, P, Hadda, C. (2004). Visual signaling and reproductive biology in a nocturnal treefrog, genus *Hyla* (Anura: Hylidae). *Amphibia-Reptilia*. 25:395-406.
- Hödl, W, Amézquita, A. (2001). Visual signaling in anuran amphibians. *Anuran communication*. Smithsonian Inst. Press, Washington. PP. 121-141.
- Kelley, D. (2004). Vocal Communication in Frogs. *Current Opinion in Neurobiology*. 14: 751-757.
- Krebs, J, Dawkins, R. (1984). Animal signals, mind-reading and manipulation. *Behavioural Ecology: An evolutionary approach*. Sinauer Associates. Pp 320-402.
- Olivia, M. (2014). *Vocal repertoire and female choice in an Ecuadorian treefrog, Dendropsophus carnifex*. California State University.
- Osorio, D, Vorobyev, M. (2008). A review of the evolution of animal colour vision and visual communication. *Vision Research*. 48:2042-2051.
- Ord, T, Stamps, J. (2008). Alert signals enhance animal communication in “noisy” environments. *The National Academy of Sciences of the USA*. 105(48): 18830-18835.
- Preininger, D, Boeckle, M, Hodl, W. (2009). Communication in Noisy Enviroments II: Visual Signaling Behavior of Male Foot-Flagging frogs *Staurois latopalmatius*. *Herpetologica*. 65(2): 166-173.

- Rosenthal, G, Randi, A, Ryan, M. (2004). The vocal sac as a visual cue in anuran communication: an experimental analysis using video playback. *Animal Behaviour*. 68: 55-58.
- Ryan, M. (1986). Factors influencing the evolution of acoustic communication: Biological constraints. *Brain Behavior and Evolution*. 28: 70-82.
- Smith, W.J. (1977). Introduction: What is communication?. *The Behaviour of Communication*. Harvard University Press. Ch 1, pp1-22.
- Yáñez-Muñoz, M. H., Meza-Ramos, P., Ramírez, S. M., Reyes-Puig, J. P. y Oyagata C., L. A. (2009). *Anfibios y Reptiles del Distrito Metropolitano de Quito (DMQ)*. In: MECN (ed.) Guía de Campo de los Pequeños Vertebrados del Distrito Metropolitano de Quito (DMQ). Serie de Publicaciones del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (MECN) - Fondo Ambiental del MDMQ. Imprenta Nuevo Arte. Quito-Ecuador. Publicación Miscelánea: 9-52. PDF
- Wells, K, Schwartz, J. (2006). The Behavioral Ecology of Anuran Communication. *Hearing and Sound Communication in Amphibians*. Springer Handbook of Auditor Research, pp 44-86.
- Wilson, E. O. (1975). Communication: Function and Complex Systems. *Sociobiology*. Harvard University Press. Ch 9, pp 202-223.
- Wilson, E.O. (1975). Communication: Basic Principles. *Sociobiology*. Harvard University Press. Ch 8, pp 176-200.

Anexo A: Tablas

Tabla 1.- Variaciones en variabilidad de luz para señales visuales en diversas situaciones ecosistémicas, y sus posibles efectos en la coloración. (Fuente: Hailman, 1977, traducido).

Entorno óptico y coloración de las señales			
Entorno óptico y coloración de las señales	Circunstancias específicas	Características ópticas	Características óptimas de las señales
Brillo homogéneo	Cielo despejado, arena limpia y aguas profundas	Alta radiación	Negro con parches blancos, parches negros
Homogeneidad bivalente	Superficie del agua	Alta o baja radiación con tono amarillo	Negro con: amarillo, naranja, verde claro o iridiscente
Patrones regulares	Pantanos	Barrido vertical	Coloración uniforme, líneas horizontales

Tabla 2.- Posibles soluciones para las necesidades de camuflaje vs. Coloración (Fuente: Hailman, 1977; traducido)

Conspicuidad y camuflaje	Manifestaciones específicas
Tiempo	Cambio de coloración para la comunicación, coloración escondida en los despliegues, movimiento vs estático
Entorno	Entornos específicos de despliegues, Distintos sitios de observación para el receptor y un observador

Especificidad de receptor	Reflectancia especular para el receptor mediante la postura del cuerpo, Reflectancia dicromática al receptor vía piloerección, Reflectancia iridiscente para el receptor vía orientación solar
Orientación general	Despliegue de una parte corporal específica para el receptor
Distancia	Camuflaje elemental desde lejos, Camuflaje espacial desde lejos, fusión espacial a distancias no óptimas y diferenciales de especies en distancias óptimas

Tabla 3.- Etograma de los despliegues realizados por *Dendropsophus carnifex*.

Comportamiento	Definición
Vibración de los dedos (Toe trembling)	Los dedos de las patas se mueven sin que se dé un movimiento de la pata. Este movimiento se da en ondulaciones secuenciales, levantando 1 dedo a la vez.
Elevación de las patas posteriores (Hind foot lifting)	Se eleva una de las patas posteriores de manera dorsal y se la vuelve a colocar en el suelo, no existe estiramiento de la extremidad.
Ondeo de patas anteriores (Arm waving)	Elevación de una de las patas anteriores, agitándole de arriba hacia abajo, en manera de arco por encima o por al frente de la cabeza.
Bandoleo de patas posteriores (Foot flagging)	Elevación de una de las patas posteriores de manera lenta dentro y fuera en arco por encima del nivel del sustrato, mostrando diferente patrón de coloración.
Elevación del cuerpo (Body raising)	Levantamiento del cuerpo apoyándose en las extremidades anteriores. Ambas extremidades se encuentran extendidas y se puede observar con claridad la parte ventral de la garganta.

Anexos b: Figuras

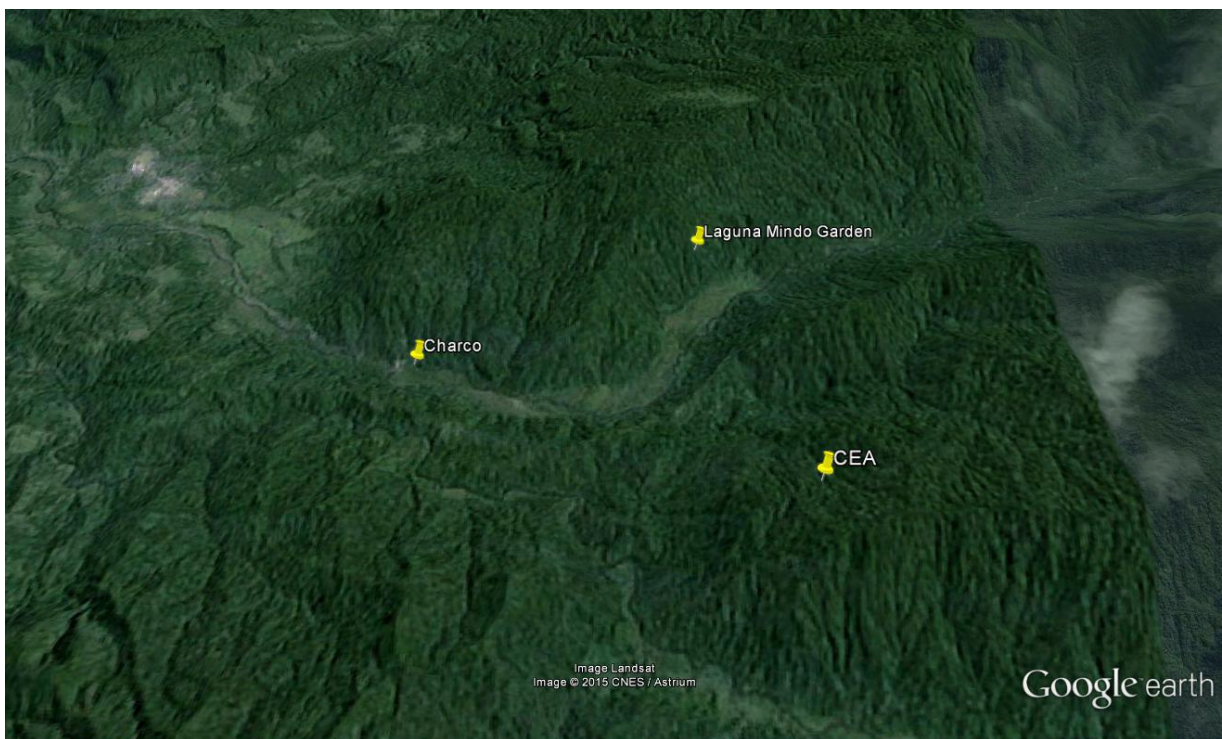


Figura 1.- Ubicación de las localidades del estudio. Se puede observar a Centro de Educación Ambiental (CEA), Laguna de Mindo Garden, y el charco de agua; en el Bosque Nublado de Mindo, Pichincha, Ecuador.

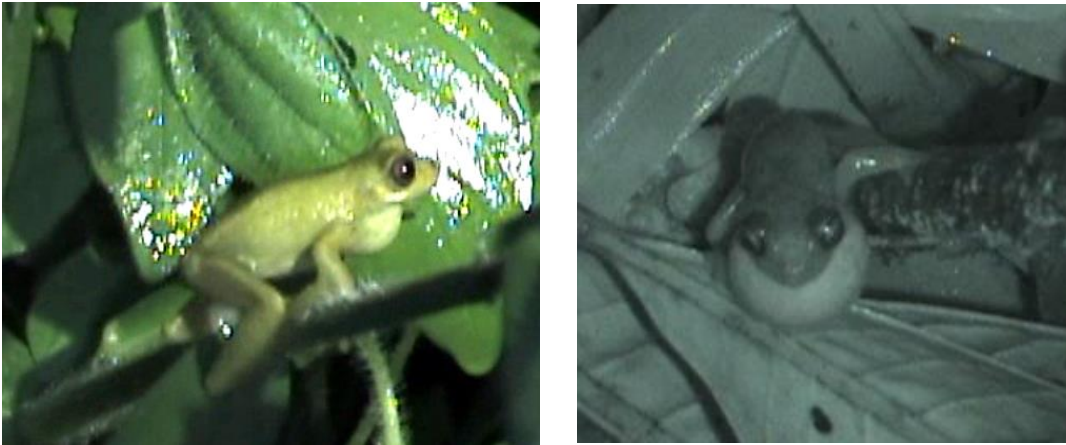


Figura 2.- Izq.: Exposición del saco vocal (sin canto), se puede observar cómo se infla parcialmente el saco vocal. Der.: Uso del saco vocal para canto, se puede observar cómo luce el saco vocal cuando se encuentra inflado en su totalidad.

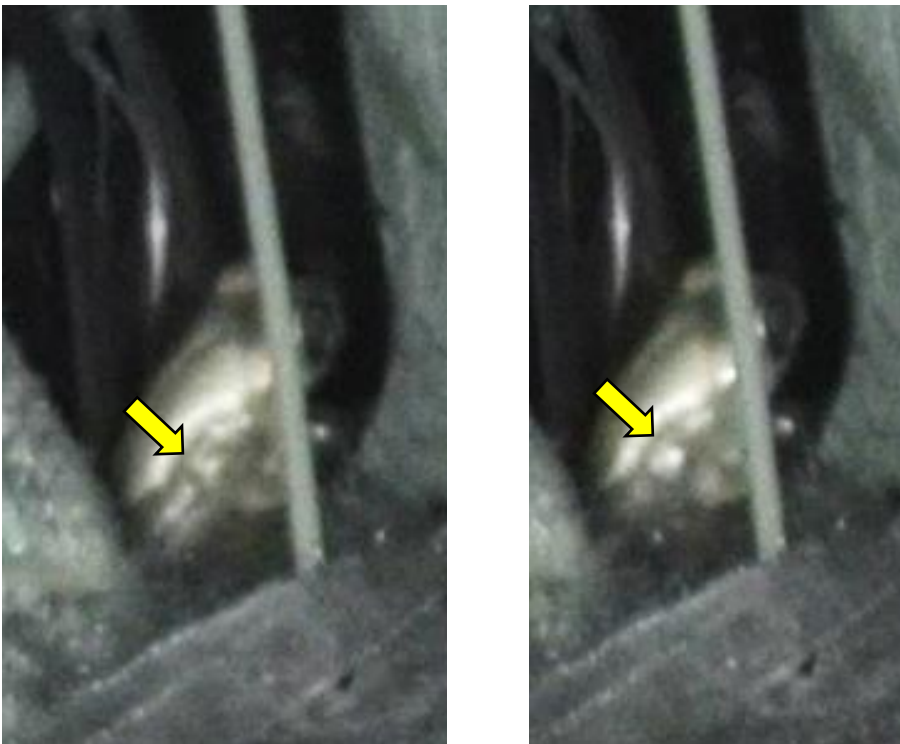
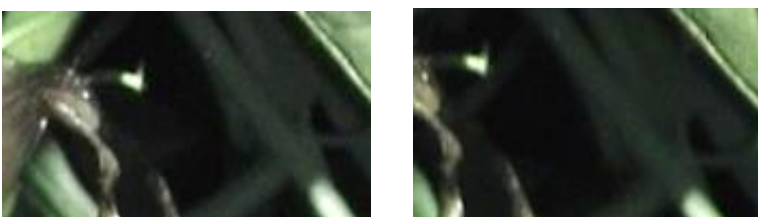


Figura 3.- Señal visual de *Dendropsophus carnifex*, elevación de la pata posterior. Se puede observar como se levanta la pata sin darse movimiento completo de la extremidad.



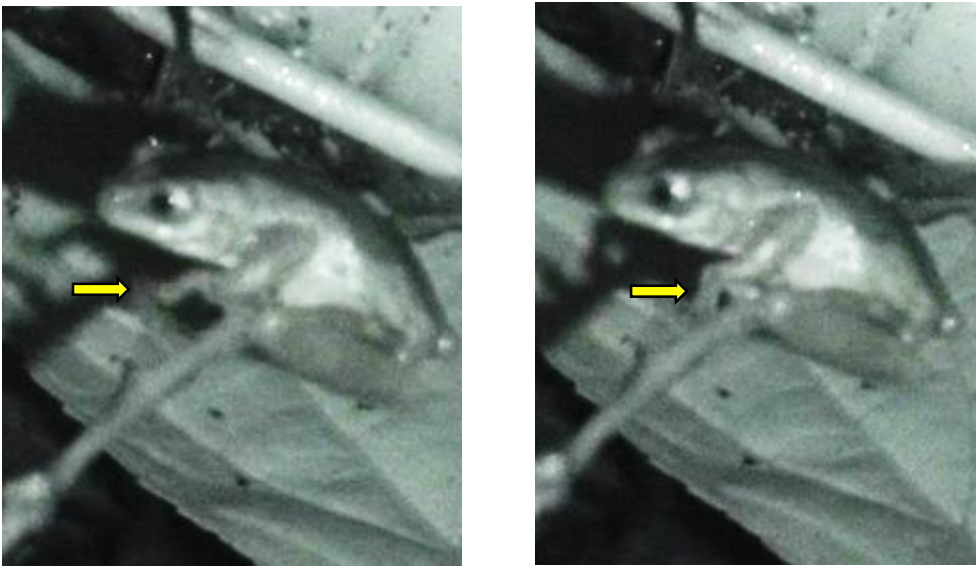


Figura 5.- Señal visual de *Dendropsophus carnifex*, elevación de la pata anterior. Se puede observar cómo se levanta la primera parte de la extremidad, sin darse un movimiento completo de la misma.

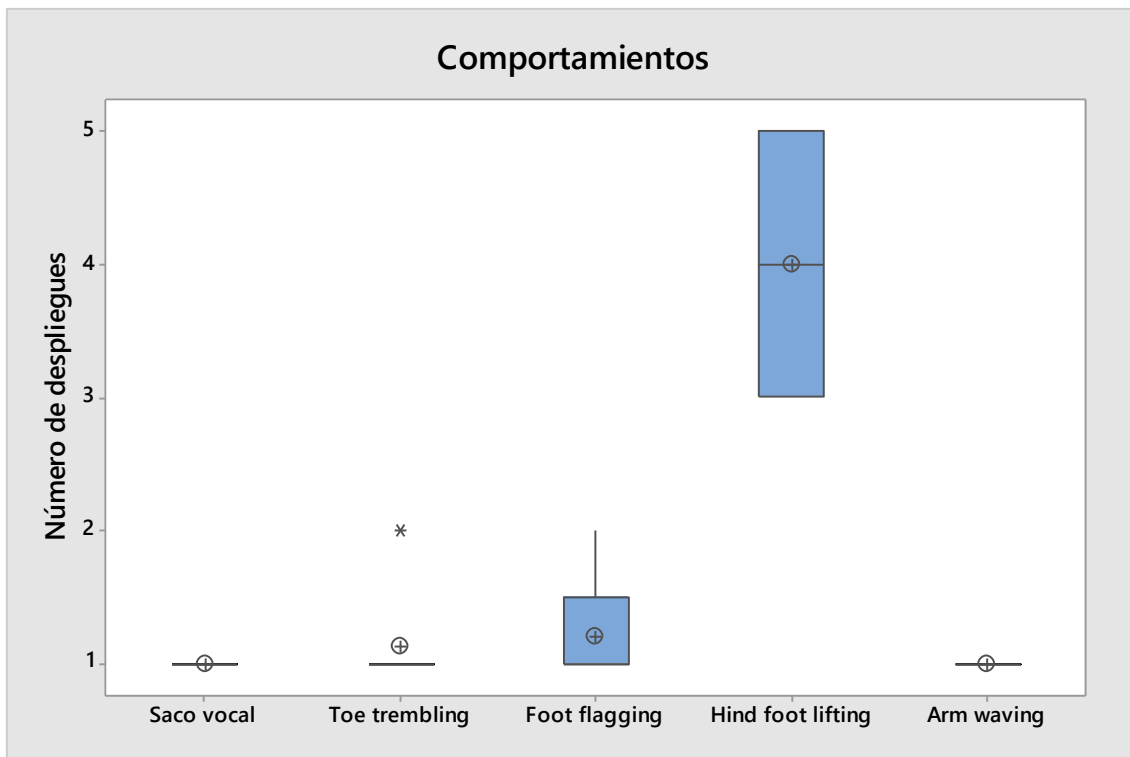


Figura 6.- Comparación de los comportamientos más comunes realizados por *D. carnifex*, las barras horizontales reflejan la media, parte superior de la caja el tercer cuartil y parte inferior de la caja representa el primer cuartil. * representa a valores únicos de los datos analizados.

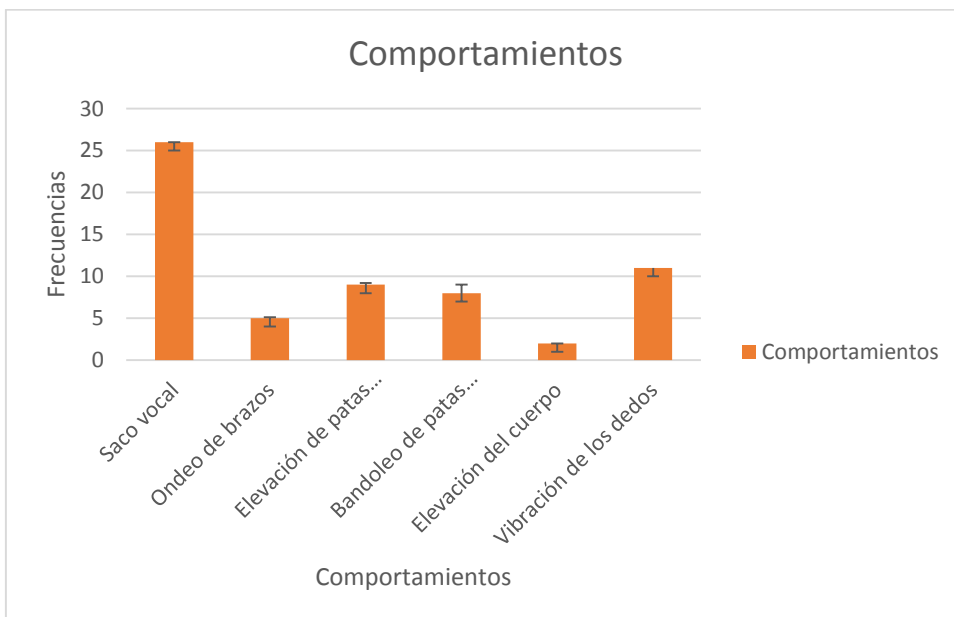


Figura 7.- Número de ocurrencias de cada despliegue visual observado: saco vocal, ondeo de brazos, elevación de patas posteriores, bandoleo de patas posteriores, elevación del cuerpo y vibración de los dedos.



Figura 8.- Fotografía ventral de *D. carnifex*. Coloración inguinal anaranjada y membrana interdigital anaranjada. Vientre de color amarillo brillante.



Figura 9.- Fotografía ventral de *D. carnifex*. Coloración inguinal anaranjada, vientre amarillo brillante.