

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Comportamiento social e historia natural de *Hyloxalus yasuni* e *Hyloxalus sauli* (Anura:
Dendrobatidae) en el Parque Nacional Yasuní, Amazonía Ecuatoriana

Disertación previa a la obtención del título de Licenciado en Ciencias Biológicas

DIEGO ANDRÉS PAUCAR GUERRA

Quito, 2013

Certifico que la disertación de Licenciatura de Ciencias Biológicas del candidato Diego Andrés Paucar Guerra ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para las calificaciones pertinentes.

A handwritten signature in purple ink, appearing to read 'Santiago R. Ron', with a stylized, flowing script.

Dr. Santiago R. Ron

Director de la Disertación

12 de diciembre de 2013

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis padres por su cariño, paciencia y apoyo durante todos estos años, a Vane por darme no solo el cariño y el impulso necesario para concluir esta etapa de mi vida, sino también por su invaluable ayuda material. A las personas con quienes compartí momentos y experiencias en el campo: Ferche, Chalo, Juanjo, Melissa, Andrea, Janeth, Alejandra, Verónica y especialmente a Samael, que además de amigo fue mi colega herpetólogo.

A Luis Coloma por sus enseñanzas y la iniciativa en este proyecto, a Santiago Ron por su guía durante la fase de campo y la dirección de la disertación, al Ing. Julio Sánchez por la guía estadística, a Renato Valencia y el Proyecto Dinámica de Bosque por proporcionarme los datos climáticos, a Esteban Baus por encontrar la que fue mi área de estudio, a Verónica Sandoya, Milton Zambrano y Hugo Mogollón por su ayuda con la caracterización vegetal de mi área de estudio y a Néstor Acosta por su guía en los análisis acústicos. También agradezco a los colegas con quienes intercambié ideas e información que ayudaron a mi investigación: Samael Padilla, Irene Oña, Mónica Páez. A Anthony DiFiore y su equipo de primatólogos por facilitarme equipo y un espacio para trabajar en la Estación Yasuní, y a todo el personal e investigadores que hicieron de la estación un lugar más agradable e interesante para vivir. A los amigos, investigadores y personal del Museo de Herpetología que me estuvieron apoyando durante la realización de mi estudio.

Finalmente, agradezco a Repsol-YPF y Fundación Yasuní por proveer los fondos que hicieron posible el desarrollo de esta investigación.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS.....	IV
TABLA DE CONTENIDOS	V
LISTA DE FIGURAS	VIII
LISTA DE TABLAS	X
LISTA DE ANEXOS	X
1. RESUMEN	11
2. ABSTRACT	13
3. INTRODUCCIÓN.....	15
3.1. GENERALIDADES DEL COMPORTAMIENTO EN DENDROBATIDAE	16
3.2. <i>HYLOXALUS YASUNI</i>	18
3.3. <i>HYLOXALUS SAULI</i>	20
3.4. JUSTIFICACIÓN.....	21
3.5. OBJETIVOS.....	22
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
4.1. ÁREA Y PERIODO DE ESTUDIO	23
4.2. CLIMA	25
4.3. OBSERVACIÓN DE COMPORTAMIENTO	26
4.4. MARCAJE E IDENTIFICACIÓN DE INDIVIDUOS.....	29
4.5. CATEGORÍAS DE EDAD Y SEXO.....	32
4.6. ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO DE LOS TERRITORIOS	33

4.7. ANÁLISIS DE VOCALIZACIONES	34
4.8. DATOS DE HISTORIA NATURAL Y MORFOLOGÍA.....	36
5. RESULTADOS	38
5.1. <i>HYLOXALUS YASUNI</i>	38
5.1.1. MORFOLOGÍA	38
5.1.2. VOCALIZACIONES	40
5.1.3. ORGANIZACIÓN ESPACIAL Y MICROHÁBITAT.....	44
5.1.4. ÁREA DE LOS TERRITORIOS	45
5.1.5. COMPORTAMIENTO TERRITORIAL Y AGONÍSTICO.....	47
5.1.5.1.MACHOS.....	47
5.1.5.2.HEMBRAS	51
5.1.5.3.ENCUENTROS AGRESIVOS.....	53
5.1.6. CORTEJO.....	55
5.1.7. NOTAS DE HISTORIA NATURAL.....	57
5.1.7.1.CUIDADO PARENTAL.....	57
5.1.7.2.COMPORTAMIENTO DE ALIMENTACIÓN Y DIETA	60
5.1.7.3.DEPREDADORES	61
5.2. <i>HYLOXALUS SAULI</i>	62
5.2.1. MORFOLOGÍA	62
5.2.2. VOCALIZACIONES	63
5.2.3. ORGANIZACIÓN ESPACIAL Y MICROHÁBITAT.....	66
5.2.4. ÁREA DE LOS TERRITORIOS	68

5.2.5. COMPORTAMIENTO TERRITORIAL Y AGONÍSTICO.....	69
5.2.5.1.MACHOS.....	69
5.2.5.2.HEMBRAS.....	71
5.2.5.3.ENCUENTROS INTERESPECÍFICOS.....	72
5.2.6. CORTEJO.....	73
5.2.7. NOTAS DE HISTORIA NATURAL.....	74
5.2.7.1.CUIDADO PARENTAL.....	74
5.2.7.2.COMPORTAMIENTO DE ALIMENTACIÓN Y DIETA.....	75
6. DISCUSIÓN.....	76
6.1. COMPORTAMIENTO TERRITORIAL.....	76
6.2. FUNCIÓN Y DETERMINANTES DE LA TERRITORIALIDAD.....	79
6.3. ORGANIZACIÓN ESPACIAL.....	86
6.4. COMUNICACIÓN.....	90
6.5. CORTEJO.....	94
6.6. PARTICIÓN DE NICHOS E INTERACCIÓN INTERESPECÍFICA.....	96
7. CONCLUSIONES.....	100
8. LITERATURA CITADA.....	102
9. FIGURAS.....	111
10. TABLAS.....	138
11. ANEXOS.....	146

LISTA DE FIGURAS

1. Área de estudio	112
2. Arroyo utilizado como área de estudio en el Parque Nacional Yasuní	113
3. Variables climáticas registradas en el área de estudio.....	114
4. Cuadrante permanente utilizado para las observaciones de comportamiento	115
5. Cuadrantes temporales utilizados para las observaciones de comportamiento	116
6. Ejemplo de las ilustraciones utilizadas como herramienta para la identificación individual en <i>Hyloxalus yasuni</i> en los cuadrantes de observación.....	118
7. Dimorfismo sexual en <i>Hyloxalus yasuni</i>	119
8. <i>Hyloxalus yasuni</i>	120
9. Canto de anuncio de <i>Hyloxalus yasuni</i>	122
10. Actividad vocal de <i>Hyloxalus yasuni</i> e <i>Hyloxalus sauli</i> a lo largo del día basada en el número de cantos de anuncio registrados	123
11. Canto de agresión de <i>Hyloxalus yasuni</i>	124
12. Vocalización mixta entre el canto de agresión y anuncio de <i>Hyloxalus yasuni</i>	125
13. Vocalización de agresión en combate de <i>Hyloxalus yasuni</i>	126
14. Territorios delimitados en el cuadrante permanente durante enero de 2002	127
15. Territorios de <i>Hyloxalus yasuni</i> delimitados en los cuadrantes temporales	128
16. Correlación entre la longitud rostro-cloacal de los individuos de <i>Hyloxalus yasuni</i> y el área del territorio	132

17. <i>Hyloxalus sauli</i>	133
18. Cambio de coloración en <i>Hyloxalus sauli</i>	135
19. Canto de anuncio de <i>Hyloxalus sauli</i>	136
20. Canto de agresión de <i>Hyloxalus sauli</i>	137

LISTA DE TABLAS

1. Parámetros temporales y espectrales de las vocalizaciones de <i>Hyloxalus yasuni</i>	139
2. Área de los territorios del cuadrante permanente	141
3. Área de los territorios en los cuadrantes temporales	142
4. Información sobre las puestas de huevos de <i>Hyloxalus yasuni</i>	143
5. Parámetros temporales y espectrales de las vocalizaciones de <i>Hyloxalus sauli</i>	144

LISTA DE ANEXOS

1. Datos de clima registrados en el área de estudio	147
2. Esquema de las extremidades de un individuo mostrando la asignación de letras y números utilizada para obtener los códigos de marcaje	148
3. Protocolo para marcaje de dendróbatidos mediante corte de dígitos	149
4. Lista de especímenes testigo de <i>Hyloxalus yasuni</i> e <i>Hyloxalus sauli</i> depositados en el Museo QCAZ de Zoología de la PUCE	150
5. ANOVA DCA Factorial 2x2 del Log10 del área de los territorios (cm ²) de <i>Hyloxalus yasuni</i> según las variables de tipo de terreno y sexo	152

1. RESUMEN

En las últimas décadas, los dendrobátidos tóxicos y aposemáticos han sido objeto de múltiples estudios de comportamiento, ecología e historia natural lo cual ha contribuido al entendimiento de su biología y evolución. Sin embargo, esta información es aún inexistente para la gran mayoría de dendrobátidos crípticos, como lo son los miembros del género *Hyloxalus*. Se estudió el comportamiento social e historia natural de *Hyloxalus yasuni* e *Hyloxalus sauli* en el Parque Nacional Yasuní durante nueve meses abarcando la estación seca y lluviosa. Ambas especies habitan sintópicamente en quebradas pedregosas dentro del bosque. *Hyloxalus yasuni* está asociado a aguas corrientes e *H. sauli* a cavidades en el suelo. Machos y hembras de ambas defienden territorios pequeños a largo plazo, existiendo agresión intra e interespecífica. Los machos poseen un canto de anuncio y uno de agresión. Ambos sexos de *H. yasuni* emiten un tercer tipo de vocalización emitido en sincronía con ataques durante los encuentros agresivos. En *H. yasuni* las hembras son más agresivas, mientras que en los machos la combinación de señales visuales y acústicas parece minimizar las agresiones físicas entre ellos.

El tamaño de los territorios de *H. yasuni* varía entre tipos de terreno (rocoso vs. plano), pero no entre sexos ni entre estaciones. La defensa de recursos no reproductivos parece ser el determinante para la territorialidad en ambos sexos y explicaría las agresiones intersexuales. En *H. sauli* existe unión de pareja donde el macho y la hembra defienden conjuntamente un único territorio donde parece primar la defensa de recursos no reproductivos, pero no se descarta la custodia de pareja.

En *H. yasuni* el cortejo inicia con señales acústicas y visuales a distancia por parte del macho, ante lo cual la hembra responde abandonando su territorio y acercándose. El macho la guía hacia un sitio de ovoposición en la hojarasca fuera de su territorio donde la hembra deposita 7–13 huevos. El macho se encarga del cuidado de los huevos y transporta los renacuajos en su dorso hasta por cuatro días antes de depositarlos en el arroyo. El registro de machos de *H. sauli* transportando 9–13 renacuajos sugiere un tamaño de puesta similar y cuidado parental por parte del macho.

La partición de nicho entre *H. yasuni* e *H. sauli* se da a nivel espacial, pues están asociadas a distintos microhábitats (arroyo vs. cavidades), pudiendo una habitar en zonas inhóspitas para la otra. También se sugiere partición a nivel trófico (generalista vs. moderadamente especialista). Sin embargo, hay solapamiento en ambas variables.

Palabras clave: *Hyloxalus yasuni*; *Hyloxalus sauli*; comportamiento; cuidado parental; territorialidad; reproducción; unión de pareja; vocalización; Amazonía; Ecuador.

2. ABSTRACT

During the past fifty years, the behavior, ecology and natural history of many toxic and aposematic dendrobatids have been studied, contributing to a better understanding of their biology and evolution. However, this information is nonexistent for the vast majority of cryptic species, like the members of the genus *Hyloxalus*. The social behavior and natural history of two species of dendrobatid frogs were studied during nine months in a seasonal tropical rainforest at the Yasuní National Park. Both species occur in syntopy in forest ravines. *Hyloxalus yasuni* lives associated to rocky streams and *H. sauli* lives in cavities in the ground. Males and females of both species defend permanent territories and exhibit intra and interspecific aggression. Males have an advertisement and an encounter call. A third type of call is produced by males and females of *H. yasuni* in synchrony with ramming attacks during wrestling encounters. Females of *H. yasuni* are more aggressive. The use of visual and acoustic signals seems to reduce physical aggression between males.

There are differences in territory size between types of terrain (rocky vs. plain) but not between sexes or seasons in *H. yasuni*. The defense of non-reproductive resources seems to drive territoriality in both sexes and would explain intersexual aggression. *Hyloxalus sauli* exhibits social pair-bonding and each couple defends a shared territory apparently based on the defense of non-reproductive resources, although the possibility of mate-guarding cannot be dismissed.

During courtship, male *H. yasuni* call and perform visual displays in the direction of a female. The female responds by moving out of her territory and approaching the male which leads her to an oviposition site under the leaf litter where the female lays 7–13 eggs.

The male performs parental care by guarding the clutch and carrying the tadpoles on its dorsum for up to four days before releasing them into the stream. Male *H. sauli* carrying 9–13 tadpoles on their dorsum were recorded, which suggests a clutch size similar to that of *H. yasuni* and male parental care.

Niche partition between *H. yasuni* and *H. sauli* occur at the spatial level, since they are associated to different microhabitats (stream vs. cavities), each one occupying areas that are unsuitable for the other in the long term. There may also be niche partition at the trophic level (generalist vs. moderate specialist). However, there is some overlapping at both levels.

Key words: *Hyloxalus yasuni*; *Hyloxalus sauli*; agonistic behavior; parental care; territoriality; reproduction; pair-bonding; vocalization; Amazon; Ecuador.

3. INTRODUCCIÓN

Los dendrobátidos son una familia de ranas bastante conocida, algunas de cuyas especies presentan coloración aposemática y poseen toxinas en su piel (Myers y Daly, 1983). Durante las últimas décadas los dendrobátidos han sido objeto de intensivos estudios taxonómicos y sistemáticos (e.g., Coloma, 1995; Clough y Summers, 2000; Santos *et al.*, 2003; Grant *et al.*, 2006) y, debido a su fascinante modo de vida, también han sido sujetos de estudios de comportamiento y ecología reproductiva (para un compendio véase Pröhl, 2005; Wells, 2007). En décadas recientes, el potencial uso farmacológico de los alcaloides tóxicos presentes en la piel de muchas de estas ranas ha despertado aún más interés en su estudio (Spande *et al.*, 1992; Bradley, 1993; Daly *et al.*, 2000; Fitch *et al.*, 2003).

La familia Dendrobatidae está restringida al Neotrópico, encontrándose desde el sur de Nicaragua, Las Antillas y las Guyanas hasta la Amazonía baja de Perú, Bolivia y Brasil (Myers y Daly, 1983; Coloma, 1995). Sus miembros se encuentran distribuidos en todos los hábitats, desde los bosques tropicales bajos hasta los páramos, incluyendo arroyos, bosques, áreas abiertas, bosques nublados y hábitats acuáticos, terrestres y arbóreos (Grant *et al.*, 2006). En Ecuador existen 54 especies de dendrobátidos descritas formalmente repartidas en diez géneros (se adopta la taxonomía de géneros de Ron *et al.*, 2013, pero se rechaza la separación de Dendrobatidae y Aromobatidae en concordancia con Santos *et al.*, 2009, y Pyron y Wiens, 2011): *Allobates* (7), *Ameerega* (4), *Andinobates* (1), *Anomaloglossus* (1), *Colostethus* (1), *Epipedobates* (6), *Excidobates* (2), *Hyloxalus* (28), *Oophaga* (1) y *Ranitomeya* (3), conformando el 10.3 % de la diversidad de anuros del país.

La familia Dendrobatidae posee un alto endemismo en el Ecuador (67 %), con 36 especies únicas para el país (Ron *et al.*, 2013).

Los miembros de Dendrobatidae se caracterizan por tener hábitos diurnos, con excepción de *Aromobates nocturnus* (Myers *et al.*, 1991), y por exhibir un comportamiento social y reproductivo complejo y único entre los anfibios, que usualmente involucra defensa territorial por parte del macho y/o la hembra, secuencia de cortejo con comportamientos prolongados y elaborados, ovoposición terrestre y cuidado parental (Crump, 1972; Weygoldt, 1987; Lötters *et al.*, 2000).

3.1. GENERALIDADES DEL COMPORTAMIENTO EN DENDROBATIDAE

Los dendrobátidos desempeñan un modo único de cuidado parental: producen pequeñas puestas terrestres que son atendidas por uno de los padres (o en raras ocasiones ambos) y, luego de la eclosión, éste traslada los renacuajos en su dorso y los libera en el agua. En las formas más avanzadas de cuidado parental los renacuajos son visitados regularmente por la hembra, quien los alimenta con huevos no fertilizados (Weygoldt, 1987).

Si bien el cuidado parental ha sido reportado en la gran mayoría de familias de anuros actualmente reconocidas, solamente unas pocas especies lo desempeñan y se estima que apenas el 10% de las especies de anuros exhiben algún tipo de cuidado parental (Crump, 1995). Dendrobatidae es la única familia de anuros (con excepción de algunas familias con pocos miembros, e.g., Rhinodermatidae con dos especies) que ha evolucionado cuidado parental en todos sus miembros y este cuidado no solo incrementa la supervivencia de la

prole sino que es esencial para la misma, debido a la paradójica situación de la ovoposición terrestre y las larvas acuáticas (Weygoldt, 1987).

Este particular modo de reproducción tiene importantes implicaciones para el comportamiento social de los dendrobátidos: al tener puestas terrestres los adultos no necesitan realizar migraciones hacia sitios de reproducción especiales, ni dependen de la formación de cuerpos de agua durante la estación lluviosa. En lugar de esto, los individuos de ambos sexos habitan juntos todo el año en una misma población y tienen el potencial de reproducirse continuamente (Zimmermann, 1990). Bajo tales condiciones puede existir una constante competencia intraespecífica por alimento, sitios de vocalización, parejas, sitios de ovoposición o espacio, y la evolución de una intensa territorialidad es más probable que en anuros que pasan su vida en hábitats terrestres o arbóreos y migran estacionalmente hacia pozas de reproducción, como bufónidos e hílidos, por ejemplo (Crump, 1972).

Además, la población puede reproducirse continuamente durante todo el año, pero solo una proporción de sus miembros está sexualmente activa en un momento dado, por lo que los individuos necesitan desarrollar mecanismos para distinguir si un conespecífico es una potencial pareja o un potencial rival (Wells, 1977, 1980a). Esta necesidad favorece la evolución de un cortejo más prolongado y elaborado con el propósito de asegurar la receptividad sexual de la pareja y poder coordinar la reproducción en ausencia de otros factores externos de sincronización (Zimmermann, 1990).

La territorialidad ha sido definida como la defensa de un área por parte de uno o más individuos en contra de la invasión por otros miembros de la misma especie (Sexton, 1960), o como la dominancia social de un espacio que asegura a su dueño prioridad de

acceso a ciertos recursos (Kaufmann, 1983). Sorprendentemente, la territorialidad no fue descrita en los anuros sino hasta 1953 por Martof, pero está muy difundida entre los dendrobátidos (e.g., Test, 1954; Sexton, 1960; Duellman, 1966; Crump, 1972; Bunnell, 1973; Wells, 1980a y 1980b; Myers y Daly, 1983; Roithmair, 1992, 1994). Por lo que se sabe, es probable que la gran mayoría de dendrobátidos, si no todos, sean territoriales (Pröhl, 2005). En la mayoría de anuros territoriales la defensa de un área se encuentra asociada con aspectos de la reproducción (Pröhl, 2005), pero en los dendrobátidos ha sido descrita en una variedad de contextos, como custodia de pareja, defensa de refugios, sitios de alimentación, descanso o vocalización, y espacio para cortejo y ovoposición (Crump, 1972; Bunnell, 1973; Wells, 1980a; McVey *et al.*, 1981; Roithmair 1992, 1994). Éstos defienden sus territorios por medio de un comportamiento agonístico complejo que incluye intensas vocalizaciones, exhibiciones visuales, persecución y, en último caso, agresión y lucha contra el intruso (Bunnell, 1973). En muchas especies de dendrobátidos el macho se encarga del cuidado parental y en algunos casos las hembras defienden un territorio utilizando el mismo tipo de comportamiento agresivo mostrado por los machos (Durant y Dole 1975; Wells, 1980b).

3.2. HYLOXALUS YASUNI

Hyloxalus yasuni es una especie recientemente descrita que previamente estaba incluida junto con otras tres especies (*H. bocagei sensu stricto*, *H. italo* y *H. maculosus*) dentro de “*Hyloxalus bocagei*”. La presencia de especies crípticas dentro de “*Hyloxalus bocagei*” fue inicialmente reportada por Santos (2002) y Santos *et al.* (2003) en base a análisis genéticos. Las nuevas especies fueron descritas por Páez-Vacas *et al.* (2010). *Hyloxalus yasuni* ocurre a elevaciones de 200–1095 m sobre el nivel del mar en Ecuador,

en las provincias de Orellana, Napo y Sucumbíos. Su área de distribución, inferida mediante extensión de presencia (polígono mínimo convexo), es de 22 203 km² (Páez-Vacas *et al.*, 2010).

Los miembros del clado “*Hyloxalus bocagei*” (Páez-Vacas *et al.*, 2010) son dendrobátidos de tamaño mediano y los machos son ligeramente más pequeños que las hembras (Coloma, 1995). También existe dimorfismo sexual en la coloración: la región gular y el pecho son de color marrón oscuro en los machos y crema con leves flecos marrones en las hembras; el vientre puede ser crema en ambos sexos o marrón marmoleado en machos y con flecos marrones en hembras; dorsalmente las hembras tienen una coloración más pálida que los machos (Páez-Vacas *et al.*, 2010). Existe información dispersa sobre su biología: se sabe que son ranas completamente terrestres, viven asociadas a pequeños arroyos pedregosos y durante la noche duermen sobre troncos caídos y rocas (notas de campo de W. E. Duellman y J. D. Lynch en Coloma, 1995). Además, son facultativamente nocturnos en condiciones de laboratorio (Coloma, 1995). Prado (2000) estudió una población de *Hyloxalus yasuni* en el Parque Nacional Yasuní y encontró que las horas de mayor actividad vocal ocurren entre las 08:00 y 11:00. Reporta que tanto los machos como las hembras son territoriales y que existen interacciones interespecíficas con *Hyloxalus sauli*. Además proporciona algunos datos sobre el cortejo y la reproducción. Páez-Vacas *et al.* (2010) proveen una descripción detallada de los renacuajos. Las vocalizaciones de *H. yasuni* fueron analizadas por Acosta (2002) quien describe los cantos de anuncio y cortejo en laboratorio y Páez-Vacas *et al.* (2010) describen el canto de anuncio a partir de 28 vocalizaciones obtenidas *in situ*. Con respecto a la dieta, Menéndez (2001) provee datos de contenido estomacal de ocho individuos de *H. yasuni* y la describe como una especie generalista con preferencia por presas grandes.

3.3. *HYLOXALUS SAULI*

Hyloxalus sauli fue descrito de Santa Cecilia (Provincia de Sucumbíos) por Edwards (1974). Es la especie hermana de *Hyloxalus bocagei* e *Hyloxalus maculosus* y está emparentada en menor grado con *Hyloxalus yasuni* (Páez-Vacas *et al.* 2010). *Hyloxalus sauli* es conocido de elevaciones entre 220 y 800 m sobre el nivel del mar en las estribaciones orientales de los Andes ecuatorianos en las provincias de Orellana, Sucumbíos, Napo y Pastaza y en Colombia en el Departamento de Putumayo (Grant y Ardila-Robayo, 2002). Su área de distribución, calculada mediante el modelo de extensión de presencia (polígono mínimo convexo), es de 15 579 km² (Páez-Vacas *et al.*, 2010).

Duellman (1978) indica que ocurre con mayor frecuencia cerca de pequeños arroyos pero algunos individuos pueden hallarse dispersos en el bosque. Las hembras son más grandes que los machos (Edwards, 1974; Duellman, 1978; Coloma, 1995). El canto de anuncio fue descrito por Acosta (2002) en el campo y en laboratorio. Duellman (1978) encontró hembras con evidencia de actividad reproductiva en marzo, mayo, julio y agosto. Edwards (1974) describió los renacuajos en estadios 27 a 36; Duellman (1978) redescubrió la misma serie de renacuajos y reporta que se encuentran durante marzo y junio entre los detritos de arroyos poco profundos originados de fuentes subterráneas. La dieta de *H. sauli* está conformada principalmente por hormigas (Duellman, 1978; Menéndez, 2001). *Hyloxalus sauli* habita en simpatría con *H. yasuni* y otras ocho especies de dendrobátidos en el área del Parque Nacional Yasuní (Ron *et al.* 2013).

3.4. JUSTIFICACIÓN

La información sobre la biología de *Hyloxalus yasuni* es aún incompleta y sobre *Hyloxalus sauli* es casi inexistente. El único estudio realizado en alguna de estas especies fue el de Prado (2000), pero quedó inconcluso y no llegaron a publicarse los resultados finales. Hasta la fecha existe un conocimiento muy limitado sobre el comportamiento e historia natural de la mayoría de especies de *Hyloxalus* del Ecuador y los estudios realizados se han basado, por completo o en su mayor parte, en observaciones de individuos bajo condiciones de laboratorio (Correa, 1995; Quiguango-Ubillús, 1996 y 2008; Díaz, 1998; Castillo, 2004). Los estudios *in situ* han sido escasos (Molineros, 1998; Félix, 2006; Oña, 2007; Pazmiño, 2012). Esta falta de conocimiento general dificulta la investigación en otras áreas de la biología. Además, los estudios en laboratorio no proveen información ecológica, que es un aspecto crucial para determinar la importancia de una especie dentro de la comunidad biótica y su grado de vulnerabilidad ante las alteraciones ambientales, ambos aspectos muy importantes para la conservación.

El presente estudio provee información sobre comportamiento e historia natural de dos especies de *Hyloxalus* filogenética y ecológicamente relacionadas. Estos datos tienen además potencial utilidad e importancia para entender la evolución del comportamiento y la reproducción en Dendrobatidae. Al ser *Hyloxalus* un grupo basal dentro de los dendrobátidos, su estudio constituye una pieza clave y punto de partida para entender la evolución de la familia.

3.5. OBJETIVOS

General:

- Observar y documentar el comportamiento y la comunicación en *Hyloxalus yasuni* e *H. sauli*, registrando los factores bióticos y abióticos asociados.

Específicos:

- Registrar y describir los comportamientos de ambos sexos de ambas especies en su ambiente natural.
- Describir las interacciones intra e interespecíficas con énfasis en los comportamientos de agresión, territorialidad y cortejo.
- Establecer el tamaño y función de los territorios.
- Describir las vocalizaciones de cada especie asociándolas a su contexto etológico.
- Determinar las características generales del microhábitat y las preferencias de cada especie.
- Obtener información general sobre su historia natural.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. ÁREA Y PERIODO DE ESTUDIO

El presente estudio fue llevado a cabo en el Parque Nacional Yasuní, el cual abarca ~982000 hectáreas y se encuentra ubicado en la Amazonía baja ecuatoriana en las provincias de Orellana y Pastaza (Fig. 1A). El área de estudio corresponde a un arroyo en bosque primario de tierra firme, ubicado a una elevación aproximada de 215 msnm (0.6814° S, 76.3899° O; datum WGS 1984), a 1.4 km por carretera al SE de la Estación Científica Yasuní de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, en el km 8 de la vía NPF-Tivacuno (Figs. 1B, 2A y 2B). De acuerdo al sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental, el área es un bosque siempreverde de tierras bajas del Napo-Curaray (Guevara *et al.*, 2013), que corresponde a áreas no inundadas (tierra firme) con relieves que varían desde colinas bajas, colinas fuertemente disectadas con pendientes pronunciadas, terrazas con superficie plana, hasta pequeños valles entre estas formaciones de orígenes sedimentarios marinos, lacustres y fluviales. Además está atravesado por varios sistemas de tipo ripario de tamaño pequeño como barrancos y quebradas. Los suelos son predominantemente franco arcillosos y ácidos hasta areno-arcillosos. La diferencia de altitud con la llanura aluvial puede variar de 50 a 150 m y los sistemas de drenaje son directos. Normalmente se encuentra hasta los 400 msnm de altitud. Los bosques son principalmente siempreverdes muy altos y densos con un dosel de 30–35 m de altura con árboles emergentes de hasta 45–50 m.

El arroyo de estudio recorre una distancia de 230 m por el cauce de una pequeña quebrada, por lo que a ambos lados existen pendientes de terreno de inclinación variable: en algunas áreas hay amplias zonas mayormente planas mientras que en otras el lecho es

muy angosto con paredes de tierra casi verticales de 1.5–2 m limitando sus costados. Se tomaron medidas del arroyo cada 5 m a lo largo de 100 m en ambas estaciones, registrándose una profundidad del agua de 4–29 cm (media = 9.6 cm, DE = 5.9 cm) y un ancho de 40–142 cm (media = 81.4 cm, DE = 26.9 cm) durante un mes lluvioso (julio 2002) y una profundidad de 0–14 cm (media = 4.7 cm, DE = 3.9 cm) y un ancho de 0–85 cm (media = 41.0 cm, DE = 19.6 cm) durante un mes seco (septiembre 2002). En la estación seca el curso de agua se volvía intermitente en varias secciones del arroyo, por lo que algunos puntos de medición registraron valores de cero. Los valores más elevados de profundidad corresponden a estanques que se formaban en el curso de agua.

En el origen del arroyo hay dosel abierto donde predomina vegetación arbustiva y herbácea. Corriente abajo hay bosque primario maduro con árboles de hasta 30 m de altura y ~1 m de DAP (diámetro a la altura del pecho), con presencia de palmas, lianas y epífitas. Es común la ocurrencia de árboles caídos hacia el interior de la quebrada y sobre el arroyo. Entre las especies de árboles se encontró: *Spondias mombin* (Anacardiaceae), *Ficus piresiana* (Moraceae), *Protium nodulosum* (Burseraceae), *P. sagotianum* (Burseraceae), *Cordia nodosa* (Boraginaceae), *Otoba glycarpa* (Myristicaceae), *Cecropia herthae* (Urticaceae), *Pourouma* sp. (Urticaceae), *Siparuna* cf. *macrotepala* (Siparunaceae), *Brownea grandiceps* (Fabaceae), *Miconia trinervia* (Melastomataceae) y *Tessmannianthus heterostemon* (Melastomataceae).

En las inmediaciones del curso de agua eran escasos los árboles de gran tamaño por lo que el dosel se tornaba menos denso directamente por encima del arroyo permitiendo la entrada directa de más rayos solares en comparación al resto del bosque. A nivel del suelo predominaban arbustos, herbáceas, plántulas y helechos, mientras que sobre las piedras y

troncos caídos crecían musgos, líquenes y hepáticas. Se encontraron muchas plantas típicas de zonas húmedas, como cyclantáceas, aráceas y marantáceas. Eran abundantes las palmas (Arecaceae) *Prestoea schultzeana* e *Iriarteia deltoidea* y había en menor número *Astrocarium chambira*, *Geonoma* sp. y *Oenocarpus bataua*. Algunos de los arbustos encontrados fueron: *Gloeospermum equatoriense* (Violaceae), *Clidemia dimorphica* (Melastomataceae) y *Miconia bubalina* (Melastomataceae). Las herbáceas incluyeron: *Calathea* sp. (Marantaceae), *Geogenanthus ciliatus* (Commelinaceae), *Peperomia* sp. (Piperaceae), *Philodendron* sp. (Araceae), *Anthurium* sp. (Araceae) y *Cyclanthus* sp. (Cyclanthaceae). En cuanto a los helechos, se puede nombrar *Asplenium* sp. (Aspleniaceae), *Thelypteris* sp. (Thelypteridaceae), *Diplazium pinnatifidum* (Athyriaceae), *Tectaria* sp. (Dryopteridaceae), *Bolbitis oligarchica* (Lomariopsidaceae) y *Campyloneurum* cf. *fuscusquamatum* (Polypodiaceae).

La fase de campo tuvo lugar entre octubre de 2001 y septiembre de 2002. Se hicieron visitas de 20 días cada mes durante nueve meses. El primer mes fue exploratorio y se enfocó en elegir y adecuar el área de estudio. El levantamiento de información inició en noviembre de 2001. No se realizaron visitas al campo en mayo, junio y agosto de 2002.

4.2. CLIMA

Los datos de pluviosidad diaria provinieron del sistema de adquisición de datos de la Estación Científica Yasuní. La humedad relativa y temperatura del aire fueron registradas *in situ* en el área de estudio utilizando un termohigrómetro EXTECH Instruments colocado a 1 m de altura sobre el nivel del suelo.

El 2002 fue uno de los años más lluviosos de la década en la Estación Científica Yasuní. Se registraron 3132 mm de precipitación durante el año de estudio (octubre 2001 a noviembre 2002), superando el promedio anual de 2658 mm registrado para la zona (datos 1995–2004 del Proyecto Dinámica de Bosque, Herbario QCA, PUCE). El promedio mensual de precipitación varió entre 51–557 mm (media = 261 mm, DE = 145 mm) con una pronunciada variación a lo largo de año (Fig. 3A). Algunos meses fueron marcadamente más lluviosos que otros, por lo que se diferenció entre una estación lluviosa y una estación relativamente seca. El estudio inició durante la estación seca que se extendió desde octubre de 2001 hasta marzo de 2002. Durante el mes de diciembre de 2001 se produjo un elevado pico de precipitación que interrumpió la estación seca haciéndola menos severa. La estación lluviosa inició en abril de 2002 y se extendió hasta julio, mismo mes que tuvo la pluviosidad más alta. La segunda estación seca inició en agosto de 2002 y se mantuvo durante septiembre, el último mes de estudio.

La temperatura promedio mensual varió entre 23.7–26.9 °C (media = 25.6 °C, DE = 0.9 °C) y la humedad relativa promedio mensual fue 85.9–98.2 % (media = 94.1 %, DE = 3.6 %). Estas dos variables presentan una correlación negativa y su variación mensual se muestra en la Fig. 3B. Los valores de las variables climáticas se resumen en el Anexo 1.

4.3. OBSERVACIÓN DE COMPORTAMIENTO

Muchos estudios de territorialidad dividen el área de estudio en cuadrantes (e.g., Sexton, 1960; McVey *et al.*, 1981; Summers, 1992, 2000), registrando la posición de los individuos dentro de la cuadrícula cada vez que uno de ellos es observado o capturado. Sin embargo, la precisión de los movimientos registrados es altamente dependiente del tamaño

escogido para la cuadrícula (Legendre, 1993 en Søgaaard, 2000). Mis observaciones preliminares mostraron que *Hyloxalus yasuni* vive en altas densidades poblacionales y que ambas especies de *Hyloxalus* tienen limitada movilidad, ya que son ranas pequeñas y muy territoriales, por lo que se optó por utilizar cuadrantes pequeños con una cuadrícula de alta resolución. Se seleccionó una sección del arroyo con características propicias que permitieran vigilar un área grande de terreno desde un solo punto de observación. Esto con el fin de evitar las perturbaciones que pudieran ser ocasionadas por la necesidad de desplazamiento del investigador alrededor o a través del área de observación durante el seguimiento de los sujetos de estudio.

Se construyó un cuadrante permanente en el área de observación y se lo dividió en secciones de 1 x 1 m, abarcando aproximadamente 20 m² de hábitat utilizable por estas ranas (incluye el área observable entre la cuadrícula y las paredes laterales de la quebrada). La cuadrícula resultante tuvo forma irregular midiendo 6 x 4 m en sus secciones más anchas (Fig. 4). Adicionalmente, se construyeron dos cuadrantes temporales de 6 x 2 m (Figs. 5A y 5B) y dos de 6 x 3 m (Figs. 5C y 5D) en sitios al azar en otras secciones del arroyo. El ancho de estos cuadrantes fue distinto debido a que se ajustaban a la disposición del arroyo. Se utilizó piola plástica atada a estacas de madera para la fácil visualización de los límites de la cuadrícula (Fig. 2B). El cuadrante principal estuvo ubicado en el metro 60 del arroyo, los cuadrantes temporales estuvieron ubicados en los metros 0, 30, 80 y 95.

Se elaboró un mapa detallado de los cuadrantes de observación en el cual se incluyeron los principales elementos de la topografía del lugar (curso del arroyo, rocas, troncos, cavidades, etc.) para así lograr una mayor precisión al momento de establecer la ubicación de los individuos observados (Figs. 4 y 5). Además, al comparar los cuadrantes se hicieron

evidentes diferencias importantes en el tipo de terreno (Figs. 2, 4 y 5), por lo que *a posteriori* se los clasificó en rocosos y no rocosos para buscar posibles diferencias en el tamaño de los territorios en distintos tipos de terreno.

Las observaciones preliminares tuvieron lugar en octubre de 2001. Las observaciones del cuadrante principal se iniciaron en noviembre de 2001 y continuaron mensualmente hasta septiembre de 2002. En abril y julio de 2002 se hicieron observaciones en cuadrantes temporales. Estos cuadrantes eran observados durante pocos días hasta poder determinar la situación y el tamaño de los territorios de los individuos residentes en ellos, luego de lo cual eran retirados. Los cuadrantes temporales tuvieron el fin de incrementar el número de repeticiones para el tamaño de los territorios y revelar posibles diferencias de tamaño en distintos puntos y distintas condiciones del arroyo en comparación a lo observado en el cuadrante principal.

Las observaciones se hicieron en períodos continuos de alrededor de ocho horas diarias, entre las 07:00 y 18:00. Se empezaba identificando a todos los individuos que se encontraran a la vista dentro del cuadrante. La ubicación exacta de cada una de las ranas era registrada con un punto numerado en un mapa del cuadrante. Este número iba asociado al cuaderno de campo con la identificación del individuo, la hora e información adicional sobre su actividad, lo cual incluía desplazamientos, alimentación, vocalizaciones, agresión o cualquier interacción con otros individuos. Se procuraba hacer un seguimiento de todos los individuos que estuvieran a la vista registrando toda su actividad mediante el método de registro continuo (Martin y Bateson, 1986; Caldwell y de Oliveira, 1999). Cada vez que ocurría un comportamiento que implicara desplazamiento se registraba un nuevo punto con la información asociada.

Se prestó especial atención a comportamientos de agresión y cortejo. Cuando alguno de estos comportamientos ocurría se registraba su duración utilizando un cronómetro y se tomaba nota de todos los eventos hasta la finalización del comportamiento. Para complementar estas notas, en algunos meses se dispuso de una videgrabadora y cámara digital SONY modelo DCR-PC9 con la que se documentaron numerosos combates y algunos cortejos. Para estas grabaciones se utilizaron casetes MiniDV SONY DVM60 Premium. Los videos se encuentran depositados en la videoteca del museo QCAZ.

Se consideró como encuentro agresivo o combate a cualquier situación donde un individuo fue atacado y éste a su vez respondió con otro ataque, es decir, hubo al menos un ataque por parte de ambos individuos. Cada combate se dio por concluido únicamente una vez que uno o ambos oponentes dejaban de atacarse y se alejaban. En caso de que cesaran los ataques pero los individuos permanecieran cerca, reanudando posteriormente las agresiones, se consideró a todo el evento como un solo combate con pausas. Se aplicaron pruebas de chi-cuadrado para buscar diferencias en la ocurrencia de encuentros agresivos entre machos y hembras, e invasores y defensores.

4.4. MARCAJE E IDENTIFICACIÓN DE INDIVIDUOS.

El tamaño pequeño y la piel frágil de los dendrobátidos hace imposible el uso de radiotransmisores para estudios de movimiento (Søgaard, 2000) y aunque se han desarrollado múltiples técnicas para marcar anfibios que incluyen el uso de etiquetas, tatuajes, escarificación con calor o frío, pigmentos fluorescentes, etc., la mayoría requiere equipos complicados, son costosos o consumen mucho tiempo en su aplicación (para una discusión detallada de las técnicas de marcaje véase Donnelly *et al.* 1994). La amputación

de dígitos es un método que ha sido comúnmente utilizado en muchos estudios de marcaje-recaptura con diversos grupos de anuros (e.g., Caldwell, 1987; Donnelly, 1989; Ovaska, 1991; Friedl y Klump, 1997; Bustamante, 2002; Funk *et al.*, 2003), así como en estudios de ecología y/o comportamiento donde es indispensable la identificación de los individuos (Pröhl y Hödl, 1999; Søgaaard, 2000; Pröhl 2003). Algunas investigaciones han demostrado que el corte de dígitos puede ocasionar efectos negativos en anuros (Clarke, 1972; Reaser y Dexter, 1996; McCarthy y Parris, 2004), sin embargo Reaser (1995), Halliday (1995), Funk *et al.* (2005) y Phillott *et al.* (2008), afirman que los resultados no son del todo concluyentes y que debe tomarse en cuenta la relación costo-beneficio durante las investigaciones. La principal ventaja de esta técnica es que permite marcar muchos individuos en poco tiempo sin necesidad de procedimientos complejos ni equipos costosos (Donnelly *et al.*, 1994) y además evita el inconveniente de tener que retirar las marcas al final del estudio, como ocurre en el caso de utilización de anillos y etiquetas. Por esta razón elegí la amputación de dígitos como método de marcaje para el presente estudio implementando algunos protocolos para minimizar el grado de daño infligido sobre los individuos.

Al inicio del estudio se marcaron todos los individuos que fueron identificados como residentes permanentes dentro de los cuadrantes. Cada individuo capturado era marcado mediante el corte de dígitos en combinaciones únicas, cada una de las cuales correspondía a un código alfanumérico basado en una modificación del sistema de Donnelly (1989 en Donnelly *et al.*, 1994) (Anexo 2). El protocolo de marcaje utilizado se describe en detalle en el Anexo 3. Principalmente se marcaron individuos adultos pues únicamente éstos presentaban actividad territorial, pero ocasionalmente se capturaron y marcaron también a subadultos que tuvieron una presencia estable dentro del cuadrante durante alguno de los

períodos de observación. Los individuos capturados eran mantenidos en una bolsa plástica y manipulados lo mínimo posible. Se registró su sexo, longitud rostro-cloacal (LRC) aproximado al mm más cercano utilizando una regla plástica, y peso con una pezola de 10 g. Adicionalmente, se anotó cualquier característica que pudiera facilitar su identificación, como heridas o malformaciones. También se elaboró un registro con dibujos detallados de los patrones de coloración dorsal de todos los individuos de *Hyloxalus yasuni* hallados en el cuadrante con el fin de permitir identificaciones a distancia (Fig. 6). De esta manera se evitó el exceso de manipulación que hubiera requerido la continua recaptura de los individuos marcados para verificar su identidad al inicio de cada mes de observaciones.

Al concluir con todo el procedimiento las ranas eran liberadas en su sitio de captura y reanudaban su actividad normal en un lapso de 10–15 minutos. Durante las observaciones posteriores los individuos eran identificados a distancia combinando los patrones de coloración dorsal y la presencia de marcaje en dedos conspicuos que correspondan con algún código utilizado. Sin embargo, la eficacia de este tipo de identificación dependía de varios factores como: cantidad de luz dentro del bosque, contraste del sustrato sobre el que se encontraba la rana, coloración de la rana, postura de la rana, etc. Para facilitar este tipo de identificación se utilizaron binoculares Olympus Magellan EXWPI 8 x 42. Únicamente en caso de no poder obtener una identificación positiva o de tener información ambigua sobre algún individuo se procedía a capturarlo al final del periodo de observación con el fin de verificar su código de marcaje.

Al finalizar el estudio se recolectaron 49 especímenes testigo de *Hyloxalus yasuni* y 13 de *Hyloxalus sauli* que se depositaron en el Museo QCAZ de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (Anexo 4).

4.5. CATEGORÍAS DE EDAD Y SEXO

En *Hyloxalus yasuni* se utilizaron los caracteres sexuales secundarios (externos) para definir la categoría de adultos. Los machos pueden ser reconocidos por la presencia de pigmentación negra en su garganta. Se consideraron adultos a todos los individuos con LRC mayor o igual a 21 mm debido a que aproximadamente a partir de este tamaño es cuando empieza a aparecer este carácter sexual. El presente estudio no requirió establecer un límite formal entre las categorías de juvenil y subadulto, pero empíricamente se denominaron subadultos a aquellos individuos que exhibían comportamiento territorial pero cuya LRC estaba por debajo del umbral de 21 mm de la categoría de adultos. Se determinó el sexo de 28 especímenes testigo adultos de *Hyloxalus yasuni*, primero en base a la coloración ventral y luego en base a disección y observación de gónadas, obteniéndose un 100% de concordancia entre ambos métodos.

El dimorfismo sexual en *Hyloxalus sauli* se da únicamente en cuanto al tamaño (las hembras son más grandes que los machos), pero éste no es un carácter útil si los individuos aún no han alcanzado su tamaño máximo de desarrollo. Es así que se optó por utilizar reproducciones de cantos grabados de esta especie para lograr la determinación de sexos. Los resultados fueron muy satisfactorios ya que los machos de *Hyloxalus sauli* respondían instantánea y enérgicamente emitiendo vocalizaciones y acercándose hacia el parlante mientras que las hembras ignoraban las grabaciones por completo. Eventualmente, el sexo en ambas especies era confirmado al observar su comportamiento. Debido a la ausencia de caracteres sexuales externos que permitan distinguir a los individuos adultos de *Hyloxalus sauli* se utilizó el mismo umbral de 21 mm de *Hyloxalus yasuni* para discriminar entre adultos y juveniles, dada la similitud de tamaño entre las dos especies.

4.6. ESTIMACIÓN DEL TAMAÑO DE LOS TERRITORIOS

Existen varios métodos de estimación para calcular el área de territorios y/o ámbitos hogareños, la mayoría de los cuales se basan en modelos probabilísticos y requieren de algunos cálculos, como el método de área mínima (Ford y Krumme, 1979), el método de la media armónica (Dixon y Chapman, 1980) y el método kernel (Worton, 1989), entre otros. Sin embargo, el más comúnmente utilizado es el método del Polígono Mínimo Convexo (PMC) de acuerdo a una revisión de 101 artículos científicos publicados entre 1980 y 1997 (Seaman *et al.*, 1999 en Sjøgaard, 2000). El PMC es el área mínima convexa que incluye todos los puntos donde el animal fue observado y se obtiene al interconectar los puntos más externos de su distribución. El área de este polígono corresponde al tamaño del territorio (o del ámbito hogareño, según sea el caso). Este método es inadecuado para tamaños de muestra pequeños, pues puede resultar en una subestimación del área utilizada por el animal, pero a medida que el número de observaciones incrementa el estimado del PMC se aproxima asintóticamente al área real ocupada por el individuo (Anderson, 1982). El método del PMC tiene varias desventajas en su uso para calcular el ámbito hogareño (véase una discusión detallada en Sjøgaard, 2000), pero resulta adecuado para estimar el territorio de animales pequeños con movilidad relativamente limitada, como las especies del presente estudio. Las observaciones de registro continuo a través de varios días consecutivos proporcionaron un alto tamaño de muestra (50–130 puntos de ubicación por mes para cada individuo dependiendo del número de días de observación) haciendo innecesario el uso de otros métodos que incorporen modelos probabilísticos.

Se encontró que las ranas podían desplazarse fuera de los límites de su territorio durante actividades como captura de presas, cortejo o cuidado parental. Para evitar una sobreestimación del área territorial se ignoró los puntos registrados cuando los individuos

se encontraban involucrados en este tipo de actividades. La información total de las observaciones realizadas en cada mes fue sumada en un solo mapa, el cual fue digitalizado e ingresado como una capa con escala en el programa ArcView GIS 3.2 (Environmental Systems Research Institute Inc., 1999) en el cual se trazaron manualmente los polígonos y se calcularon sus áreas basándose en el método del polígono mínimo convexo. Sin embargo, debido a que el movimiento de las ranas se correlaciona con las características físicas del hábitat, también se tomaron en cuenta contornos determinados por elementos topográficos del terreno para establecer la forma de los polígonos, obteniéndose en algunos casos contornos cóncavos.

Los valores de las áreas de los territorios fueron sometidos a una transformación logarítmica ($\log_{10}$) para estabilizar la variancia entre las muestras. Para comprobar la normalidad de la distribución de los datos se utilizó la prueba de Shapiro-Wilk por ser más adecuada para tamaños de muestra pequeños, apoyándose con histogramas y gráficas de probabilidad normal. La homogeneidad de varianzas se comprobó mediante la prueba de Levene. Se analizó la variación de los tamaños de los territorios con respecto al sexo, LRC, tipo de terreno y estación utilizando correlaciones de Pearson, análisis de variancia (ANOVA) y pruebas de t .

4.7. ANÁLISIS DE VOCALIZACIONES

Se realizaron grabaciones en el campo de todos los tipos de vocalizaciones que fueron registrados en ambas especies siguiendo las recomendaciones de Heyer (1994). Se utilizó una grabadora SONY Stereo Cassette Recorder WM-D3 Professional Walkman con un micrófono unidireccional Sennheiser K6-ME66 y cintas de audio SONY Super EF Type I /

IEC I Normal Bias 120 μ s EQ y SONY UX Type II High Bias. Para evitar la saturación de sonido se reguló manualmente el volumen de grabación utilizando el sensor de intensidad incorporado en la grabadora.

Cada grabación fue identificada con un número y asociada a información adicional, incluyendo: especie, fecha, hora, temperatura y humedad relativa del aire, nubosidad e información etológica asociada. Los cassettes fueron depositados en el archivo de audio del Museo QCAZ de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Los cantos fueron digitalizados y editados utilizando el programa Sound Forge v5.0 (Sonic Foundry, Inc., 2001) para PC, controlando manualmente el volumen de entrada del sonido para cada grabación con el fin de evitar la saturación. Los archivos digitales fueron grabados en formato WAV monaural con calidad de 44.1 kHz y 16-bits.

El análisis de los cantos se efectuó con los programas Canary v1.2.4 (Charif *et al.*, 1995) y Raven Pro v1.5 (Bioacoustics Research Program, 2013). Se utilizó la terminología acústica de Heyer *et al.* (1990). Páez-Vacas *et al.* (2010) analizaron 28 vocalizaciones de anuncio de *Hyloxalus yasuni* y 9 de *Hyloxalus sauli* provenientes de las grabaciones del presente estudio, por lo que aquí se analizan espectralmente para *H. yasuni* solamente 8 cantos de anuncio de 8 individuos, 11 cantos de agresión de 10 individuos y 25 cantos de agresión en combate de 10 individuos. Para *H. sauli* se analizaron espectralmente 4 cantos de anuncio de 4 individuos y 10 cantos de agresión de 4 individuos. El número de notas analizadas varió de acuerdo a las características del canto: en cantos compuestos por series repetitivas de llamados se eligieron tres llamados al azar por canto y se analizaron la totalidad de las notas de cada llamado; en cantos cortos compuestos por un solo llamado se

analizó la totalidad del canto; en cantos prolongados compuestos por un solo llamado se eligieron 20 pares de notas consecutivas. Sin embargo, se reporta la variación en el número de notas, duración del llamado y notas por segundo en base a la totalidad de cantos grabados de buena calidad. Para estos parámetros se hizo un conteo de todas las notas del canto y se midió su duración de principio a fin.

Los espectrogramas y espectros de poder fueron generados en Canary y Raven con un filtro de frecuencias (frequency filter bandwidth) con ancho de banda de 124 Hz; resolución FFT (DFT en Raven) de 1024 puntos; solapamiento temporal del 87.5%; función Hamming.

Se seleccionaron las siguientes herramientas de medición en el panel de medidas de Canary y Raven: para el oscilograma, (1) tiempo inicial, (2) tiempo final, (3) Δ tiempo, y (4) tiempo pico; para el espectrograma y espectro de poder, (1) frecuencia inferior, (2) frecuencia superior y (3) pico de frecuencia. Con estas herramientas se midieron los valores de (1) duración de la llamada, (2) intervalo entre llamadas, (3) notas por llamada, (4) duración de la nota, (5) intervalo entre notas, (6) tiempo pico de la nota (tiempo en ms desde el inicio de la nota hasta su pico de máxima amplitud), (7) frecuencia dominante de cada nota y (8) rango de la frecuencia dominante (rango entre la frecuencia mínima y máxima abarcada por el armónico dominante).

4.8. DATOS DE HISTORIA NATURAL Y MORFOLOGÍA

Durante la observación de los cuadrantes de comportamiento se obtuvieron datos de historia natural de *Hyloxalus yasuni* a partir de los individuos de estudio, que se

complementaron con observaciones anecdóticas en otros puntos del área de estudio. En el caso de *Hyloxalus sauli*, su baja densidad poblacional permitió contar solamente con una única pareja de individuos como residentes permanentes dentro de los cuadrantes de observación de comportamiento (Fig. 4). Sin embargo, se registraron parejas adicionales e individuos solitarios, adultos y juveniles, durante un estudio de marcaje-recaptura que realicé paralelamente al presente estudio en un transecto a lo largo del mismo arroyo. El transecto tuvo una longitud de 100 x 5 m y se muestrearon diez días cada mes durante ocho meses mediante un único recorrido diario que iniciaba a las 07:00 y concluía alrededor de las 17:00. El muestreo consistía en una búsqueda minuciosa y sistemática en grietas y hojarasca a lo largo de ambas orillas del arroyo. Este muestreo también aportó con información relevante sobre la biología e historia natural de *Hyloxalus yasuni* que permitió validar y complementar las observaciones realizadas dentro de los cuadrantes. Por esta razón, se consideró pertinente incluir aquí algunos de los datos provenientes del mencionado estudio. Finalmente, se reporta la variación morfológica observada en la población estudiada mediante el transecto, que contó con 405 individuos marcados de *H. yasuni* y 49 de *H. sauli*.

5. RESULTADOS

5.1. *HYLOXALUS YASUNI*

5.1.1. MORFOLOGÍA

Es una especie sexualmente dimórfica en tamaño (Fig. 7A). El estudio de marcaje-recaptura permitió obtener medidas de individuos adultos que habían alcanzado su máximo desarrollo: LRC machos = 22–26 mm (media = 23.5 mm, DE = 0.8 mm, $n = 86$) y LRC hembras = 25–29 mm (media = 26.5 mm, DE = 1.0 mm, $n = 78$). La LRC de los juveniles recién metamorfoseados varió entre 9–12 mm (media = 10.9 mm, DE = 0.8 mm, $n = 136$). Se observa variación en la coloración dorsal y ventral de machos y hembras adultos. La coloración dorsal es independiente del sexo y varía desde marrón claro hasta marrón oscuro, con manchas discretas negras, grises o marrón oscuras. Otras variaciones en la coloración dorsal incluyen marrón-anaranjado, marrón-oliváceo y gris oliváceo. En la Figura 8 se indican algunas de estas variaciones. Las marcas dorsales tienen un patrón único para cada individuo (Fig. 6) pero se identificó la presencia constante de tres marcas con forma más o menos uniforme y distintiva: una interorbital con forma de triángulo, otra con forma de V al nivel escapular y una banda gruesa irregular a nivel pélvico. Las extremidades también poseen dorsalmente varias bandas transversales oscuras que se interrumpen ventralmente. Ventralmente, en la zona gular, los machos varían de gris a negro y se observa gran variación en el grado de pigmentación (Figs. 7A y 7B). Los machos menos pigmentados tienen el vientre blanco y la garganta distintamente negra o gris oscura salpicada de puntos blancos; esta condición se observó en cinco (50%) de los especímenes testigo machos. La piel no pigmentada de la superficie ventral de las extremidades tiene un tono gris-azulado. En el otro extremo de la variación, hay machos en los que la coloración negra salpicada de puntos blancos estaba presente en toda la región

gular y en el pecho así como en la superficie ventral de sus extremidades, mientras que el vientre es blanco con marmoleado negro o gris oscuro; esta condición se observó en cuatro (40%) de los especímenes testigo machos. Uno de los especímenes testigo (10%) presentó una condición intermedia con pigmentación negra restringida a la garganta y pecho y ausente en las extremidades. Las hembras siempre tienen la región pectoral y abdominal completamente blanca y carecen casi por completo de pigmentos en la superficie ventral de sus extremidades exhibiendo un tono gris-azulado. La pigmentación de la garganta varía desde blanca inmaculada hasta marrón oscura salpicada de puntos blancos (Figs. 7A y 7B). De los 18 especímenes testigo hembras se observó la condición de garganta blanca en cuatro individuos (22%), garganta pigmentada en siete individuos (39%) y una condición intermedia con los pigmentos restringidos a la periferia de la garganta en siete individuos (39%).

Los machos de *Hyloxalus yasuni* exhiben un oscurecimiento de coloración relacionado a su actividad de canto y agresión. Este cambio se da en el transcurso de 3–5 minutos luego de haber iniciado la actividad vocal o agresiva y es muy evidente a simple vista: vistos de lejos su coloración se percibe como un tono oscuro uniforme en todas sus superficies dorsales (Fig. 8A), mientras que examinados de cerca se percibe que el oscurecimiento ocasiona que las manchas dorsales pierdan el contraste, siendo apenas distinguibles de la coloración de fondo (Fig. 8B). Este cambio pudo ser documentado fotográficamente en un mismo individuo (Figs. 8C y 8D). Ventralmente, el cambio de tonalidad afecta todas las zonas oscuras de la garganta, pecho y extremidades, que se tornan negras muy intensas y definidas.

En las hembras, no se documentó ningún cambio de coloración dorsal pero se sugiere la posibilidad de un cambio de coloración en la zona gular en base a la observación de distintos grados de pigmentación en una misma hembra en varias recapturas. Sin embargo, nunca fue observado en tiempo real ni hubo evidencia de que esté asociado a la actividad agresiva como en el caso de los machos.

Con respecto a la textura de la piel, también se encontró variación dentro de la población. La piel es tubercular en el dorso del cuerpo y extremidades pero algunos individuos, usualmente los machos, eran fuertemente tuberculados (Fig. 8E) mientras que otros tenían un dorso liso con tuberculación mínima restringida principalmente a las superficies dorsales de las extremidades posteriores (Fig. 8F).

5.1.2. VOCALIZACIONES

Se registraron tres tipos de vocalizaciones en *Hyloxalus yasuni*: anuncio, agresión o advertencia y agresión en combate. Adicionalmente, se registró una vocalización mixta que combina el canto de agresión con el de anuncio. Se conoce que existe una vocalización de cortejo, descrita por Acosta (2002) en laboratorio, pero nunca fue escuchada durante el presente estudio. A continuación se describen los tres tipos de vocalización registrados:

Canto de anuncio (Fig. 9, Tabla 1).—Es un canto emitido durante interacciones a mediana y larga distancia con machos y hembras o emitido espontáneamente durante la actividad normal de los machos. La actividad vocal de anuncio en el cuadrante permanente tuvo un pico de actividad a las 11:00. A partir de las 15:00 había una notable disminución en las vocalizaciones y durante el resto de la tarde se escuchaban de manera muy esporádica (Fig. 10), permaneciendo los machos silenciosos dentro de sus territorios. Era

frecuente escuchar varios machos cantando simultáneamente en la misma zona, ya que las vocalizaciones de un individuo ocasionaban una respuesta vocal por parte de otros vecinos. De 529 eventos de vocalización de anuncio, 160 (30%) ocurrieron en respuesta a cantos o aproximación de conespecíficos y 369 (70%) ocurrieron espontáneamente sin ningún estímulo biótico aparente.

El canto de anuncio consiste en un trino largo formado por una repetición de notas agrupadas en llamados que se emiten a intervalos regulares (Fig. 9A). En el análisis de 17 cantos de anuncio completos (17 individuos) el número de notas emitidas por llamado fue de 5–310 notas (media = 71.1 notas, DE = 47.6 notas, $n = 17$), habiendo mucha variación en un mismo individuo (durante una misma sesión de vocalizaciones) como entre individuos. Los promedios de notas por llamado para cada individuo variaron entre 33–130 notas. La duración de cada llamado fue de 0.4–21.8 s (media = 5.3 s, DE = 2.2 s, $n = 17$). El intervalo entre llamados fue de 0.5–16.4 s (media = 1.5 s, DE = 1.3 s, $n = 17$). El número de notas por segundo fue de 12.8–15.3 (media = 14.2 notas/s, DE = 0.6 notas/s, $n = 17$).

Se analizaron los parámetros temporales y espectrales de las notas de ocho cantos de anuncio (ocho individuos) eligiendo tres llamados al azar de cada canto: la duración de cada nota fue de 19.2–31.0 ms (media = 31.0 ms, DE = 3.7 ms, $n = 8$). El intervalo entre notas fue 29.5–49.5 (media = 39.5 ms, DE = 2.7 ms, $n = 8$). Las primeras 1–3 notas de cada llamado suelen ser de menor duración, intensidad y frecuencia (Figs. 9C y 9D). Las notas del canto de anuncio son pulsadas y presentan modulación de frecuencia ascendente (Figs. 9E y 9F). Su frecuencia dominante tiene la mayor concentración de energía entre los 3000–4000 Hz con un pico de 3182–3968 Hz (media = 3664 Hz; DE = 137 Hz, $n = 8$).

(Fig. 9G). La frecuencia fundamental corresponde a la mitad de la dominante, con su mayor concentración de energía en el rango de 1500–2100 Hz y un pico de 1607–2071 Hz (media = 1893 Hz, DE = 60 Hz, $n = 8$).

Canto de agresión o advertencia (Fig. 11, Tabla 1).—Es un canto emitido cuando hay interacciones a corta distancia o combate entre individuos. De 116 cantos de agresión registrados en el campo, 76 (66.5%) fueron emitidos por un macho territorial ante la aproximación de un intruso, 18 (15.5%) por un macho luego de perder un combate, once (9.5%) en respuesta a un canto de agresión de un macho alledaño, ocho (6.9%) por un macho luego de vencer un combate, y tres (2.6 %) sin razón aparente.

El canto de agresión consiste en una serie de notas pulsadas que son emitidas a intervalos y frecuencia variables en un solo llamado. En el análisis de 24 cantos de agresión (20 individuos), el número de notas fue de 6– 33 (media = 16.2 notas, DE = 7.0 notas, $n = 24$), la duración del llamado de 0.7–4.6 s (media = 2.5 s, DE = 1.0 s, $n = 24$) y el número de notas por segundo fue 4.4–7.9 (media = 6.0 notas/s, DE = 1.0 notas/s, $n = 24$). Se analizaron temporal y espectralmente las notas de once cantos de agresión (diez individuos). La estructura armónica de las notas del canto de agresión es igual a las del canto de anuncio, con la frecuencia dominante siendo el doble de la fundamental. La duración de la nota fue de 9.2–43.1 ms (media = 31.0 ms, DE = 6.0 ms, $n = 11$), es decir, su promedio idéntico al del canto de anuncio. El intervalo entre notas fue de 36.8–321.1 ms (media = 130.3 ms, DE = 34.6 ms, $n = 11$), considerablemente mayor comparado al canto de anuncio y mucho más irregular. La frecuencia dominante tiene una mayor concentración de energía en el rango de 3300–4300 Hz, con una frecuencia pico de 3296–4305 Hz (media = 3690 Hz, DE = 207 Hz, $n = 11$). Al comparar sus frecuencias con el

canto de anuncio se observa que el límite superior del rango es más elevado en el canto de agresión debido a la variación entre notas. La frecuencia fundamental es la mitad de la dominante, con la mayor energía en el rango de 1500–2100 Hz y frecuencia pico de 1701–2155 Hz (media = 1875 Hz, DE = 99 Hz, $n = 11$).

El canto de agresión puede venir seguido de sesiones de vocalización de anuncio, pudiendo darse una transición discontinua o continua. Cuando la transición es continua, se produce un canto mixto que se inicia con un canto de agresión cuyas notas finales se prolongan en un canto de anuncio. En la Figura 12 se muestra temporal y espectralmente cómo se forma esta vocalización y se aprecia que el componente de agresión exhibe variaciones más pronunciadas de intensidad, frecuencia e intervalo de notas que el componente de anuncio. No se analizó la vocalización mixta ya que corresponde a una transición entre dos tipos de canto y no hubo evidencia de que tenga un contexto etológico propio.

Canto de agresión en combate (Fig. 13, Tabla 1).—Es un breve ruido ronco de baja intensidad producido por machos y hembras durante los encuentros agresivos, específicamente en sincronización con los ataques de embestida contra el cuerpo del oponente ($n = 48$). Nunca se lo escuchó durante otro tipo de ataques.

Se analizaron 25 vocalizaciones de agresión en combate (diez individuos): tiene una sola nota, por lo que la duración del llamado es equivalente a la duración de la nota, siendo de 88.5–309.2 ms (media = 154.2 ms, DE = 66.2 ms, $n = 25$). En el espectrograma aparece como un parche de energía disperso en un amplio rango de frecuencias, cuyo límite inferior fue de 780–1943 Hz (media = 1377 Hz, DE = 288 Hz, $n = 25$) y su límite superior

de 3201–5211 Hz (media = 3922 Hz, DE = 429 Hz, $n = 25$). Se lo define como un ruido porque no tiene una frecuencia dominante definida, pero se identificó una mayor concentración de energía entre el límite inferior de 1533–2737 Hz (media = 2172 Hz, DE = 361 Hz, $n = 25$) y el límite superior de 1913–3299 Hz (media = 2530 Hz, DE = 359 Hz, $n = 25$) (Figura 13B).

5.1.3. ORGANIZACIÓN ESPACIAL Y MICROHÁBITAT

Los resultados de comportamiento están basados en 360 horas de observación *in situ* de 12 machos, 23 hembras y 2 subadultos marcados de *Hyloxalus yasuni* que residían en los cuadrantes de estudio, además de un número indeterminado de individuos sin marcaje que fueron observados ocasionalmente al azar o interactuando con los individuos de los cuadrantes.

Los adultos, tanto machos como hembras, mostraron defensa territorial intra e intersexual pero en distinto grado. Todos los individuos territoriales estuvieron concentrados a lo largo del arroyo estableciendo sus territorios siempre en contacto con el curso de agua ($n = 37$). Los individuos juveniles no mantienen territorios y habitan dispersos a lo largo del arroyo, ya sea solos o en grupos de dos o tres, y siempre muy cerca de la orilla: durante los muestreos de marcaje-captura el 93% de los juveniles registrados estuvieron a menos de 40 cm de distancia del agua (media = 14.1 cm, DE = 19.2 cm, $n = 217$). Cuando se los encontró más alejados estaban siempre en zonas donde el sustrato era bastante húmedo. Los juveniles son tolerados por los adultos territoriales, especialmente en el caso de los juveniles de menor tamaño, pudiendo desplazarse libremente y permanecer dentro de los territorios de los adultos ($n = 24$), aunque en ocasiones fueron blanco de agresiones breves por parte de los adultos: de 67 eventos de agresión de un adulto hacia un

juvenil, 48 (72%) fueron agresiones pasivas (aproximación del adulto hacia el juvenil sin contacto físico) y 19 (28%) fueron agresiones físicas. Sin embargo, estas agresiones fueron eventos puntuales (es decir, el adulto no agredió repetidamente al juvenil) y nunca se vio a un adulto expulsar a un juvenil de su territorio. También se observaron manifestaciones de comportamientos agresivos entre juveniles. Estos ataques fueron poco frecuentes ($n = 8$) y siempre eran iniciados por un juvenil de mayor tamaño. Se diferenciaron de los comportamientos agresivos entre adultos en que eran agresiones breves unilaterales que nunca desembocaban en un combate. Tampoco resultaban en la expulsión del individuo agredido fuera del área ni poseían la complejidad del repertorio agresivo observado en los adultos, consistiendo apenas en saltos cortos dirigidos hacia el otro individuo.

Se registraron subadultos que defendieron territorios pequeños legítimos ($n = 3$), es decir, permanecieron dentro de un área bien delimitada la cual fue defendida activamente durante varios días consecutivos en contra de vecinos adultos. Aunque consiguieron mantener sus territorios durante todo el periodo de observación mensual (hasta siete días consecutivos), ya no estuvieron presentes al inicio del siguiente mes de observaciones.

5.1.4. ÁREA DE LOS TERRITORIOS

Se registraron 39 individuos de *Hyloxalus yasuni* con territorio: 21 dentro del cuadrante principal (siete machos, once hembras y tres subadultos; Tabla 2) y 18 en los cuadrantes temporales (seis machos y doce hembras; Tabla 3). En el cuadrante permanente se realizó una medición por individuo por mes, obteniéndose 60 mediciones de territorios de individuos adultos y cuatro mediciones de individuos subadultos.

En las Figuras 14 y 15 se muestra la disposición de los territorios en los cuadrantes de estudio y se aprecia que las ranas siempre establecen sus territorios a través del agua o limitando con la orilla. El tamaño de los territorios fue de $0.45\text{--}2.17\text{ m}^2$ (media = 1.09 m^2 , $DE = 0.47\text{ m}^2$, $n = 13$) en los machos, $0.65\text{--}3.70\text{ m}^2$ (media = 1.43 m^2 , $DE = 0.73\text{ m}^2$, $n = 23$) en las hembras y $0.08\text{--}0.62\text{ m}^2$ (media = 0.42 m^2 , $DE = 0.30\text{ m}^2$, $n = 3$) en los subadultos. Las características físicas del terreno también influyeron en el tamaño del territorio, que fue de $0.45\text{--}2.04\text{ m}^2$ (media = 1.13 m^2 , $DE = 0.44\text{ m}^2$, $n = 24$) en terrenos rocosos y $0.81\text{--}3.70\text{ m}^2$ (media = 1.66 m^2 , $DE = 0.88\text{ m}^2$, $n = 12$) en terrenos no rocosos. Se evaluó simultáneamente el efecto del sexo y tipo de terreno sobre el tamaño de los territorios mediante un ANOVA DCA con diseño factorial 2×2 con un nivel de significación de 0.05 (Anexo 5). La diferencia entre tipos de terreno fue significativa ($F = 4.699$, $p = 0.038$, $gl = 1$). La diferencia entre sexos ($F = 1.958$, $p = 0.171$, $gl = 1$) y la interacción de ambos factores ($F = 0.078$, $p = 0.782$, $gl = 1$) no fueron significativas. El área de los territorios durante los meses secos y lluviosos no tuvo diferencias significativas (prueba de t pareada, $t = 1.672$, $p = 0.129$, $gl = 9$). El área territorial tuvo una correlación positiva altamente significativa con la LRC del residente (Pearson, $r = 0.666$, $p < 0.001$, $gl = 24$; Fig. 16).

Machos y hembras mantienen territorios permanentes a largo plazo. El tiempo de residencia observado fue de 1–9 meses en machos (media = 3.71 meses, $DE = 3.30$ meses, $n = 7$), 0–11 meses en hembras (media = 5.09 meses, $DE = 4.06$ meses, $n = 11$) y 1–2 meses en subadultos (media = 1.33 meses, $DE = 0.58$ meses, $n = 3$). El tiempo promedio de residencia para el total de territorios observados fue de 4.10 meses ($DE = 3.65$ meses, $n = 21$), pero el 48% ($n = 10$) de estas mediciones se vieron truncadas por la conclusión del estudio, por lo que los valores estarían subestimados. Los lugares vacantes eran

extremadamente raros dentro de los cuadrantes de estudio y siempre se encontraron nuevos individuos en el lugar de individuos desaparecidos ($n = 10$).

5.1.5. COMPORTAMIENTO TERRITORIAL Y AGONÍSTICO

Al comparar el comportamiento territorial de machos y hembras de *Hyloxalus yasuni*, se encontraron diferencias en la manera de interactuar con los intrusos. La reacción de un residente ante la presencia de un intruso en las cercanías de su territorio puede describirse como una secuencia estereotipada de comportamientos, donde cada uno de los comportamientos de la serie viene determinado por la respuesta del oponente, aunque algunos de los pasos pueden ser omitidos o variar en su orden. La secuencia básica de comportamientos era distinta dependiendo del sexo del residente y del intruso. El modo de defensa territorial de cada sexo se describe a continuación:

5.1.5.1. MACHOS

Durante el día, los machos de *Hyloxalus yasuni* emiten cantos de anuncio desde sus territorios. Las observaciones de un mismo individuo durante meses consecutivos mostraron que los machos utilizan recurrentemente las mismas perchas de vocalización dentro de su territorio, prefiriendo sitios elevados entre 10 y 30 cm por sobre el nivel del suelo, tales como rocas y troncos caídos. A falta de este tipo de elementos en sus territorios los machos vocalizan desde áreas abiertas a nivel del suelo pero, en ambos casos, los puntos de vocalización resultan fácilmente visibles.

Los machos experimentan un notorio oscurecimiento de su coloración durante los periodos de actividad vocal continua (cantos de anuncio) ($n = 478$) y durante los encuentros agresivos ($n = 36$). Durante las vocalizaciones el macho gira periódicamente

apuntando su cuerpo en distintas direcciones y efectúan desplazamientos breves que consisten en caminar rápidamente hacia delante, atrás o lateralmente. Este comportamiento resulta visualmente muy conspicuo y atípico pues constituye la única instancia en que estas ranas se desplazan caminando. Durante cualquier otro tipo de actividad se desplazan empleando saltos e incluso cuando realizan cambios de orientación o desplazamientos muy pequeños lo hacen mediante saltos cortos.

Las únicas circunstancias en que un macho abandona su territorio es durante el cortejo ($n = 4$), cuidado parental ($n = 13$), alimentación ($n = 12$) y bajo lluvias muy intensas ($n = 8$). Este abandono es temporal, pero durante las lluvias pueden producirse abandonos muy prolongados, tomando hasta un par de horas luego del cese de la misma para que todos los individuos reocupen sus territorios y retomen su actividad normal. Sin embargo, las lluvias moderadas estimulan la actividad vocal de los machos: en un conteo de 21 respuestas individuales durante eventos de lluvia, trece machos (62 %) permanecieron vocalizando en sus territorios durante la lluvia y ocho (38 %) abandonaron el territorio ascendiendo a terreno más elevado. Todos los casos de abandono ocurrieron bajo lluvia intensa.

Cuando un macho residente avista un intruso en las inmediaciones de su territorio, inicia una secuencia de comportamientos agonísticos que involucra comportamientos de advertencia y agresión directa. Se caracterizaron dos secuencias distintas de comportamiento agonístico dependiendo del sexo y la condición del invasor: cuando el intruso es un macho oscurecido la defensa es mucho más agresiva, cuando el intruso es un macho no oscurecido (marrón) o una hembra la respuesta es menos agresiva.

Respuesta ante un macho oscurecido.—Este tipo de interacción fue rara vez presenciada ($n = 5$) ya que los machos oscurecidos registrados en los cuadrantes correspondían la mayoría del tiempo a los individuos residentes que vocalizan y se mantienen en su propio territorio. Incluso en el caso de machos con territorios contiguos, se observó un espaciamiento en relación a los machos vecinos durante la actividad vocal. Cuando un macho residente detecta a un macho oscurecido cerca o dentro de los límites de su territorio, inmediatamente salta en su dirección sin advertencias vocales ni exhibición previa. Si el intruso no retrocede ante la aproximación del residente, el primero es inmediatamente agredido y en caso de responder el ataque se inicia un encuentro agresivo que concluye con la retirada del perdedor; esta secuencia se observó en cuatro de los encuentros entre machos oscurecidos (80%). En uno de los casos (20%), el intruso huyó antes de ser alcanzado por el residente sin llegar a tener contacto físico y el residente lo persiguió hasta el límite de su territorio desde donde emitió un canto de agresión para posteriormente regresar hacia el interior de su territorio.

Respuesta ante un macho no oscurecido o hembra.—Cuando un macho territorial avista un intruso de cualquiera de estas dos categorías, inicia una respuesta indistinta que puede describirse en los siguientes pasos: (1) el residente gira su cuerpo en dirección al intruso y emite uno o varios cantos de agresión; (2) si el intruso continúa avanzando y llega al límite del territorio del residente, este último responde aproximándose rápidamente para interceptarlo; (3) el residente se ubica a unos pocos centímetros del intruso y emite vocalizaciones de anuncio a la vez que efectúa pulsaciones gulares y cambios de postura, como elevar el cuerpo o girar periódicamente cambiando su orientación; (4) el residente se aproxima aún más al intruso con saltos minúsculos, llegando incluso a topar su hocico con el cuerpo del intruso, o se aproxima desde atrás hasta cubrir parcialmente el dorso del

intruso, todo esto mientras continúa vocalizando. El intruso puede retroceder como respuesta a cualquiera de los pasos enumerados, en cuyo caso el macho residente reanuda su actividad normal. Sin embargo, durante los pasos (3) o (4), las hembras pueden (5) responder tornándose agresivas y atacando al macho residente que (6) responde con otro ataque, iniciándose así un combate ($n = 32$). Nunca se observó a un macho intruso no oscurecido atacar al residente en estas mismas circunstancias. Tampoco se observó que un macho residente ataque a un macho no oscurecido sin renacuajos dorsales, incluso si éste ignoraba las advertencias y no se retiraba ($n = 15$). En cuatro ocasiones se observó a un macho residente atacar a un macho no oscurecido con renacuajos dorsales.

Durante los combates, los machos agreden a su oponente utilizando una variedad de ataques, como embestidas contra el cuerpo intentando derribarlo (en ocasiones las peleas ocurren en rocas elevadas y los individuos pueden caer en el agua o rocas) o saltando sobre el oponente y cubriéndolo con el cuerpo, que puede resultar en un abrazo de la cabeza o del cuerpo del oponente (similar a un amplexus axilar). El individuo agredido se sacude de encima a su agresor o responde los ataques alternadamente con el mismo. Otro tipo de ataques menos frecuentes incluye abrazos frontales, empujones con el hocico y saltos verticales donde, al descender, el agresor golpea con su zona gular la cabeza del oponente.

En base a la observación de un macho residente del cuadrante principal que llegó a cargar sus renacuajos se documentó que los machos territoriales con renacuajos dorsales continúan defendiendo su territorio pero alteran parcialmente su comportamiento: pasan más tiempo fuera de vista o en lugares poco conspicuos y cesan el uso de vocalizaciones de anuncio, pero mantienen el uso de cantos de agresión ($n = 8$) y continúan repeliendo a los

intrusos con saltos sobre el dorso ($n = 3$). Sin embargo, nunca se vio a un macho con renacuajos dorsales entrar en combate con otro individuo.

5.1.5.2. HEMBRAS

Las hembras de *Hyloxalus yasuni* permanecen dentro de sus territorios posadas sobre elementos elevados del entorno, como rocas y troncos caídos, alrededor de los cuales centran su actividad. Mientras se encuentran sobre estos puntos giran periódicamente para mirar en distintas direcciones. No se cuantificó el uso de espacio dentro de los territorios, pero se observó que las ranas ocasionalmente abandonan sus sitios de vigilancia para realizar pequeñas excursiones dentro de su territorio, mojarse en el arroyo o alimentarse, luego de lo cual retornan a una posición elevada. Las únicas situaciones en las que una hembra abandona temporalmente su territorio son durante la persecución de una presa ($n = 20$), en respuesta al cortejo por parte de un macho ($n = 4$) o durante las lluvias ($n = 27$). A diferencia de los machos, las hembras abandonan sus territorios con presteza, incluso durante lluvias moderadas, desplazándose aproximadamente 2–3 m hacia terrenos más elevados en las laderas de la quebrada. En un conteo de 29 casos, 27 (93%) hembras abandonaron su territorio durante la lluvia y dos (7%) permanecieron en su territorio.

Respuesta ante machos y hembras.—Las hembras exhiben la misma reacción ante cualquier intruso, sea macho o hembra, y su comportamiento agonístico es una secuencia de exhibiciones visuales y ataques agresivos que se puede resumir en los siguientes pasos: (1) la hembra territorial gira su cuerpo en dirección al intruso y adopta una postura erguida, estirando las patas anteriores y efectuando pulsaciones de la región gular y de los flancos; (2) si el intruso continúa acercándose, la residente se aproxima hasta ubicarse a ~30 cm de distancia frente a éste y continúa con la postura erguida y las pulsaciones de la zona gular y

flancos; (3) si el intruso no retrocede inmediatamente ante la aproximación de la residente, ésta lo ataca saltando sobre su dorso. Esta secuencia puede interrumpirse con la retirada del intruso durante cualquiera de los pasos o prolongarse en un combate si el intruso responde atacando.

Existe una secuencia alternativa menos agresiva de entrar en combate: (1) la hembra territorial se acerca a pocos centímetros del intruso manteniendo la postura erguida y la pulsación de garganta y flancos; (2) el intruso también adopta una postura erguida y efectúa los mismos comportamientos de manera que ambos individuos se posicionan frente a frente a ~5 cm entre sí; (3) la residente avanza frontalmente con saltos minúsculos manteniendo la postura hasta que los hocicos de ambos individuos quedan casi en contacto; (4) ambas ranas se turnan intentando posar su zona gular sobre el hocico del oponente, elevando progresivamente el cuerpo con sus patas frontales; (5) la elevación del cuerpo termina con ambas ranas paradas verticalmente sobre sus patas traseras y apoyadas una contra la otra en un abrazo frontal; (6) en esta postura cada rana empuja en dirección de su oponente hasta que una de ellas pierde el balance y es derribada; (7) inicia el combate regular mediante saltos y embestidas. Durante los combates las hembras presentan el mismo repertorio de comportamientos agresivos que los machos. Los únicos comportamientos agonísticos de los machos que no se registraron en las hembras fueron el abrazo cefálico y el acoso por presencia cercana.

Un comportamiento agresivo adicional observado únicamente en las hembras fue el de saltar y permanecer sobre el intruso para luego presionarlo repetidamente contra el suelo. Esto se observó en dos ocasiones cuando machos no agresivos con renacuajos dorsales se rehusaron a retirarse del territorio de una hembra por encontrarse descargando sus

renacuajos en el agua. Esta agresión se prolongó por 3 y 4.5 minutos hasta que los machos terminaron de descargar sus renacuajos y se retiraron.

5.1.5.3. ENCUENTROS AGRESIVOS

Se presenciaron 69 combates intraespecíficos para *Hyloxalus yasuni*. Al menos 41 (59.4%) de estos encuentros ocurrieron en zonas de conflicto entre individuos con territorios adyacentes, entendiéndose como zona de conflicto un área donde colindan o se solapan los límites de territorios contiguos. Los 28 (40.6%) encuentros restantes ocurrieron entre un residente y un intruso (en este caso definiéndose como intruso a cualquier individuo que se encontrara alejado de su territorio o que no perteneciera al cuadrante) o entre dos individuos cuya identidad no pudo ser verificada. Se analizó si hubo mayor frecuencia de combates entre individuos territoriales vecinos o entre un defensor y un intruso y la diferencia no fue estadísticamente significativa ($X^2 = 2.45$, $p = 0.118$, $gl = 1$, $n = 69$).

A continuación se analizan los encuentros agresivos categorizados según el sexo de los oponentes. Los resultados reportados excluyen tres combates donde el sexo de uno o ambos individuos fue indeterminado.

Encuentros macho-macho.—Se observaron cuatro encuentros agresivos entre machos. En dos de los combates venció el residente y en dos venció el invasor. La duración mínima de los encuentros fue ~10 s y la máxima 5 min 39 s; los dos encuentros restantes tuvieron una duración similar de ~45 s (media = 109 s, DE = 154 s). Todos estos encuentros ocurrieron entre dos machos de coloración oscura con territorios cercanos o contiguos, donde uno de ellos había estado vocalizando previamente. Estos combates empezaron sin

ninguna advertencia por parte del agresor. No se presenciaron combates macho-macho donde participara un macho no oscurecido.

Encuentros hembra-hembra.—Se documentaron 31 combates entre hembras. En 14 de ellos (45.2%) venció la hembra residente, en 6 (19.4%) venció la invasora, en 1 (3.2%) no hubo una vencedora clara, en 8 (25.8%) no se pudo determinar la identidad de los individuos y en los 2 restantes (6.5%) ninguna de las hembras pudo considerarse invasora pues lucharon en el límite de sus territorios. En cinco de los combates participaron hembras subadultas utilizando los mismos comportamientos agresivos manifestados por las hembras adultas, pero siempre fueron derrotadas. Los encuentros tuvieron una duración de ~5 s los más breves y 22 min 44 s los más extensos (media = 174 s, DE = 297 s, $n = 27$). Los combates entre vecinas territoriales rara vez duraban más de 1 min. Los combates de varios minutos de duración ocurrieron cuando un nuevo individuo intentaba establecerse dentro del cuadrante desplazando a la residente. Diecinueve (61.3%) de los combates entre hembras ocurrieron entre vecinas territoriales y doce (38.7%) ocurrieron a causa de una intrusa. Se analizó si hubo mayor frecuencia de combates entre individuos territoriales vecinos o entre un residente y un intruso y la diferencia no fue significativa ($X^2 = 1.58$, $p = 0.209$, $gl = 1$; $n = 31$).

Encuentros macho-hembra.—Se observaron 31 encuentros entre dos sexos. En 17 (54.8%) de los combates venció el residente, en dos (6.5%) venció el invasor, en cuatro (12.9%) ninguno de los dos individuos fue invasor, en dos (6.5%) no hubo un ganador claro y en seis (19.3%) no se pudo verificar la identidad de las ranas. Los machos vencieron en diez (32.3%) de los combates actuando siempre como residentes y las hembras vencieron en 18 (58.1%) actuando como intrusas en dos ocasiones. La proporción

de victorias fue mayor en residentes que en intrusos ($X^2 = 11.84$, $p = 0.001$, $gl = 1$; $n = 19$). La proporción de victorias de acuerdo al sexo no tuvo diferencias significativas ($X^2 = 2.29$, $p = 0.131$, $gl = 1$; $n = 28$). La duración de los combates varió entre ~5 s y 3 min 46 s (media = 50 s, DE = 59 s, $n = 26$). La mayoría de las peleas (63.6%) tuvieron menos de un minuto de duración. La pelea de mayor duración fue una observación anecdótica fuera de los cuadrantes y se desconocen las circunstancias de la misma. Todas las demás peleas que se prolongaron durante varios minutos ocurrieron entre un residente y un individuo nuevo que intentaba establecerse desplazando a otro.

5.1.6. CORTEJO

Los machos constantemente intentan cortejar a cualquier hembra que se aproxime a su territorio. Ante la presencia de una hembra, el macho inicia una serie de vocalizaciones de anuncio. Si la hembra no se aleja, el macho se aproxima a pocos centímetros de ella continuando con sus vocalizaciones, ante lo cual la hembra puede mostrarse agresiva o receptiva. Las hembras no receptivas agreden al macho, ante lo cual éste pasa a considerarlas un intruso y las expulsa de su territorio. Alternativamente, el macho puede incursionar en el territorio de la hembra emitiendo vocalizaciones. En este caso las hembras no receptivas proceden a expulsarlo del territorio.

Solamente en dos ocasiones se observó una secuencia completa de cortejo: el 14 y el 17 de abril de 2002, durante la época lluviosa. Todos los demás intentos de cortejo observados ocurrieron con hembras no receptivas que se desplazaban cerca o a través del territorio de un macho y el resultado fue un encuentro agonístico donde el macho o la hembra terminaron siendo expulsados por su oponente. Los dos cortejos exitosos observados iniciaron con una hembra residente abandonando su territorio y dirigiéndose

hacia un macho residente que se encontraba cantando en su respectivo territorio. En ambos casos los territorios no fueron contiguos.

La secuencia de cortejo se da en los siguientes pasos: (1) el macho vocaliza anuncios a distancia; (2) la hembra abandona su territorio y se aproxima hasta quedar a pocos centímetros del macho; (3) el macho se voltea y se aleja del arroyo hacia terreno más elevado en la hojarasca; (4) la hembra sigue al macho manteniéndose a una distancia variable de ~5–30 cm por detrás de él. El desplazamiento no es continuo sino pausado: cuando la hembra se detiene o rezaga, el macho también se detiene y la espera emitiendo vocalizaciones de anuncio hasta que ella se acerca nuevamente; (4) el macho selecciona un sitio de ovoposición en la hojarasca, se introduce bajo las hojas secas y la hembra entra tras él.

En el primer cortejo, ocurrido a las 9:30, no se pudo observar el comportamiento de la pareja en el sitio de ovoposición debido a que los individuos quedaron ocultos fuera de vista bajo la hojarasca. En el segundo cortejo, ocurrido a las 11:30, el sitio de ovoposición tenía una entrada a manera de túnel formada por hojas secas enroscadas, de modo que fue posible colocar una cámara de video para registrar la actividad de las ranas. La cámara de video fue colocada a las 14:00 al final del periodo de observación en el cuadrante y se la dejó activada con la opción de grabación a intervalos, siendo retirada a las 21:00. A esta hora ambos individuos aún permanecían juntos en el sitio de ovoposición. El escaso número de observaciones de cortejo no permitió determinar si tal situación es habitual y es posible que la presencia de la cámara de video en la entrada del sitio de ovoposición pudiera haber alterado el comportamiento normal de la pareja. La filmación no registró ningún comportamiento ni vocalización de cortejo adicional.

En ambos eventos de cortejo se constató la presencia de una puesta de huevos al día siguiente. La distancia cubierta desde el territorio del macho hasta el sitio de ovoposición fue de 1.9 y 3 m en cada caso, y fue recorrida en un tiempo de 12 y 5 minutos, respectivamente. Una de las hembras recorrió 5.3 m desde su territorio hasta el sitio de ovoposición y no se cuantificó la distancia en el otro caso. Durante el cortejo, los machos se desplazaron en una ruta casi directa hacia el sitio de ovoposición en la hojarasca.

5.1.7. NOTAS DE HISTORIA NATURAL

5.1.7.1. CUIDADO PARENTAL

En *Hyloxalus yasuni* el macho se encarga del cuidado parental. Se encontraron once puestas de huevos y se monitoreó su desarrollo diariamente hasta la eclosión (Tabla 4). Tres puestas desaparecieron 1–2 días luego de ser halladas y dos desaparecieron luego de cuatro y seis días, respectivamente, pero se excluye la posibilidad de que el macho pudiera haber cargado los renacuajos, pues los embriones aún no estaban listos para eclosionar. En otras dos puestas varios huevos desaparecieron pero los huevos restantes eclosionaron exitosamente. No se presenciaron eventos de depredación de las puestas. Las puestas contenían 7–12 huevos (media = 10 huevos, DE = 1.6 huevos, $n = 11$), pero el número máximo de renacuajos dorsales hallados en un macho indica que pueden existir puestas de hasta trece huevos asumiendo que todos los renacuajos provienen de una sola puesta.

Durante los estadios iniciales de desarrollo los huevos tienen forma achatada, más o menos discoidal, y a medida que los embriones se desarrollan los huevos aumentan su tamaño y adoptan una forma esférica. El diámetro de los huevos varió entre 4.5–6.8 mm en dos puestas a lo largo de varios estadios. Los sitios de ovoposición siempre se hallaron en la hojarasca a 0.3–1.9 m (media = 0.97 m, DE = 0.41 m, $n = 11$) de distancia del arroyo y

fuera del territorio del macho, en terrenos elevados 0.3–1.35 m (media = 0.68 m, DE = 0.39 m, $n = 6$) en relación al nivel del agua. En el cuadrante se observó el comportamiento de tres machos con puesta. Éstos visitaron los huevos de una a tres veces por día (media = 1.7, DE = 0.8, $n = 6$). El tiempo de permanencia junto a la puesta fue de 35 min a 2 h 40 min (media = 80.4 min, DE = 48.3 min, $n = 10$). En base a observaciones realizadas entre las 07:00 y 17:00, se calculó que los machos pasan 18.2–70.4 % de su tiempo con la puesta (media = 39.9 %, DE = 19.9 %, $n = 3$). El tiempo restante retornan a su territorio y continúan anunciándose y defendiéndolo normalmente.

Los huevos eclosionan en 10–12 días a partir de la ovoposición (media = 11 días, DE = 1 día, $n = 3$) y luego los renacuajos suben al dorso del padre ($n = 39$). Éste transporta simultáneamente a todos los renacuajos y éstos permanecen en su dorso hasta por cuatro días ($n = 2$) antes de ser depositados en el agua. En ningún caso se pudo hacer un seguimiento diario de un mismo individuo desde la eclosión de los huevos hasta la descarga de los renacuajos por lo que no es posible reportar tiempos mínimos de carga ni promedios. El tiempo máximo reportado proviene de registros de marcaje-recaptura en el transecto del estudio poblacional. Para la descarga de renacuajos el macho abandona su territorio y empieza a desplazarse a lo largo del arroyo. El estudio de marcaje-recaptura en el transecto permitió documentar el desplazamiento de once machos transportando renacuajos: las distancias más notables se vieron en dos machos que se desplazaron 42 m en un lapso de tres días y un macho que se desplazó 63 m en un lapso de cuatro días, luego de lo cual fueron registrados de regreso en el área inicial dentro del transecto. En el resto de casos los desplazamientos registrados fueron entre 0–10 m y entre 1–2 días pero, debido a que los registros en transectos son puntuales y no continuos, no se puede hablar de distancias mínimas ni promedios. La observación de machos que cargaron renacuajos

dentro del cuadrante permanente siempre se vio truncada por la finalización del mes, por lo que no se pudo documentar lo que ocurre con sus territorios durante los días de abandono. En los dos casos donde un macho del cuadrante cargó renacuajos, mantuvo el mismo territorio al inicio del siguiente mes. No se cuantificó el número de machos intrusos con renacuajos que aparecían en los cuadrantes, pero casi a diario se veían machos de esta condición que lo atravesaban de extremo a extremo siguiendo la línea del arroyo.

Los renacuajos son depositados en aguas quietas o bahías que se forman en las orillas del arroyo. Se observó la descarga de renacuajos en tres ocasiones. Una vez que el macho elige un sitio para la descarga, se ubica en un punto donde su cuerpo queda parcialmente sumergido en el agua. Los renacuajos no se liberan por sí solos sino que el macho los desprende. Para esto, apega su vientre contra el sustrato de manera que el agua cubra su dorso y los renacuajos, pero manteniendo la cabeza elevada fuera del agua, y efectúa sacudidas y movimientos rápidos del cuerpo hasta que los renacuajos se desprenden. Dos de los machos utilizaron además sus patas traseras y delanteras para despegar los renacuajos de su dorso. Las patas son utilizadas una a la vez con un rápido movimiento de barrido a lo largo de la superficie dorso-lateral de la cabeza y cuerpo. Luego de 2–5 min de repetir estos comportamientos los machos consiguen desprender uno o dos renacuajos a la vez y avanzan fuera del agua hasta otro sitio de descarga adecuado donde se sumergen nuevamente y repiten la secuencia. Un macho con cinco renacuajos en su dorso liberó cuatro de ellos en 18 min cubriendo una distancia de 10 m en el proceso. Este macho continuó avanzando arroyo arriba con el último renacuajo en su espalda hasta que se perdió de vista. Una vez que todos los renacuajos son depositados en el agua los machos retornan a sus territorios.

Los renacuajos de *Hyloxalus yasuni* habitan principalmente aguas poco profundas y poco corrientosas donde la hojarasca se acumula fácilmente. Las larvas utilizan estas acumulaciones para esconderse pero también pueden encontrarse adheridas al sustrato expuesto en tramos más corrientosos donde su coloración los mimetiza con el mismo.

5.1.7.2. COMPORTAMIENTO DE ALIMENTACIÓN Y DIETA

Los individuos de *Hyloxalus yasuni* permanecen dentro de su territorio la mayor parte del día. Sin embargo, al avistar una presa van rápidamente tras ella iniciando una persecución activa, incluso si esto implica salir de su territorio o invadir territorios vecinos para atraparlas. Se registraron desplazamientos de hasta 1.7 m con el propósito de atrapar una presa. No se observó competencia agresiva por alimento entre conespecíficos. Las presas disponibles son rápidamente capturadas por el individuo que las aviste primero. Cuando dos individuos intentan capturar la misma presa, tan pronto uno de ellos la ingiere, ambas ranas retroceden a sus respectivos territorios sin interacción alguna.

Se observó un comportamiento relacionado a la alimentación que no ha sido reportado previamente para Dendrobatidae en la literatura. Este consiste en saltar hacia la presa, capturarla e inmediatamente saltar en dirección al agua. Este comportamiento ocurre muy rápidamente y es muy conspicuo. La rana al saltar hacia el agua no se sumerge por completo sino que siempre se ubica en la orilla del arroyo o en una región poco profunda, sumerge su cabeza en el agua y la agita bruscamente de lado a lado para luego sacarla nuevamente fuera del agua. Este comportamiento se repite y continúa hasta que la rana termina de tragar su presa. De 213 eventos de alimentación registrados, 34 (16 %) estuvieron acompañados de este comportamiento.

Hyloxalus yasuni atacaba a casi cualquier presa que llamara su atención con el movimiento. Por ejemplo, se observó a un individuo intentando ingerir repetidas veces, sin éxito, a una lombriz de tierra de aproximadamente 10 cm de longitud que se retorció llamativamente fuera del suelo a pesar de que sobrepasaba por mucho el tamaño de presa adecuado para la rana. En otra ocasión se observó a un individuo atacar a una oruga espinosa, pero la escupió inmediatamente. Solo en una ocasión se vio a un individuo ignorar una presa cuando una rana se acercó atraída por el movimiento de una avispa en vuelo y no intentó atraparla. No se cuantificaron las presas, pero anecdóticamente se registró la ingestión de una variedad de invertebrados, incluyendo abejas sin aguijón (Meliponidae), hormigas (Formicidae), moscas *Drosophila* (Diptera), escarabajos Carabidae (Coleoptera), lombrices de tierra (Annelidae), pequeñas polillas (Lepidoptera), además de otros tipos de dípteros y coleópteros voladores no identificados.

5.1.7.3. DEPRADADORES

El único evento de depredación registrado fue por parte de un individuo juvenil de la víbora *Bothrocophias hyoprora* (Viperidae), que capturó y devoró a una de las ranas marcadas en el transecto. En los 100 m del transecto se encontraron dos individuos de esta víbora durante todo el tiempo de estudio (especímenes testigo QCAZ 5577 y 5661).

En una ocasión se vio a un cangrejo de agua dulce *Pseudotelphusa* sp. (Potamonidae) adulto intentar atrapar, sin éxito, a un individuo de *Hyloxalus yasuni* con sus tenazas. Estos cangrejos son frecuentes en el arroyo y ocupan el mismo tipo de hendidias y grietas que *Hyloxalus yasuni* utiliza como refugio. Como un dato posiblemente relacionado a la depredación por cangrejos, el muestreo del transecto reveló que, en una población de 227 adultos de *H. yasuni*, el 27% presenta dedos o extremidades mutiladas.

5.2. *HYLOXALUS SAULI*

5.2.1. MORFOLOGÍA

Hyloxalus sauli es una especie sexualmente dimórfica en tamaño. El estudio de marcaje-recaptura permitió obtener medidas de individuos que habían alcanzado su máximo desarrollo: LRC machos = 23–26 mm (media = 24.0 mm, DE = 1.10 mm, $n = 6$) y LRC hembras = 26–29 mm (media = 26.8 mm, DE = 1.30 mm, $n = 5$). No se encontraron juveniles metamorfos, pero el juvenil más pequeño registrado tuvo una LRC de 11 mm (Fig. 17A). *Hyloxalus sauli* presenta una banda lateral marrón oscura o negra desde la punta del hocico hasta la ingle, una banda oblicuolateral pálida, de color blanco cremoso o marrón claro, desde el extremo posterior del ojo hasta la ingle, a veces difusa en su parte anterior o con un tinte amarillento en su extremo posterior, y una banda ventrolateral pálida desde la axila hasta la ingle a veces difusa o entrecortada (Fig. 17B). La coloración en vida de la población estudiada coincide con la descripción de Edwards (1974) pero se observaron algunas variaciones adicionales: la superficie dorsal de las extremidades puede ser anaranjada o marrón-anaranjada con bandas transversales marrones más oscuras; el color dorsal base es marrón con manchas discretas marrón-oscurs similares en forma a las de *H. yasuni* pero menos conspicuas por la falta de contraste en su coloración; el vientre es blanco o blanco-cremoso en todos los individuos, aunque la garganta y la superficie ventral de las extremidades es gris pálido como lo reportó Edwards (1974) (Fig. 17C). Un macho tuvo una coloración violácea en estas áreas (Fig. 17D). Hay una mancha de color blanca-cremosa o amarillo-cremosa en la unión dorsal de las extremidades anteriores con el cuerpo y en la ingle (Figs. 17E y 17F). Los adultos presentan otras manchas más pequeñas de la misma coloración ubicadas inmediatamente debajo del tímpano, una anteriormente y otra posteriormente (Fig. 17B). Estas manchas son de forma un poco alargada y a veces

fragmentadas en dos o tres manchas de menor tamaño. La piel no presenta tubérculos y tiene una apariencia lisa, pero en realidad es finamente granulada en dorso y vientre.

Los machos cambian de coloración como resultado de una actividad vocal prolongada y/o comportamiento agresivo, adoptando un tono negro (Figs. 18A y 18B). En su estado de coloración normal no hay un dimorfismo sexual claro (Figs. 17C y 17D), pero al oscurecerse los machos se oscurecen en todas sus superficies dorsales y ventrales, adquiriendo un parche totalmente negro en la zona gular. Este cambio pudo documentarse fotográficamente en un mismo individuo (Figs. 18C, 18D, 18E y 18F).

La población estudiada posee dedos con membranas interdigitales basales en sus extremidades posteriores como lo describe Coloma (1995) y Páez-Vacas *et al.* (2010), y opuesto a Edwards (1974), quien describe membranas interdigitales conspicuas en la población tipo.

5.2.2. VOCALIZACIONES

Se identificaron dos tipos de vocalizaciones en *Hyloxalus sauli*: canto de anuncio y canto de agresión o advertencia. A continuación se describe cada uno de los tipos de vocalización junto con su contexto etológico:

Canto de anuncio (Fig. 19, Tabla 5).—Es un canto emitido durante interacciones a mediana y larga distancia con machos y hembras o emitido espontáneamente durante la actividad normal de los machos. La información sobre la actividad de canto de *Hyloxalus sauli* fue escasa, pues únicamente se observó de manera continua al macho residente del cuadrante permanente. Su actividad vocal de anuncio fue escasa durante el día, pero se

identificó un ligero pico de actividad a las 12:00 (Fig. 10). De un conteo de 102 eventos de anuncio, 40 (39.2 %) se dieron a causa de la proximidad de su pareja hembra, 18 (17.6 %) luego de la interacción con un intruso y 44 (43.2 %) sin ningún estímulo evidente. En ninguna ocasión se registró actividad vocal vinculada a un evento de lluvia. La actividad vocal en respuesta a la hembra también se evidenció en cuatro parejas adicionales durante los muestreos del transecto: en 13 ocasiones, cuando se intentó atrapar una hembra y ésta huyó hacia el interior de una cavidad donde se encontraba un macho oculto, esto ocasionó que el macho empiece a vocalizar por varios minutos. Cuando mediante una grabadora y un parlante se reprodujo un canto de anuncio de *Hyloxalus sauli* en la proximidad de un macho, éste respondió invariablemente con cantos de agresión que luego se extendían en cantos de anuncio.

El canto de anuncio es un trino largo emitido de manera continua casi sin pausas. Los intervalos, si los hay, son muy cortos y aleatorios. Se registraron casos donde todo el canto se emitió en un llamado largo de hasta 13 minutos de duración ($n = 5$). En el análisis de 16 cantos de anuncio completos (ocho individuos) el número de notas emitidas por llamado fue de 5–15162 (media = 802.4 notas, DE = 1977.1 notas, $n = 16$). La duración de los llamados fue entre 0.2 s y 13 min 12 s (media = 41.8 s, DE = 104.3 s, $n = 16$). El intervalo entre notas fue de 33–46 ms (media = 38.1 s, DE = 3.0 ms, $n = 16$). El número de notas por segundo fue 19.1–21.8 (media = 20.4 notas/s, DE = 0.8 notas/s, $n = 16$). Se analizaron las notas de cuatro cantos de anuncio (cuatro individuos) tomando 20 notas por canto: la duración de cada nota fue de 9–16 ms (media = 12.1 ms, DE = 3.8 ms, $n = 4$). La frecuencia dominante abarca un rango entre los 2100–3200 Hz, con un pico en 2411–3380 Hz (media = 2862 Hz, DE = 295 Hz, $n = 4$). La frecuencia fundamental corresponde a la mitad de la

dominante, es decir, tiene la mayor concentración de energía entre los 1100–1800 Hz con una frecuencia pico de 1205–1378 Hz (media = 1309 Hz, DE = 240 Hz, $n = 4$).

Canto de agresión o advertencia (Fig. 20, Tabla 5).—Es un canto emitido a corta y mediana distancia por los machos ante la aproximación de otro individuo y durante los combates. En un conteo de 40 cantos de agresión, 22 (55%) se produjeron ante la aproximación de un intruso y 18 (55 %) ante la aproximación de la hembra que compartía el territorio con el macho. En *Hyloxalus sauli* la estimulación acústica basta para generar una enérgica respuesta vocal y territorial en los machos. Al producirse una vocalización conoespecífica cerca de una cavidad ocupada por un macho de *H. sauli*, éste inmediatamente responde con un canto de agresión y se muestra a la entrada de su cavidad. Este comportamiento permitió la utilización de reproducciones de cantos como técnica para determinar su sexo. El canto de agresión puede continuarse con cantos de anuncio.

El canto de agresión es un trino corto formado por notas de intervalo irregular que se acorta gradualmente terminando en notas pareadas. Se analizaron diez cantos en su totalidad (cuatro individuos), teniendo un número de notas por llamado de 17–61 (media = 33.9 notas, DE = 12.7 notas, $n = 10$), una duración del llamado de 1.6–4.6 s (media = 2.8 s, DE = 1.1 s, $n = 10$) y un número de notas por segundo de 13.2–16.0 (media = 14.1 notas/s, DE = 1.0 notas/s, $n = 10$). La duración de la nota fue de 5–10 ms (media = 7.8 ms, DE = 2.0 ms, $n = 10$) y el intervalo entre notas 117–171 ms (media = 149.3 ms, DE = 20.8 ms, $n = 10$). La frecuencia dominante abarca un rango de 2200–3800 Hz con el pico de intensidad en los 2885–3143 Hz (media = 3007 Hz, DE = 100 Hz, $n = 10$). La frecuencia fundamental es la mitad de la dominante, abarcando el rango de 1000–1900 Hz y con el pico de intensidad en los 1206–1378 Hz (media = 1309 Hz, DE = 310 Hz, $n = 10$).

5.2.3. ORGANIZACIÓN ESPACIAL Y MICROHÁBITAT

Los resultados de comportamiento de *Hyloxalus sauli* se basaron en 360 horas de observación *in situ* de una pareja (macho y hembra) que habitaba dentro del cuadrante principal y dos machos vecinos que interactuaron con ésta en algunas ocasiones. Algunos resultados fueron corroborados por el marcaje-recaptura de cinco parejas, cinco adultos

solitarios y varios juveniles, que fueron marcados durante los muestreos del transecto, además de otros individuos sin marcaje que fueron encontrados fuera de los periodos de observación en otros puntos dentro y fuera del área de estudio.

Hyloxalus sauli tiene tendencia a asociarse en parejas, formadas por un macho y una hembra, que ocupan simultáneamente una cavidad en el suelo (Fig. 17G). De 28 adultos registrados en el área de estudio y alrededores, 22 (78.6 %) vivían en pareja y seis (21.4 %) eran individuos solitarios. Veintisiete (96 %) estaban asociados a cavidades profundas en la tierra o en las rocas y uno (4 %) se encontró en los alrededores del arroyo. Esta especie es menos dependiente de la presencia de agua: de 12 cavidades ocupadas por esta especie, seis (50 %) estaban cerca a la orillas del arroyo y poseían flujo de agua, cinco (42 %) estaban en lechos secos de la quebrada y una (8 %) se había formado por el colapso del suelo del bosque a 10 m del arroyo. En un lecho seco con tres cavidades contiguas se registraron nueve individuos (tres parejas) en un tramo de 10 m. En la mayoría de los casos ($n = 11$) estas cavidades se extienden más de 1 m hacia el interior del suelo en sentido horizontal, siendo imposible determinar su profundidad. En dos de las cavidades ubicadas en lechos secos se registró flujo de agua durante periodos de lluvia. Debido a que éstas cavidades son frecuentes en las proximidades de los arroyos rocosos habitados por *Hyloxalus yasuni*, ambas especies pueden hallarse sintópicamente.

Mediante marcaje se comprobó que la unión de pareja es estable y se mantiene a largo plazo. En cinco parejas marcadas se observó un tiempo de unión de 3–9 meses (media = 5.4 meses, De = 2.5 meses). El tiempo más corto observado (tres meses) no se debió a la separación de la pareja sino a la finalización del estudio. En dos parejas que se mantuvieron durante un periodo de cuatro meses la disolución de la primera se dio cuando desapareció el macho y permaneció la hembra, y en la segunda ambos individuos desaparecieron, presumiblemente porque la cavidad que ocupaban se llenaba de agua. Las dos parejas restantes tuvieron tiempos de permanencia de siete y nueve meses. Ésta última observación corresponde a la pareja del cuadrante, en la cual el macho fue reemplazado por otro durante el último mes de observación, probablemente debido a una lesión que sufrió el macho original en una pata trasera.

La pareja del cuadrante defendió conjuntamente un área alrededor de dos entradas que conducían a una única cavidad en contra de intrusos de ambos sexos (Fig. 14). Pueden ocurrir comportamientos de agresión entre el macho y la hembra de una pareja, pero esto nunca conduce al combate o la expulsión de uno de ellos fuera del territorio.

Los juveniles con LRC de 11–15 mm se encuentran dispersos en el arroyo en el mismo microhábitat que ocupan los juveniles de *Hyloxalus yasuni*, es decir, sustratos húmedos a no más de 40 cm de la orilla. De 33 juveniles registrados en el transecto, ninguno se encontró compartiendo el refugio con otros juveniles conespecíficos, solo en cinco ocasiones (15%) se los encontró junto a juveniles de *Hyloxalus yasuni*. Trece (39%) estuvieron asociados a algún tipo de grieta o cavidad, sin embargo, estas cavidades no siempre son del mismo tipo ocupado por los adultos, sino que pueden ser hendiduras o cavidades ciegas de poca profundidad o sistemas de grietas y hendiduras amplias formadas en

terrenos rocosos que se extienden subterráneamente. En tres ocasiones juveniles pequeños (11–13 mm) fueron encontrados dentro o cerca de las cavidades ocupadas por los adultos. Los juveniles con LRC de 16 mm en adelante ya presentan una tendencia a ocupar cavidades a las cuales se asocian permanentemente y pueden hallarse más alejados del arroyo, a distancias de hasta 190 cm del agua.

5.2.4. ÁREA DE LOS TERRITORIOS

Se contó con una sola pareja de *Hyloxalus sauli* en los cuadrantes de observación para calcular su área territorial, además de un macho que reemplazó al primero durante el último mes de observación. Esta pareja defendía un área alrededor de la entrada de su cavidad y el interior de la misma (Fig. 14). Para calcular el área de los territorios solo se tomó en cuenta el área externa defendida, ya que no era posible determinar el área interna de la cavidad ni hasta qué punto era ocupada por sus dueños. Si bien macho y hembra defendían aproximadamente la misma área, se hicieron cálculos independientes para cada uno de ellos. El tamaño del territorio del macho original varió de mes a mes entre 0.66 y 1.13 m² (media = 0.87 m², DE = 0.17 m², $n = 7$), y el del macho que lo reemplazó el último mes fue de 0.26 m². La hembra tuvo un territorio de 0.33–1.30 m² (media = 0.73 m², DE = 0.36 m², $n = 7$). No hubo diferencias significativas en el tamaño de los territorios durante la estación seca y la lluviosa (prueba de t pareada, $t = 0.825$, $p = 0.561$, $gl = 1$).

El tiempo de permanencia se midió en base al marcaje de 15 individuos adultos de *Hyloxalus sauli* en el cuadrante y en el transecto (5 machos y 10 hembras). Éste fue de 10 meses en los machos (media = 6.14 meses, DE = 3.08 meses, $n = 7$) y 1–11 meses en las hembras (media = 3.8 meses, DE = 2.50 meses, $n = 10$). El promedio de permanencia combinado para adultos fue de 2.76 meses (DE = 3.35 meses, $n = 17$), pero siete (41%) de

estos tiempos se vieron truncados por la conclusión del estudio. Siete (46.7 %) de quince adultos desaparecieron de sus cavidades en algún punto del estudio y no se los volvió a ver.

5.2.5. COMPORTAMIENTO TERRITORIAL Y AGONÍSTICO

Debido a la baja densidad poblacional de esta especie, fueron muy pocas las ocasiones en las que se observaron interacciones entre una pareja y otros conespecíficos, por lo que no fue posible caracterizar una secuencia de comportamiento agonístico. Toda la información de comportamiento proviene de la observación de la pareja del cuadrante permanente y varias interacciones que ocurrieron con machos intrusos, así como con machos y hembras de *Hyloxalus yasuni*. Se desconoce la respuesta territorial en contra de hembras intrusas. A continuación se detallan las generalidades del comportamiento agonístico y de combate observado:

5.2.5.1. MACHOS

Todos los machos exhiben una fuerte respuesta fonotáctica y vocal ante el canto de conespecíficos, lo cual se evidenció mediante la reproducción de cantos grabados. Al reproducir una grabación en un parlante ubicado cerca de una cavidad ocupada, el macho residente sale inmediatamente fuera de la entrada, se dirige hacia el parlante y emite vocalizaciones de agresión. Esta respuesta es tan fuerte que incluso cuando me encontraba a pocos centímetros del parlante y había intentado capturar a la rana, podía provocar repetidamente su aproximación al parlante siempre que continuara reproduciendo el canto. Las vocalizaciones de agresión siempre se continúan con vocalizaciones de anuncio que se prolongan 5–30 min luego de haber cesado la reproducción de las grabaciones. Los machos

se tornan de color muy oscuro, casi negro, a los pocos minutos de haber iniciado la actividad vocal o agresiva (Fig. 18).

Se documentaron dos eventos de intrusión completos: ambos iniciaron con un macho intruso que emitía vocalizaciones a medida que se aproximaba a la cavidad del macho residente. Esto provocó la misma respuesta fonotáctica y vocal que la reproducción de cantos grabados, es decir, el residente emite cantos de agresión, se asoma a la entrada de su cavidad y repite las vocalizaciones. Luego se aproxima gradualmente hacia la fuente del canto intruso y continúa con las vocalizaciones de agresión y anuncio. Ambos machos tenían coloración oscura mientras vocalizaban. En el primer caso, ambos machos estuvieron vocalizando e interactuando sin contacto físico durante casi 40 min. Emitían cantos de anuncio simultáneamente desde varios puntos y se mantenía uno frente al otro. El intruso repetidamente intentaba acercarse a la cavidad pero cada vez era bloqueado por el residente y forzado a retroceder. Al final, el intruso consiguió ingresar a la entrada de la cavidad y, solo entonces, fue atacado por el residente. El encuentro terminó con una pelea breve y la retirada del intruso. En el segundo caso, un macho intruso proveniente de una cavidad ubicada a 7 m fuera de cuadrante permanente se aproximó hacia el territorio de la pareja residente. La interacción inició con ambos machos vocalizando a 1.5 m de distancia, pero el intruso no ingresó al territorio del residente debido a una intervención no agresiva con la hembra residente (este evento se describe en más detalle en la sección de cortejo 5.3. 6.), por lo que no hubo combate.

Se observaron seis encuentros agresivos, todos entre el residente del cuadrante permanente y un intruso, ganando siempre el residente. Todos los combates ocurrieron en el territorio de la pareja residente, cinco en el exterior de la cavidad y uno en el interior.

Solo cuatro fueron cronometrados, teniendo duraciones de: 1 min 37 s, 3min 5 s, 7 min y 9 min 20 s (media = 5 min 15 s, DE = 1 min 32 s). La pelea de mayor duración fue la ocurrida en el interior de la cavidad del residente.

Los comportamientos de agresión de los machos son muy similares a los de *Hyloxalus yasuni*, compartiendo la mayoría del repertorio y utilizándolos en los mismos contextos. Estos son: pulsación de la zona gular y flancos, elevación del cuerpo con las patas anteriores, embestidas y empujones contra el cuerpo, saltos sobre la cabeza y el dorso, y abrazos dorsales. Los comportamientos no registrados para machos de *H. sauli* fueron: acoso por presencia cercana, abrazo frontal de pie, abrazo cefálico y la emisión de un sonido ronco durante las embestidas. Una diferencia en el comportamiento de combate de ambas especies es que los machos de *H. sauli* incorporan frecuentes vocalizaciones de agresión en las pausas entre un ataque y otro.

5.2.5.2. HEMBRAS

Las hembras de *Hyloxalus sauli* tienen perchas preferidas dentro de su territorio que utilizan con regularidad. No se cuantificó el uso de espacio dentro del territorio, pero se identificaron cuatro sitios alrededor de la entrada de la cavidad que la hembra del cuadrante principal utilizaba con regularidad, alternando entre ellos a lo largo del día. La hembra tolera a su pareja macho, pero ocasionalmente ocurren breves interacciones agresivas entre ambos cuando el macho se aproxima a la hembra vocalizando: en un conteo de 27 eventos de acercamiento de un macho a su pareja, 16 (59.3 %) ocasionaron una agresión de parte de la hembra y 11 (40.7 %) no tuvieron respuesta alguna. La agresión consiste en saltar en dirección al macho, lo cual provoca que este se retire hacia el interior

de la cavidad. Esta agresión nunca fue devuelta por parte del macho ni fue persistente por parte de la hembra, por lo que nunca ocurrieron eventos de combate entre los dos sexos.

La hembra residente estuvo presente en cuatro de las intrusiones por parte de machos conespecíficos. En dos de ellas la hembra ignoró por completo al intruso y el macho residente se encargó de toda la defensa territorial. En otra ocasión la hembra ahuyentó al intruso con una agresión breve luego de que éste se aproximó a ella vocalizando. En el último caso, la hembra residente se mostró receptiva hacia el macho intruso que vocalizaba.

Debido a que no ocurrieron intrusiones por parte de hembras conespecíficas se desconoce la respuesta territorial de ambos sexos en estos casos, pero sus comportamientos agonísticos se observaron repetidamente durante las interacciones interespecíficas con machos y hembras de *Hyloxalus yasuni*, registrándose los mismos comportamientos de agresión descritos para los machos de *Hyloxalus sauli*.

5.2.5.3. ENCUENTROS INTERESPECÍFICOS

Se observaron 28 combates entre *Hyloxalus yasuni* e *Hyloxaslus sauli*, que incluyeron machos y hembras de ambas especies: diez entre machos de ambas especies, siete entre un macho *H. sauli* y una hembra *H. yasuni*, nueve entre una hembra *H. sauli* y un macho *H. yasuni*, uno entre hembras de ambas especies, y uno donde no se pudo determinar el sexo de los contendientes. En al menos 22 de los casos (78.57 %), la disputa ocurrió entre uno de los miembros de la pareja residente de *H. sauli* y un *H. yasuni* con territorio contiguo; seis (21.43 %) ocurrieron entre la pareja residente y un *H. yasuni* con territorio no contiguo o sin territorio. La proporción de combates interespecíficos con individuos de territorios

contiguos fue mayor, con diferencias altamente significativas ($X^2 = 9.14$, $p = 0.002$, $gl = 1$; $n = 28$). En doce (42.86%) de los encuentros ganó el defensor, en tres (10.71%) ganó el intruso, en siete (25%) ambos individuos eran defensores y en seis la situación fue indeterminada. La proporción de victorias fue significativamente mayor para residentes ($X^2 = 5.40$, $p = 0.020$, $gl = 1$; $n = 15$). La duración de los combates varió entre 3 s y 2 min (media = 34 s, DE = 31 s, $n = 25$).

5.2.6. CORTEJO

Nunca se observó una secuencia de cortejo que resultara en la producción de una puesta, pero existieron interacciones intersexuales no agresivas que se interpretaron como comportamientos de cortejo debido a su similitud con el cortejo de *Hyloxalus yasuni*.

La mayor parte del tiempo la pareja residente se ignoraba mutuamente, pero en ocasiones el macho se aproximaba a su pareja y emitía vocalizaciones de anuncio. Cuando estaba a 3–5 cm de ella se detenía y continuaba las vocalizaciones. Luego se movía alrededor de la hembra con pequeños saltos deteniéndose momentáneamente para seguir vocalizando. Durante este desplazamiento el macho cambiaba constantemente la orientación de su cuerpo con respecto a la hembra de manera que le daba la espalda, el frente o el costado, pero siempre vocalizando. Esto podría corresponder a la etapa inicial del cortejo, sin embargo la hembra nunca se mostró receptiva durante las observaciones y respondía alejándose o ahuyentando al macho.

En una ocasión, la hembra residente tuvo una interacción extra-pareja cuando un macho solitario que residía en una cavidad vecina fuera del cuadrante se aproximó a ~2 m de la cavidad del cuadrante y empezó a vocalizar en dirección a ella. El macho residente

salió de su cavidad y avanzó hacia el intruso hasta quedar a pocos centímetros de él. Entonces, ambos empezaron a vocalizar enérgicamente pero nunca llegaron a manifestar agresión física. Inicialmente la hembra abandonó la cavidad y se dirigió en dirección a su pareja, pero luego le dio la espalda y se dirigió hacia el intruso deteniéndose en medio de ambos machos. Ambos machos vocalizaban intensamente hacia la hembra. Durante varios minutos, ésta giró alternadamente en dirección de uno y otro macho, pero permaneciendo en el mismo lugar. El macho residente mostró el comportamiento descrito anteriormente donde continuamente cambia la orientación de su cuerpo con respecto a la hembra mientras continúa vocalizando. El macho intruso fue menos activo, desplazándose y vocalizando entre una y otra roca frente a la hembra pero sin efectuar cambios de orientación de su cuerpo. Finalmente, la hembra se desplazó en dirección al macho intruso. Al darle la espalda al macho residente, éste la agredió con un salto sobre el dorso pero la hembra se lo sacudió de encima y lo ahuyentó con un salto. El macho intruso mostró un comportamiento similar al observado en el cortejo de *Hyloxalus yasuni*: avanzó por delante de la hembra, vocalizando anuncios y deteniéndose ocasionalmente para esperarla, pero sin contacto físico ni comportamientos elaborados. Ambos individuos se perdieron de vista dirigiéndose fuera del cuadrante en dirección a la cavidad del macho intruso. El macho residente continuó vocalizando y siguió a su pareja por una distancia de aproximadamente 1.5 m antes de detenerse y regresar a su cavidad. Al cabo de una hora la hembra reapareció de vuelta en el cuadrante y volvió a la cavidad con su pareja.

5.2.7. NOTAS DE HISTORIA NATURAL

5.2.7.1. CUIDADO PARENTAL

No se encontraron puestas de *H. sauli* y se desconoce las características de los sitios de ovoposición. A partir de la observación de cuatro machos con renacuajos dorsales se

infiere que éste es el encargado del cuidado de la puesta y que el número de huevos por puesta es de 9–13, asumiendo que todos los renacuajos dorsales de un macho provienen de una única puesta. En el único caso de recaptura, el macho ya había liberado a sus renacuajos al día siguiente. No se registraron hembras cargando renacuajos. Se ignora en qué sitios son liberados los renacuajos ya que nunca se tuvo registro de un macho depositándolos en el agua ni se encontraron renacuajos libres en las aguas del arroyo. No obstante, se obtuvieron series de ellos retirando algunos de los renacuajos dorsales encontrados en machos (Anexo 4).

5.2.7.2. COMPORTAMIENTO DE ALIMENTACIÓN Y DIETA

Aunque se observaron 68 eventos de alimentación en *Hyloxalus sauli*, en todos los casos la presa fue demasiado pequeña para ser identificada a distancia. Se registraron cuatro ocasiones en que un individuo abandonó su territorio y permaneció explorando la hojarasca, pero tampoco se puede asegurar con certeza que lo hiciera para buscar o capturar presas. El único registro claro de dieta corresponde a un individuo alimentándose de pequeñas hormigas que se desplazaban cerca de la entrada de su cavidad, para lo cual la rana se colocó frente a la hilera de insectos que transitaba y empezó a comérselos uno tras otro, de manera que se lo vio ingerir gran cantidad de ellos en un corto periodo de tiempo. En *Hyloxalus sauli* nunca se observó el comportamiento registrado en *Hyloxalus yasuni* de saltar al agua luego de capturar una presa.

6. DISCUSIÓN

6. 1. COMPORTAMIENTO TERRITORIAL

Las dos especies de *Hyloxalus* estudiadas presentaron el tipo de comportamiento territorial más infrecuente en los dendrobátidos, es decir, la territorialidad en ambos sexos. En la gran mayoría de especies de dendrobátidos el macho es el único sexo territorial. En una revisión, Pröhl (2005) analiza 24 estudios de comportamiento *in situ* en 17 especies de dendrobátidos que abarcan cuatro géneros, e indica que apenas cuatro de ellas exhiben territorialidad para ambos sexos: *Anomaloglossus beebei* (Guyana), *Mannophryne collaris*, *Mannophryne trinitatis* (Venezuela) y *Colostethus inguinalis* (Colombia). Sin embargo, las tres primeras son las únicas con una clara territorialidad de machos y hembras; en *C. inguinalis* la territorialidad de las hembras solo se manifiesta en la época lluviosa y no hay total certeza de la misma. Otros estudios de campo también reportan territorialidad en ambos sexos para *Rheobates palmatus* (Colombia) (Lüddecke, 1974 en Wells, 1980a) y *Allobates marchesianus* (Brasil) (Juncá, 1998). Sin embargo, la información de comportamiento *in situ* de *Hyloxalus* es casi nula: de las 59 especies actualmente descritas (Frost, 2013) solamente existen dos estudios de territorialidad en el campo para este género, ambos en *Hyloxalus infraguttatus* de Ecuador (Díaz, 1998 y Pazmiño, 2012), los cuales reportan territorialidad en machos y hembras. Hay estudios de comportamiento en laboratorio realizados por Correa (1995), Quiguango (1996), Díaz (1998) y Castillo (2004) que reportan territorialidad en ambos sexos para *Hyloxalus awa*, *Hyloxalus toachi*, *Epipedobates machalilla*, *Allobates insperatus* y *Allobates kingsburyi*. Todo esto sugiere que la territorialidad en ambos sexos quizás no sea tan infrecuente, aunque estas observaciones deben ser tomadas con cautela y evaluadas en el medio natural, ya que bajo condiciones de cautiverio los individuos pueden alterar su comportamiento normal

(Weygoldt, 1987; Summers y Amos, 1997). Si bien la agresión física puede ser un indicio de defensa territorial, la territorialidad implica además fidelidad de sitio, característica que no puede ser evaluada adecuadamente en cautiverio.

En el presente estudio se pudo evaluar la territorialidad de los individuos mediante el tiempo de permanencia, defensa agresiva de los territorios y evidencia indirecta de fidelidad de sitio. Ambas especies en estudio tuvieron tiempos de permanencia de varios meses y muy probablemente se extienden más allá de lo que el tiempo de estudio pudo evidenciar. La defensa agresiva de los territorios fue muy clara en ambos sexos de ambas especies y, en el caso de *Hyloxalus yasuni*, también hubo permanencia estable en un área determinada desde antes de la madurez sexual. En *Hyloxalus sauli* no se observaron interacciones agresivas en los subadultos, sin embargo su permanencia durante varios meses consecutivos en la misma grieta o cavidad puede ser indicio de territorialidad. Presumiblemente, esta permanencia prolongada era posible gracias a la escasa competencia que enfrentaban por parte de conespecíficos determinada por la baja densidad de individuos. En el caso de *H. yasuni* sí existía una fuerte competencia por espacio y los juveniles y subadultos eran fácilmente desplazados por los adultos más grandes y/o fuertes. Los resultados de los combates intersexuales sugieren que el factor más importante que determina al vencedor es la condición territorial. Los individuos en condición de residente ganaron significativamente más combates independientemente de su sexo. Es un hecho bien conocido que en las disputas territoriales el residente siempre tiene la ventaja (Kokko *et al.*, 2006), aunque la naturaleza exacta de esta ventaja es motivo de discusión. Lo más aceptado es que un individuo que se encuentra en posesión de un territorio tiene mucho más que perder si es despojado del mismo, por lo que está dispuesto a invertir mucha más energía en defenderlo.

En algunas especies de Dendrobatidae se ha reportado que uno de los sexos es muy territorial, mientras que el otro es moderadamente o poco territorial (Sexton, 1960; Durant y Dole, 1975; Wells, 1980b). Estas apreciaciones usualmente se basan en los niveles de agresión observados o en el grado de fidelidad de sitio de cada sexo y a veces revelan que uno de los sexos es verdaderamente territorial y el otro únicamente presenta agresión por competencia reproductiva pero no defiende territorios fijos, como parece ser el caso de *Allobates marchesianus* (Juncá, 1998). A primera vista, la frecuencia de encuentros agresivos observados en *Hyloxalus yasuni* sugiere que las hembras son más territoriales, ya que éstas protagonizaron aproximadamente dos veces más combates que los machos (proporción = 62:38), pero al comparar el número de combates intersexuales con el número de combates intrasexuales es interesante observar que las hembras tuvieron un número casi idéntico en ambas categorías (proporción = 32:30) mientras que los machos tuvieron un número de peleas intrasexuales casi ocho veces menor (proporción = 32:4). En otras palabras, las hembras contendieron con otras hembras con la misma frecuencia que con otros machos, mientras que los machos contendieron frecuentemente con hembras pero muy rara vez con otros machos. Esto sugiere que, potencialmente, los machos son igualmente agresivos y defienden su territorio con la misma tenacidad que las hembras, pero gracias a un mejor sistema de comunicación (véase la sección 6.4.) consiguen tener menos encuentros agresivos con miembros del mismo sexo. El estudio de marcaje-recaptura reveló que la proporción de machos:hembras en la población era de 1:1.1, por lo que las diferencias en número de combates no podrían deberse a diferencias de abundancia.

La territorialidad de *Hyloxalus sauli* también quedó bien demostrada en ambos sexos, gracias a los numerosos combates protagonizados por el macho y la hembra del cuadrante

contra varios individuos de *Hyloxalus yasuni*, y a los tiempos de permanencia igualmente prolongados.

6. 2. FUNCIÓN Y DETERMINANTES DE LA TERRITORIALIDAD

Algunos estudios en dendrobátidos sugieren que el territorio proporciona al propietario un espacio para el cortejo, ovoposición y/o descarga de los renacuajos sin que exista interrupción por parte de competidores conespecíficos (Bunnel, 1973; McVey *et al.*, 1981; Roithmair, 1992 y 1994). Tener la puesta dentro del territorio puede ser una estrategia ventajosa para muchas especies, ya que facilita la defensa simultánea del territorio y la prole, pero en el caso de *Hyloxalus yasuni* parece ser más favorable depositar los huevos alejados del arroyo (y, por ende, fuera de los territorios) presumiblemente con el fin de protegerlos contra las crecidas del arroyo durante las lluvias tormentosas que podrían arrastrar y destruir las puestas. Es decir, el riesgo de perder ocasionalmente una puesta por una crecida del arroyo implica un mayor costo energético para los machos que repartir el tiempo entre el cuidado parental y la defensa del territorio con el riesgo de que la puesta sea depredada o el territorio invadido durante su ausencia.

Los sitios de descarga de renacuajos pueden determinar la territorialidad e incluso constituir un limitante para el crecimiento poblacional en aquellas especies donde representan un recurso escaso, como *Dendrobates pumilio* que deposita sus renacuajos en axilas de bromelias (Donnelly, 1989a) o *Dendrobates vanzolinii* que lo hace en pequeñas cavidades llenas de agua en troncos y lianas (Caldwell y Oliveira, 1999). En *Hyloxalus yasuni*, los sitios de descarga de renacuajos parecerían ser un recurso abundante, ya que el único requisito aparente es una orilla con aguas lentas y poco profundas, lo cual concuerda

con lo reportado por Pazmiño (2012) para *Hyloxalus infraguttatus*. Estos sitios son numerosos a lo largo del arroyo, por lo que se piensa que no son un limitante para la especie. Esto también está apoyado por el comportamiento de liberar unos pocos renacuajos a la vez y seguir avanzando a un nuevo sitio a pocos metros de distancia. Si el recurso fuera escaso, se esperaría que descarguen a todos los renacuajos en un solo grupo, por lo que el desplazamiento quizás sea un comportamiento instintivo para dispersar a la prole y darles más probabilidades de supervivencia. En cualquier caso, la territorialidad de *Hyloxalus yasuni* no está vinculada a los sitios de descarga de renacuajos.

El territorio tampoco fue utilizado como sitio de cortejo ya que, si bien éste puede iniciarse en el territorio del macho, tan pronto como la hembra responde, ambos individuos se desplazan fuera de sus respectivos territorios hacia el sitio de ovoposición donde prosigue la mayor parte del cortejo. La utilidad del territorio como sitio de cortejo es plausible en especies que defienden grandes áreas, como *Dendrobates leucomelas* o *Ameerega trivittata*, que defienden áreas promedio de 38.7 m² y 44 m², respectivamente (Summers, 1992; Roithmair, 1994). En estos casos, los machos territoriales se encuentran muy espaciados entre sí y la probabilidad de que un macho vecino pueda irrumpir durante un cortejo es mucho menor. En *Hyloxalus yasuni* los territorios son bastante pequeños y hay una gran densidad de individuos en el arroyo, por lo que pueden existir varios machos competidores en un área pequeña y la posesión de un territorio no garantizaría un cortejo sin interrupciones.

Todo esto indica que debe existir algún recurso no reproductivo que justifique la territorialidad de machos y hembras en *Hyloxalus yasuni*. El que todos sus territorios se ubican sobre o junto al curso de agua podría ser un indicio de que el arroyo en sí es un

recurso importante, probablemente como fuente de humedad. La ubicación de los territorios y la actividad de las ranas también se centra alrededor de elementos del terreno, como apilamientos de rocas, grietas y troncos que, además de acumular humedad, sirven de refugio para escapar de depredadores. Varias especies de dendrobátidos ecológicamente similares exhiben esta dependencia con el agua y refugios, pero no siempre está vinculada a la territorialidad. Por ejemplo, en *Colostethus inguinalis* las hembras mantienen territorios cerca de las orillas del arroyo y durante la estación seca se congregan alrededor de los remanentes de agua y grietas húmedas, defendiendo estos sitios vigorosamente (Wells, 1980a); mientras que, en *Hyloxalus infraguttatus* ocurren congregaciones de hasta seis hembras en una misma grieta húmeda durante la estación seca y, aunque ocurren agresiones breves, todas comparten el mismo territorio (Pazmiño, 2012). En *Mannophryne collaris*, *M. trinitatis* y *C. inguinalis* los sexos territoriales centran sus territorios alrededor de estructuras elevadas, como rocas y troncos (Durant y Dole, 1975; Sexton, 1960; Wells, 1980a). Además, Sexton (1960) demostró experimentalmente que la abundancia y distribución de *Mannophryne trinitatis* están directamente relacionados con el número de refugios disponibles, y que las hembras tienen preferencia por montículos de rocas elevados, con más grietas y cercanos a la orilla del arroyo para establecer su territorio. Esto sugiere que los refugios, o algún recurso directamente relacionado a ellos, son uno de los determinantes de la territorialidad.

En el caso de *Hyloxalus yasuni*, la importancia del arroyo quizás radica en que les ayuda a los individuos a mantener la humedad y temperatura corporal durante el día ya que, debido a que no crecen árboles de gran tamaño en y alrededor del curso del arroyo, el dosel es menos denso directamente por encima del mismo y los rayos del sol penetran más directa e intensamente que en el resto del bosque. Alrededor del mediodía los rayos solares

caen directamente sobre las ranas en sus perchas, y se vio que éstas muchas veces saltaban hacia la orilla y permanecían parcialmente sumergidas en el agua por varios minutos, aparentemente con el único fin de refrescarse. El arroyo es una fuente permanente de humedad a lo largo del año y también es utilizado como ruta de escape (cuando se acorralaba a las ranas éstas huían saltando dentro del agua y permanecían ocultas sumergidas).

El hecho de que los individuos utilizan repetidamente los mismos sitios de percha y tienen la tendencia a esconderse en los mismos refugios al ser molestados, evidencia que los residentes conocen la ubicación de sitios favorables y buenos refugios dentro de sus territorios, haciendo uso diferencial de ellos. Se ha comprobado en peces que la familiaridad con el área circundante confiere a su dueño una mayor eficiencia para escapar de sus depredadores (Brown 2001). Bajo estas circunstancias, el mantener el mismo territorio resultaría beneficioso para su dueño y esto se vería reflejado en una alta fidelidad de sitio y una defensa agresiva de los territorios como la que se observó en las especies estudiadas.

En *Mannophryne trinitatis* se sugirió el acceso exclusivo a sitios de alimentación como uno de los posibles determinantes de la territorialidad (Sexton, 1960), bajo la premisa de que los puntos elevados son un recurso que permite vigilar un área extensa facilitando el avistamiento de presas y que la cercanía al agua da mayor acceso a ciertas presas, como los dípteros, que son mucho más abundantes sobre la superficie del agua que en la orilla. Es plausible que la abundancia de alimento influya en la abundancia de *Hyloxalus yasuni*, ya que una alta disponibilidad de presas en el microhábitat del arroyo explicaría por qué esta especie alcanza densidades poblacionales tan elevadas en comparación con otros anuros.

Sin embargo, su comportamiento de alimentación indica como improbable que la competencia por alimento explique por sí sola la territorialidad de esta especie. Al ser generalistas, estas ranas pueden consumir una amplia variedad de presas y no dependen exclusivamente de invertebrados concentrados en microhábitats específicos o disponibles estacionalmente. Además, *H. yasuni* persigue cualquier presa avistada, pudiendo invadir territorios vecinos para capturarla. También se los vio forrajeando en las laderas de la quebrada donde esta especie no establece territorios y, por ende, no hay competencia directa. Por lo tanto, la posesión de un territorio no influiría en su capacidad de obtención de alimento, ni la abundancia de presas explicaría el tamaño pequeño de los territorios. Sin embargo, sería necesario estudiar la composición de la dieta de esta especie y la disponibilidad espacial y temporal de presas para hacer afirmaciones concluyentes.

En conclusión, parece ser que la territorialidad de *Hyloxalus yasuni* no se basa en aspectos de la reproducción, como ocurre en otras especies de dendrobátidos, sino que más bien se relaciona con el acceso a recursos no reproductivos que contribuyen o son necesarios para la supervivencia de los individuos. Es probable que los refugios y el arroyo sean recursos más importantes por los cuales competir en esta especie donde existe una alta densidad poblacional. En este escenario, la posesión de un territorio es igualmente importante para machos y hembras, opuesto a la situación donde se defiende un recurso reproductivo que solo es importante para uno de los sexos. Sin embargo, son necesarios más estudios en ésta y otras especies para mejorar el entendimiento de la territorialidad en *Hyloxalus*.

En *Hyloxalus sauli* resulta más difícil determinar el papel de los recursos reproductivos en la territorialidad de ambos sexos, ya que se carece de suficiente información sobre su

reproducción y cuidado parental. De todas maneras, la defensa de recursos no reproductivos también parece ser uno de los determinantes importantes de la territorialidad de machos y hembras. Los territorios de esta especie siempre están ubicados abarcando la parte interna y externa de una cavidad, pero no se evidenció el uso de ningún recurso en el área circundante a la cavidad, excepto alimento. Sin embargo, los registros de alimentación no fueron claros, ya que nunca se observó persecución o captura de presas grandes, pero parece ser que *H. sauli* también abandona su territorio para forrajear en la hojarasca. Por lo tanto, el único recurso claramente defendido es la cavidad en sí, cuya utilidad más obvia es como escondite y sitio de refugio. Los individuos pasan la mayor parte del tiempo cerca de la entrada por lo que ante cualquier peligro pueden esconderse rápidamente. Cada individuo parece conocer muy bien la estructura de la cavidad que ocupa y la utiliza a su favor ya que, de manera similar a lo observado en *H. yasuni*, cuando se ven amenazados utilizan consistentemente las mismas rutas o rincones para escapar y esconderse en el interior de la cavidad. Esto sugiere que las ranas aprenden las rutas de escape más eficientes, lo cual les confiere una mejor habilidad para escapar de sus depredadores, tal como se ha demostrado en peces (Brown, 2001). En este escenario, mantener el mismo territorio les otorgaría mayores probabilidades de supervivencia. Otra posible utilidad de este tipo de cavidades es proveerles de una fuente de agua. Se mencionó que las cavidades ocupadas por *H. sauli* casi siempre se extienden hacia el interior del suelo sin un fondo visible y muchas veces incluyen flujos de agua que desembocan en el arroyo. Por esta razón se piensa que la formación de este tipo de cavidades está vinculada al flujo de cursos de agua subterránea que alimentan y convergen en los arroyos en las quebradas, lo cual explicaría por qué estas cavidades son más frecuentes cerca de este tipo de hábitat y por qué se extienden tan profundamente dentro del suelo. De ser así, es probable que incluso las cavidades cuya entrada está en terreno seco o alejado del curso del arroyo conduzcan en

su interior a acumulaciones de agua o a sustratos más húmedos. Debido a que nunca se encontraron los sitios de ovoposición y deposición de renacuajos de esta especie se sospecha que estos eventos podrían estar ocurriendo en el interior de las cavidades que ocupan los padres, lo cual sería más probable si en verdad existe agua en el interior. Pero, sea cual fuere la ventaja de habitar en cavidades, está demostrado que éstas constituyen el microhábitat preferido por *Hyloxalus sauli*, y su mayor importancia radica en que lo aíslan (al menos en parte) de la fuerte competencia que existe dentro del hábitat del arroyo a causa de la gran abundancia de individuos de *Hyloxalus yasuni*. La disponibilidad de este tipo de cavidades en el área es, al parecer, el factor limitante más importante para el tamaño poblacional de *H. sauli* y la causa de que esta especie sea tan escasa en comparación con *H. yasuni*. La observación de una densidad inusualmente alta de individuos de *H. sauli* en una zona donde este tipo de cavidades eran numerosas (tres parejas en un tramo de 10 m) apoya esta hipótesis.

Estos resultados apoyan la propuesta de Pröhl (2005) y su clasificación de tipos de territorios en dendrobátidos: *H. yasuni* encaja en el tipo B, que se caracteriza porque ambos sexos pueden ser territoriales, defienden recursos no reproductivos, cualquier intruso conespecífico (y a veces interespecífico) es atacado y el área defendida es pequeña ($\sim 1 \text{ m}^2$). La territorialidad de *H. sauli* también posee estas características y encaja mayormente en el tipo B. Sin embargo, la custodia de pareja resulta inusual para una especie tipo B, pues implica la defensa de un recurso reproductivo pero, dado que la territorialidad de los machos está ya presente en *Hyloxalus yasuni*, perteneciente al mismo clado (Páez-Vacas *et al.*, 2010), y en *Hyloxalus awa*, *H. toachi* e *H. infraguttatus*, perteneciente a un clado hermano (Santos *et al.*, 2003), se piensa que la custodia de pareja sería un comportamiento

de origen evolutivo posterior a la territorialidad y no su causa, siendo más bien una adaptación al modo de vida de *Hyloxalus sauli* (discutido en detalle en la sección 6.3).

6. 3. ORGANIZACIÓN ESPACIAL

Se ha visto que la disponibilidad de refugios adecuados es un factor importante que determina la distribución y organización espacial de los individuos en otras especies de dendrobátidos asociados con arroyos permanentes o intermitentes (Sexton, 1960; Wells, 1980a, b). En *Hyloxalus yasuni*, las zonas más rocosas del arroyo albergaron un mayor número de individuos con territorios más pequeños en comparación a las zonas no rocosas. Por lo tanto, la disponibilidad de refugios podría estar determinando el tamaño de los territorios y, consecuentemente, el número de individuos que puede albergar un área, aunque esto debe ser demostrado con trabajo y experimentación adicional. Se sabe que el tamaño territorial y el espaciamiento de individuos también puede estar mediado vocalmente (Bunnell, 1973, Robertson, 1984) o puede depender de la vegetación y obstáculos que rodean los sitios de vocalización (Wells y Schwartz, 1982). En el caso de *H. yasuni* es posible que defender un territorio grande sea una tarea más difícil en un terreno rocoso e irregular debido a la existencia de un mayor número de barreras, como acumulaciones de ramas y hojarasca, grandes pedruscos o desniveles en el terreno. Estos objetos podrían actuar como barreras auditivas, visuales o físicas que influyen directamente sobre la capacidad de las ranas para anunciarse, vigilar o moverse en sus territorios, afectando así su espaciamiento.

Wells (1980a) describió cambios estacionales en el comportamiento y la organización espacial de *Colostethusinguinalis*, una especie ecológicamente similar a *Hyloxalus yasuni*,

relacionados con la condición del arroyo durante la estación seca y lluviosa. Dada la dependencia de *Hyloxalus yasuni* al curso de agua debería esperarse que exista una reorganización de los territorios y una posible reducción en el tamaño de los mismos durante una fuerte sequía, sin embargo, no se observó ninguna variación estacional en cuanto a comportamiento o tamaño territorial en *H. yasuni*, quizás debido a que la estación seca fue muy corta y el arroyo mantuvo un flujo de agua continuo, incluso durante los meses más secos.

Hyloxalus sauli manifiesta una organización social y algunos comportamientos bastante únicos, no solo entre los dendrobátidos sino entre los anuros, probablemente producto de su adaptación a vivir en cavidades. Ésta es la única especie de anuro conocida que vive estrictamente asociada a cavidades en el suelo y es la tercera para la que se ha reportado unión de pareja propiamente dicha, es decir, a largo plazo e independiente de la actividad reproductiva. En *Osteocephalus oophagus* (Hylidae) se utilizó el término unión de pareja refiriéndose a un tipo de monogamia relacionada con el tipo de cuidado parental y la disponibilidad de pareja (Jungfer y Weygoldt, 1999). En dicha especie existe cuidado biparental y los adultos se reproducen en fitotelmata arbóreos. La pareja recuerda la ubicación de su sitio de ovoposición utilizándolo repetidamente en apareamientos posteriores, lo cual en áreas de baja densidad poblacional da lugar a que la hembra se aparee con el mismo macho. Los autores aclaran que esto no evidencia reconocimiento individual sino solamente reconocimiento espacial y no se cumple en áreas con mayor densidad poblacional donde varios machos se reúnen alrededor de un solo sitio de reproducción, por lo que la monogamia solo sería un hecho circunstancial. Las dos especies de anuros donde previamente se ha reportado unión de pareja propiamente dicha son *Ranitomeya vanzolinii* (Caldwell, 1997; Caldwell y de Oliveira, 1999) y *Ranitomeya*

imitator (Brown *et al.* 2008, 2010), utilizando la definición propuesta para aves por Johnson y Burley (1998 en Caldwell y de Oliveira, 1999). Esta definición considera la unión de pareja como una relación de tipo social y copulatoria donde macho y hembra comparten algún aspecto del cuidado de la prole. Se sabe que en muchas de las especies de aves que exhiben unión de pareja son frecuentes las fertilizaciones extrapareja (Black, 1996 en Caldwell y de Oliveira, 1999), por lo que ha sido necesario hacer una distinción entre la monogamia genética o reproductiva y la monogamia social. Existe monogamia genética cuando un macho y una hembra se asocian y se aparean exclusivamente entre sí. En la monogamia social macho y hembra permanecen juntos y se reproducen, pero pueden existir apareamientos ocasionales con otros individuos.

En *R. vanzolinii* solamente se ha comprobado la monogamia social (Caldwell y de Oliveira, 1999), mientras que en *R. imitator* se ha demostrado monogamia social y genética (Brown *et al.* 2010). Ambas son especies hermanas (Pyron y Wiens, 2011), tienen cuidado biparental y los determinantes de la unión de pareja parecen estar vinculados con la reproducción. Las dos especies tienen una ecología y biología reproductiva muy similar, pues habitan en el sotobosque, tienen alta densidad poblacional, se reproducen en fitotelmata utilizando cuidado biparental y el macho es el único sexo territorial (Caldwell y de Oliveira, 1999; Brown *et al.*, 2008). Brown (2010) propone que la monogamia social en estas especies evolucionó debido a que se reproducen en fitotelmata muy pequeños, donde el cuidado biparental es obligatorio para garantizar la supervivencia de las larvas. Esta dependencia mutua entre ambos padres para la producción exitosa de descendencia favorecería el compromiso mutuo y fidelidad, aunque esto no se ha podido demostrar empíricamente. Algunos linajes de dendrobátidos y otros anuros han desarrollado cuidado biparental por las mismas causas (Summers y Amos, 1997; Summers *et al.*, 1999; Bourne

et al., 2001; Heying, 2001), pues todos ellos se reproducen en fitotelmata. Debido a que el macho y la hembra deben permanecer juntos luego de la ovoposición para desempeñar el cuidado parental, se ha descrito esta asociación como un tipo de unión de pareja, pero solo se prolonga mientras dura el cuidado parental. Una vez que los renacuajos sufren la metamorfosis los padres se separan y su próximo apareamiento no ocurre necesariamente con la misma pareja, aunque en *Anomaloglossus beebei* se sospecha que también podría existir unión de pareja a largo plazo (Bourne *et al.*, 2001).

En *Hyloxalus sauli* se tiene certeza de monogamia social y las observaciones sugieren que la monogamia genética quizás no se cumple, pero no se tiene evidencia directa de apareamientos extrapareja. Su ecología es muy distinta a las otras especies donde hay unión de pareja, por lo que no aplican los mismos determinantes. Se piensa la unión de pareja en *H. sauli* podría ser una adaptación al uso permanente de un recurso escaso, como lo fueron las cavidades donde habita. Un obstáculo importante que debió enfrentar esta especie para adaptarse a un hábitat tan escaso viene dado por presencia de territorialidad en ambo sexos. Este comportamiento es compartido con *Hyloxalus yasuni* y seguramente ya estaba presente en su ancestro común. Si las cavidades son un recurso muy limitado y disperso, y cada cavidad es ocupada por un solo individuo territorial, macho o hembra, entonces la probabilidad de encontrar a un miembro del sexo opuesto para reproducirse es muy baja. En estas circunstancias, el desarrollar tolerancia territorial por el sexo opuesto resultaría ventajoso y existiría una presión selectiva a favor de la unión de pareja. Al defender macho y hembra el mismo territorio se duplica la capacidad de carga del hábitat y permite a los individuos disponer de una pareja reproductiva en cualquier momento del año. Sin embargo, es necesario conocer mejor su biología reproductiva para dilucidar con más precisión la naturaleza de su unión de pareja.

Otra característica de *H. sauli* asociada al uso de cavidades como hábitat es que se hicieron menos dependientes del arroyo, ya que las cavidades les permiten refugiarse de los rayos solares (presuntamente uno de los factores que promueve la dependencia hacia el arroyo en *Hyloxalus yasuni*) y les brindan un microclima con temperatura y humedad más estable que en el exterior. La menor dependencia del agua de *H. sauli* se evidencia en su capacidad para vivir en lechos secos o alejados del curso de agua. Su morfología y etología también apoyan esta hipótesis, pues poseen membranas interdigitales reducidas y no se zambullen periódicamente en el arroyo como lo hace *H. yasuni*. Aunque *Hyloxalus sauli* tiene la capacidad de nadar, nunca elige el agua como ruta de escape ni se sumergen para esconderse cuando se sienten amenazados, ambos comportamientos muy comunes en *H. yasuni* que posee membranas interdigitales bien desarrolladas en sus patas traseras, una clara adaptación a ambientes acuáticos.

6. 4. COMUNICACIÓN

Los mecanismos de comunicación también son importantes e influyen en la organización e interacción de los individuos. Se mencionó que los machos de *Hyloxalus yasuni*, a pesar de ser tan territoriales como las hembras, tienen menos encuentros agresivos con miembros del mismo sexo. Esto podría deberse al sistema de comunicación que poseen. En muchos anuros la distribución espacial está mediada por las vocalizaciones (Bunnell, 1973, Robertson, 1984). En *H. yasuni*, es posible que muchos individuos eviten acercarse al territorio de un macho residente debido a las vocalizaciones de anuncio que éste emite periódicamente, evitando así conflictos directos. Durante los periodos de silencio los machos residentes pueden advertir su presencia a cualquier intruso que se aproxime emitiendo una o varias vocalizaciones de agresión. Sin embargo, los machos de

Hyloxalus yasuni no manifestaron ninguna respuesta fonotáctica ante la reproducción de grabaciones con su canto de anuncio. Esto probablemente se deba a la alta densidad de individuos que viven en el arroyo y al tamaño relativamente pequeño de los territorios. Era habitual la presencia de varios machos anunciándose muy cercanamente entre sí, aun cuando cada individuo se mantenía dentro de su respectivo territorio. En estas condiciones los cantos de anuncio no constituyen un indicativo certero de la presencia de intrusos, haciendo el comportamiento de fonotaxis innecesario. En lugar de esto, el tamaño pequeño de los territorios le permite a un residente detectar visualmente a cualquier intruso. En contraste, *Hyloxalus sauli* tiene una fuerte respuesta fonotáctica en los machos ya que, aunque los territorios también son pequeños, las cavidades son un recurso escaso por lo que los individuos vecinos se encuentran comúnmente a varios metros de distancia, a veces existiendo cavidades aisladas decenas de metros a la redonda. En estas circunstancias cualquier vocalización cercana alerta inequívocamente al residente de la presencia de un intruso y se favorece la evolución de una respuesta fonotáctica en la defensa territorial de los machos. La respuesta fonotáctica es igualmente útil en especies con territorios grandes donde el residente se vale de las vocalizaciones de los intrusos para encontrarlos e identificarlos (Bunnell, 1973; Summers, 2000; Narins *et al.*, 2003; Hödl *et al.*, 2004).

El cambio de coloración que sufren los machos también es un medio importante de comunicación. Tradicionalmente, el componente visual ha sido desestimado en la comunicación de los anuros, ya que la gran mayoría de especies dependen principalmente de señales acústicas. Pero se ha encontrado que la comunicación visual puede jugar un rol importante en las interacciones de las especies diurnas (Haddad y Giaretta, 1999; Hödl y Amézquita, 2001). En *Hyloxalus yasuni* e *Hyloxalus sauli* el oscurecimiento de un macho estuvo directamente vinculado a su actividad vocal y/o agresiva, por lo que su coloración

implícitamente delata cuando su condición es agresiva o pasiva. Gracias a esta característica, un macho residente que detecte a un intruso marrón (no oscurecido) puede saber de antemano que este individuo no representa una amenaza y así limitarse a exhibiciones visuales y/o vocales para repelerlo, evitando el riesgo y el gasto energético que conllevaría entrar en combate. En cambio, al detectar a un macho oscuro, procede a agredirlo inmediatamente pues su coloración anuncia que es un rival agresivo compitiendo ya sea por hembras o por territorio. Pazmiño (2012) justifica de manera similar los cambios de coloración en *Hyloxalus infraguttatus*, sugiriendo que los machos se aclaran para mostrarse pasivos cuando atraviesan territorios ajenos y las hembras lo hacen para mostrarse receptivas durante el cortejo. Sin embargo, existe otra posible interpretación, ya que Wells (1980b) afirma que los machos territoriales de *Mannophryne trinitatis* no son capaces de discriminar visualmente entre una hembra y un macho marrón, incluso cuando éste lleva renacuajos dorsales, por lo que proceden a cortejarlos aproximándose y vocalizando. En cambio, los machos negros inmediatamente son identificados como tales y, solo en este caso, los machos residentes manifiestan su comportamiento territorial atacándolos y repeliéndolos con pocas advertencias. En *Ameerega trivittata* no se producen cambios de coloración pero también se ha reportado que los machos emiten cantos de cortejo hacia otros machos porque los confunden con hembras (Roithmair, 1994). Entonces, en *Hyloxalus yasuni*, los comportamientos de advertencia hacia los machos marrones podrían ser en realidad comportamientos de cortejo. Wells (1980b) sugiere que cambiar de color negro a marrón reduce la probabilidad de ataque por parte de otro macho. Es notable que en *H. yasuni* las intrusiones de machos negros en el territorio de otros machos ocurren muy raramente, lo cual sugiere que los machos negros tienden a evitarse entre sí. *Hyloxalus sauli* también posee este sistema de comunicación, pero nunca se vio claramente la respuesta de un residente ante un macho no oscurecido. El ennegrecimiento

de los machos ha sido reportado en varias especies de *Hyloxalus* y dendrobátidos y siempre está vinculado con la agresión o vocalización (Correa, 1995; Díaz, 1998; Molineros, 1998; Castillo, 2004; Lüddecke, 1974 en Wells, 1980a; Wells, 1980b; Pazmiño, 2012). Además del cambio de coloración, el comportamiento de moverse caminando durante la actividad vocal constituye otro elemento de la comunicación visual. Este tipo de movimientos también han sido reportados en *Colostethus inguinalis* (Wells, 1980a) y *Anomaloglossus stepheni* (Juncá, 1998) en el contexto de exhibiciones agresivas durante las intrusiones y en *Mannophryne trinitatis* (Wells, 1980b) y *Allobates talamancae* (Summers, 2000) como exhibiciones para llamar la atención de las hembras durante el cortejo. En ambos casos, estos movimientos contribuyen a la notoriedad de los machos, por lo que puede ser que sirvan para llamar la atención de posibles rivales y posibles parejas al mismo tiempo.

Se concluye que, en conjunto, los componentes vocal y visual contribuyen a disminuir la ocurrencia de encuentros agresivos entre los machos, al menos en el caso de *H. yasuni*. No obstante, este tipo de comunicación no se relaciona directamente con la territorialidad de las especies ya que, por ejemplo, también ocurre en *M. trinitatis* donde los machos no son territoriales (Wells, 1980b). Esto sugiere que el cambio de coloración debió originarse con el fin de reducir las agresiones y lesiones durante la competencia reproductiva entre machos. Las hembras, al carecer de estas señales vocales y visuales exhibidas por los machos, no pueden anunciar sus territorios y por lo tanto les resulta más difícil defenderlos sin recurrir al uso de la agresión física. Si bien pueden realizar exhibiciones visuales de advertencia, como la pulsación de zona gular o la postura erguida, estas son utilizadas cuando el intruso está ya dentro o cerca del límite del territorio, de manera que no son efectivas a larga distancia y su exhibición es manifiesto de una agresión física inminente.

6. 5. CORTEJO

El cortejo en dendrobátidos suele ser más elaborado que en la mayoría de anuros, pero presenta considerable variación. En algunas especies, como *Colostethus inguinalis*, consiste en una prolongada serie de interacciones visuales, vocales y táctiles a corta distancia (Wells, 1980a) mientras que en otras, como *Mannophryne collaris*, ocurren exhibiciones vocales y visuales simples a distancia por parte del macho, con poca o ninguna interacción táctil (Durant y Dole, 1975). Wells (1980a, b) propuso que el comportamiento de cortejo de muchos dendrobátidos varía de acuerdo a la agresividad relativa de machos y hembras. Así, en especies donde solo los machos o ninguno de los sexos es territorial el cortejo se da con un breve prelude; en especies donde ambos sexos son muy territoriales hay un cortejo largo y elaborado antes de que la hembra acepte al macho y sea conducida al sitio de ovoposición; y, por último, en aquellas especies donde las hembras son más agresivas que los machos, éstos efectúan exhibiciones visuales y vocales a distancia evitando el acercamiento y uso de estímulos táctiles. La territorialidad de *Hyloxalus yasuni* encaja en la tercera categoría y, efectivamente, presenta un cortejo a distancia sin estímulos táctiles, muy similar al reportado, por ejemplo, en *Mannophryne trinitatis* (Wells 1980b) e *Hyloxalus infraguttatus* (Pazmiño, 2013). Debido a la alta agresividad de las hembras resulta menos riesgoso para el macho cortejarlas a distancia valiéndose principalmente de señales acústicas y visuales, como el cambio de coloración y los desplazamientos caminando, que lo vuelven más conspicuo que sus semejantes de coloración marrón más críptica. Las hembras manifiestan su receptividad abandonando su territorio e ingresando al del macho. Por esta razón muchos intrusos casuales (incluidos machos marrones) podrían ser confundidos por el macho como hembras receptivas. En algunas ocasiones sí hubo aproximaciones de un macho residente hacia una hembra o macho intruso no oscurecido, durante las cuales faltó poco para el contacto físico y hubo

exhibiciones visuales prolongadas. Como se discutió en la sección anterior, este comportamiento de aproximarse y vocalizar ante la presencia de un intruso podría interpretarse como una respuesta territorial inicial o como un intento de cortejo. Al observar las interacciones entre el macho y la hembra de una pareja de *Hyloxalus sauli*, se ve que su comportamiento es muy similar a algunas de las interacciones supuestamente territoriales entre machos y hembras de *Hyloxalus yasuni*. Ya que dentro de una pareja no existen conflictos territoriales no se espera que se produzcan comportamientos agresivos entre sus miembros, por lo que el comportamiento del macho de *H. sauli* de aproximarse a la hembra y vocalizar sería más bien un intento de cortejo. La respuesta agresiva de la hembra sería solamente un manifiesto de su falta de receptividad y, en *H. yasuni*, también estaría vinculada a su territorialidad. Por lo tanto, la confusión de machos marrones con hembras parece ser la alternativa más probable, como propone Wells (1978). Debido a que los machos son el sexo sometido a selección sexual por parte de las hembras, para ellos debe ser ventajoso invertir energía cortejando a cualquier individuo que asemeje una hembra, incluso teniendo una baja probabilidad de éxito, antes que perder una oportunidad de aparearse por considerar como intruso a una potencial pareja. Las hembras, por su parte, agreden indiscriminadamente a cualquier intruso ya que solo se aparean durante su periodo de gravidez con un macho de su elección. Sin embargo, en los escasos cortejos exitosos que se observaron no hubo aproximación inicial del macho hacia la hembra, por lo que permanece en duda si las aproximaciones son una forma de cortejo o de acoso territorial. La territorialidad de ambos sexos en *Hyloxalus yasuni* aumenta la complejidad de las interacciones macho-hembra, por lo que es posible que muchas de ellas combinen elementos de agresión y cortejo.

El cortejo de *Hyloxalus sauli* es desconocido. El único presunto cortejo exitoso que se observó fue muy similar al de *H. yasuni*, involucrando a un macho intruso que vocalizó y atrajo desde lejos a la hembra residente. El macho residente de *H. sauli* manifestó hacia su pareja un comportamiento similar al de *H. yasuni* hacia algunos intrusos no agresivos, con exhibiciones visuales prolongadas alrededor de la hembra e incluso contacto físico. En este caso, se descarta que su función sea agresiva pues esta especie exhibe tolerancia territorial dentro de la pareja. Aún resulta muy difícil desvelar la naturaleza de las interacciones en *H. sauli*, ya que se debe analizar la territorialidad y la reproducción a nivel intra y extrapareja. Solamente con una mejor caracterización de la secuencia de cortejo y su variación en ambas especies estudiadas mediante un mayor número de observaciones en el campo y en cautiverio se podrá aclarar la naturaleza de muchos de los comportamientos observados.

6. 6. PARTICIÓN DE NICHOS E INTERACCIÓN INTERESPECÍFICA

Hyloxalus yasuni e *H. sauli* se encuentran muy frecuentemente habitando cerca una de la otra, por lo que justificadamente han sido consideradas especies microsimpátricas (Prado, 2000). Sin embargo, uno de los niveles a los que ocurre partición de nicho es el espacio, ya que cada una de ellas se encuentra asociada a microhábitats distintos. El microhábitat donde *H. yasuni* establece sus territorios corresponde a áreas abiertas sobre el arroyo, mientras que *H. sauli* ocupa cavidades en el suelo junto con el área circundante que, a la vez, son frecuentes en las mismas quebradas donde se forman arroyos. Pero, si bien el área de vida de ambas especies puede solaparse o colindar, nunca ocurrirá que un individuo de una especie llegue a desplazar a uno de la otra especie por competencia territorial: un individuo de *Hyloxalus yasuni* nunca ocupará permanentemente una cavidad

ni uno de *Hyloxalus sauli* se establecerá sobre el arroyo. Puede existir agresión territorial interespecífica en los límites territoriales pero no existe una verdadera competencia por espacio.

La partición de nicho también parece ocurrir a nivel trófico. En un análisis de los contenidos estomacales de tres familias de anuros en el Parque Nacional Yasuní se encontró que *H. yasuni* no tiene ninguna categoría de presa que predomine en su dieta y tiene la mayor amplitud de nicho trófico de las 61 especies estudiadas, por lo que se la considera generalista, mientras que en *H. sauli* las hormigas conforman el 66% de su dieta, pero también incluye otras presas de mayor volumen, por lo que es considerado moderadamente especialista (Menéndez, 2001). Duellman (1978) también reporta una preferencia por hormigas en esta especie. Estos datos son consistentes con lo observado en el campo durante el presente estudio. Aunque podría discutirse que *H. yasuni* al ser generalista abarca las presas de *H. sauli*, la información disponible indica que tienen preferencias alimenticias distintas: *H. yasuni* tiende a consumir pocas presas de gran volumen, mientras que *H. sauli* consume muchas presas de poco volumen.

La frecuencia de interacciones agresivas entre *H. yasuni* e *H. sauli* fue considerable. Los dendrobátidos suelen ser altamente territoriales y en varios estudios se ha reportado agresión interespecífica hacia otros dendrobátidos por parte algunas especies: los machos de *Colostethus inguinalis* repelen a cualquier especie de rana que atravesase su territorio, incluyendo *Colostethus pratti*, *Silverstoneia nubicola* y *Dendrobates auratus* (Wells, 1980a); los machos de *Ranitomeya imitator* expulsa intrusos de *R. variabilis* mediante vocalizaciones (Brown *et al.*, 2008); *Hyloxalus infraguttatus* y *Epipedobates machalilla* expulsan de sus territorios a intrusos de la otra especie (Pazmiño, 2012). Las razones de la

agresividad hacia otras especies han sido apenas exploradas y, en el presente estudio, la agresión interespecífica de *Hyloxalus sauli* se basa en la observación de una sola pareja, por lo que resulta difícil generalizar cualquier conclusión. Sin embargo, el que ambas especies estudiadas estén cercanamente emparentadas (Páez-Vacas *et al.*, 2010) puede influir mucho en su interacción. Entre especies lejanamente emparentadas puede haber agresiones simples, pero las diferencias físicas y/o etológicas impedirían la ocurrencia de interacciones muy complejas. En cambio, *Hyloxalus yasuni* e *Hyloxalus sauli* son especies morfológica y etológicamente muy similares, teniendo aproximadamente el mismo tamaño y exhibiendo características y comportamientos agonísticos afines. Sus interacciones no se limitaron a agresiones simples y expulsión de intrusos, sino que se observaron combates complejos prolongados. Algo similar ocurre en *Colostethus inguinalis* que, si bien repele a cualquier especie de dendrobátido que atraviese su territorio, únicamente pelea con *Colostethus pratti*, una especie cercanamente emparentada (Pyron y Wiens, 2011) con la que compite por refugios durante la estación seca (Wells, 1980a).

La gran mayoría de encuentros entre *H. yasuni* e *H. sauli* ocurren entre individuos con territorios colindantes. Esto sugiere que, al igual que sucede entre individuos de *Hyloxalus yasuni*, estos conflictos se dan en las áreas periféricas de los territorios donde se solapan sus límites y, por lo tanto, no buscan desplazar al oponente sino que ocurren por una respuesta territorial mutua para la continua reafirmación de los límites territoriales. Esto parece un gasto de energía innecesario entre dos especies que no compiten por espacio o refugios, como ocurre entre *C. inguinalis* y *C. pratti*, y da lugar a la interrogante de por qué no evolucionó un mecanismo que impida tales encuentros. Se sabe que las señales acústicas por sí solas pueden generar una respuesta fonotáctica en los anuros (Bee *et al.*, 1999; Cody y Köhler, 2002 en Narins *et al.*, 2003), pero Narins *et al.* (2003, 2005)

demostró en un dendrobátido, *Allobates femoralis*, que para que se produzca una respuesta territorial agresiva hacia una rana electromecánica es necesaria la presencia de una señal bimodal constituida por un componente acústico y uno visual (una reproducción de su canto y pulsaciones del saco vocal). En cualquier caso, la utilización del canto garantiza implícitamente que la respuesta ocurra solamente hacia conespecíficos. Sin embargo, en *H. yasuni* e *H. sauli* la situación es distinta y más compleja, ya que machos y hembras son territoriales pero el componente acústico solo está presente en los machos. Además, solo los machos de *H. sauli* exhibieron una respuesta fonotáctica ante una reproducción de su propio canto. Por lo tanto, lo más probable es que la respuesta territorial en estas especies esté mediada principalmente por señales visuales como las exhibiciones y comportamientos que normalmente manifiestan los oponentes (postura elevada del cuerpo, pulsaciones gulares, etc.). Entonces, la agresión interespecífica sería un comportamiento facultativo no adaptativo y ocasionado por la respuesta estereotípica de los individuos territoriales ante determinados comportamientos de los intrusos, en dos especies que exhiben un repertorio de comportamientos muy similar. Se desconoce qué tan frecuentes son este tipo de encuentros a nivel poblacional pues hay individuos de *H. sauli* que habitan en zonas que no son aptas para *H. yasuni* y otros que están más alejados del arroyo, por lo que sus territorios tienen poco o ningún conflicto con los de *H. yasuni*. Si la mayor parte de individuos de *H. sauli* tienen poco contacto con los de *H. yasuni*, entonces los encuentros interespecíficos serían eventos inusuales a nivel poblacional y explicarían por qué no ha evolucionado un mecanismo para disminuir este tipo de encuentros accidentales. En el presente estudio menos de la mitad (42%) de las cavidades de *H. sauli* registradas en el transecto poblacional y alrededores estuvieron colindando con áreas habitables por *H. yasuni*.

7. CONCLUSIONES

- Ambos sexos de *Hyloxalus yasuni* e *Hyloxalus sauli* son territoriales, exhibiendo agresión intra e intersexual, pero *H. sauli* presenta unión de pareja donde ambos sexos se toleran mutuamente y defienden un territorio conjunto en contra de intrusos de ambos sexos.
- Los territorios de *H. yasuni* están centrados alrededor del arroyo y su tamaño depende de la rocosidad del terreno; *H. sauli* establece los suyos en cavidades de tierra o roca en el suelo.
- La baja densidad poblacional de *H. sauli* se debe a la escasez de las cavidades donde habita.
- En *H. yasuni* la defensa territorial está mediada por vocalizaciones y cambios de coloración que parecen minimizar las agresiones entre machos; las hembras carecen de estas señales y recurren con mayor frecuencia a las agresiones físicas para repeler intrusos.
- *Hyloxalus yasuni* e *H. sauli* establecen territorios pequeños basados en la defensa de recursos no reproductivos (refugio y humedad), aunque la unión de pareja en *H. sauli* podría sugerir un recurso reproductivo (custodia de pareja).

- El cortejo de *H. yasuni* se da mediante vocalizaciones y exhibiciones visuales a distancia por parte del macho, con poca o ninguna interacción táctil, posiblemente debido a la agresividad de las hembras.
- En *H. yasuni* el macho se encarga de todo el cuidado parental, cuidando la puesta de huevos hasta su eclosión y luego transportando en su dorso a los renacuajos hacia un sitio de descarga en el arroyo. En *H. sauli* se observó que también el macho es el encargado de transportar los renacuajos.
- *Hyloxalus yasuni* posee tres vocalizaciones: de anuncio para atraer a las hembras y anunciar su territorio, de agresión para advertir su presencia a los intrusos y de agresión en combate, utilizada por ambos sexos durante ataques puntuales. *Hyloxalus sauli* posee dos vocalizaciones: de anuncio para atraer a la hembra y anunciar su territorio, y de agresión para advertir su presencia a los intrusos y también la utiliza durante el combate entre los ataques.
- La partición de nicho entre *H. yasuni* e *H. sauli* se da a nivel espacial y trófico, sin embargo existe solapamiento a ambos niveles.
- Ambas especies están cercanamente emparentadas y tienen mucha similitud en su morfología y etología, lo que ocasiona interacciones agresivas interespecíficas en áreas donde sus territorios son colindantes.

8. LITERATURA CITADA

- Acosta, N.A. 2002. Vocalización en 9 especies del género *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) del Ecuador. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Anderson, J.D. 1982. The home range: A new nonparametric estimation technique. *Ecology* 63: 103–112.
- Bioacoustics Research Program. 2013. Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.5) [Computer software]. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. Available from: <http://www.birds.cornell.edu/raven>.
- Blotch, C.P. y Weiss L.. 2002. Distribution and abundance of the whipspider *Phrynos longipes* (Arachnida: Amblypygi) in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico: Response to Natural and Anthropogenic Disturbance. *Caribbean Journal of Science* 38: 260–262.
- Bourne, G. R., Collins, A.C., Holder, A.M. y McCarthy, C.L. 2001. Vocal communication and reproductive behavior of the frog *Colostethus beebei* in Guyana. *Journal of Herpetology* 35: 272–281.
- Bradley, D. 1993. Frog venom cocktail yields a one-handed painkiller. *Science* 261: 1117.
- Brown, C. 2001. Familiarity with the test environment improves escape responses in the crimson spotted rainbowfish, *Melanotaenia duboulayi*. *Animal Cognition* 4: 109–113.
- Brown, J.L., Twomey, E., Morales, V. y Summers, K. 2008. Phytotelm size in relation to parental care and mating strategies in two species of Peruvian poison frogs. *Behaviour* 145: 1139–1165.
- Brown, J.L., Morales, V. y Summers, K. 2010. A key ecological trait drove the evolution of biparental care and monogamy in an amphibian. *The American Naturalist* 175: 436–446.
- Bunnell, P. 1973. Vocalizations in the territorial behavior of the frog *Dendrobates pumilio*. *Copeia* 1973: 277–284.
- Bustamante, M.R. 2002. Monitoreos de poblaciones de anuros en los Andes del Ecuador, con énfasis en el estudio poblacional de las especies del Bosque Protector Cashca Totoras (provincia Bolívar). Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

- Caldwell, J.P. 1987. Demography and life history of two species of chorus frogs (Anura: Hylidae) in South Carolina. *Copeia* 1987: 114–127.
- Caldwell, J.P. 1997. Pair bonding in spotted poison frogs. *Nature* 385: 211.
- Caldwell, J.P. y de Oliveira, V. R. L. 1999. Determinants of biparental care in the spotted poison frog, *Dendrobates vanzolinii* (Anura: Dendrobatidae). *Copeia* 1999: 565–575.
- Castillo, P. 2004. Comportamiento social, reproducción, cuidado parental y vocalización de *Colostethus kingsburyi* (Anura: Dendrobatidae). Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Charif. R.A., Michell, S. y Clark, C.W. 1995. Canary v1.2.4. User's manual. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, New York, U.S.A.
- Clarke, R.D. 1972. The effect of toe clipping on survival in Fowler's toad (*Bufo woodhousei fowleri*). *Copeia* 1972:182–185.
- Clough, M. y Summers, K. 2000. Phylogenetic systematics and biogeography of the poison frogs: evidence from mitochondrial DNA sequences. *Biological Journal of the Linnaean Society* 70: 515–540.
- Coloma, L.A. 1995. Ecuadorian Frogs of the Genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae). Miscellaneous Publications of the Natural History Museum, University of Kansas 87: 1–75.
- Correa, G. 1995. Comportamiento, vocalización y notas biológicas de *Colostethus awa* y *C. machalilla* (Anura: Dendrobatidae) en cautiverio. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Crump, M.L. 1972. Territoriality and mating behavior in *Dendrobates granuliferus* (Anura: Dendrobatidae). *Herpetologica* 28: 195–198.
- Crump, M.L. 1995. Parental care. En: *Amphibian Biology*. Chapter 3 (H. Heatwole, y B. K. Sullivan, eds.) pp 518–567. Surrey Beatty & Sons PTY Limited, Chipping Norton, Australia.
- Daly, J.W., Garraffo, H.M., Spande, T.F., Decker, M.W., Sullivan, J.P. y Williams, M. 2000. Alkaloids from frog skin: the discovery of epibatidine and the potential for developing novel non-opioid analgesics. *Natural Product Reports* 17: 131–135.
- Díaz, L.M. 1998. Comportamiento social, reproductivo, cuidado parental y vocalización de *Colostethus infraguttatus* (Anura: Dendrobatidae). Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Dixon, K.R. y Chapman, J.A. 1980. Harmonic mean measure of animal activity areas. *Ecology* 61: 1040–1044.

- Donnelly, M.A. 1989. Demographic effects of reproductive resource supplementation in a territorial frog, *Dendrobates pumilio*. *Ecological Monographs* 59: 207–221.
- Donnelly, M.A., Guyer, C., Juterbock, J.E. y Alford, R.A. 1994. Techniques for marking amphibians. En: *Measuring and Monitoring Biological Diversity, Standard Methods for Amphibians*. Appendix 2. (W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, y M. S. Foster, eds.) pp. 277–284. Smithsonian Institution Press, Washington, USA.
- Duellman, W.E. 1966. Aggressive behavior in dendrobatid frogs. *Herpetologica* 22: 217–221.
- Duellman, W.E. 1978. The Biology of an Equatorial Herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Miscellaneous Publications of the Natural History Museum, University of Kansas* 65: 1–352.
- Durant, P. y Dole, J.W. 1975. Aggressive behavior in *Colostethus* (= *Prostherapis*) *collaris* (Anura: Dendrobatidae). *Herpetologica* 31: 23–26.
- Edwards, S.R. 1974. Taxonomic notes on South American dendrobatid frogs of the genus *Colostethus*. *Occasional Papers of the Museum of Natural History (University of Kansas)* 30: 1–14.
- Environmental Systems Research Institute, Inc. 1999. ArcView GIS 3.2.
- Fitch, R.W., Martin Garraffo, H., Spande, T.F., Herman, J.C. y Daly, J.W. 2003. Bioassay-Guided Isolation of Epiquinamide, a Novel Quinolizidine Alkaloid and Nicotinic Agonist from an Ecuadorean Poison Frog, *Epipedobates tricolor*. *Journal of Natural Products* 66: 1345–1350.
- Félix-Novoa, M. C. 2006. Biología reproductiva de *Ameerega bilinguis* (Anura: Dendrobatidae) en el Parque Nacional Yasuní. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Ford, R.G. y Krumme, D. W. 1979. The Analysis of Space use Patterns. *Journal of Theoretical Biology* 76: 125–155.
- Frost, D.R. 2013. Amphibian Species of the World: an online reference. [en línea]. Version 5.6. American Museum of Natural History, New York, USA. <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/> [Consulta: 10/10/2013]
- Funk, W.C., Almeida, D., Nogales, F. y Bustamante, M.R. 2003. Monitoring population trends of *Eleutherodactylus* frogs. *Journal of Herpetology* 37: 245–256.
- Funk, W.C., Donnelly, M.A. y Lips, K.R. 2005. Alternative views of Amphibian toe-clipping. *Nature* 433: 193.

- Grant, T., Humphrey, E.C. y Myers C.W. 1997. The median lingual process of frogs : A bizarre character of old world ranoids discovered in South American dendrobatids. *American Museum Novitates* 3212: 1–40.
- Grant, T. y Ardila-Robayo, M.C. 2002. A new species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) from the eastern slopes of the Cordillera Oriental of Colombia. *Herpetologica*, 58: 252–260.
- Grant, T., Frost, D.R., Caldwell, J.P., Gagliardo, R., Haddad, C.F.B., Kok, P.J.R., Means, D.B., Noonan, B.P., Schargel, W.E. y Wheeler, W.C. 2006. Phylogenetic systematics of Dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 299: 1–262.
- Guevara, J., Pitman, N., Mogollón, H., Cerón, C., Palacios, W. y Proyecto Mapa de Vegetación. 2013. BsTa02 Bosque siempreverde de tierras bajas del Napo-Curaray. En: Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental (R. Galeas, J.E. Guevara, B. Medina-Torres, M.A. Chinchero y X. Herrera, eds.) pp. 178–180. Ministerio del Ambiente del Ecuador, Quito.
- Haddad, C.F.B. y Giaretta, A.A.. 1999. Visual and acoustic communication in the Brazilian torrent frog, *Hylodes asper* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica* 55: 324–333.
- Halliday, T.R. 1995. More on toe-clipping. *Froglog* 12:2.
- Heyer, W.R. 1994. Recording Frog Calls. En: Measuring and Monitoring Biological Diversity, Standard Methods for Amphibians. Appendix 3. (W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, y M. S. Foster, eds.) pp. 285–287. Smithsonian Institution Press, Washington, USA.
- Heyer, W.R., Rand, A.S., Cruz, C.A.G., Peixoto, O.L. y Nelson, C.E. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia* 31: 231–410.
- Heying, H.E. 2001. Social and reproductive behaviour in the Madagascan poison frog, *Mantella laevis*, with comparisons to the dendrobatids. *Animal behaviour* 61: 567–577.
- Hödl, W. y Amézquita, A. 2001. Visual signaling in anuran amphibians. En: Anuran communication. Chapter 10. (M. J. Ryan, ed.) pp. 121–141. Smithsonian Institution Press, Washington, USA.
- Hödl, W., Amézquita, A. y Narins, P. 2004. The rôle of call frequency and the auditory papillae in male phonotactic behaviour in the dart-poison frog *Epipedobates femoralis* (Dendrobatidae). *Journal of Comparative Physiology A*. 190: 823–829.

- Juncá, F.A. 1998. Reproductive biology of *Colostethus stepheni* and *Colostethus marchesianus* (Dendrobatidae), with the description of a new anuran mating behavior. *Herpetologica* 54: 377–387.
- Jungfer, K.H. y Weygoldt, P. 1999. Biparental care in the tadpole-feeding Amazonian treefrog *Osteocephalus oophagus*. *Amphibia-Reptilia* 20: 235–249.
- Kokko, H., Lopez-Sepulcre, A. y Morrell, L.J. 2006. From hawks and doves to self-consistent games of territorial behavior. *The American Naturalist* 167: 901–912.
- Kaufmann, J.H. 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biological Reviews* 58: 1–20.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659–1673.
- Lötters, S., Jungfer, K.H. y Widmer, A. 2000. A new genus of aposematic poison frog (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) from the upper Amazon Basin, with notes on its reproductive behaviour and tadpole morphology. *Jahreshefte Der Gesellschaft für Naturkunde in Wurttemberg* 156: 233–243.
- Martin, P. y Bateson, P. 1993. *Measuring Behaviour. An Introductory Guide*, 2nd ed. Cambridge University Press. 222 pp.
- Martof, B. S. 1953. Territoriality in the green frog *Rana clamitans*. *Ecology* 34: 165–174.
- McCarthy, M.A. y Parris, K.M. 2004. Clarifying the effect of toe clipping on frogs with Bayesian statistics. *Journal of Applied Ecology* 41: 780–786.
- McVey, M.E., Zahary, R.G., Perry, D. y MacDougal, J. 1981. Territoriality and homing behavior in the poison dart frog (*Dendrobates pumilio*). *Copeia* 1981: 1–8.
- Menéndez, P.A. 2001. *Ecología trófica de la comunidad de anuros del Parque Nacional Yasuní en la Amazonía Ecuatoriana*. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Molineros, J.E. 1998. *Territorialidad, vocalización y notas biológicas de Colostethus sp. (aff. marchesianus) (Anura: Dendrobatidae) en la Reserva Biológica Yuturi, Amazonía Ecuatoriana*. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Myers, C.W. y Daly, J.W. 1983. Dart-poison frogs. *Scientific America* 248: 120–133.
- Myers, C.W., Paolillo, A. y Daly, J.W. 1991. Discovery of a defensively malodorous and nocturnal frog in the family Dendrobatidae: phylogenetic significance of a new genus and species from the Venezuelan Andes. *American Museum Novitates* 3002: 1–33.

- Narins, P.M., Hödl, W. y Grabul, D.S. 2003. Bimodal signal requisite for agonistic behavior in a dart-poison frog, *Epipedobates femoralis*. *Proceedings of the Natural Academy of Science USA* 100: 577–580.
- Narins, P.M., Grabul, D.S., Soma, K.K., Gaucher, P. y Hödl, W. 2005. Cross-modal integration in a dart-poison frog. *Proceedings of the Natural Academy of Science USA* 102: 2425–2429.
- Oña-Alava, I. 2007. Aspectos etológicos de territorialidad, vocalizaciones y reproducción de *Ameerega bilinguis* (Anura: Dendrobatidae) en la Amazonía ecuatoriana. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Ovaska, K. 1991. Reproductive phenology, population structure, and habitat use of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* in Barbados, West Indies. *Journal of Herpetology* 25: 424–430.
- Páez-Vacas, M., Coloma, L.A. y Santos, J.C. 2010. Systematics of the *Hyloxalus bocagei* complex (Anura: Dendrobatidae), description of two new cryptic species, and recognition of *H. maculosus*. *Zootaxa* 2711: 1–75.
- Pazmiño, G. 2012. Territorialidad, comportamiento social, reproducción y vocalización de *Hyloxalus infraguttatus* (Anura: Dendrobatidae). Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Phillott, A.D., Skerratt, L.F., McDonald, K.R., Lemckert, F.L., Hines, H.B., Clarke, J.M., Alford, R.A. y Speare, R. 2008. Toe clipping of anurans for mark-recapture studies: Acceptable if justified. That's what we said! *Herpetological Review* 39: 149–150.
- Prado, D. 2000. Comportamiento social, cuidado parental y vocalización de *Colostethus bocagei* (Anura: Dendrobatidae). En: *Memorias de las XXIV Jornadas Ecuatorianas de Biología* (A. B. Mafla, L. A. Coloma, C. Quintana, y V. Rafael, eds.) p. 75. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Pröhl, H. y Hödl, W. 1999. Parental investment, potential reproductive rates, and mating system in the strawberry dart-poison frog, *Dendrobates pumilio*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 215–220.
- Pröhl, H. 2003. Variation in male calling behaviour and relation to male mating success in the Strawberry Poison Frog (*Dendrobates pumilio*). *Ethology* 109: 273–290.
- Pröhl, H. 2005. Territorial behavior in Dendrobatid Frogs. *Journal of Herpetology* 39: 354–365.

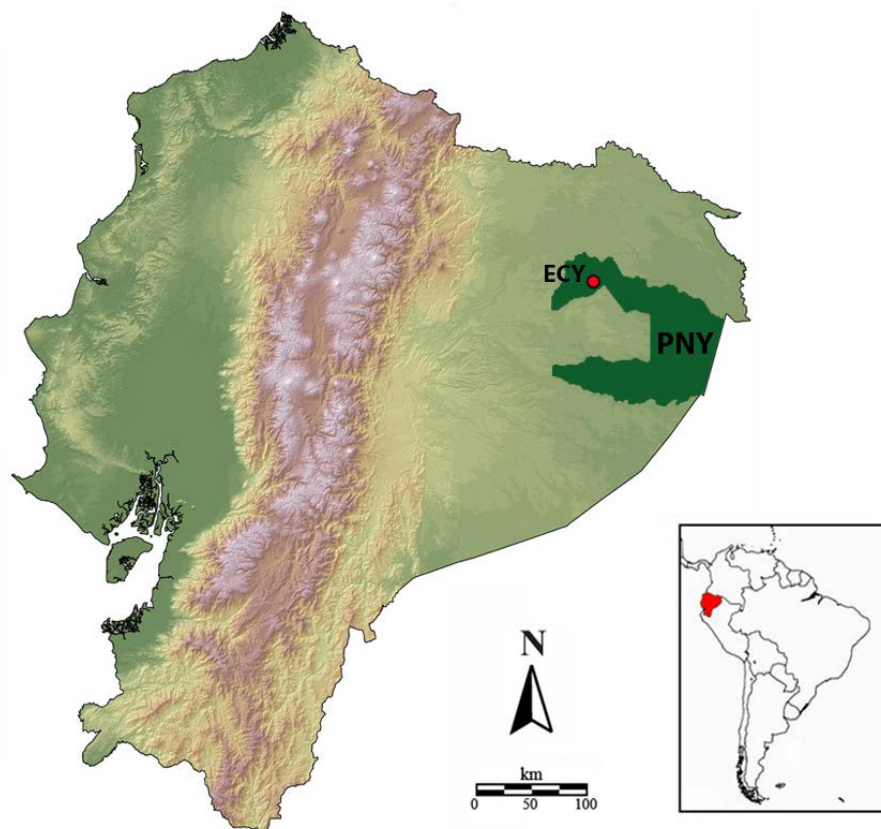
- Pyron, R.A. y Wiens, J.J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 543–583.
- Quiguango-Ubillús, A. 1996. Comportamiento social, comunicación y cuidado parental de *Colostethus toachi* (Anura: Dendrobatidae) en cautiverio. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Quiguango-Ubillús, A. y L.A. Coloma. 2008. Notes on behaviour, communication and reproduction in captive *Hyloxalus toachi* (Anura: Dendrobatidae), an Endangered Ecuadorian frog. *International Zoo Yearbook* (2008) 42: 78–89.
- Reaser, J. 1995. Marking amphibians by toe-clipping: A response to Halliday. *Froglog* 12: 1–2.
- Reaser, J.K. y Dexter, R.E. 1996. *Rana pretiosa* (spotted frog). Toe clipping effects. *Herpetological Review* 27: 195–196.
- Robertson, J.G.M. 1984. Acoustic spacing by breeding males of *Uperoleia rugosa* (Anura: Leptodactylidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 64: 283–290.
- Roithmair, M.E. 1992. Territoriality and male mating success in the dart-poison frog, *Epipedobates femoralis* (Dendrobatidae, Anura). *Ethology* 92: 331–343.
- Roithmair, M.E. 1994. Male Territoriality and Female Mate Selection in the Dart-Poison Frog *Epipedobates trivittatus* (Dendrobatidae, Anura). *Copeia* 1994: 107–115.
- Ron, S.R., Guayasamin, J.M., Yáñez-Muñoz, M.H. y Merino-Viteri, A. 2013. AmphibiaWebEcuador. Version 2013.1. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <<http://zoologia.puce.edu.ec/Vertebrados/anfibios/AnfibiosEcuador>> [Consulta: 10/12/2013].
- Santos, J.C. 2002. Relaciones filogenéticas de *Colostethus bocagei* y *Epipedobates tricolor* (Anura: Dendrobatidae) inferidas de secuencias de genes mitocondriales 12S, 16S y citocromo b. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Santos, J.C., Coloma, L.A. y Cannatella, D.C. 2003. Multiple, recurring origins of aposematism and diet specialization in poison frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 12792–12797.
- Santos, J.C., Coloma, L.A., Summers, K., Caldwell, J.P., Ree, R. y Cannatella, D.C. 2009. Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean lineages. *PLoS Biology* 7: e1000056.

- Sexton, P.J. 1960. Some aspects of the behavior and of the territory of a dendrobatid frog, *Prostherapis trinitatis*. *Ecology* 41: 107–115.
- Søgaard, P. 2000. Preference and utilization of habitats by the poison dart frog *Dendrobates histrionicus* - Perspectives for Conservation. Master Thesis, Institute of Biological Sciences, Department of Ecology and Genetics, University of Aarhus, Denmark.
- Sonic Foundry, Inc., 2001. Sound Forge v5.0 (build 117).
- Spande, T.F., Garraffo, H.M., Edwards, M.W., Yeh, H.J.C., Panel, L. y Daly, J.W. 1992. Epibatidine: A novel (Chloropyridyl) azabicycloheptane with potent analgesic activity from an Ecuadorian poison frog. *Journal of the American Chemical Society* 114: 3475–3478.
- Summers, K. 1992. Mating strategies in two species of dart-poison frogs: a comparative study. *Animal Behavior* 43: 1–13.
- Summers, K. 2000. Mating and aggressive behaviour in Dendrobatid Frogs from Corcovado National Park, Costa Rica: A comparative study. *Behaviour* 137: 7–24.
- Summers, K. y Amos, W. 1997. Behavioral, ecological, and molecular genetic analyses of reproductive strategies in the Amazonian dart-poison frog, *Dendrobates ventrimaculatus*. *Behavioral Ecology* 8: 260–267.
- Summers, K., Weight, L.A., Boag, P. y Bermingham, E. 1999. The evolution of female parental care in poison frogs of the genus *Dendrobates*: evidence from mitochondrial DNA sequences. *Herpetologica* 55: 254–270.
- Test, F.H. 1954. Social aggressiveness in an amphibian. *Science* 120 (3108): 140–141.
- Wells, K.D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour* 25: 666–693.
- Wells, K.D. 1978. Courtship and parental behavior in a Panamanian poison-arrow frog (*Dendrobates auratus*). *Herpetologica* 34: 148–155.
- Wells, K.D. 1980a. Behavioral ecology and social organization of a dendrobatid frog (*Colostethus inguinalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6: 199–209.
- Wells, K.D. 1980b. Social behavior and communication of a dendrobatid frog (*Colostethus trinitatis*). *Herpetologica* 36: 189–199.
- Wells, K. D. y Schwartz, J. J. 1982. The effect of vegetation on the propagation of calls in the neotropical frog *Centrolenella fleischmanni*. *Herpetologica* 38: 449–455.
- Wells, K. D. 2007. Ecology and behavior of amphibians. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA

- Weygoldt, P. 1980. Complex brood care and reproductive behavior in captive poison-arrow frogs, *Dendrobates pumilio* O. Schmidt. Behavioral Ecology and Sociobiology 7: 329–332.
- Weygoldt, P. 1987. Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung. 25: 51–67.
- Worton, B.J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. Ecology 70: 164–168.
- Zimmermann, E. 1990. Behavioral signals and reproduction modes in the Neotropical frog family Dendrobatidae. En: Progress in Zoology, Vol. 38, Physiology and Biology of Amphibians (W. Hanke, ed.) pp. 61–75. Fischer, Stuttgart.

9. FIGURAS

A



B

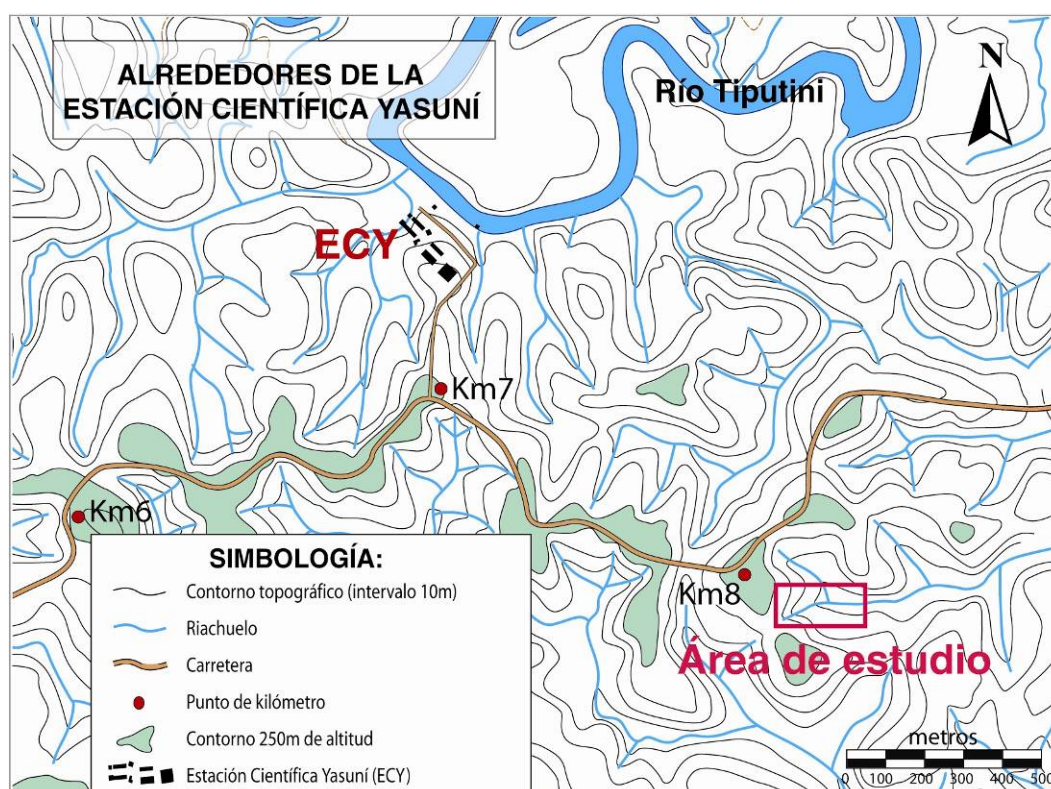


Figura 1. Área de estudio: (A) ubicación del Parque Nacional Yasuní (PNY) y de la Estación Científica Yasuní (ECY) en la Amazonía ecuatoriana; (B) ubicación del arroyo que se utilizó como área de estudio en relación a la ECY.



Figura 2. Arroyo utilizado como área de estudio en el Parque Nacional Yasuní: (A) zona no rocosa; (B) zona rocosa donde se estableció el cuadrante permanente de estudio.

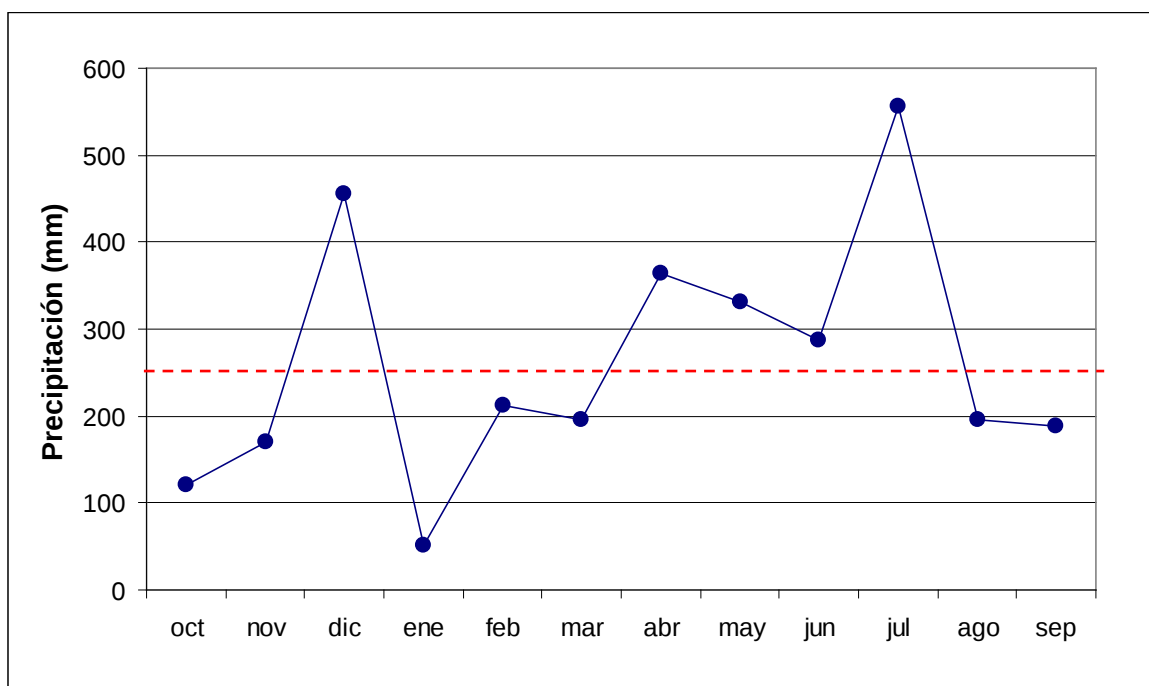
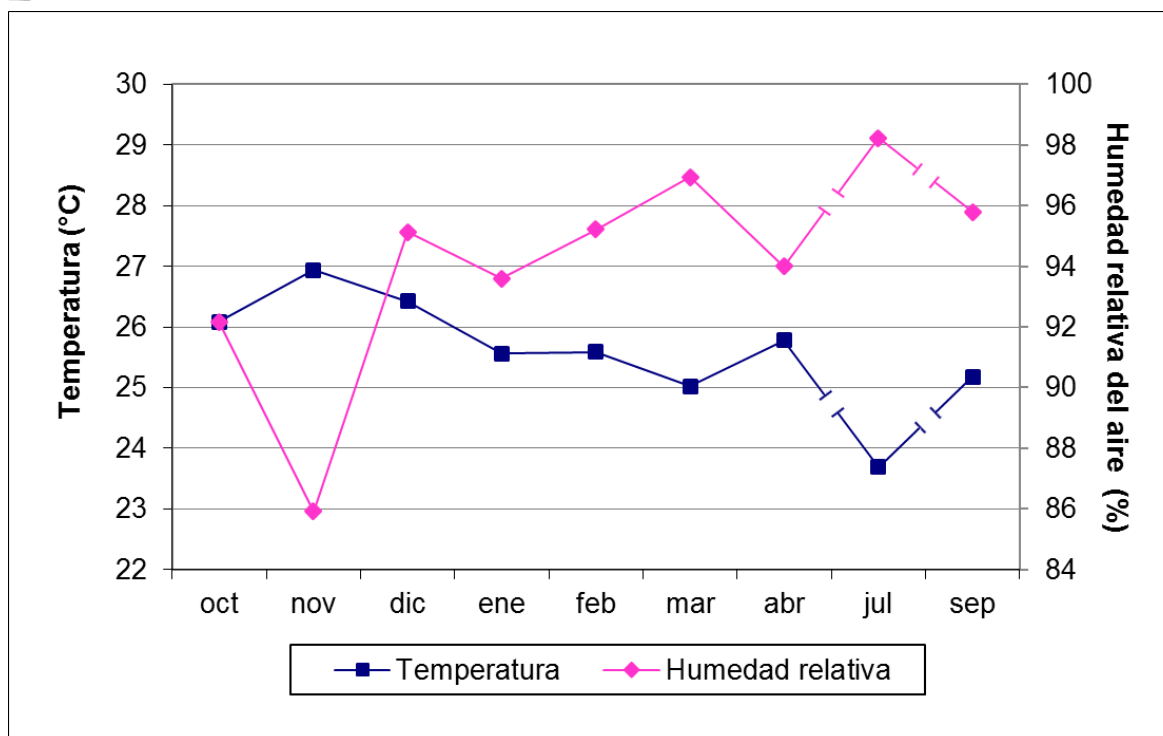
A**B**

Figura 3. Variables climáticas registradas en el área de estudio: (A) precipitación (la línea entrecortada indica el límite utilizado para definir meses secos y lluviosos); (B) promedios de temperatura y humedad relativa (no existe información para mayo, junio y agosto, meses en que no se ingresó al campo).

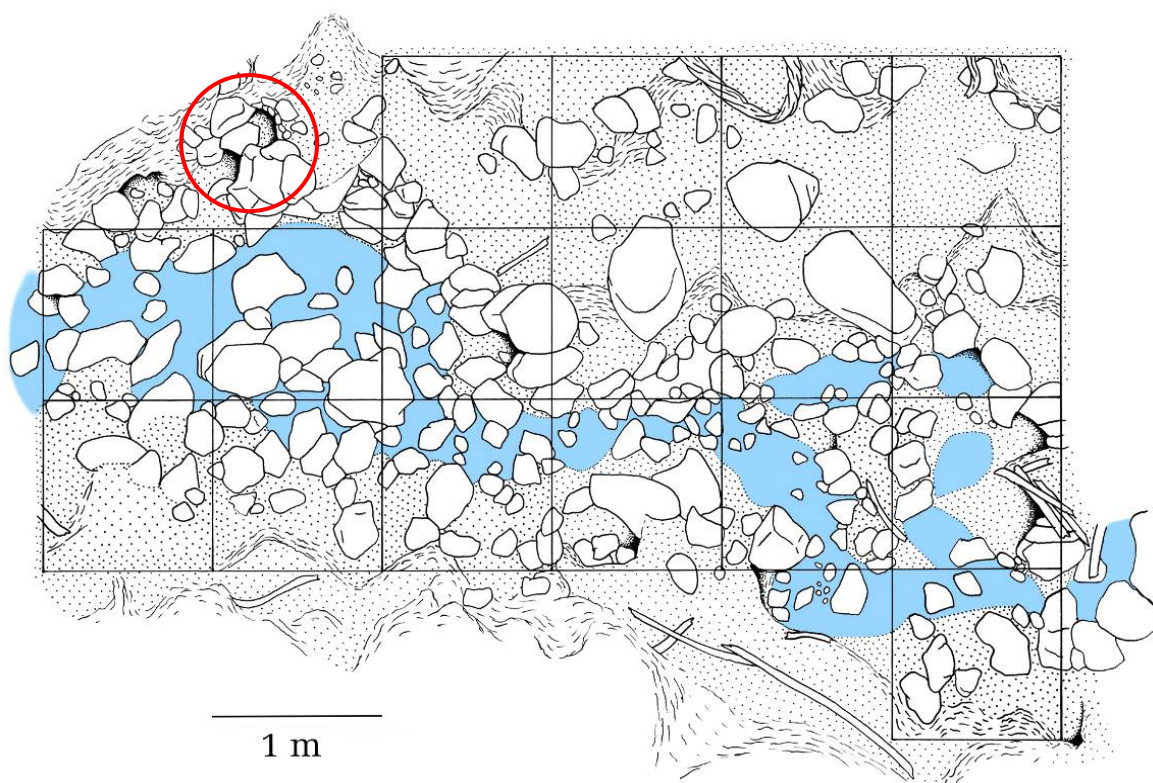


Figura 4. Cuadrante permanente utilizado para las observaciones de comportamiento de *Hyloxalus yasuni* e *Hyloxalus sauli* desde noviembre 2001 hasta septiembre 2002. El círculo rojo indica las entradas de la cavidad subterránea donde habitaba la única pareja de *Hyloxalus sauli* registrada dentro de los cuadrantes de observación.

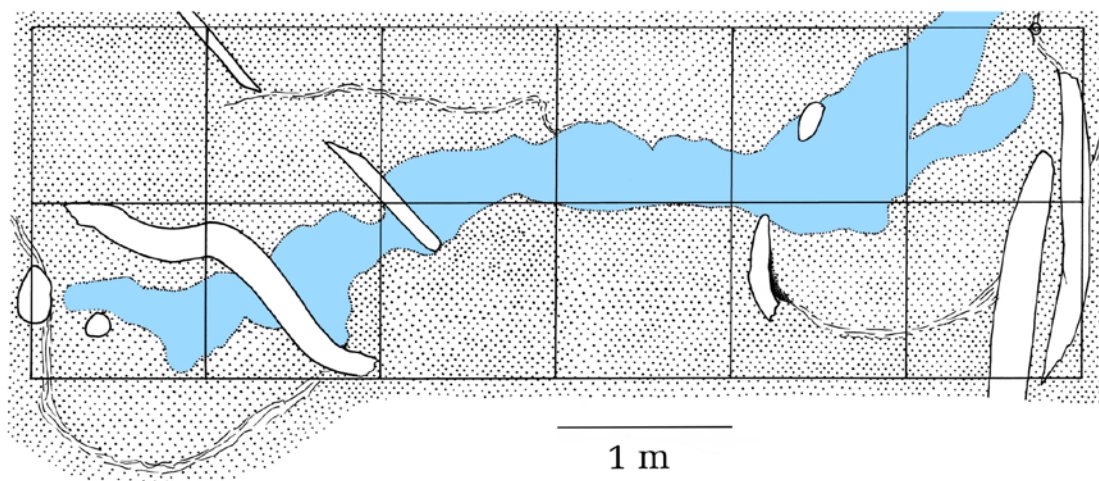
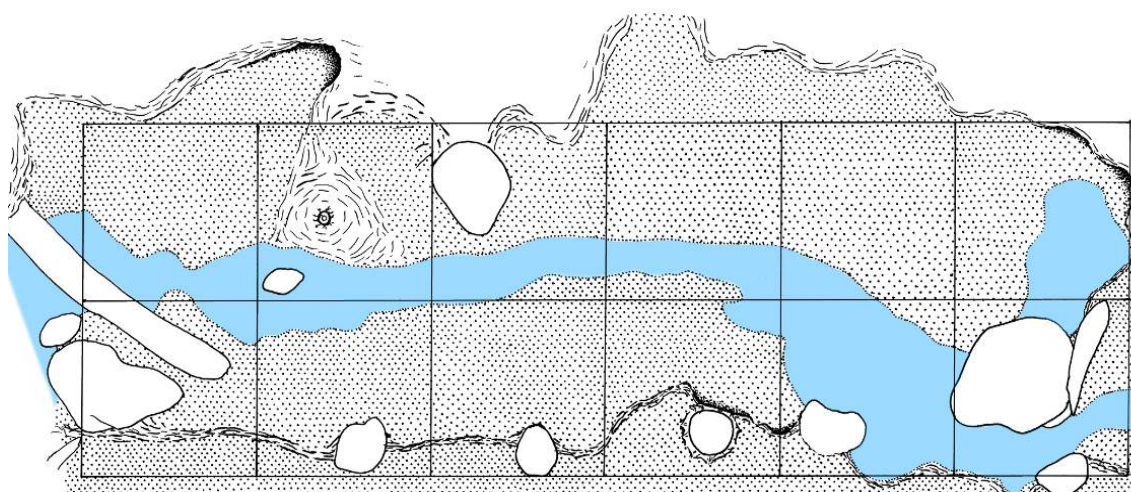
A**B**

Figura 5. Cuadrantes temporales utilizados para las observaciones de comportamiento de *Hyloxalus yasuni*: (A) no rocoso del 22 de abril 2002; (B) no rocoso del 24 de abril 2002.

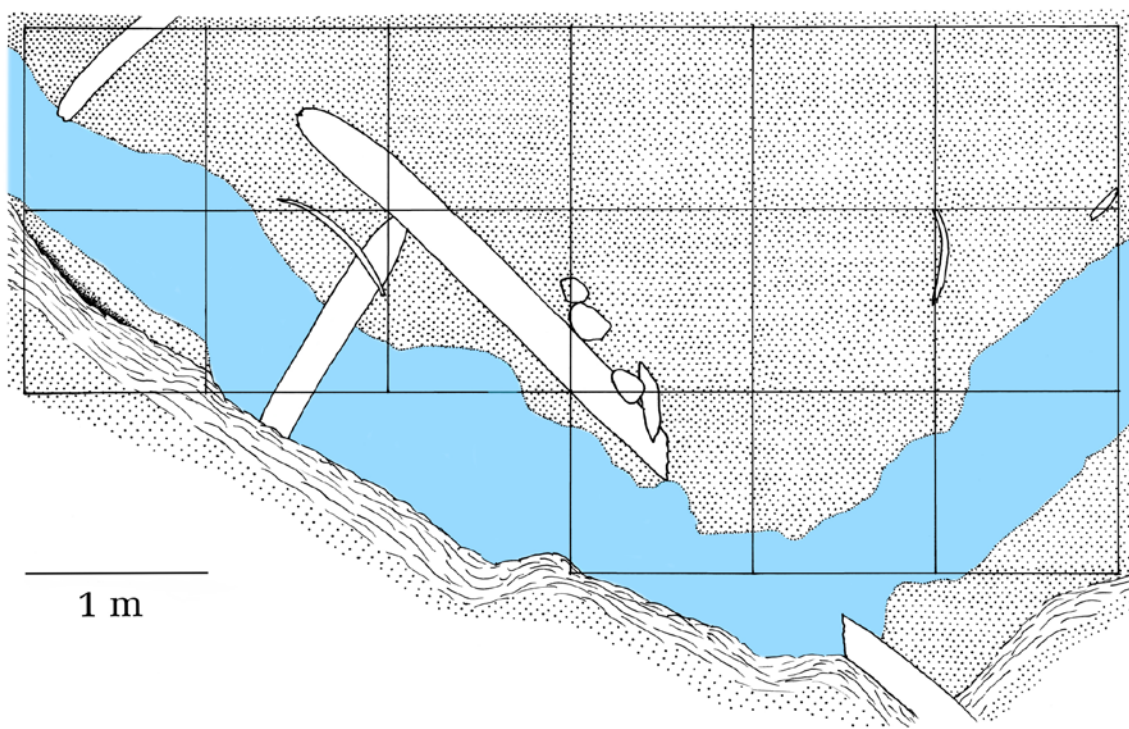
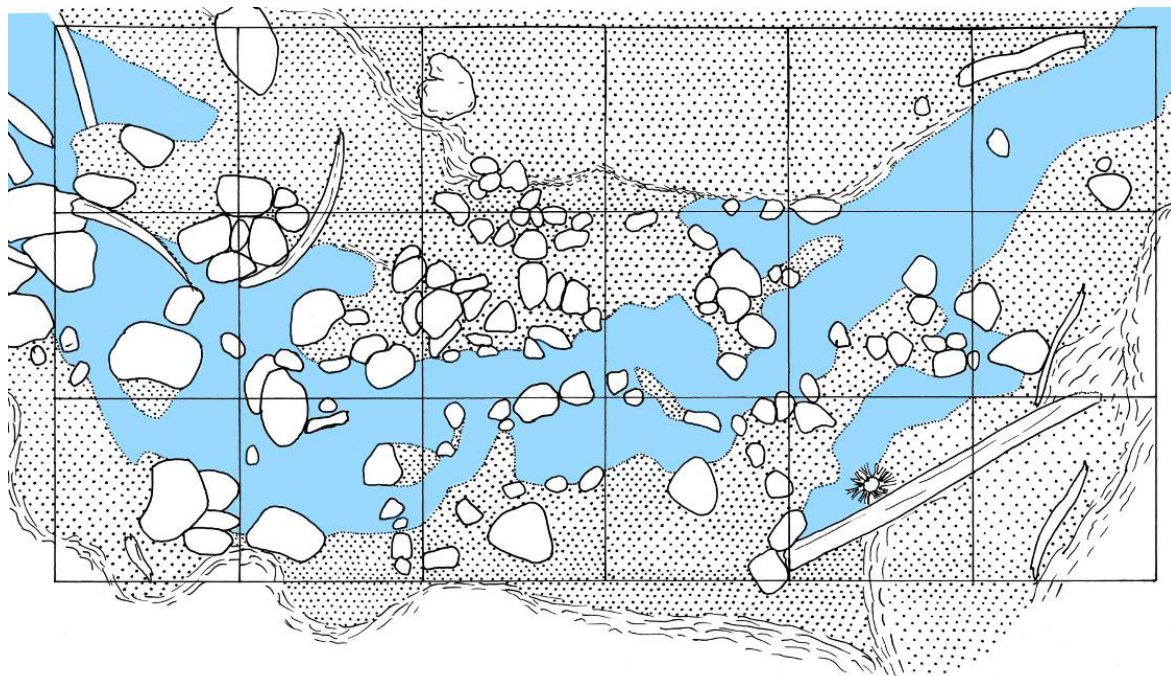
C**D**

Figura 5 (continuación). (C) no rocoso del 15 de julio 2002; (D) rocoso del 21 de julio 2002.

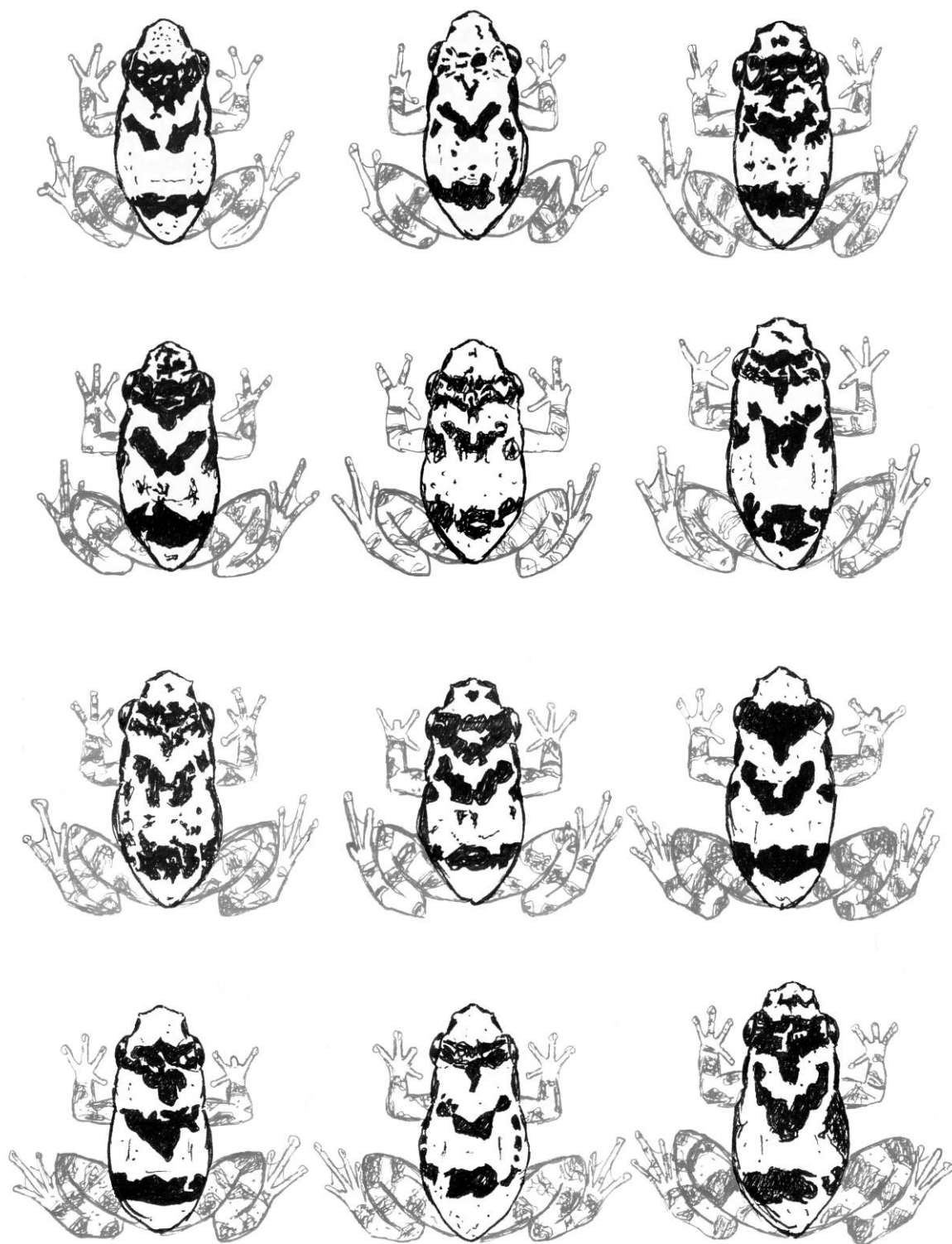


Figura 6. Ejemplo de las ilustraciones que se utilizaron como herramienta para la identificación individual de *Hyloxalus yasuni* residentes en los cuadrantes de observación en base a patrones únicos de manchas dorsales.

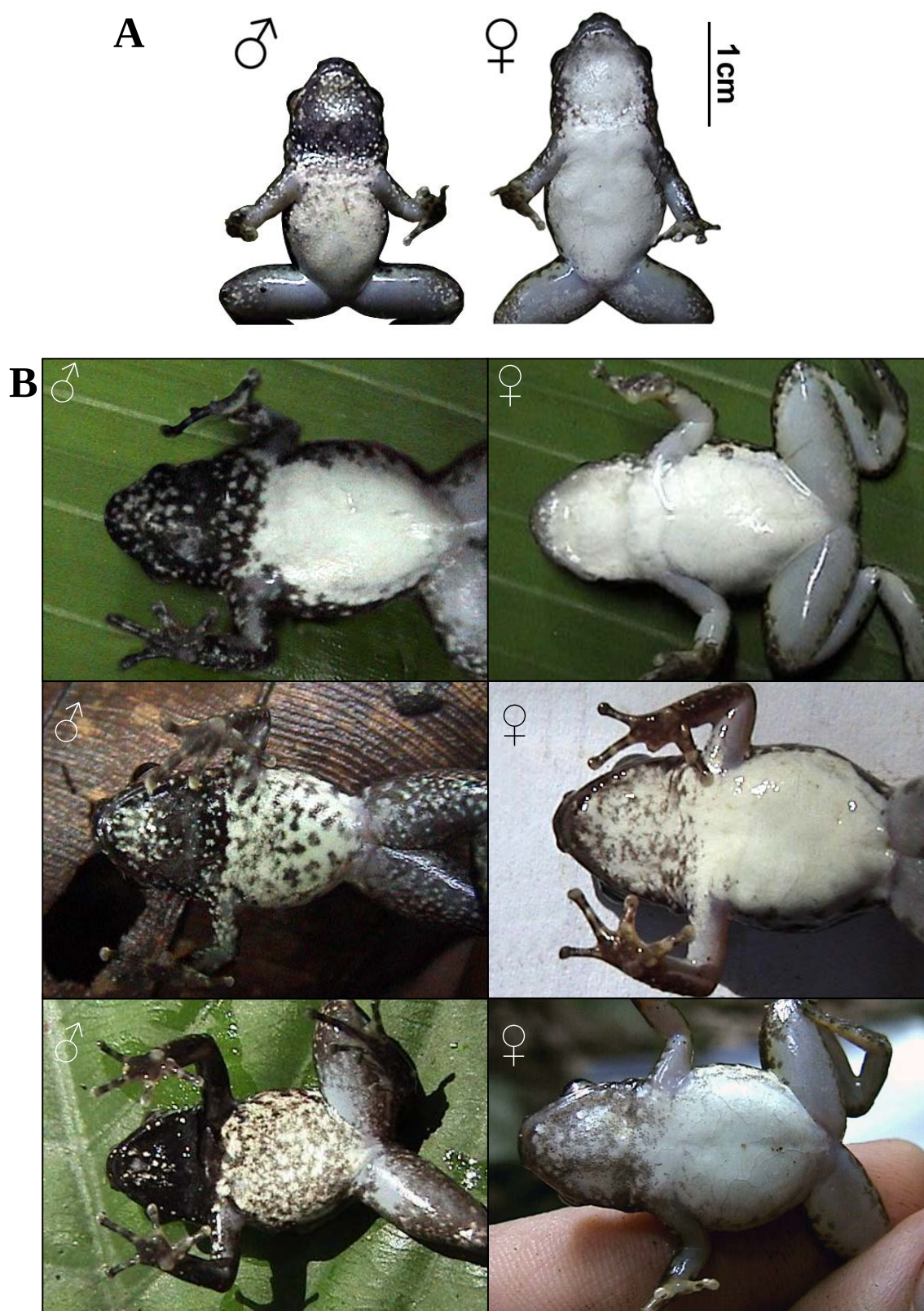


Figura 7. Dimorfismo sexual en *Hyloxalus yasuni*: (A) dimorfismo de tamaño; (B) variación de la pigmentación gular y ventral en machos y hembras. Nótese que la pigmentación gular de las hembras no alcanza la tonalidad negra de los machos ni se presenta en las superficies ventrales del abdomen y extremidades.

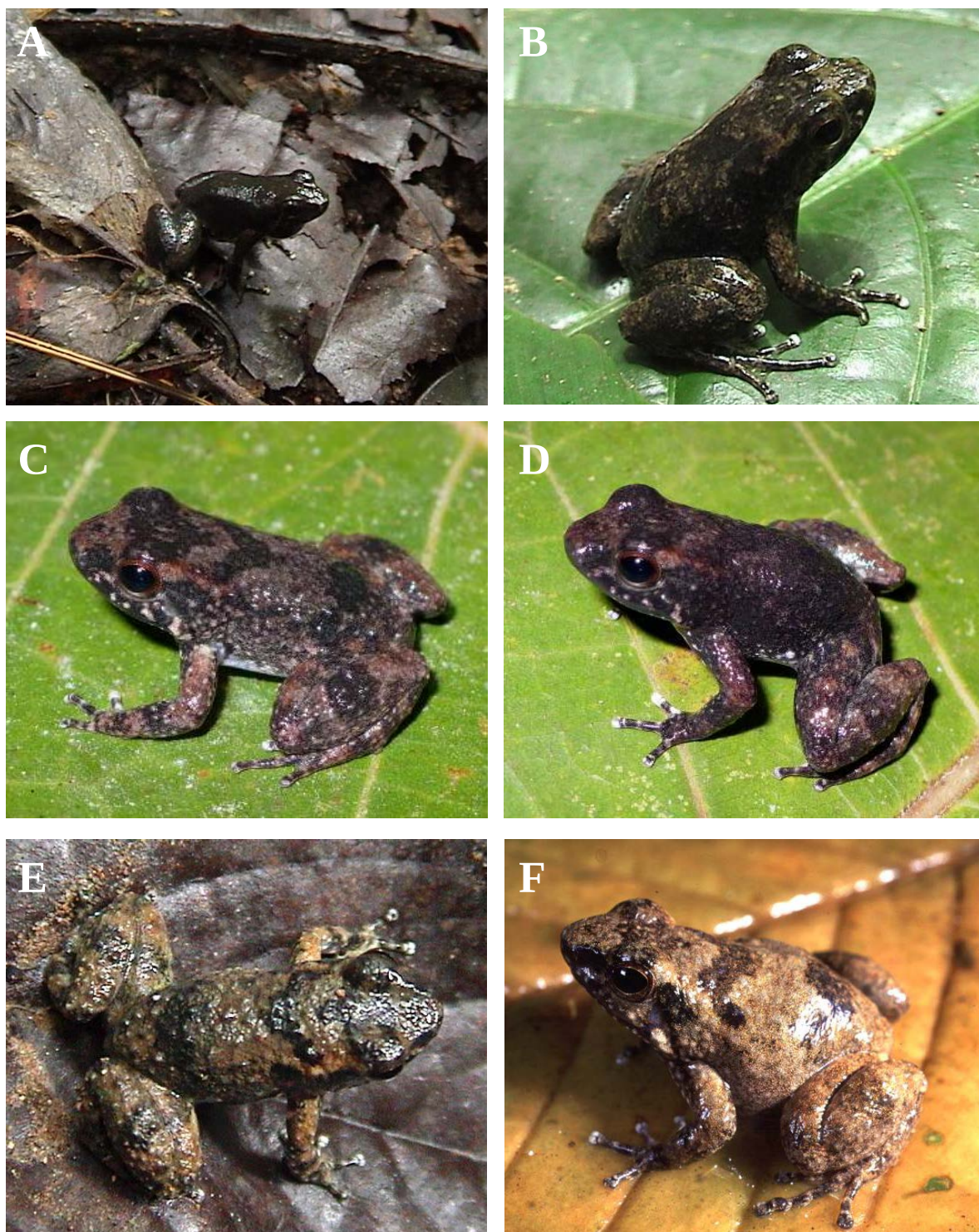


Figura 8. *Hyloxalus yasuni*: (A) macho oscurecido durante actividad vocal; (B) macho oscurecido capturado luego de encuentro agresivo; macho parcialmente oscurecido (C) antes y (D) durante el cambio de coloración (nótese la diferencia en los flancos y espalda); (E) individuo con piel tuberculosa; (F) individuo con piel lisa.

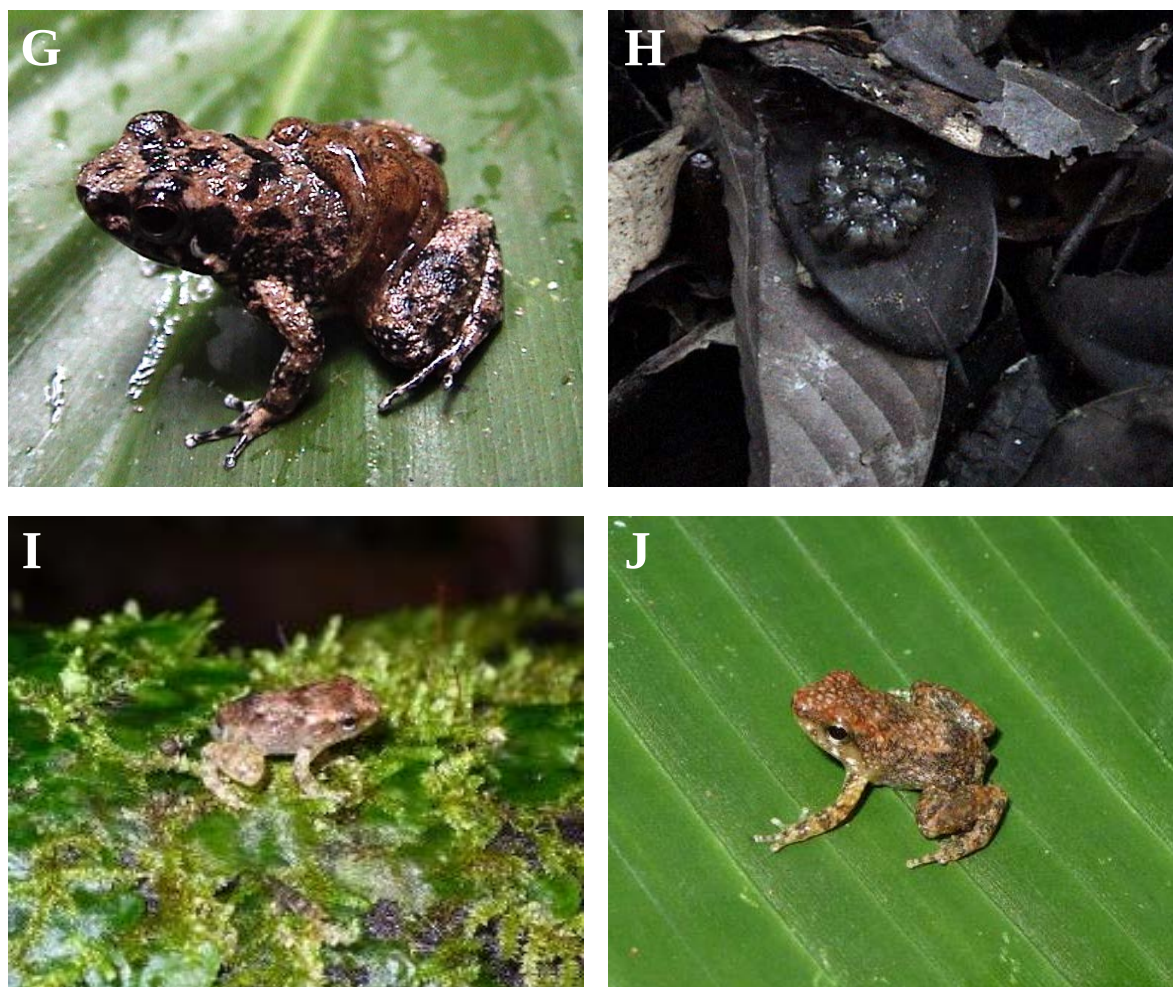


Figura 8 (continuación). *Hyloxalus yasuni*: (G) macho transportando renacuajos; (H) puesta de huevos entre la hojarasca; (I) individuo juvenil recién metamorfoseado (LRC = 10 mm); (J) individuo juvenil (LRC = 13 mm).

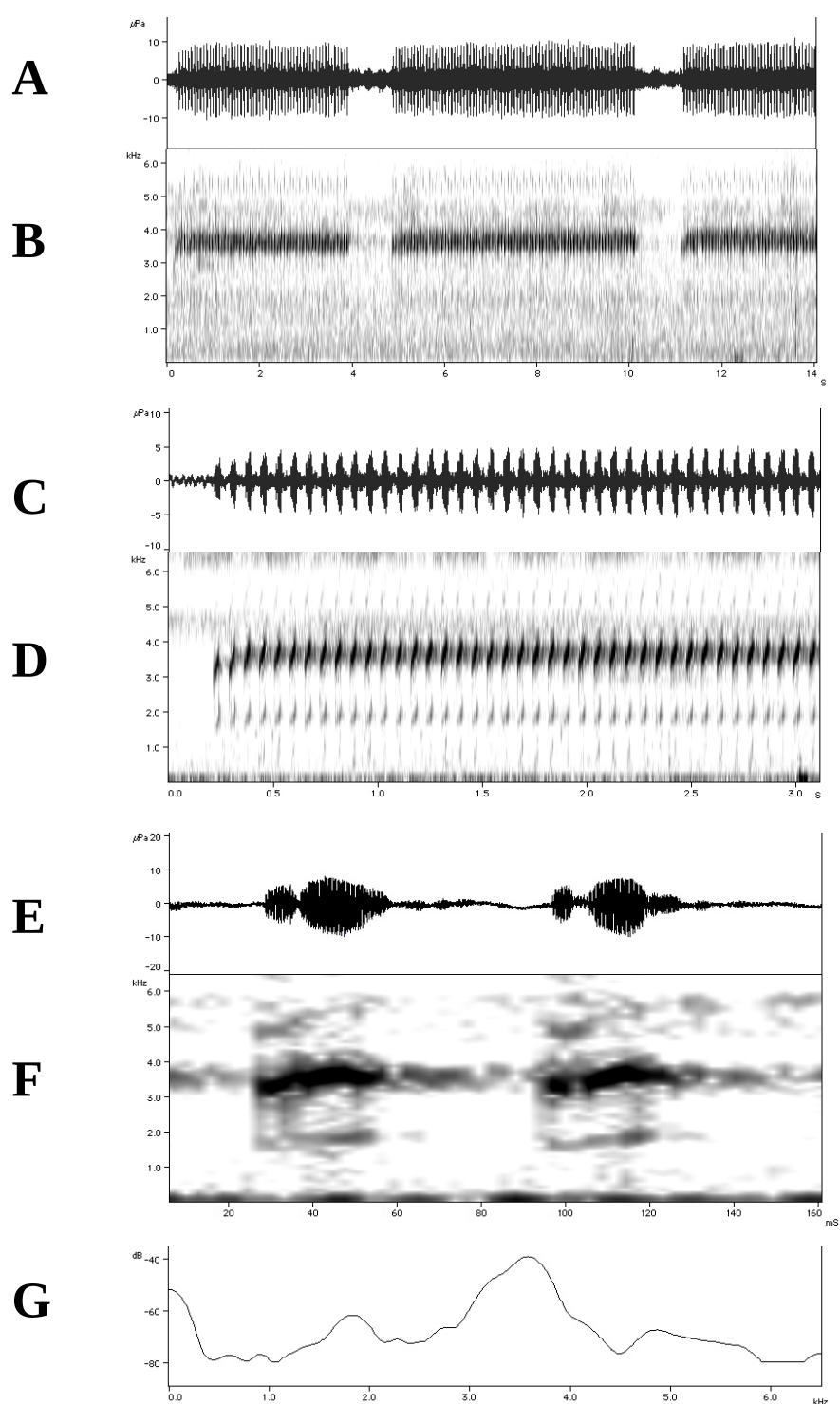


Figura 9. Canto de anuncio de *Hyloxalus yasuni*: (A) oscilograma de una secuencia de tres llamados; (B) espectrograma de la misma secuencia; (C) oscilograma de 3 s del inicio de un llamado; (D) espectrograma de la misma sección; (E) oscilograma de dos notas; (F) espectrograma de las mismas dos notas; (G) espectro de poder de una nota.

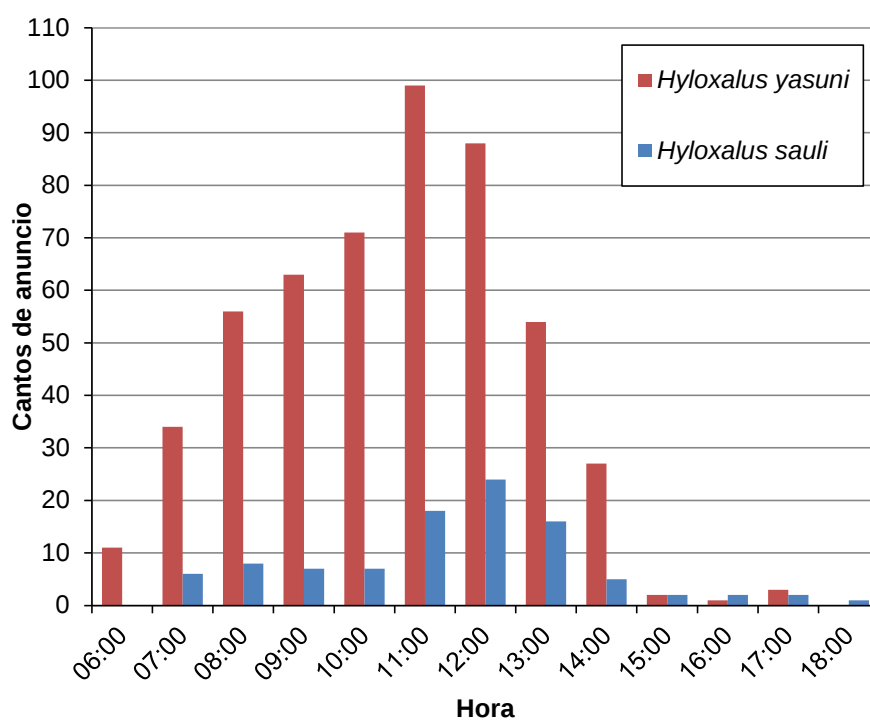


Figura 10. Actividad vocal de *Hyloxalus yasuni* e *Hyloxalus sauli* a lo largo del día basada en el número de cantos de anuncio registrados.

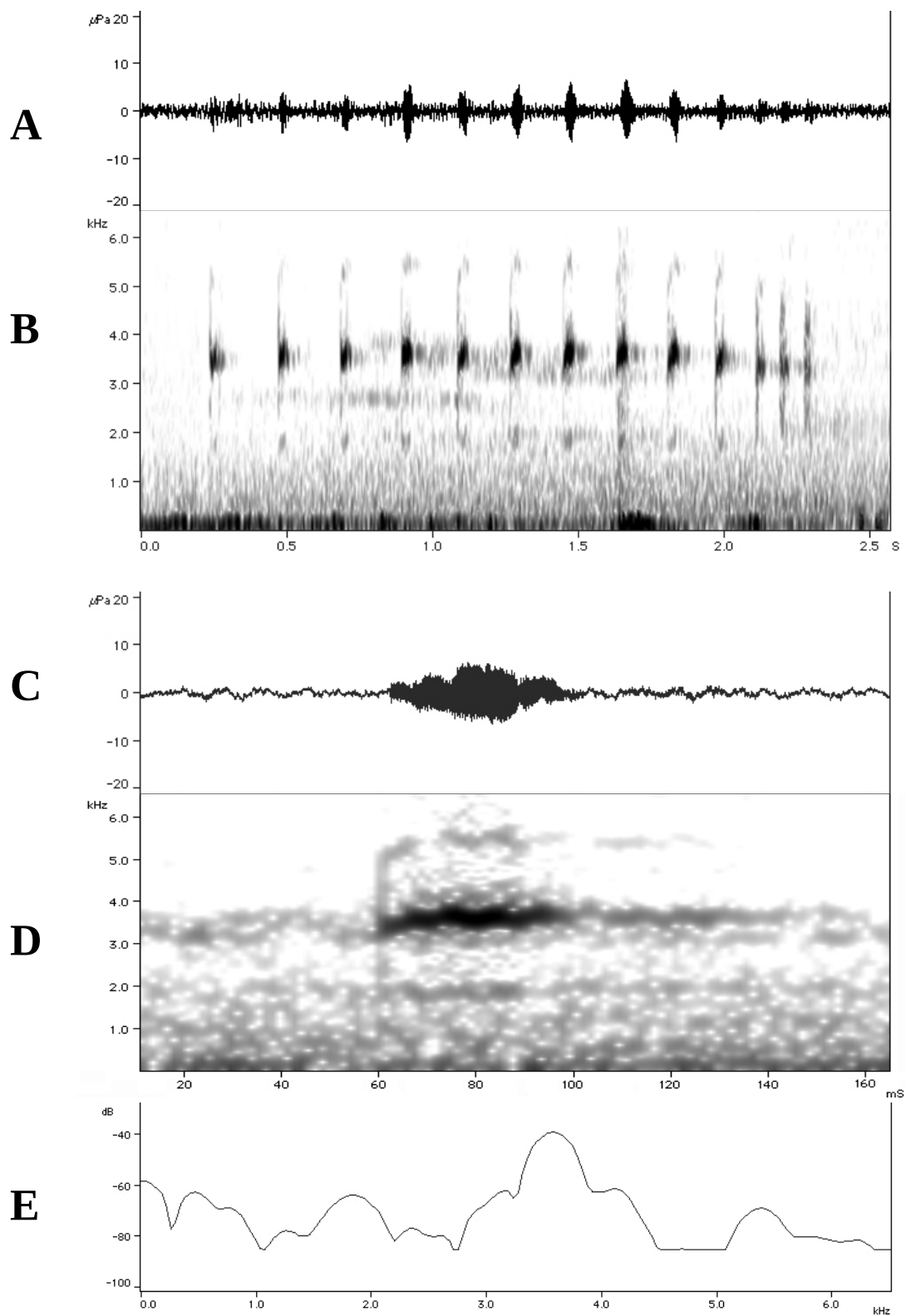


Figura 11. Canto de agresión de *Hyloxalus yasuni*: (A) oscilograma de un canto completo de 2.5 s; (B) espectrograma del mismo canto; (C) oscilograma de una nota; (D) espectrograma de la misma nota; (E) espectro de poder de una nota.

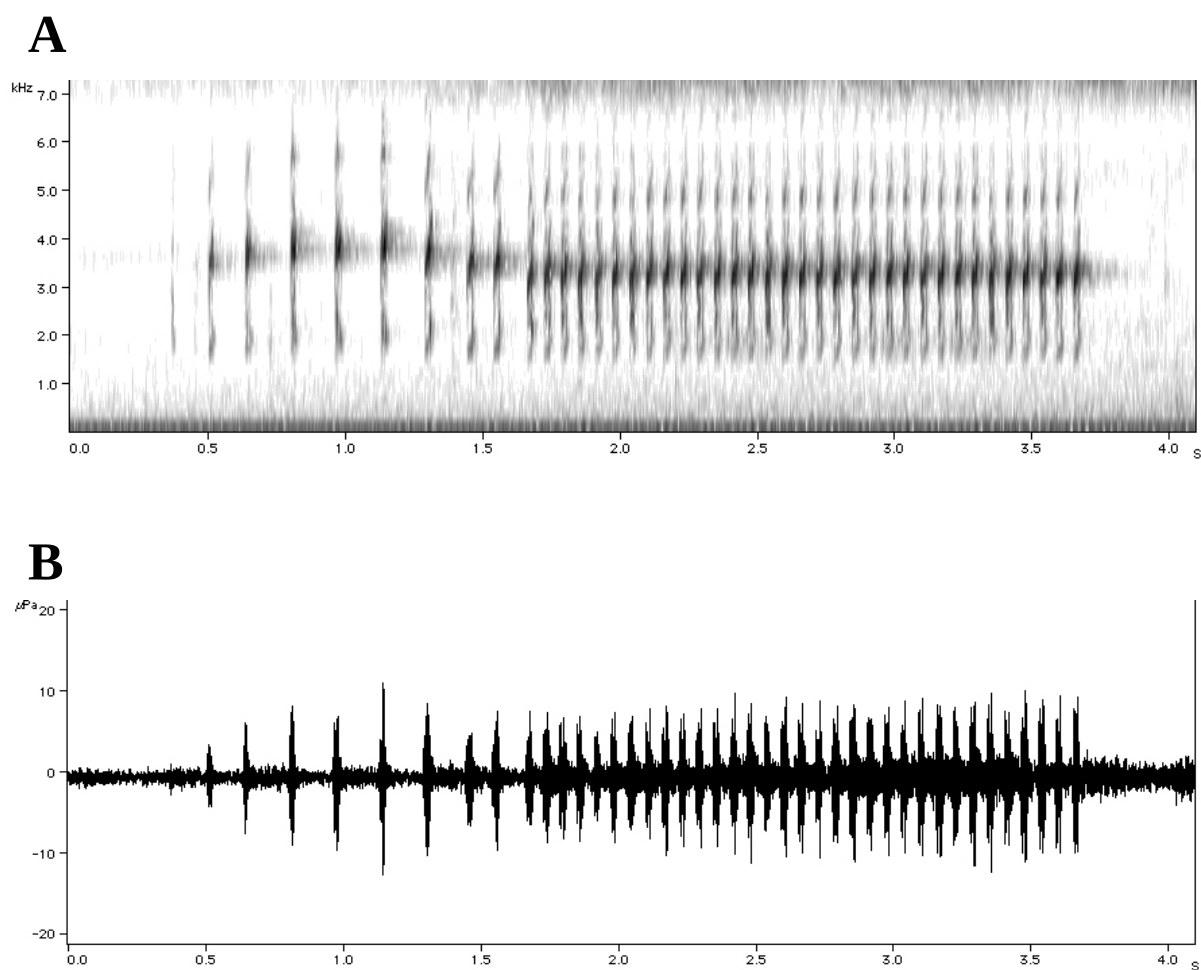


Figura 12. Vocalización mixta entre el canto de agresión y anuncio de *Hyloxalus yasuni*: (A) espectrograma; (B) oscilograma del mismo canto. Nótese el incremento y decremento de frecuencia e intensidad en las notas de agresión que luego se vuelve estable en las notas de anuncio.

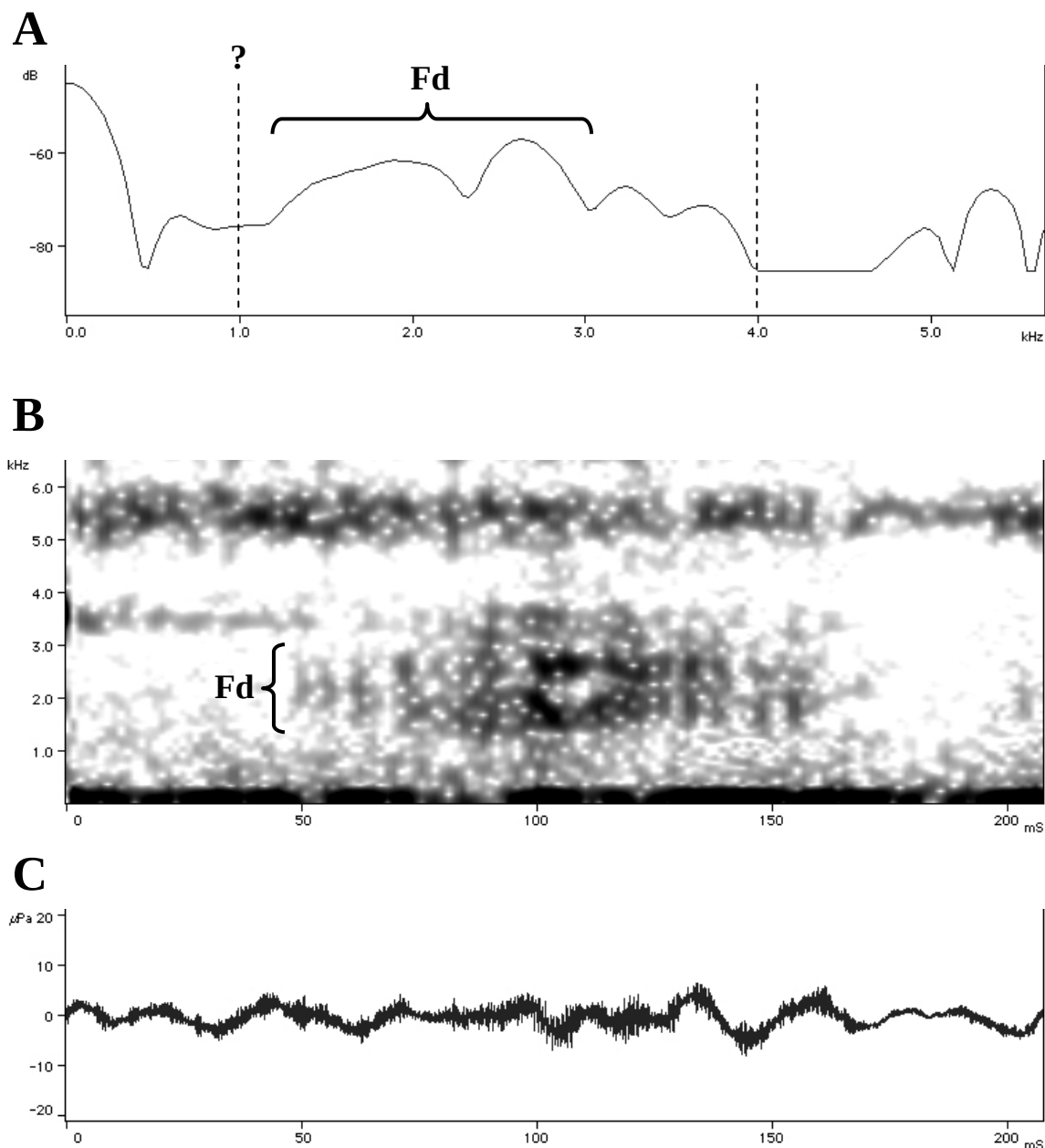


Figura 13. Vocalización de agresión en combate de *Hyloxalus yasuni*: (A) espectro de poder; (B) espectrograma; (C) oscilograma. Nótese que no existe una estructura armónica definida y la frecuencia dominante (Fd) no está concentrada en un tono específico sino que abarca un amplio rango de frecuencias. Las líneas punteadas indican el rango aproximado de frecuencias de esta vocalización, pero el límite inferior (?) se pierde en el ruido ambiental.

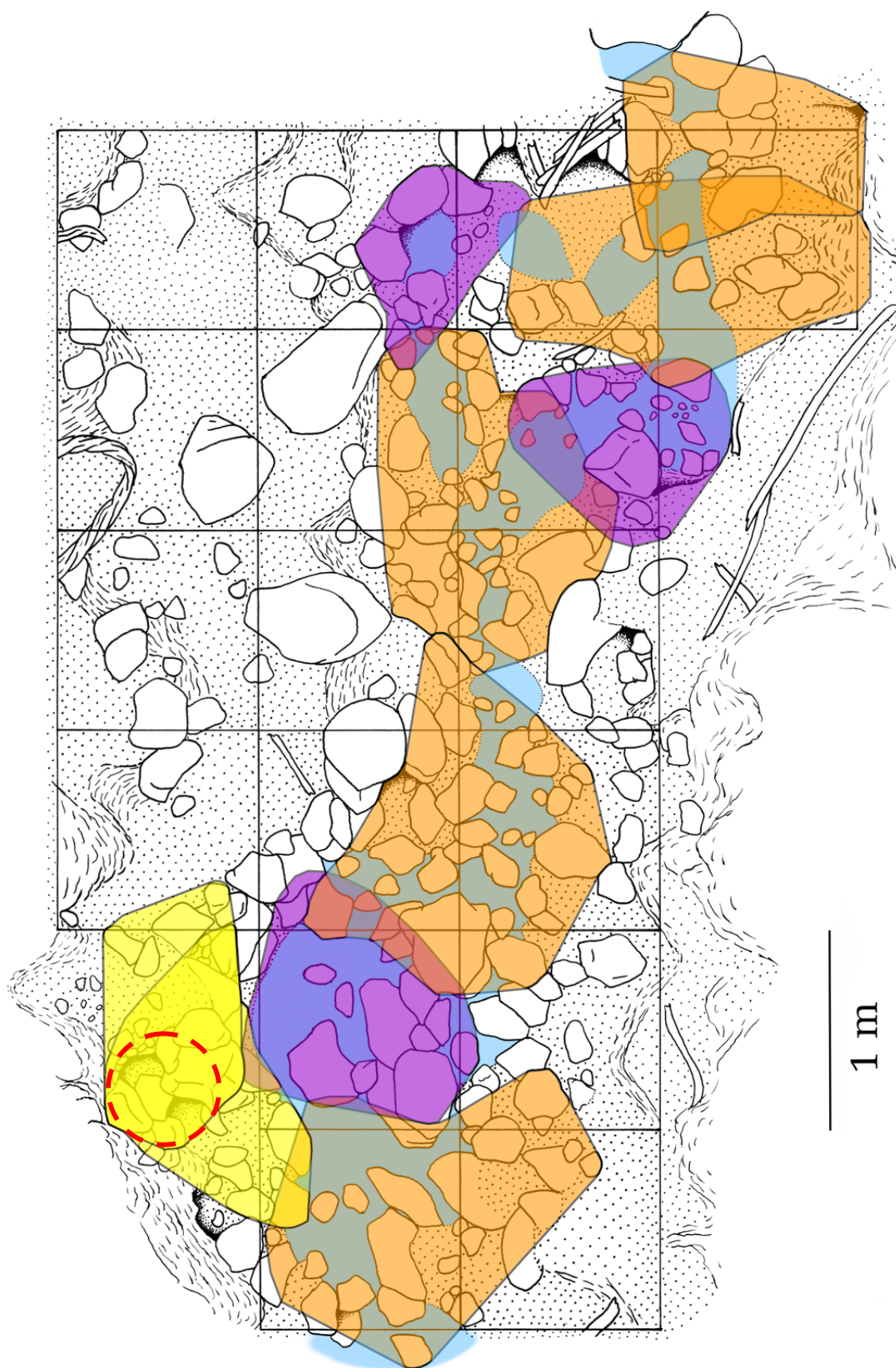


Figura 14. Territorios delimitados en el cuadrante permanente durante enero de 2002: morado = machos de *Hyloxalus yasuni*; naranja = hembras de *Hyloxalus yasuni*; amarillo = pareja de *Hyloxalus sauli* (macho a la izquierda y hembra a la derecha; el círculo rojo entrecortado indica las entradas de su cavidad).

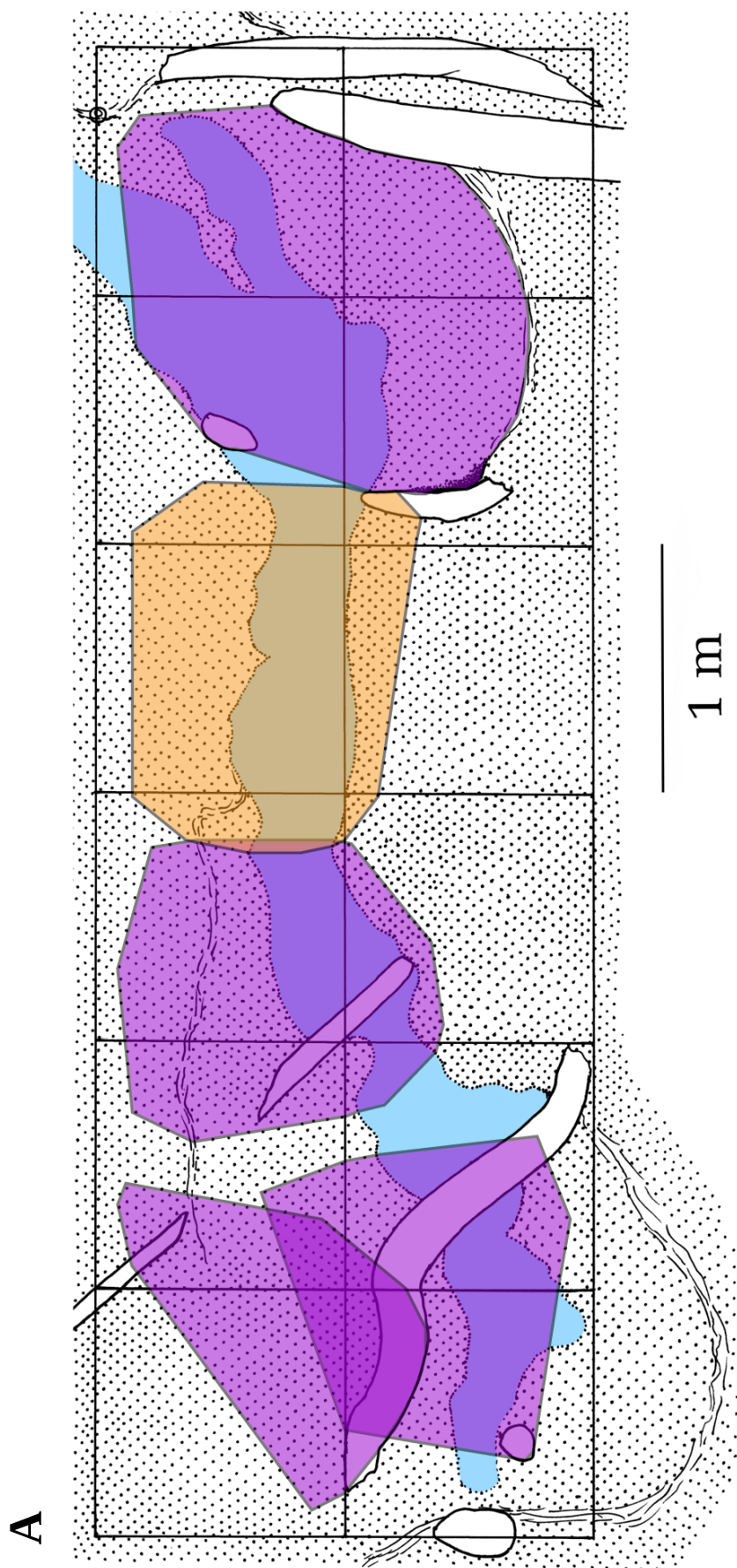


Figura 15. Territorios de *Hyloxalus yasuni* delimitados en los cuadrantes temporales: (A) no rocoso del 22 de abril de 2002. Morado = machos; naranja = hembras, celeste = curso de agua.

B

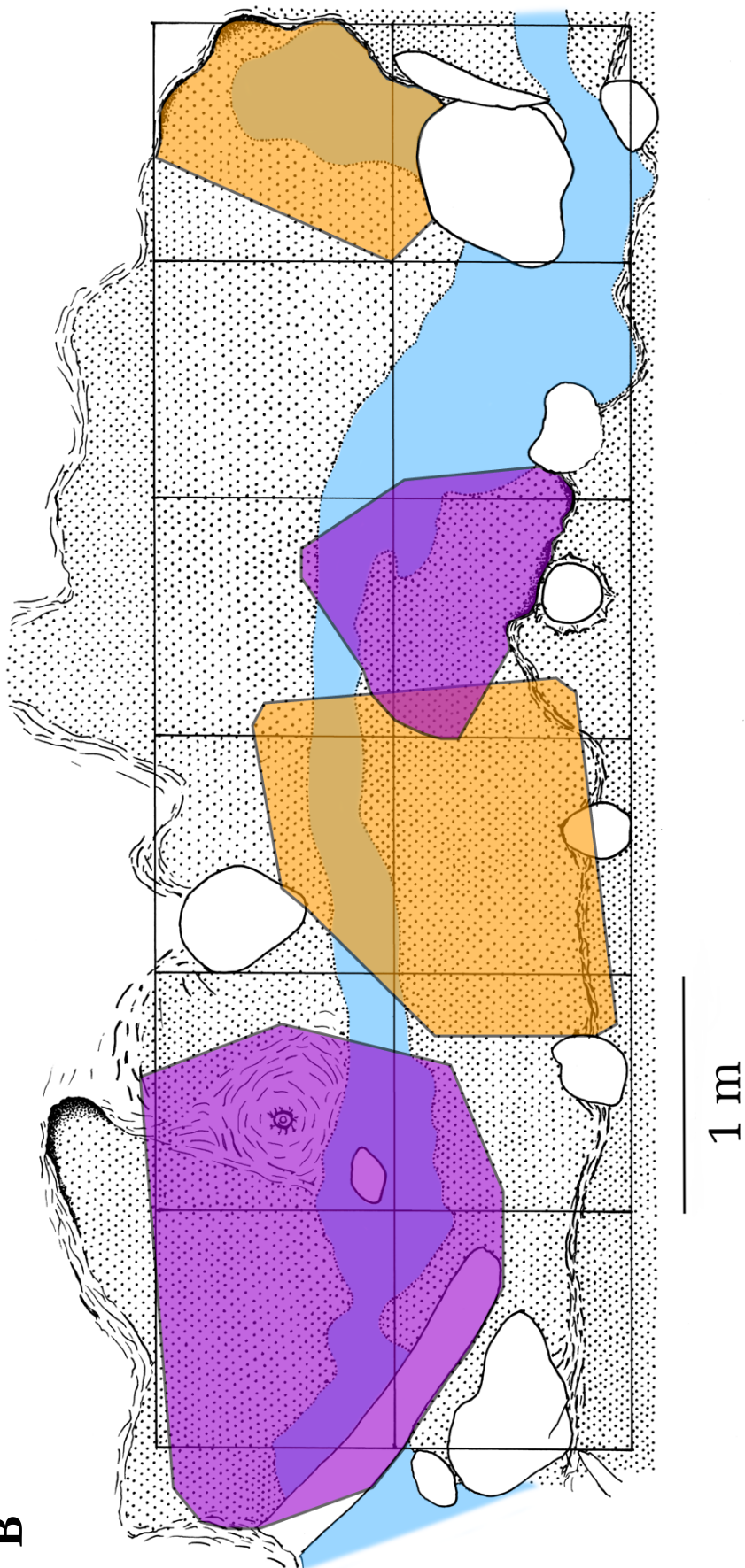


Figura 15 (continuación). (B) cuadrante no rocoso del 22 de abril de 2002. Morado = machos; naranja = hembras, celeste = arroyo.

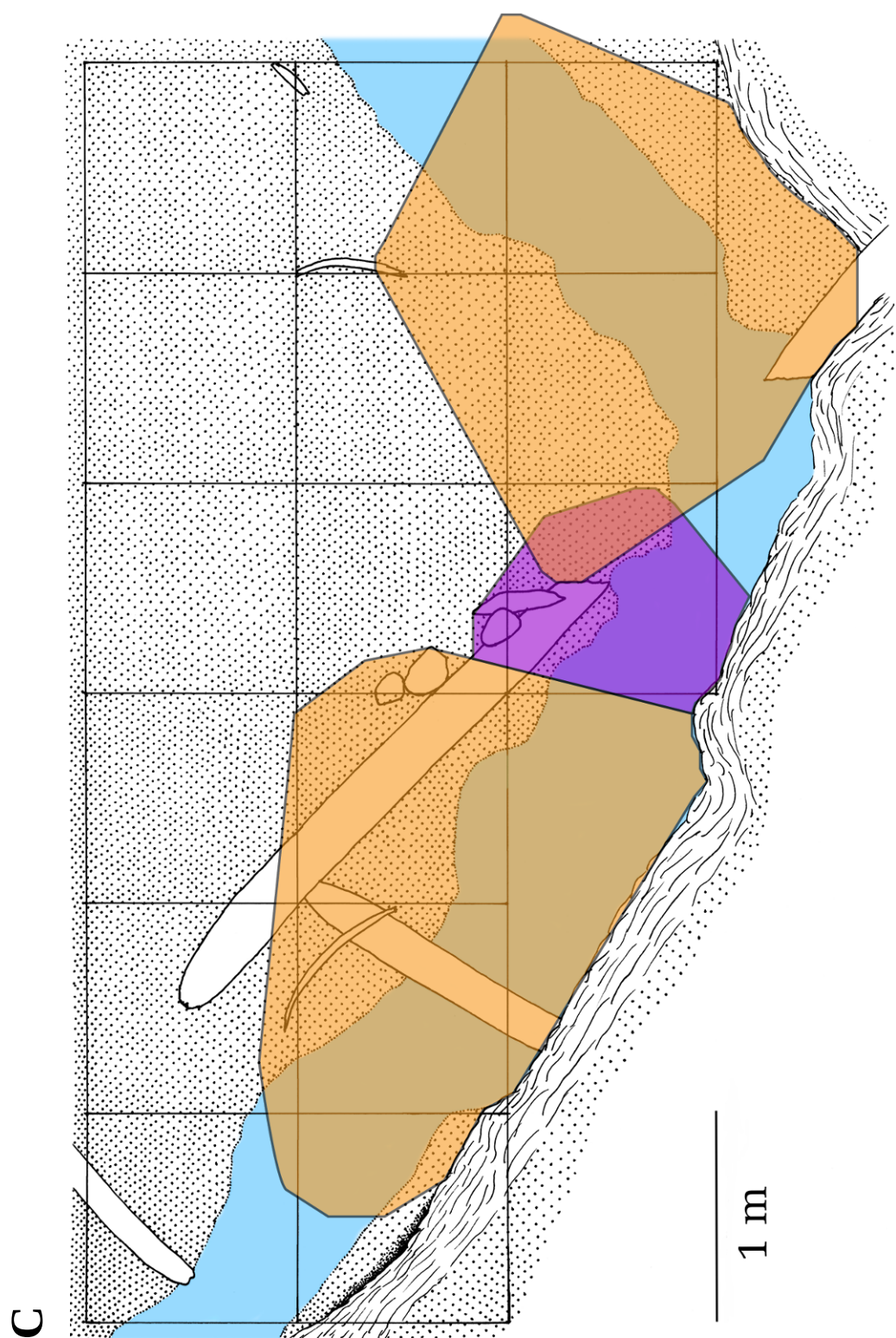


Figura 15 (continuación). (C) cuadrante no rocoso del 15 de julio de 2002. Morado = machos; naranja = hembras, celeste = arroyo.

D

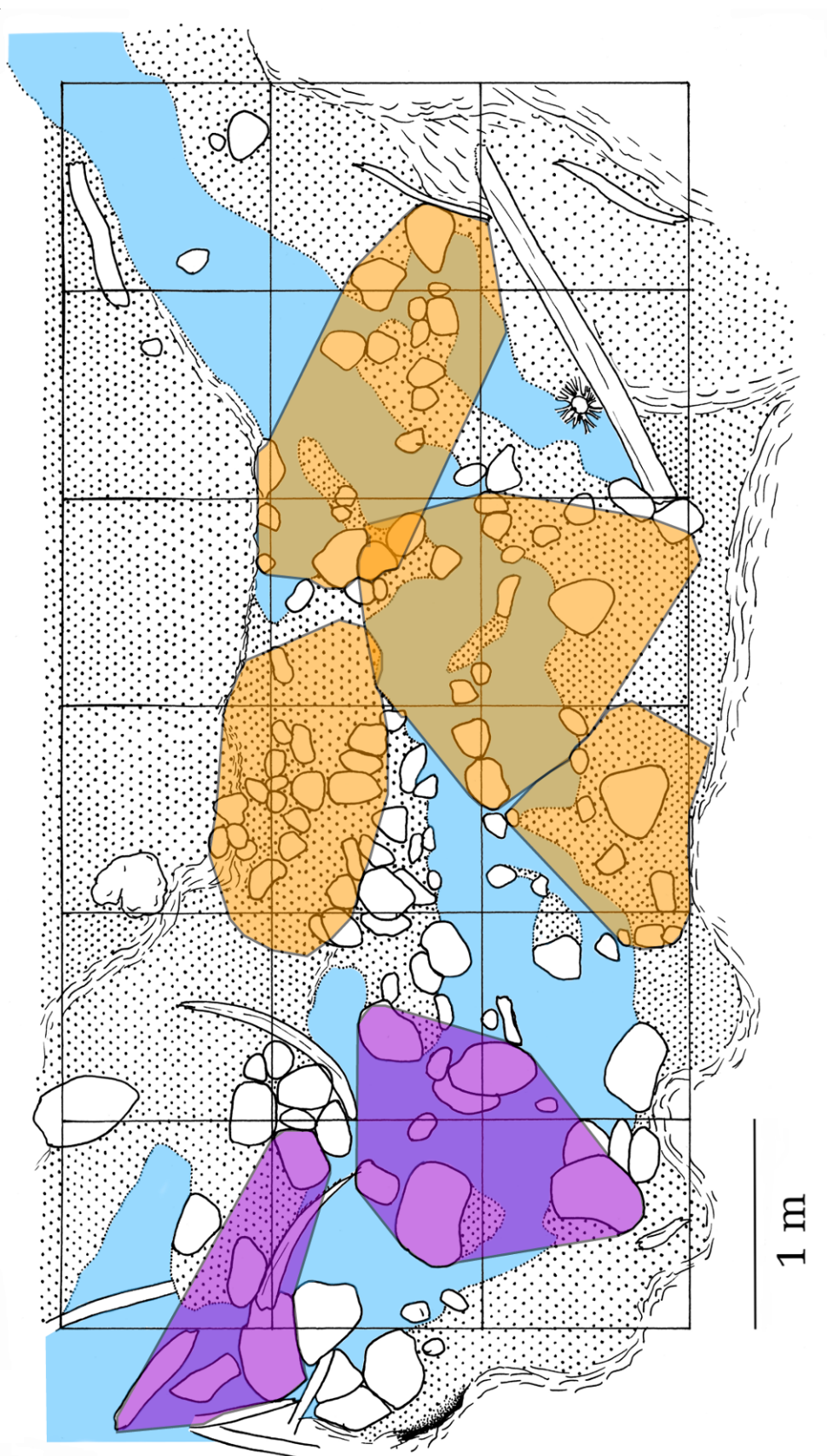


Figura 15 (continuación). (D) cuadrante rocoso del 21 de julio de 2002. Morado = machos; naranja = hembras, celeste = arroyo.

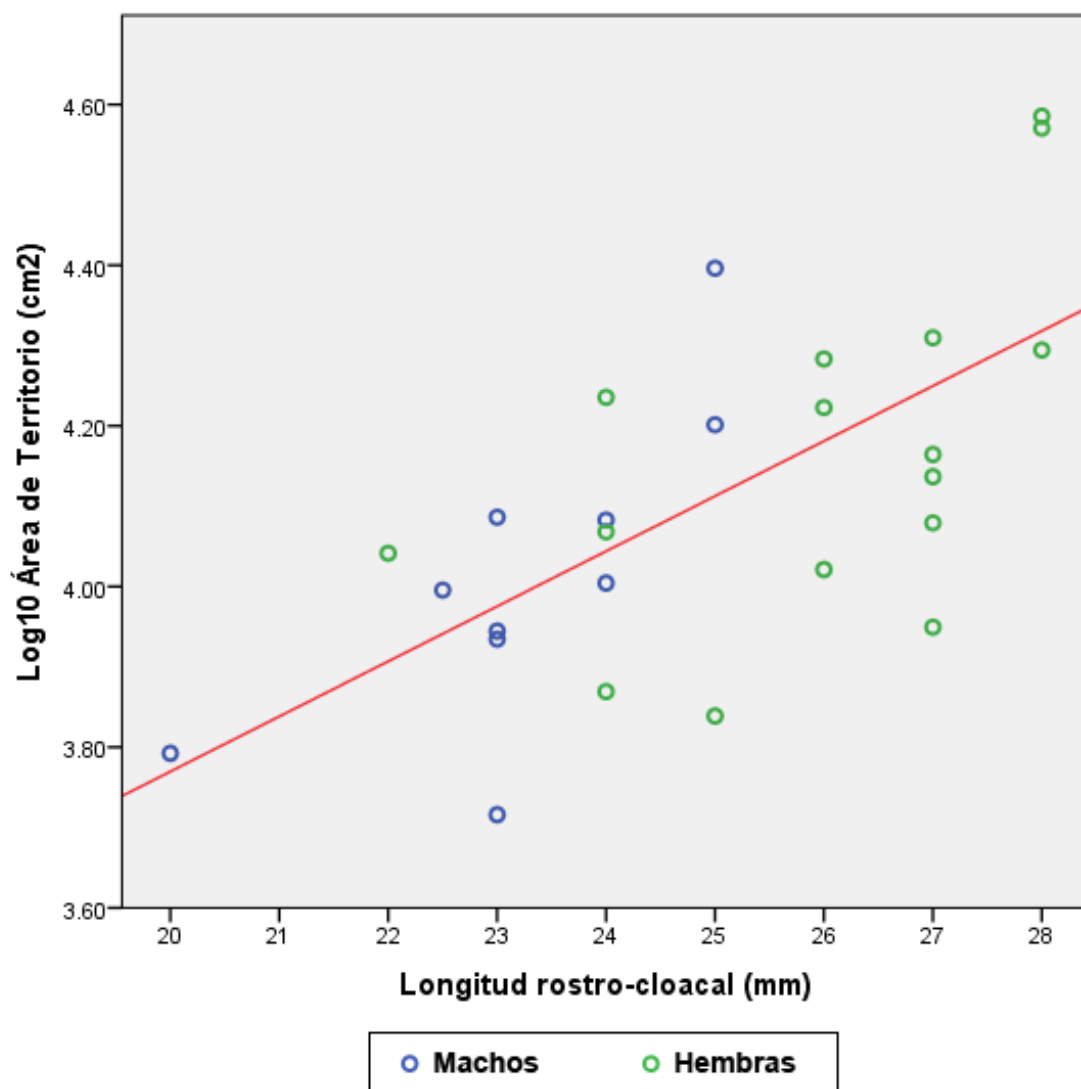


Figura 16. Correlación entre la longitud rostro-cloacal de los individuos de *Hyloxalus yasuni* y el área del territorio (Pearson, $r = 0.666$, $P < 0.001$, $gl = 24$).

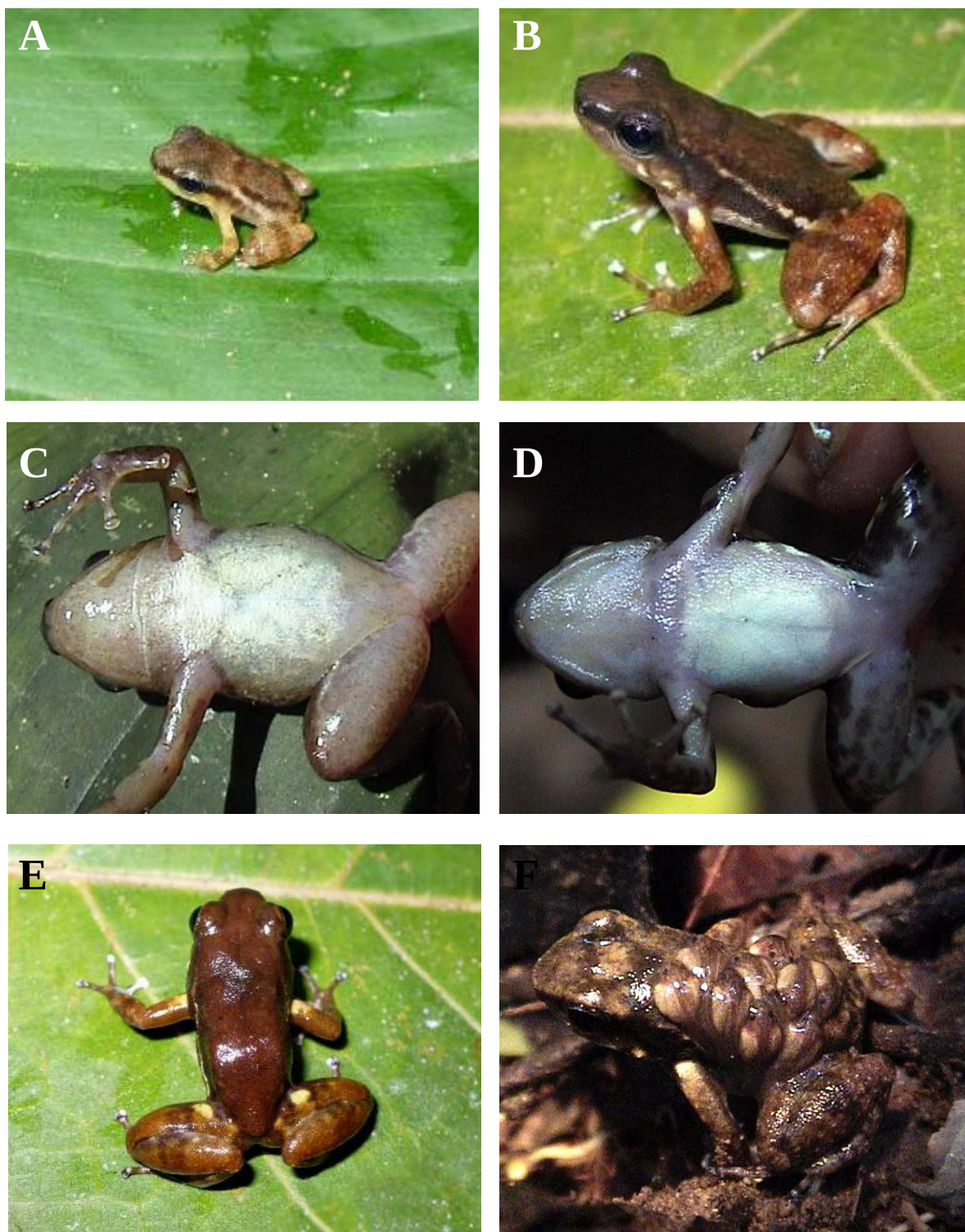


Figura 17. *Hyloxalus sauli*: (A) juvenil (LRC = 11 mm); (B) vista lateral de un adulto; (C) hembra en vista ventral; (D) macho en vista ventral; (E) Individuo donde se muestra las manchas en la base de las extremidades; (F) macho transportando renacuajos.

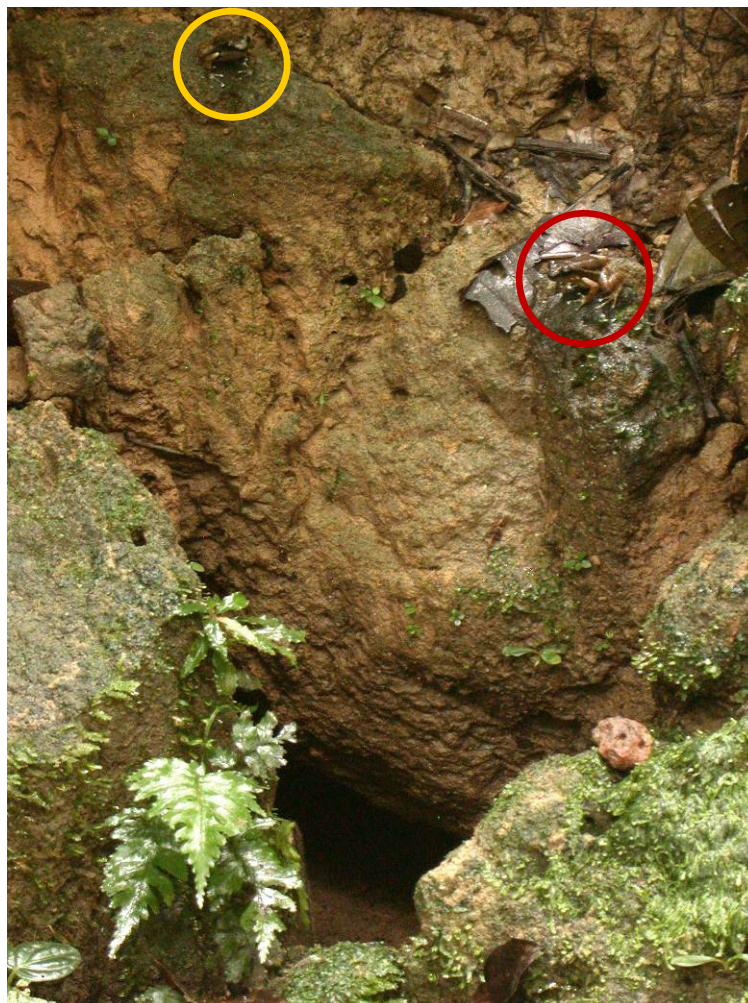
G

Figura 17 (continuación). (G) parejas perchando a la entrada de dos cavidades diferentes donde residían (círculo amarillo = macho; círculo rojo = hembra).

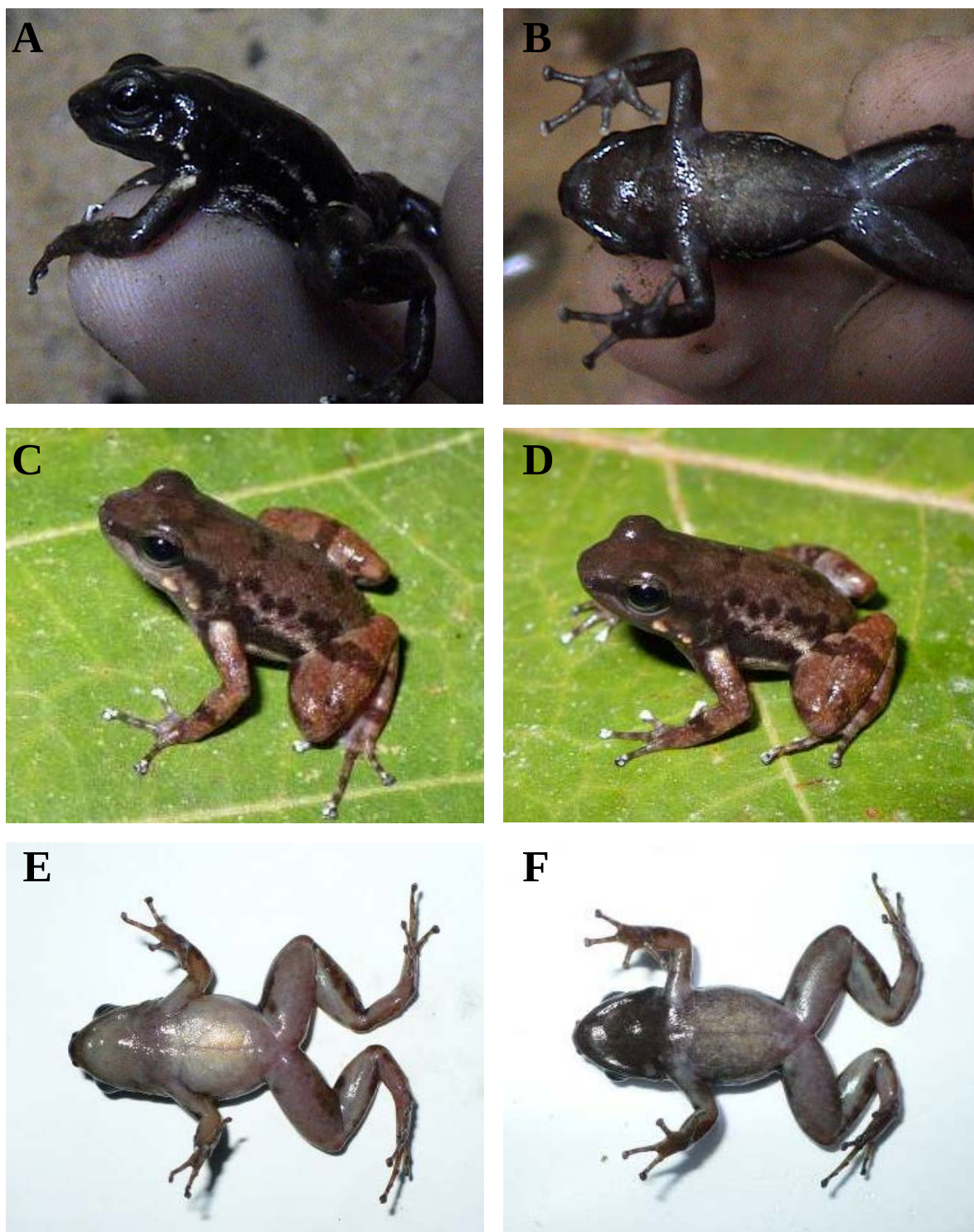


Figura 18. Cambio de coloración en *Hyloxalus sauli*: (A) vista dorsolateral de un macho oscurecido luego de combate, (B) vista ventral del mismo macho oscurecido; (C) vista dorsolateral de un macho en coloración normal; (D) vista dorsolateral del mismo macho en coloración parcialmente oscurecida (nótese la zona de las mejillas); (E) vista ventral del mismo macho en coloración normal; (F) vista ventral del mismo macho parcialmente oscurecido.

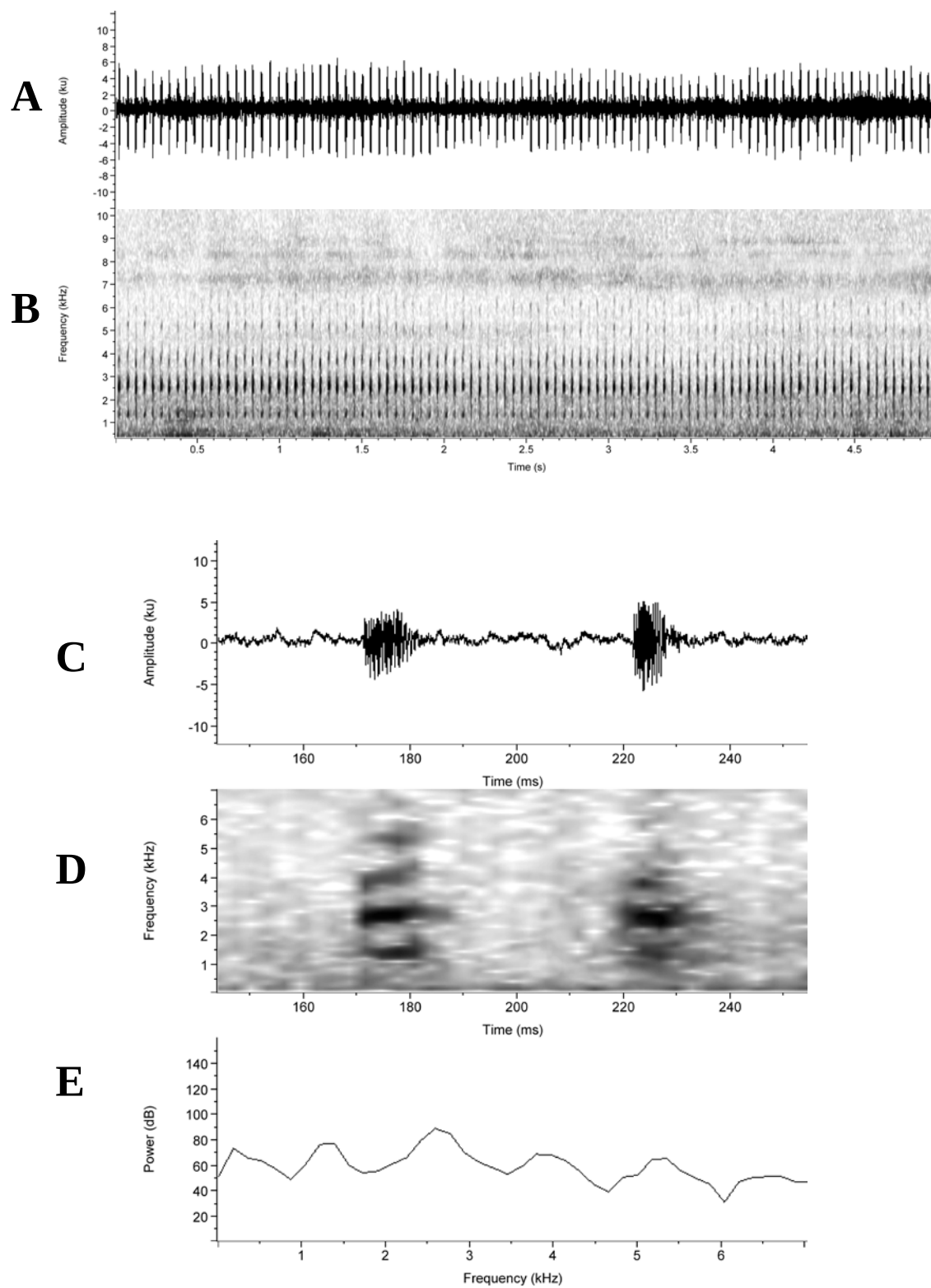


Figura 19. Canto de anuncio de *Hyloxalus sauli*: (A) oscilograma de una sección de 5 s; (B) espectrograma de la misma sección; (C) oscilograma de dos notas; (D) espectrograma de dos notas; (E) espectro de poder de una nota.

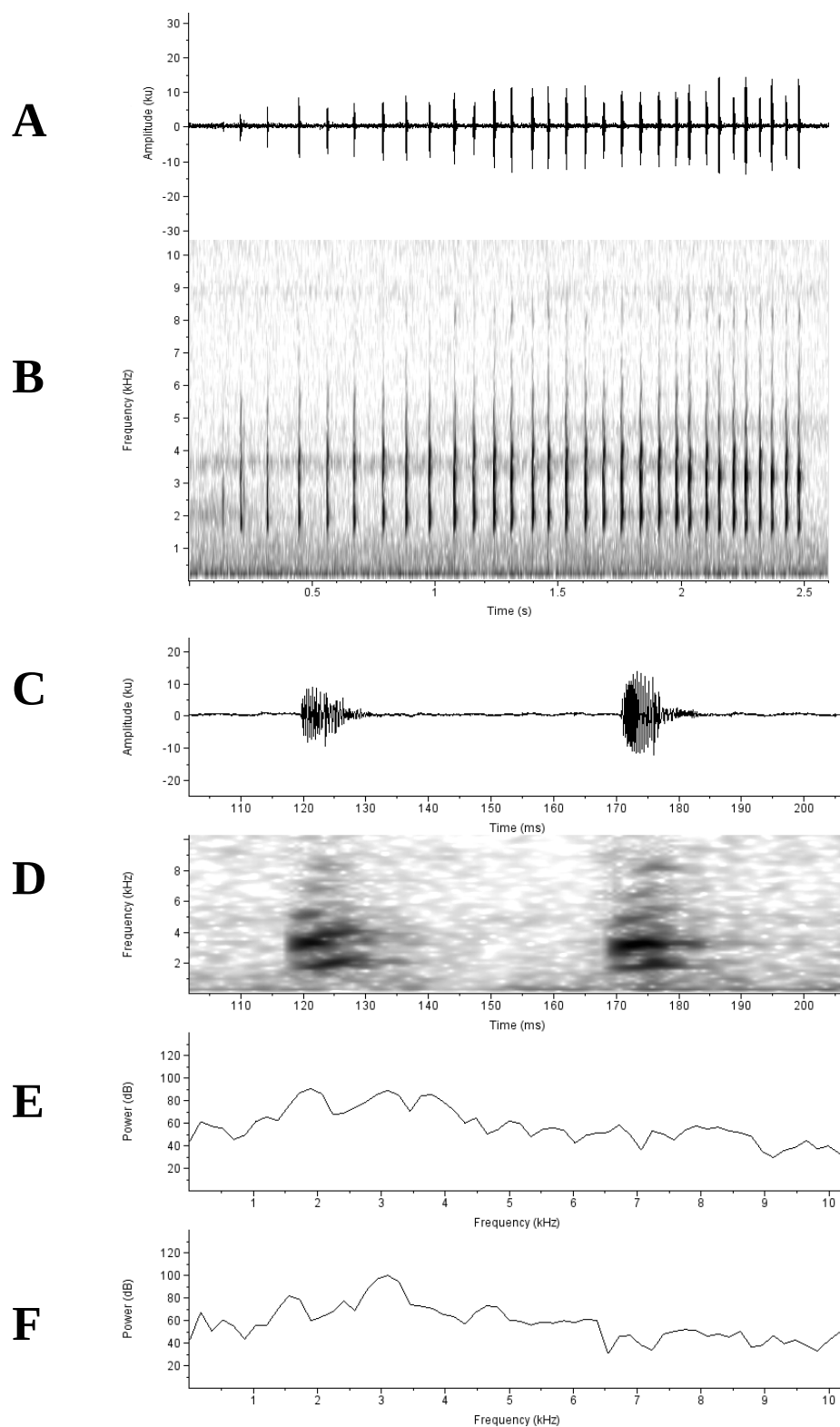


Figura 20. Canto de agresión de *Hyloxalus sauli*: (A) oscilograma de un canto completo de 2.5 s; (B) espectrograma del mismo canto; (C) oscilograma del último par de notas; (D) espectrograma del mismo par de notas; (E) espectro de poder de la primera nota del par; (F) espectro de poder de la segunda nota del par.

10. TABLAS

Tabla 1. Parámetros temporales y espectrales de las vocalizaciones de *Hyaloxalus yasuni*. Se indica la media $\pm$ desviación estándar y el rango (entre paréntesis). Los valores de n están expresados como número de cantos [número de individuos]. Los cantos de un mismo individuo se promediaron entre sí para evitar pseudoreplicación.

Tipo de vocalización	Duración de la llamada (ms)	Intervalo entre llamadas (ms)	Notas por Llamada	Duración de la nota (ms)	Intervalo entre notas (ms)	Tiempo pico de la nota (ms)
Anuncio	5230 $\pm$ 2230 (395–21780) $n = 17$ [17]	1521.0 $\pm$ 1347.3 (468–16429) $n = 8$ [8]	71.1 $\pm$ 47.6 (5–310) $n = 17$ [17]	31.0 $\pm$ 3.7 (19.2–31.0) $n = 8$ [8]	39.5 $\pm$ 2.7 (29.5–49.5) $n = 8$ [8]	18.5 $\pm$ 4.3 (0.9–26.9) $n = 8$ [8]
Agresión o advertencia	2465.7 $\pm$ 984.4 (739.6–4609.3) $n = 24$ [20]	–	16.2 $\pm$ 7.0 (6–33) $n = 24$ [20]	31.0 $\pm$ 6.0 (9.2–43.1) $n = 11$ [10]	130.3 $\pm$ 34.6 (36.8–321.1) $n = 11$ [10]	15.1 $\pm$ 6.6 (0.1–31.0) $n = 11$ [10]
Agresión en combate	154.2 $\pm$ 66.2 (88.5–309.2) $n = 25$ [10]	–	1 $n = 25$ [10]	154.2 $\pm$ 66.2 (88.5–309.2) $n = 25$ [10]	–	50.8 $\pm$ 42.0 (0.0–169.8) $n = 25$ [10]

Tabla 1. Continuación.

Tipo de vocalización	Tiempo pico de la nota (ms)	Rango de frecuencias (Hz)	Pico de la frecuencia dominante (Hz)
Anuncio	18.5 ± 4.3 (0.9–26.9) <i>n</i> = 8 [8]	3000–4000 <i>n</i> = 8 [8]	3664 ± 137 (3182–3968) <i>n</i> = 8 [8]
Agresión o advertencia	15.1 ± 6.6 (0.1–31.0) <i>n</i> = 11 [10]	3300–4300 <i>n</i> = 11 [10]	3690 ± 207 (3296–4305) <i>n</i> = 11 [10]
Agresión en combate	50.8 ± 42.0 (0.0–169.8) <i>n</i> = 25 [10]	1300–4000 <i>n</i> = 25 [10]	1500–3300 <i>n</i> = 25 [10]

Tabla 3. Área de los territorios registrados en los cuadrantes temporales. Los individuos que no fueron marcados se nombran como “no ID”. Cb = *Hyloxalus yasuni*; M = machos; H = hembras. Nota: el prefijo “Cb” del código proviene del nombre vigente para la especie durante el año de estudio (*Colostethus bocagei*).

Cuadrante	Código	Sexo	LRC (mm)	Tamaño del territorio (m ²)
22/04/2002	Cb 0350	H	-	0.93
metro 0	Cb 0425	H	24	1.17
(no rocoso)	Cb 2201	H	27	1.20
	Cb 2440	M	25	1.59
	Cb 2200	H	28	1.97
24/04/2002	Cb no ID	H	-	0.81
metro 30	Cb 0435	M	32	0.88
(no rocoso)	Cb no ID	H	-	1.74
	Cb 2222	M	25	2.17
15/07/2002	Cb noID	M	-	0.98
metro 95	Cb 4???	H	28	2.78
(no rocoso)	Cb 2232	H	28	3.70
21/07/2002	Cb 0432	H	-	0.71
metro 80	Cb no ID	M	-	0.73
(rocoso)	Cb 2053	H	26	1.05
	Cb 0021	M	24	1.21
	Cb noID	H	-	1.46
	Cb 0013	H	26	1.67

Tabla 4. Información sobre las puestas de huevos de *Hyloxalus yasuni* encontradas. Los asteriscos (*) indican las puestas que fueron encontradas el día de la ovoposición.

Puesta No.	Fecha de ovoposición/hallazgo	Fecha de eclosión	# huevos	# renacuajos hallados en el dorso del padre	Observaciones
1	15/11/2001	22/11/2001	11	7	Habían 11 renacuajos viables hasta el día anterior a la eclosión
2*	09/01/2002	20/01/2002	12	12	—
3*	11/01/2002	-	11	-	Desapareció el 12/01/2002
4	20/01/2002	25/01/2002	10	6	2 huevos desaparecieron y 2 no eran viables
5	09/02/2002	-	8	-	Desapareció el 10/02/2002
6	10/02/2002	-	12	-	Desapareció el 12/02/2002
7	16/03/2002	-	11	-	Desapareció el 22/03/2002
8*	14/04/2002	26–27/04/2002	9	9	Día exacto de eclosión incierto ya que no se visitó entre las tardes del 26–27/04/2002.
9*	17/04/2002	-	11	-	Desapareció el 22/04/2002
10	09/07/2002	16/07/2002	7	2	Huevos desaparecieron gradualmente
11*	12/09/2002	22/09/2002	8	8	—

Tabla 5. Parámetros temporales y espectrales de las vocalizaciones de *Hyloxalus sauli*. Se indica la media $\pm$ desviación estándar y el rango (entre paréntesis). Los valores de n están expresados como número de cantos [número de individuos]. Los cantos de un mismo individuo se promediaron entre sí para evitar pseudoreplicación.

Tipo de vocalización	Duración de la llamada (s)	Notas por Llamada	Duración de la nota (ms)	Intervalo entre notas (ms)	Tiempo pico de la nota (ms)
Anuncio	41.8 $\pm$ 104.3 (0.2 – 792) $n = 16$ [8]	802.4 $\pm$ 1977.1 (5–15162) $n = 16$ [8]	12.1 $\pm$ 3.8 (9–16) $n = 4$ [4]	38.1 $\pm$ 3.0 (33–46) $n = 4$ [4]	2138 $\pm$ 303 (1651–2622) $n = 4$ [4]
Agresión	2.8 $\pm$ 1.1 (1.6–4.6) $n = 10$ [4]	33.9 $\pm$ 12.7 (17–61) $n = 10$ [4]	7.8 $\pm$ 2.0 (5–10) $n = 10$ [4]	149.3 $\pm$ 20.8 (117–171) $n = 10$ [4]	1228 $\pm$ 296 (1002–1442) $n = 10$ [4]

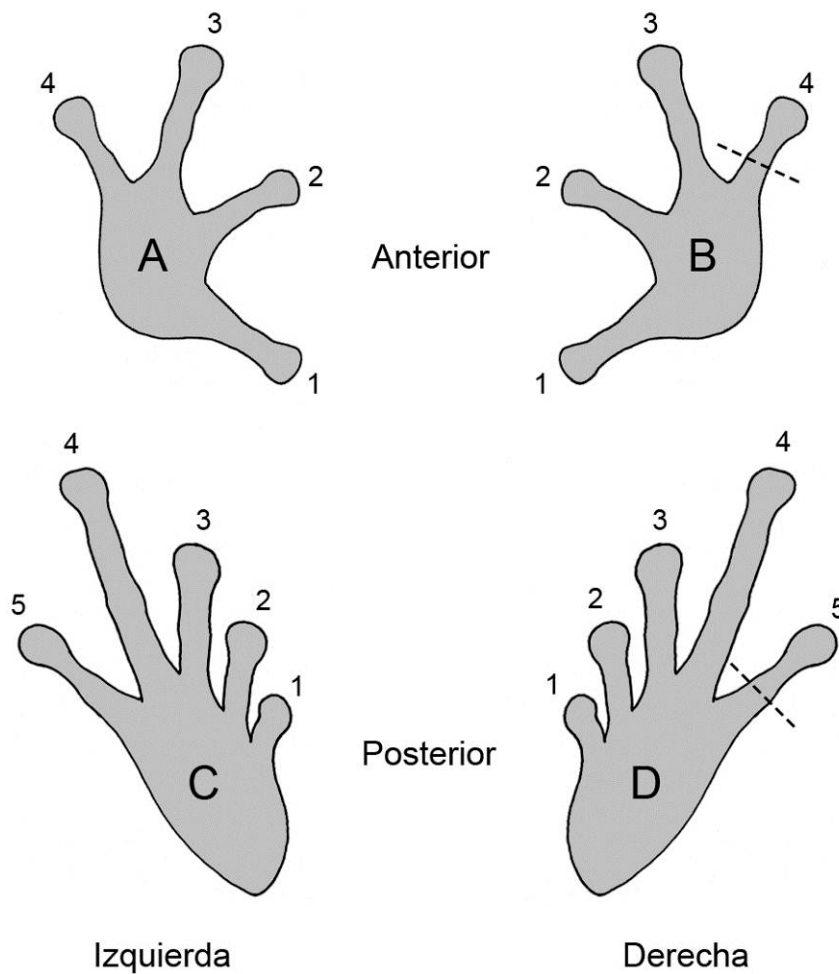
Tabla 5. Continuación.

Tipo de vocalización	Notas por segundo	Rango de frecuencias (Hz)	Pico de la frecuencia dominante (Hz)
Anuncio	20.4 ± 0.8 (19.1–21.8) <i>n</i> = 16 [8]	2100–3200 <i>n</i> = 4 [4]	2862 ± 295 (2411–3380) <i>n</i> = 4 [4]
Agresión	14.1 ± 1.0 (13.2–16.0) <i>n</i> = 10 [4]	1000–1900 <i>n</i> = 10 [4]	3007 ± 100 (2885–3143) <i>n</i> = 10 [4]

10. ANEXOS

Anexo 1. Datos de clima registrados en el área de estudio. Los valores de precipitación corresponden a los totales de cada mes. Los valores de temperatura y humedad corresponden a los promedios de cada mes.

Año	Mes	Precipitación (mm)	Temperatura (°C)	Humedad (%)
2001	Octubre	120.9	26.08	92.17
	Noviembre	171.0	26.94	85.92
	Diciembre	456.1	26.42	95.12
2002	Enero	51.0	25.56	93.60
	Febrero	211.7	25.59	95.21
	Marzo	196.6	25.02	96.93
	Abril	364.3	25.78	93.99
	Mayo	330.2	—	—
	Junio	287.9	—	—
	Julio	557.0	23.69	98.22
	Agosto	196.3	—	—
	Septiembre	188.9	25.18	95.79
PROMEDIO		260.99	25.58	94.11
TOTAL		3131.9	—	—



Anexo 2. Esquema de las extremidades de un individuo (vista dorsal) mostrando la asignación de letras y números utilizada para obtener los códigos de marcaje (modificado de Donnelly, 1989 en Donnelly *et al.*, 1994). Se amputa como máximo un dígito por extremidad, es decir, cuatro dígitos por individuo. Se excluyeron del marcaje los dedos 1 y 3 de las extremidades anteriores y el dedo 4 de las posteriores. El código indica la extremidad y el dedo en que se aplica el corte. Por ejemplo, el código A0B4C3D5 indica ausencia de corte en la pata A, corte del dedo 4 de la pata B, corte del dedo 3 de la pata C y corte del dedo 5 de la pata D. Sin embargo, por simplicidad y eficiencia, se redujo los códigos a un número de 4 dígitos donde el orden de cada dígito indica de manera tácita la letra que le corresponde. Así, el código 2013 indica implícitamente que nos referimos al individuo A2B0C1D3. Las líneas entrecortadas indican el punto de corte en los dígitos.

Anexo 3. Protocolo para marcaje de dendrobátidos mediante corte de dígitos. Durante el presente estudio se aplicó el siguiente procedimiento para marcar anfibios:

- Los dígitos eran cortados utilizando tijeras de acero inoxidable. Previamente a cada evento de marcaje las tijeras se desinfectaban con etanol al 75% y se secaban con papel absorbente.
- El corte se hacía inmediatamente por debajo de la primera articulación interfalángica proximal (Anexo 2). Se evitó cortar los dedos desde la base de los mismos porque se vio que esto producía un sangrado más profuso y causaba un mayor traumatismo e inflamación. La remoción de la articulación era suficiente para diferenciar entre un dedo marcado y una amputación natural en la mayoría de los casos, ya que las malformaciones o mutilaciones naturales por lo general comprometían sólo parte del dedo (conservando al menos la primera articulación) o el dedo completo junto con parte de la pata.
- Fueron excluidos del marcaje los dedos 1 y 3 de la extremidad anterior y el dedo 4 de la posterior debido a que, para los anfibios en general, son importantes durante la locomoción y el amplexus. Además, inicialmente se observó que su remoción causaba bastante sangrado y traumatismo por ser los dígitos más largos y robustos del animal.
- Se utilizaron primero las combinaciones que requerían remover solamente uno o dos dígitos en total. Los códigos que requerían un mayor número de cortes se utilizaron una vez que las combinaciones simples se agotaron.

Anexo 4. Lista de especímenes testigo de *Hyloxalus yasuni* e *Hyloxalus sauli* depositados en el Museo QCAZ de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Los individuos juveniles y algunos adultos no fueron sexados.

# QCAZ	ESPECIE	SEXO	LRC (mm)	ESTADIO
17849	<i>Hyloxalus yasuni</i>	M	22.3	adulto
17850	<i>Hyloxalus yasuni</i>	M	22.9	adulto
17851	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	26.1	adulto
17852	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	23.2	adulto
17853	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	10.0	juvenil
17854	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	25.8	adulto
18413	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	-	larva(s)
18756	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	-	larva(s)
21264	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	21.2	adulto
21265	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	16.1	juvenil
21266	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	17.4	juvenil
21267	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	15.1	juvenil
21329	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	-	larva(s)
21330	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	10.7	juvenil
24612	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	-	larva(s)
25053	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	14.7	juvenil
25054	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	12.9	juvenil
25055	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	12.1	juvenil
25057	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	24.2	adulto
25058	<i>Hyloxalus yasuni</i>	M	23.1	adulto
25059	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	27.3	adulto
25061	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	14.3	juvenil
25062	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	18.0	juvenil
25063	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	25.2	adulto
25064	<i>Hyloxalus yasuni</i>	M	23.5	adulto
25065	<i>Hyloxalus yasuni</i>	M	23.6	adulto
25067	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	18.5	juvenil
25068	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	25.6	adulto
25070	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	25.4	adulto
25071	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	25.1	adulto
25072	<i>Hyloxalus yasuni</i>	M	22.5	adulto
25073	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	17.7	juvenil
25074	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	18.5	juvenil
25075	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	20.4	juvenil
25076	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	26.0	adulto
25077	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	9.0	juvenil
25078	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	14.7	juvenil

Anexo 4. Continuación.

# QCAZ	ESPECIE	SEXO	LRC (mm)	ESTADIO
25079	<i>Hyloxalus yasuni</i>	-	11.7	juvenil
25080	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	25.1	adulto
25081	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	25.9	adulto
25082	<i>Hyloxalus yasuni</i>	M	21.7	adulto
25083	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	24.1	adulto
30004	<i>Hyloxalus yasuni</i>	M	23.0	adulto
30005	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	25.5	adulto
30006	<i>Hyloxalus yasuni</i>	M	22.2	adulto
30007	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	24.7	adulto
30008	<i>Hyloxalus yasuni</i>	M	21.2	adulto
30009	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	26.1	adulto
30010	<i>Hyloxalus yasuni</i>	H	21.8	adulto
14445	<i>Hyloxalus sauli</i>	-	-	larva(s)
17858	<i>Hyloxalus sauli</i>	H	24.5	adulto
17869	<i>Hyloxalus sauli</i>	-	-	adulto
17870	<i>Hyloxalus sauli</i>	H	25.1	adulto
19985	<i>Hyloxalus sauli</i>	M	23.3	adulto
19987	<i>Hyloxalus sauli</i>	H	27.1	adulto
22168	<i>Hyloxalus sauli</i>	M	24.9	adulto
23630	<i>Hyloxalus sauli</i>	-	-	larva(s)
25050	<i>Hyloxalus sauli</i>	-	12.7	juvenil
25051	<i>Hyloxalus sauli</i>	-	12.7	juvenil
25056	<i>Hyloxalus sauli</i>	-	13.7	juvenil
25060	<i>Hyloxalus sauli</i>	-	15.5	juvenil
29693	<i>Hyloxalus sauli</i>	H	-	adulto

Anexo 5. ANOVA DCA Factorial 2x2 del Log₁₀ del área de los territorios (cm²) de *Hyloxalus yasuni* según las variables de tipo de terreno y sexo.

Factores inter-sujetos

		N
Tipo de terreno	Rocoso	24
	No rocoso	12
Sexo	Macho	13
	Hembra	23

Pruebas de efectos inter-sujetos

Variable dependiente: Log10 Área de territorio (cm2)

Origen	Tipo III de suma de cuadrados	Gl	Cuadrático promedio	F	Sig.
Modelo	596.842 ^a	4	149.210	4245.640	.000
Terreno	.165	1	.165	4.699	.038
Sexo	.069	1	.069	1.958	.171
Terreno * Sexo	.003	1	.003	.078	.782
Error	1.125	32	.035		
Total	597.966	36			

a. R al cuadrado = .998 (R al cuadrado ajustada = .998)

Medias marginales estimadas

1. Gran media

Variable dependiente: Log10 Área de territorio (cm2)

Media	Error estándar	Intervalo de confianza al 95%	
		Límite inferior	Límite superior
4.082	.035	4.011	4.153

2. Tipo de terreno

Variable dependiente: Log10 Área de territorio (cm2)

Tipo de terreno	Media	Error estándar	Intervalo de confianza al 95%	
			Límite inferior	Límite superior
Rocoso	4.006	.040	3.926	4.087
No rocoso	4.157	.057	4.041	4.274

Anexo 5. Continuación.

3. Sexo

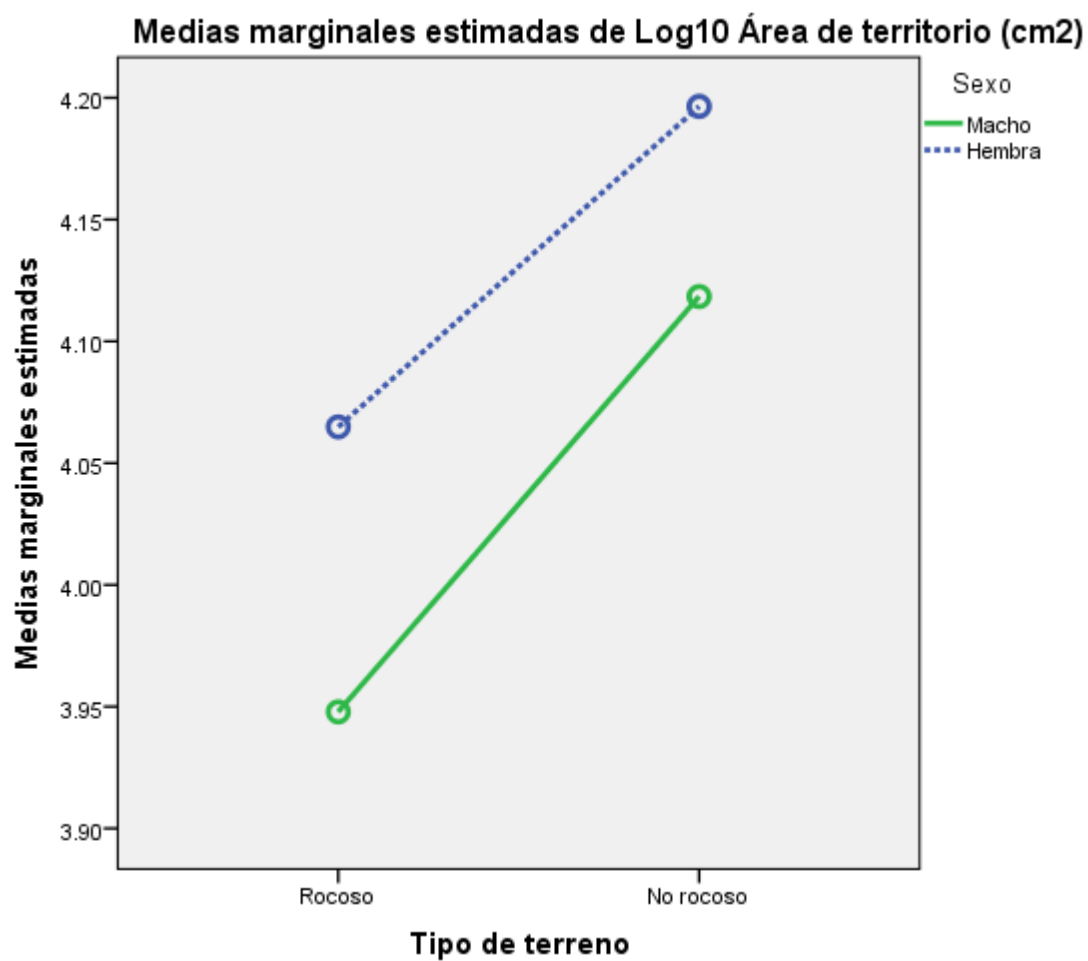
Variable dependiente: Log10 Área de territorio (cm2)

Sexo	Media	Error estándar	Intervalo de confianza al 95%	
			Límite inferior	Límite superior
Macho	4.033	.056	3.918	4.148
Hembra	4.131	.041	4.047	4.214

4. Tipo de terreno * Sexo

Variable dependiente: Log10 Área de territorio (cm2)

Tipo de terreno	Sexo	Media	Error estándar	Intervalo de confianza al 95%	
				Límite inferior	Límite superior
Rocoso	Macho	3.948	.062	3.821	4.075
	Hembra	4.065	.048	3.966	4.163
No rocoso	Macho	4.118	.094	3.927	4.309
	Hembra	4.196	.066	4.061	4.331



DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Diego Andrés Paucar Guerra, con C.I. 1711606317, autor del trabajo de graduación titulado: “Filogenia y conservación de las lagartijas andinas del género *Riama* (Squamata: Gymnophthalmidae) de Ecuador” previa a la obtención del grado académico de LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales:

1. Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.
2. Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través del sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de Universidad.

Quito, 13 de diciembre de 2013

Sr. Diego Andrés Paucar Guerra

C.I. 1711606317