



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

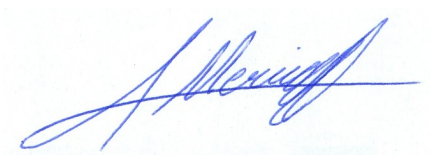
Proceso de cortejo de los machos de *Oophaga sylvatica* (Anura: Dendrobatidae) en la  
población del Bosque La Esperanza, Manabí, Ecuador.

Disertación previa a la obtención del título de Bióloga

MOIRA LEANDA MAXI WIEDEBUSCH

QUITO, 2023

Certifico que el trabajo de disertación de Biología de la Srta. Moira Leanda Maxi Wiedebusch ha sido concluido de conformidad con las normas establecidas, por lo tanto, puede ser presentada para las calificaciones correspondientes



---

Dr. Andrés Merino-Viteri  
Director de la disertación  
Quito, 16 de junio de 2023

## DEDICATORIA

A la pequeña *Oophaga sylvatica*  
y al Bosque La Esperanza

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la especie *Oophaga sylvatica*, por permitirme grabarla y molestarla durante algunos días para poder realizar esta investigación. A Ignacio Moreira por su apoyo, cariño y motivación en esta etapa de la vida, y en la etapa de campo y el trabajo escrito. A mi madre por su apoyo y paciencia durante la etapa universitaria y el trabajo final de la carrera.

Agradezco a mi director de investigación, Andrés Merino-Viteri, por guiarme en el proceso de la disertación. A Diego Paucar por enseñarme y ayudarme con los análisis acústicos, a Santiago Ron y Omar Torres por prestarme los materiales que utilice en el campo.

A la Fundación Great Leaf, Andrea Narváez y Anelio Loor, por permitirme realizar mi trabajo de disertación en la reserva del Bosque La Esperanza.

A Sci-Hub por brindarme los artículos utilizados en esta investigación que la capitalización del conocimiento científico no permitió obtener.

A la Dirección de Investigación de la PUCE por ayudarme con los fondos para el trabajo en campo.

## TABLA DE CONTENIDOS

LISTA DE FIGURAS .....	VIII
LISTA DE TABLAS .....	IX
LISTA DE ANEXOS .....	X
1. RESUMEN .....	1
2. ABSTRASCT .....	3
3. INTRODUCCIÓN.....	4
3.1 FAMILIA DENDROBATIDAE.....	4
3.2 <i>OOPHAGA SYLVATICA</i> FUNKHOUSER 1956.....	5
3.3 CORTEJO Y COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO EN <i>OOPHAGA SYLVATICA</i> .....	6
3.4 VOCALIZACIONES DE <i>OOPHAGA SYLVATICA</i> .....	8
3.4.1 <i>CANTO DE ANUNCIO</i> .....	9
3.4.2 <i>CANTO DE PROTESTA</i> .....	9
3.4.3 <i>CANTO DE CORTEJO</i> .....	10
3.5 JUSTIFICACIÓN .....	11
3.6 OBJETIVOS .....	12
3.6.1 OBJETIVO GENERAL .....	12
3.6.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	12
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	13
4.1 ÁREA DE ESTUDIO .....	13
4.2 MUESTREO .....	14
4.3 OBSERVACIONES DE CORTEJO.....	14
4.4 IDENTIFICACIÓN DE INDIVIDUOS .....	15
4.5 VOCALIZACIONES.....	16
4.6 ANÁLISIS DE LOS DATOS .....	17

5.	RESULTADOS .....	18
5.1	DESCRIPCIÓN DEL CORTEJO .....	18
5.1.1	<i>FASES</i> .....	18
5.1.2	<i>ETAPAS</i> .....	19
5.1.3	<i>COMPONENTES</i> .....	20
5.3.	DESCRIPCIÓN ACÚSTICA DE LAS VOCALIZACIONES .....	26
5.3.1	<i>DESCRIPCIÓN FÍSICA DEL CANTO DE CORTEJO</i> .....	27
5.3.2	<i>DESCRIPCIÓN ESPECTRAL DEL CANTO DE CORTEJO</i> .....	28
5.4	PAREMETROS CLIMÁTICOS .....	29
5.5	NOTAS ADICIONALES SOBRE ECOLOGÍA Y ETOLOGÍA DE <i>OOPHAGA SYLVATICA</i> .....	30
6.	DISCUSION .....	32
6.1	CORTEJO DE <i>OOPHAGA SYLVATICA</i> Y <i>O. HISTRIONICA</i> .....	32
6.1.1	<i>SILVERSTONE (1973)</i> .....	32
6.1.2	<i>ZIMMERMAN Y ZIMMERMAN (1981, 1982)</i> .....	33
6.1.3	<i>SUMMERS</i> .....	34
6.1.4	<i>DIFERENCIAS ENTRE LOS CORTEJOS</i> .....	35
6.2	VOCALIZACIONES DE <i>OOPHAGA SYLVATICA</i> .....	36
6.2.1	<i>CANTO DE CORTEJO VS CANTO DE ANUNCIO</i> .....; <b>Error! Marcador no definido.</b>	
6.2.2	<i>CANTO DE OOPHAGA SYLVATICA Y OPHAGA HISTRIONICA</i> .....	38
6.3	ETOLOGIA Y ECOLOGÍA DE <i>OOPHAGA SYLVATICA</i> .....	38
7.	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES .....	41
8.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	42
9.	FIGURAS .....	47
11.	TABLAS .....	60
12.	ANEXOS .....	63

**LISTA DE FIGURAS**

Figura 1. Área de estudio.....	48
Figura 2. Territorios de los machos de <i>Oophaga sylvatica</i> .....	49
Figura 3. Individuos de <i>Oophaga sylvatica</i> que participaron en cortejos..	50
Figura 4. Diagrama del proceso de cortejo.....	52
Figura 5. Componentes del cortejo de <i>Oophaga sylvatica</i> .....	53
Figura 6. Detalle del canto de cortejo de <i>Oophaga sylvatica</i> .....	54
Figura 7. Detalles de la primera nota de la serie de cantos del cortejo de <i>Oophaga sylvatica</i> .. .....	55
Figura 8. Detalles de la última nota de la serie de cantos del cortejo de <i>Oophaga sylvatica</i> .. .....	56
Figura 9. Diferencias entre los grupos de cantos de cortejo de <i>Oophaga sylvatica</i> de un mismo individuo.....	57
Figura 10. Diferencias entre los grupos de cantos de cortejo de <i>Oophaga sylvatica</i> de un mismo individuo.....	58
Figura 11. Temperatura y Humedad relativa del ambiente..	59

**LISTA DE TABLAS**

Tabla 1. Parámetros temporales del canto de cortejo de <i>Oophaga sylvatica</i> , para el contexto etológico evaluado.....	61
Tabla 2. Parámetros espectrales de los cantos de cortejo de <i>Oophaga sylvatica</i> , para el contexto etológico evaluado).....	62

**LISTA DE ANEXOS**

Anexo 1. Tabla de datos utilizada para la toma de datos del cortejo. ....	64
---	----

## 1. RESUMEN

El cortejo es un comportamiento común en algunos grupos de animales, que busca llamar la atención de una posible pareja sexual y asegurar la reproducción. La familia *Dendrobatidae* es conocida por sus complejas interacciones sociales y elaborados comportamientos reproductivos. Dentro de esta familia, el género *Oophaga* presenta los comportamientos reproductivos más sofisticados que incluyen tocamiento cloacal, la alimentación con huevos infértiles a los renacuajos por parte de las hembras y procesos de cortejos complejos. El comportamiento de cortejo ha sido estudiado a detalle para la especie *Dendrobates histrionicus*, que desde 1999 se encuentra dividida en *Dendrobates sylvaticus* y *Dendrobates histrionicus*. Posteriormente, este género se dividió y las especies quedaron bajo el género *Oophaga*, quedando así la especie *sylvaticus*, como *Oophaga sylvatica*. El cortejo reportado para *Dendrobates histrionicus* incluye cantos de cortejo, perseguirse durante largos periodos de tiempo, interacciones táctiles, y elección del sitio de ovoposición. Los estudios de cortejo realizados para esta especie fueron desarrollados antes de 1999, y consideraban conespecíficas a *O. sylvatica* y *O. histrionica*, por ende no existen reportes precisos sobre el comportamiento de cortejo específico para *Oophaga sylvatica*. Este trabajo tiene como objetivo describir detalladamente el comportamiento de cortejo y las vocalizaciones de cortejo que realizan los machos de *Oophaga sylvatica* en una población poco conocida en el Bosque La Esperanza en Manabí, Ecuador. Mediante una fase de observaciones en campo se recopiló información detallada del cortejo y de las vocalizaciones de esta especie. Se describe el cortejo como un proceso que está dividido en dos fases, cuatro etapas y nueve componentes que puede durar un promedio de 92 minutos, e incluye persecuciones, interacciones táctiles, vueltas y saltos, y periodos de espera y búsqueda. El canto de los machos es un llamado de una sola nota que se repite aproximadamente 5 veces por segundo durante ciertos periodos de tiempo, formando una serie de llamados. Las notas son pulsadas y presentan una frecuencia fundamental que equivale a la frecuencia dominante. Se reporta información adicional sobre la ecología y etología de la especie, así como características vegetales y climáticas del área que ocupa. Con este estudio se observa que las principales diferencias con *Oophaga histrionica* se centran en no presentar una extensiva búsqueda de sitios de ovoposición y que el macho es el que elige el sitio. El canto de anuncio de *O. sylvatica* se diferencia por ser de menor duración, y mayor tasa de repetición, que *O. histrionica*. El canto de cortejo se diferencia del canto de anuncio en *O. sylvatica*, por tener notas de menor duración, y un mayor rango de frecuencias. Con este

estudio se logró demostrar las semejanzas y diferencias entre ambas especies estudiadas y aportar con información característica para *Oophaga sylvatica*.

**Palabras clave:** *Oophaga sylvatica*, comportamiento, secuencia de cortejo, vocalización.

## 2. ABSTRACT

Courtship is a common behavior in some animal groups that seeks to attract the attention of a potential sexual partner and secure reproduction. The Dendrobatidae family is known for its complex social interactions and elaborated reproductive behaviors. Within this family, the genus *Oophaga* exhibits the most sophisticated reproductive behaviors that include cloacal touching, females feeding to tadpoles on unfertilized eggs, and complex courtship processes. Courtship behavior has been studied in detail for the species *Dendrobates histrionicus*, which in 1999 was split into *Dendrobates sylvaticus* and *Dendrobates histrionicus*. Subsequently, this genus was split and the species were recognized under the genus *Oophaga*, leaving the species *sylvaticus*, as *Oophaga sylvatica*. Courtship reported for *Dendrobates histrionicus* includes courtship calls, chasing each other for long periods of time, tactile interactions, and oviposition site selection. The courtship studies conducted for this species were developed before 1999, and considered *O. sylvatica* and *O. histrionica* conspecific, thus there are no accurate reports on specific courtship behavior to *Oophaga sylvatica*. This work aims to describe in detail the courtship behavior and courtship vocalizations performed by males of *Oophaga sylvatica* in a poorly known population in the La Esperanza Forest in Manabí, Ecuador. Through field observations, detailed information was collected on the courtship and vocalizations of this species. Courtship is described as a process that is divided into two phases, four stages and nine components that can last an average of 92 minutes, and includes chases, tactile interactions, turns and jumps, and periods of waiting and searching. The male vocalization is a single-note call that is repeated approximately 5 times per second for certain periods of time, forming a series of calls. The notes are pulsed and have a fundamental frequency that is equivalent to the dominant frequency. Additional information is reported on the ecology and ethology of the species, as well as vegetation and climatic characteristics of the area it occupies. This study shows that the main differences with *Oophaga histrionica* are that they do not present an extensive search for oviposition sites and that the male is the one that chooses the site. The advertisement call of *O. sylvatica* differs in that it is of shorter duration, and has a higher repetition rate, than *O. histrionica*. The courtship call differs from the advertisement call in *O. sylvatica* by having notes of shorter duration and a greater range of frequencies. This study was able to demonstrate the similarities and differences between both studied species and provide characteristic information for *Oophaga sylvatica*.

**Keywords:** *Oophaga sylvatica*, behavior, courtship sequence, vocalization.

### 3. INTRODUCCIÓN

#### 3.1 FAMILIA DENDROBATIDAE

La familia Dendrobatidae pertenece a la superfamilia Dendrobatoidea, sus especies son conocidas como ranas venenosas, habitan en los páramos andinos y los bosques húmedo-tropicales de Centroamérica y Guayana hasta la parte del sureste de Brasil en Sudamérica (Santos *et al.*, 2009). En el Ecuador existen 48 especies de las cuales 33 son endémicas (Ron *et al.*, 2022). Esta familia comprende 3 subfamilias Colostethinae, Hyloxalinae y Dendrobatinae (Grant *et al.*, 2006; Blackburn y Wake, 2011), las cuales albergan 205 especies distribuidas en 16 géneros confirmados (Guillory *et al.*, 2019; Frost, 2023). La subfamilia Dendrobatinae comprende 8 géneros confirmados, con un total de 62 especies (Frost, 2023), de los cuales 7 géneros pertenecen a la tribu Dendrobatini, ranas sin dientes, comprendido por *Adelphobates*, *Andinobates*, *Excidobates*, *Dendrobates*, *Oophaga*, *Ranitomeya* y *Minyobates*, y uno a la tribu *Phyllobates* (Grant *et al.*, 2017). Son especies pequeñas (2-4 cm) y de colores aposemáticos, que sirven para advertir a sus depredadores, ya que producen toxinas alcaloides en las glándulas de su piel para defenderse, que adquieren de su dieta que se basa en hormigas y ácaros (Moskowitz *et al.*, 2022). Son especies terrestres y de actividad diurna (Zimmerman y Zimmerman, 1981, Summers, 1992).

A diferencia de otras familias de anuros, esta familia es conocida por sus complejas interacciones sociales, con comportamientos reproductivos complejos y cuidado parental intensivo (Ortiz *et al.*, 2022). Las interacciones sociales comprenden actividades de establecimiento y defensa de territorio, y orden de rangos por parte de los machos (Zimmerman 1981), agresividad y competencia entre machos y entre hembras, cortejos por parte de los machos y cuidado parental (Summers, 1992). Los comportamientos reproductivos consisten en patrones complejos de cortejo, a diferencia de otras familias en donde el macho se acerca y ocurre el amplexus (Silverstone, 1973). El cuidado parental suele ser llevados a cabo por la hembra o el macho, dependiendo de la especie, en donde uno de ellos vigila la puesta (y/o la humedece periódicamente), transporta a los renacuajos desde el sitio de ovoposición, que suele ser en hojas, hasta fuentes de agua (Summers, 2022). Estos conspicuos comportamientos sociales dentro de esta familia pueden haber evolucionado por una parte porque la toxicidad que presentan se los permitió, o porque la coloración llamativa para alertar a los predadores fue luego seleccionada sexualmente y utilizada como parte de la atracción en la reproducción (Summers y Tumulty, 2014).

### 3.2 *OOPHAGA SYLVATICA* FUNKHOUSER 1956

El género *Oophaga* comprende 9 especies reconocidas (Grant *et al.*, 2017; Roland *et al.*, 2017) de las cuales solo *Oophaga sylvatica* se distribuye en el Ecuador. Este género presenta ciertos caracteres únicos como la presencia de vocalizaciones de chirrido, oposición cloacal durante la reproducción, cuidado parental materno y oofagia larvaria (Grant *et al.*, 2017). *Oophaga sylvatica* (Funkhouser, 1956), conocida como rana venenosa “diablito” o “Kiki”, se encuentra distribuida desde el suroeste de Colombia (departamento del Cauca y Nariño) hasta las provincias de Esmeraldas, Pichincha, Imbabura, Los Ríos y Manabí en el Noroeste del Ecuador (Lötters y Kahn, 2016; Ortiz *et al.*, 2022). Se encuentra en la categoría de especie casi amenazada (IUCN, 2019). Es hermana de la especie *Oophaga lehmanni* (Grant *et al.*, 2017) y es fenotípicamente más parecida a la especie *Oophaga histrionica*. Es la especie más grande de dendrobátidos en el Ecuador. El nombre *Oophaga* proviene del griego y quiere decir “comer huevo”, mientras que el epíteto *sylvatica* proviene del latín y quiere decir “bosque”, haciendo referencia a que es una especie que habita en los suelos de los bosques y que tiene la característica de alimentar a sus renacuajos con huevos infértiles (Lötters y Kahn, 2016). Esta especie también se la puede encontrar en los bordes de los bosques, en zonas medianamente alteradas, como cultivos agrícolas (Ortiz *et al.*, 2022). Son activos durante el día y los machos suelen encontrarse en posiciones elevadas defendiendo sus territorios mediante cantos de anuncio emitidos durante largos periodos de tiempo, cuando no están activos suelen estar escondidos entre la hojarasca o bajo ramas y troncos. Se reproducen durante las épocas lluviosas y se alimenta de hormigas. Esta especie presenta una gran variedad de colores (morfos), con presencia de un patrón irregular de manchas o puntos de diferente color distribuidos por el cuerpo, las extremidades suelen tener patrones más notorios y definidos de manchas. *Oophaga histrionica*, a diferencia de *O. sylvatica*, presenta manchas o puntos más grandes y delimitados, con colores que se contrastan sobre el color del resto del animal (Ortiz *et al.*, 2022). Se la considera una especie fenotípicamente polimórfica cuyas poblaciones se distinguen geográficamente por sus coloraciones, sin presentar diferencias genéticas significativas, por lo que se la considera una sola especie con una gran variación morfológica (Roland *et al.*, 2017). En el Ecuador han sido registradas 13 poblaciones, de las cuales 12 son monomórficas (es decir presentan un solo fenotipo en toda la población) y una es polimórfica (es decir presentan variedades en su fenotipo dentro de la misma población), la población de Otokiki en Esmeraldas (Roland *et al.*, 2017). En el 2021 se reportó una nueva población en el Bosque La Esperanza, en el Carmen, Manabí (Rosales

Gavilanez, 2021). Esta población presenta un color negro de base con patrones de manchas amarillas y azules/celestes. Las manchas no están delimitadas y ocupan todo el cuerpo del individuo, incluyendo su vientre (en donde son pocas), cabeza (mayormente no en el hocico) y sus extremidades (manchas muy evidentes y brillantes en las patas y articulaciones).

*Oophaga sylvatica* fue descrita inicialmente como una variación y conespecífica de *Oophaga histrionica*, antes bajo el género de *Dendrobates* (Berthold, 1845), denominada *Dendrobates histrionicus sylvaticus*, que incluía las poblaciones de esta especie en Ecuador (Funkhouser, 1956). Estudios de las variaciones geográficas en el canto de *Dendrobates histrionicus* sugieren la combinación *Dendrobates sylvaticus sensu lato* para la población encontrada al norte del Ecuador en Esmeraldas y para dos poblaciones del Departamento de Cauca en Colombia, y *Dendrobates histrionicus sensu stricto* para las poblaciones al oeste de Colombia (Lötters *et al.*, 1999). La distribución actual de *Oophaga histrionica* se limita a Colombia, al sur del departamento del Choco, Risaralda y Valle del Cauca hasta el Departamento del Cauca hasta los 800 metros (Ostrowski y Mahn, 2023). Grant y colaboradores en el 2006 coloca a estas dos especies en el género *Oophaga*, quedando así en el presente como *Oophaga sylvatica* (Grant *et al.*, 2006).

### 3.3 CORTEJO Y COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO EN *OOPHAGA SYLVATICA*

Los comportamientos de cortejo en dendrobátidos, además de la atracción por canto y coloración, comprenden interacciones táctiles, seguimiento durante largos periodos de tiempo, exploración de sitios de oviposición, etc. (Zimmerman y Zimmerman, 1982). Dentro de esta familia, las especies del género *Oophaga* presentan los comportamientos reproductivos más sofisticados (Ortiz *et al.*, 2022). Los componentes del cortejo tienden a tener diferencias o pasos específicos dependiendo de la especie.

La mayoría de los estudios sobre el comportamiento reproductivo de *Oophaga sylvatica* se realizaron cuando aún se consideraba conespecífica con *Oophaga histrionica*, y al no existir suficiente información sobre la procedencia de los individuos recolectados para los distintos estudios realizados por Zimmerman y Zimmerman (1981, 1982) no se puede confirmar que especie fue estudiada. Los estudios de Silverstone (1973) trabajan con muestras obtenidas de la Serranía del Baudó (Departamento Choco) que coincide con la distribución de *O. histrionica*. Únicamente el estudio de Summers (1992) estudia a una población de Esmeraldas en el Norte del Ecuador.

Aclarado esto, los comportamientos reproductivos han sido estudiados a detalle para *Dendrobates histrionicus* (que antes englobaba a *Oophaga histrionica* y *O. sylvatica*) por Zimmerman y Zimmerman (1981, 1982) en terrarios, y Silverstone (1973) en el campo. Se conoce que *Dendrobates histrionicus* (ahora denominada como *Oophaga histrionica*) presenta un comportamiento reproductivo sin amplexus, en donde ocurre fertilización externa, mediante oposición cloacal, y el cuidado parental de los huevos (humedecer los huevos) y el transporte de las larvas es llevado a cabo por las hembras (Zimmerman y Zimmerman, 1982). Los huevos son llevados del sitio de oviposición hasta pozos de agua en bromelias y otras plantas herbáceas de géneros como *Heliconia* y *Calathea* (Summers, 1992) donde los renacuajos se alimentarán con huevos no inseminados una vez por semana (Ortiz *et al.*, 2022). En el estudio ecológico y comportamental de Silverstone (1973) se detallan las interacciones entre los machos y las hembras de *Dendrobates histrionicus* y se expone que el comportamiento de cortejo no presentó amplexus y tiene nueve diferentes componentes, que incluyen: llamar/vocalizar (acto realizado solo por los machos), perseguir, tocar, sentarse (realizado solo por los machos), abrazar, sacudir (extremidades traseras y delanteras), inclinarse (reverencia realizada solo por las hembras), agacharse (acostarse en el suelo poca abajo) y dar vueltas. Los pasos ocurren en cortejos estacionarios, cortejos en movimiento, o en ambos. Algunos componentes tienden a ocurrir a la vez. Se menciona que es más común que el macho persiga a la hembra, que al revés, y sugiere que la hembra elige el sitio de ovoposición. Silverstone (1973) no observó ovoposición o transporte de las larvas, pero encontró renacuajos en hojas de bromelias (1973). Los componentes observados por Silverstone se vuelven a mencionar en un estudio de campo de Summers (1992) con una población de *Oophaga sylvaticus* (considerada conespecífica de *D. histrionicus*) en San Lorenzo, Ecuador, en donde expone que no observó el comportamiento del abrazo y el componente de tocar (contacto físico) solo era realizado por los machos. En este estudio, las hembras perseguían a los machos, que las guiaban hasta un posible sitio de ovoposición mayormente bajo la hojarasca. La especie no presentaba una búsqueda y elección extensiva de sitios de ovoposición, como fue visto en Zimmerman y Zimmerman (1981), la hembra colocaba huevos, y luego se sentaba y rotaba alrededor de ellos por aproximadamente 30 minutos. También se reporta que los machos tenían comportamientos agresivos hacia la hembra si ésta les ignoraba o rechazaba. Los estudios en terrarios realizados por Zimmerman y Zimmerman (1981) resaltan que existen “juegos previos de apareamiento” en donde el macho y la hembra interactúan y pueden durar hasta dos días con interrupciones, donde el macho mayormente persigue a la hembra hasta que la hembra escoge un sitio de ovoposición.

Durante el cortejo se distinguen dos fases: Orbitar alrededor del individuo (*circling* en inglés) y el tocamiento anal (*Anal touchment* en inglés) (ambos individuos dándose la espalda estando en contacto su región anal, o rozar las regiones anales mientras se realizan las vueltas), que concluye con la ovoposición. La ovoposición consta de la hembra colocando huevos (entre 3 y 16 huevos) y da vueltas alrededor de ellos, y el macho estando presente cerca y emitiendo llamados. La fertilización ocurre luego de que a hembra se aleja de la puesta, y el macho se sienta encima de la misma, enseguida o en el lapso de 3 horas, por hasta 30 minutos (Zimmerman y Zimmerman, 1981). En los estudios realizados por Zimmerman y Zimmerman en 1982 se reportan los mismos resultados que para 1981, aunque se menciona que la hembra también suele perseguir al macho y que el macho puede a veces elegir el sitio de ovoposición.

El estudio de Summers (1992) detalla la duración del cortejo con un estimado mínimo de 71 minutos, con una desviación estándar de 7 minutos, y el estudio de Zimmerman y Zimmerman (1981) menciona que el cortejo puede durar entre 12 y 35 minutos, y puede extenderse por algunos días con la evaluación de algunos sitios de ovoposición (Zimmerman y Zimmerman, 1982). Silverstone (1973) reporta dos duraciones de cortejo, la una de 30 minutos y la otra de 98 minutos.

### **3.4 VOCALIZACIONES DE *OOPHAGA SYLVATICA***

Las vocalizaciones de *Oophaga* son llamados/cantos de chirrido, a diferencia de otras especies de dendrobatidos que presentan llamados de zumbido o llamadas de trino (Grant *et al.*, 2017). El llamado/canto de *Oophaga sylvatica* se compone de una nota individual (Silverstone, 1973) que se repite unas 5 veces por segundo (Lötters *et al.*, 1999), durante un cierto periodo de tiempo (desde algunos segundos hasta 5 a 6 minutos) (Silverstone, 1973; Zimmerman y Zimmerman, 1981, 1982; Summers, 1992). Los cantos suelen ser emitidos individualmente y no en un coro con otros individuos (Silverstone, 1973). La especie presenta 3 tipos de llamados: anuncio, protesta y cortejo (Zimmerman y Zimmerman, 1981, 1982; Summers, 1992).

El estudio que separa *Oophaga sylvatica* de *O. histrionica* (Lötters *et al.*, 1999) describe el canto de anuncio para poblaciones de ambas especies y hace una comparación bibliográfica con otros estudios que reportaban el canto para *Dendrobates histrionicus* provenientes de distintas localidades (Myers y Daly, 1976; Zimmerman y Zimmerman 1981, 1982; Meyer, 1996; Lötters y Widmer, 1997). *Oophaga sylvatica* tiene notas más cortas que

*O. histrionica*, siendo estas menores a 100 ms y una tasa de repetición de las notas mayor a *O. histrionica*, siendo de al menos 5 por segundo. El número de pulsos y el intervalo entre notas es similar a *O. histrionica*, sin embargo, el intervalo entre notas depende de los individuos. Dentro de las poblaciones y entre poblaciones de *Oophaga sylvatica* hay diferencias en los rangos de frecuencias y la frecuencia dominante (Lötters *et al.*, 1999).

El estudio de Lötters (1999) describe solo el canto de anuncio, por lo que los datos para los otros dos tipos de cantos provienen de Zimmerman y Zimmerman (1982) con estudios en *Dendrobates histrionicus*.

### **3.4.1 CANTO DE ANUNCIO**

El canto de anuncio/de territorio, es vocalizado como defensa del territorio frente a otros machos cercanos. El macho suele estar en una posición expuesta en su territorio y emite el canto de anuncio repetidamente durante el día, o cuando escucha o visualiza a otro macho.

Según Zimmerman y Zimmerman, (1981, 1982), las notas tienen una duración de 100 a 160 ms, con una tasa de repetición de 2-4 notas por segundo, con un rango de frecuencias de 0,5 a 3,5 kHz (en ese estudio posiblemente se mezclaron individuos de *D. histrionica* con *D. lehmanni*, y no se puede confirmar la procedencia geográfica de los individuos).

Según Lötters y colaboradores (1999) las poblaciones sugeridas en su estudio como *Dendrobates sylvaticus* (Anexo 1 B) presentan notas que tienen una duración de 57 a 100 ms, con 16 a 29 pulsos por nota, tasa de repetición de 5 a 7 notas por segundo, un intervalo entre notas de 76 a 174 ms, un rango de frecuencias entre 700-8350 Hz y un rango para la frecuencia dominante de 1700-3700 Hz (entre todas las poblaciones).

Otros estudios analizan el canto de *Dendrobates histrionicus* con poblaciones que provienen de la distribución geográfica correspondiente a *Oophaga sylvatica* en Ecuador y Colombia y la de *Oophaga histrionica* en Colombia (Myers y Daly, 1976; Meyer, 1996; Lötters y Widmer, 1997) (Anexo 1 A).

### **3.4.2 CANTO DE PROTESTA**

El segundo canto es de protesta o liberación, que se produce cuando el macho es tocado o aplastado por otros individuos, o el investigador, este consta de una nota emitida individualmente que dura entre 220-280 ms (Zimmerman y Zimmerman, 1982).

### **3.4.3 CANTO DE CORTEJO.**

El tercer canto es el de cortejo, este se emite cuando el macho está cortejando a la hembra y la persigue o la guía a un sitio de ovoposición. Zimmerman y Zimmerman (1982). lo describen como una silenciosa nota individual que tiene una duración de 280 a 320 ms. Summers (1992) menciona que es una nota más suave con series más cortas de llamados.

### 3.5 JUSTIFICACIÓN

La información que se tiene sobre el comportamiento reproductivo de *Oophaga sylvatica*, principalmente sobre el cortejo, proviene de estudios que se realizaron antes de 1999, tiempo en el cual aún se consideraba *Oophaga sylvatica* como conespecífica y una variación de *O. histrionica*. La situación de incertidumbre taxonómica dificultó presentar información específica del comportamiento sexual para la especie descrita actualmente como *O. sylvatica*. Considerando los estudios realizados con *Dendrobates histrionicus* y las revisiones taxonómicas de la especie, este trabajo busca determinar y aclarar las características del cortejo específicas para *Oophaga sylvatica*, presentando información etológica relevante del cortejo, y así poder contrastar con información científica publicada que se tiene para las poblaciones de esta especie, y diferenciarlas con los estudios de *Oophaga histrionica*, comparando los comportamientos reproductivos entre dos especies cercanas filogenética y geográficamente, y generalizando nuestros resultados para poder revisar y apoyar la teoría de la diferenciación entre estas dos especies.

En la reserva del bosque La Esperanza se ha reportado una población poco conocida de *Oophaga sylvatica* que se encontró en un estudio sobre la comunidad de anfibios en esa zona. La especie *Oophaga sylvatica* fue registrada con 4 individuos en la zona no disturbada del bosque con una importancia relativa de 0,04 en relación con la diversidad de anuros del bosque (Rosales Gavilánez, 2021) (Anexo 2). Al estudiar a una población poco conocida para el Ecuador, se plantea analizar las similitudes y diferencias con los estudios de comportamiento disponibles realizados con poblaciones de otras zonas geográficas y por ende con otros morfos, así, se busca contribuir al conocimiento que se tiene de esta especie con amplias variaciones morfológicas.

Además, se pretende presentar con información relevante del canto de cortejo de esta especie, que no ha sido descrito a detalle, fuera del estudio de Zimemrman y Zimmerman (1981, 1982), para notar las diferencias con el canto de anuncio de esta misma especie, y con la información que se tiene del canto de anuncio de *Oophaga histrionica*.

### **3.6 OBJETIVOS**

#### **3.6.1 OBJETIVO GENERAL**

Describir el proceso del cortejo de los machos en un morfo de *Oophaga sylvatica* de un remanente del Bosque Húmedo Tropical del Chocó: el Bosque La Esperanza.

#### **3.6.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Identificar los componentes y los pasos que realizan los machos de *O. sylvatica* durante el cortejo en la población del Bosque La Esperanza.
- Reconocer la duración promedio de los componentes y pasos del cortejo por parte de los machos de *O. sylvatica* en la población del Bosque La Esperanza.
- Describir acústicamente las vocalizaciones del canto de cortejo del macho de *O. sylvatica* de la población del Bosque La Esperanza.
- Comparar el proceso de cortejo de *Oophaga sylvatica* con datos reportados en la literatura científica realizados con *Oophaga histrionica*.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1 ÁREA DE ESTUDIO

El sitio de estudio se situó dentro de La Reserva del Bosque “La Esperanza”, ubicado en la región costanera del Ecuador, en las estribaciones de la cordillera occidental de los Andes, noroccidente de la provincia de Manabí, cantón el Carmen, en la comunidad El Zapote. Se encuentra al Suroeste del poblado de San Ramón del Tigrillo, en el Carmen, en las coordenadas 0.37524 S y 79.60436 O (Figura 1 A). Este bosque es un remanente de Bosque Húmedo Tropical del Chocó, y es una reserva privada que pertenece a la Fundación Great Leaf. El bosque tiene una dimensión de aproximadamente 14 hectáreas, en donde en una hectárea está destinada para el monitoreo permanente de vegetación para estudiar la dinámica de los bosques del Chocó. La clasificación ecosistémica para este bosque es: Bosque siempreverde estacional de tierras bajas del Choco Ecuatorial (Josse, Morales y Cornejo, 2013). Estos bosques son pluviestacionales húmedes, con una altitud que va desde los 0 a los 300 metros. El bosque es multiestratificado, de dosel cerrado con una altura de aproximadamente 30 metros, y el suelo es de tierra de origen sedimentario, principalmente de latosoles con textura arcillosa y alto contenido de materia orgánica. Los árboles tienen una alta presencia de epifitas y lianas (Josse, 2015) y el sotobosque tiene una gran variedad de helechos y vegetación de la familia Araceae (Ron, 2020). El ecosistema donde se encuentra el sitio de estudio tiene una temperatura anual promedio de 25,7 °C y una precipitación anual de 1741 mm. Los meses de mayor precipitación abarcan desde diciembre hasta mayo (Josse, Morales y Cornejo, 2013) y las épocas secas desde junio hasta diciembre (GAD de El Carmen, 2019). El bosque presenta pendientes pronunciadas y un relieve colinado o accidentado, que van desde los 160 a los 240 metros sobre el nivel del mar. Tiene zonas de quebradas que fluyen en el río, formando zonas con pozos de agua en las rocas y piso del bosque.

La zona de estudio se encuentra en los límites y afuera de la parcela de 1 ha usado para estudios de vegetación (Figura 1 B), a elevaciones de entre 176 a 228 metros sobre el nivel del mar. Algunos de los sitios de estudio se encuentran en zonas de quebrada con flujos de agua, mientras que los otros se encuentran en zonas lejanas a fuentes de agua. Los sitios cerca de flujos de agua tienen una vegetación predominante de Marantaceae (*Calathea* sp.) y Heliconiaceae (*Heliconia* sp.) (Moreira, com. pers.), mientras que los sitios alejados del agua suelen estar cerca de palmeras como *Iriartea deltoidea* (Pambil), *Attalea colenda*

(Palma real) y *Socratea exorrhiza* (Rallador o zancona), y otros sitios estaban en zonas alteradas, de borde con potreros y asentamientos humanos.

## 4.2 MUESTREO

El trabajo de campo se realizó en los meses de enero y febrero de 2023, durante un total de 23 días, durante la época de mayor precipitación de la zona que corresponde a la época reproductiva de la especie (Lötters y Kahn, 2016). Se establecieron sitios de observación que comprendían los territorios establecidos por machos de *Oophaga sylvatica*. En un periodo inicial de 6 días y con 2 horas diarias de esfuerzo de muestreo, se identificaron y marcaron las zonas que conformarían las áreas de observación. Durante los 17 días siguientes se volvió a los sitios y se realizaron las observaciones comportamentales de cortejo. Durante este tiempo, se encontraron nuevos sitios de observación y se procedió a marcarlos. Se encontraron a los individuos machos de la especie mediante el reconocimiento del canto o, para marcar los sitios en los primeros días, se reprodujeron los cantos de la especie guardados en el repositorio de la Bioweb (Ortiz *et al.*, 2022) y se esperó una respuesta. Los machos establecen territorios y los defienden llamando desde zonas expuestas (Lötters y Kahn, 2016), por ende, cada territorio (sitio de observación) se consideró como el sitio en donde un macho fue encontrado cantando. Se marcaron los sitios con una cinta de marcaje rosada en donde se escribió el código del número del territorio (Ej. 01TOSM), cuando se veía una hembra en el territorio también se colocaba el número de la hembra en la cinta (Ej. 01OSH). Esta cinta fue colocada en el tronco de un árbol o en una rama lo más cercano posible al sitio donde se encontró al individuo. Adicionalmente, se marcaron los sitios con un GPS Garmin eTrex 20x, con el mismo código del territorio. Las búsquedas y observaciones se realizaron en dos fases durante el día, una de 7 am a 12 pm, y la otra de 2 pm a 6 pm, con un total de 9 horas de esfuerzo de muestreo por día. Cada evento de observación fue una unidad de muestreo. No se realizaron observaciones al medio día o durante lluvias fuertes, porque eran los tiempos en donde las ranas se retiran y buscan protección, parando de cantar (Lötters y Kahn, 2016).

## 4.3 OBSERVACIONES DE CORTEJO

Las observaciones iniciaron en cuanto un individuo macho fue encontrado cantando. El individuo fue monitoreado desde una posición en donde se lo visualizó completamente. Se observaba al macho durante un máximo de 1 hora, y si no empezaba el cortejo con una hembra, se buscaba otro sitio. Algunos de los sitios se encontraban muy cercanos unos de

otros (aproximadamente 5 metros), por lo que se podía observar y escuchar a más de un macho a la vez, y se podía cambiar de sitios frecuentemente para realizar observaciones. Se identificaron los machos para las observaciones cuando se identificó los cantos de cortejo, que son ligeramente distintos en tonalidad y tasa de repetición con el canto de anuncio. Cuando en un sitio marcado no se logró observar un cortejo, se volvía al sitio otro día. Cuando dentro de un territorio se observaba a una hembra, se empezaba con la toma de datos del cortejo. Se videograbaron los comportamientos con una filmadora Sony Handycam (HDR-XR520V) que se colocó en un trípode a una distancia de 1 a 3 metros de los individuos. Se tomaron fotos durante el cortejo con una cámara Sony Cyber-shot DSC-HX10V. Durante el cortejo se anotó lo que se observaba en una libreta de campo. Cuando empezaba a oscurecer se utilizaron linternas de cabeza recargables para seguir observando el cortejo. Se colocó un registrador automático de temperatura (Onset UA-001-64 HOBO 64K Pendant), y un registrador automático de temperatura y humedad relativa (Onset HOBO U23 Pro V2), que fueron configurados con anterioridad en el software HOBOWare (Onset Computer Corporation, 2023), para registrar la temperatura y la humedad relativa en el ambiente durante los cortejos y los cantos con una frecuencia de 15 minutos. Durante los cortejos se colocó a los sensores en una hoja seca en el suelo, o a la altura de los individuos. Estos mismos datos se usaron para determinar las condiciones ambientales del sitio de estudio durante el tiempo de estudio.

Todos los eventos de cortejo registrados fueron clasificados con posterioridad según una tabla de datos (Anexo 3), en donde se distribuyeron los comportamientos observados según los componentes del cortejo de Silverstone (1973) y Summers (1992) y los nuevos observados, estos fueron: llamado, persecución, tocamiento, sacudir (extremidades traseras y delanteras), saltar, dar vueltas, esperar, búsqueda e interrupción del cortejo. Estos componentes se distribuyeron luego dentro de cuatro etapas determinadas para este estudio y dos fases determinadas por Silverstone (1973), cortejo estacionario o cortejo en movimiento. Dentro de cada componente se reportó cada paso que ocurrió, con el orden, la hora de inicio y final. Posteriormente se calculó la duración de cada paso.

#### **4.4 IDENTIFICACIÓN DE INDIVIDUOS**

Una vez observado y concluido el proceso de cortejo, se procedió a capturar a los individuos colocándolos individualmente en unas tarrinas plásticas transparentes con hojarasca, y se colocó el código del individuo que le fue asignado según el número del

territorio (Ej. 01OSM) en las tapas. El código de campo de las hembras se asignaba según el orden de aparición (Ej. 01OSH). Los individuos fueron transportados hacia la estación científica, en donde se procedió a tomar fotografías para su identificación y reconocer los patrones de manchas individuales de cada espécimen. Estos patrones nos sirvieron para comparar con los otros individuos, y evaluar si se observaba al mismo individuo en más de una ocasión. Para las fotos se colocó al individuo encima de una superficie blanca, en donde se escribía con marcador el código del individuo. Las fotos fueron tomadas con una cámara Nikon D3300, la primera foto se tomó junto a una regla para medir al individuo, luego se tomaron las fotografías ventral, dorsal y lateral. Se llevó registro de la fecha y hora de cada foto. La sesión de fotos se realizaba en la noche por lo que, luego, los individuos fueron colocados en un terrario plástico mediano, con papel absorbente húmedo y hojas secas y frescas, junto a hormigas que se encontraban el sitio de observación. Al siguiente día los individuos eran liberados en el mismo sitio de su colecta (territorio del macho). Durante las observaciones que se realizaron posteriormente, los individuos ya identificados fueron reconocidos mediante el patrón de coloración en las fotografías, para no observar a la misma hembra repetidamente y evitar pseudoreplicaciones. Los machos al ser territoriales no se los encontró en los territorios aledaños.

#### **4.5 VOCALIZACIONES**

Las vocalizaciones de los machos fueron obtenidas con una grabadora digital Olympus LS-10. Los cantos de cortejo fueron grabados durante el proceso de cortejo de los individuos, y los cantos de anuncio fueron grabados durante los otros periodos de observación cuando el macho estaba defendiendo su territorio. En algunas ocasiones se reproducía el canto de un macho frente a otro individuo para observar su comportamiento y grabar el canto de respuesta. La distancia hacia los individuos en el momento de la grabación fue de 8 a 60 cm del individuo. Se colocaron los registradores automáticos de temperatura y humedad cerca del individuo siempre que se realizaba una grabación. En la grabación se registró la ubicación, la fecha y hora, la especie, la distancia hacia el individuo, el contexto etológico observado, y la persona responsable de la grabación. Cada grabación fue identificada con un número de campo (en orden de grabación) y fue asociada al número de campo del individuo, y a la temperatura y humedad relativa del momento de la grabación.

Las vocalizaciones grabadas fueron subidas y analizadas en el programa Raven Pro V 1.6.5 (Cornell Lab of Ornithology, 2022). En el programa se realizaron oscilogramas,

espectrogramas y espectros de poder y se usaron las herramientas de medición para obtener los siguientes parámetros físicos/temporales: (1) número de serie de cantos, (2) duración de cada serie de cantos, (3) intervalo entre series de cantos, (4) notas por serie de cantos, (5) intervalo entre notas, (6) duración de la nota, (7) número de pulsos por nota y (8) notas por segundo, y los parámetros espectrales: (9) pico de la frecuencia dominante, (10) rango de frecuencias de la nota, y (11) número de armónicos y (12) rango de frecuencia de los armónicos.

#### 4.6 ANÁLISIS DE LOS DATOS

Los datos que fueron recolectados durante el cortejo con las filmaciones y las anotaciones en campo fueron tabuladas en tablas de datos digitales. Se observaron los videos obtenidos del cortejo para determinar las fases y las etapas a las que correspondían cada componente y obtener información de la duración de cada paso que sucedía durante el cortejo. Se analizó y calculó la duración de cada cortejo y sus etapas. Cada etapa fue promediada dentro de un mismo cortejo para luego promediarlas con los demás eventos de cortejo. Se analizaron los cortejos para determinar las fases y las etapas a las que correspondían cada componente.

Los datos de los sensores de temperatura y humedad se descargaron y visualizaron para posteriormente realizar promedios de las temperaturas y humedades relativas de los periodos correspondientes a los cortejos, cantos y el periodo de estudio. Los datos de los territorios de los machos del GPS se visualizaron en el programa ArcGIS® (Esri, 2023) en donde se midió el área aproximada en donde se distribuyen los territorios y la distancia aproximada ente algunos de los territorios con la herramienta de medir del mapa.

Los cantos se analizaron y describieron según las definiciones y parámetros de la metodología de bioacústica en anuros de Kohler *et al.* (2017) según la terminología centrada en llamadas.

Se analizaron los datos de las bases de datos para reportar descriptivamente las fases, etapas, componentes y pasos que toman lugar en el cortejo del macho de *O. sylvatica*, y se analizaron las grabaciones obtenidas para reportar las características físicas y espectrales del canto. Tanto los datos descriptivos del cortejo como los datos acústicos de los cantos se utilizaron para realizar la comparación bibliográfica con los estudios de cortejo realizados en *Dendrobates histrionicus*.

## 5. RESULTADOS

Durante el tiempo de estudio se registraron un total de 25 machos y 15 hembras. Se encontraron un total de 24 territorios ocupados por machos de la especie *Oophaga sylvatica* (el macho 25 no se marcó el territorio) distribuidos en un área de aproximadamente 0,01 km<sup>2</sup> del bosque, algunos territorios estaban limitados unos con los otros (Figura 2). Cada territorio estaba ocupado por un macho adulto que marcaba su territorio con sus cantos de anuncio.

### 5.1 DESCRIPCIÓN DEL CORTEJO

Se observaron un total de 13 cortejos en los que estuvieron involucrados un total de 10 machos y 12 hembras, de los cuales tres machos participaron en dos cortejos con dos hembras distintas, y una hembra participó en dos cortejos con dos machos distintos (Figura 3).

El cortejo de la especie *Oophaga sylvatica* ocurre durante el día, en el periodo de actividad de los individuos, a pesar de que se hicieron observaciones desde las 06:00 am, el cortejo más temprano que se registro fue a las 08:20 am y el cortejo más tardío concluyó a las 18:35 pm. La duración promedio fue de 92 minutos, con un mínimo de 20 minutos y un máximo de 180 minutos. El cortejo inicia cuando una hembra se acerca al territorio de un macho y éste se percata de su presencia, por lo que empieza a emitir su llamado de cortejo, se acerca a ella e intenta llamar su atención.

El cortejo consta de dos fases, cuatro etapas y nueve componentes. Los componentes del cortejo se repiten en algunas de las etapas, y algunas de las etapas se repiten en ambas fases (Figura 4). Para describir el cortejo se va a exponer los componentes del mismo, y a qué etapa y fase corresponden.

#### 5.1.1 FASES

El cortejo se puede dividir en dos fases: el cortejo estacionario y el cortejo en movimiento. En el cortejo estacionario se observa que ambos individuos (macho y hembra) se encuentran en una misma posición por un periodo prolongado de tiempo, sin alejarse más de 2 cm y exponiendo ciertos componentes del cortejo. En esta fase el macho vocaliza mientras la hembra lo observa o lo ignora. En el cortejo en movimiento se observa que ambos o uno de los individuos se mueve por el territorio mientras expresa ciertos componentes del

cortejo, y los tiempos estacionarios son reducidos. La mayoría del tiempo del cortejo sucede en movimiento. Las fases se presentan sin un orden en específico, aunque en la mayoría de los casos el cortejo estacionario sucede al final o antes del final del cortejo. El cortejo finaliza cuando ambos individuos entran en la fase estacionaria por un tiempo prolongado (aproximadamente 10 minutos), o cuando la hembra o el macho interrumpen el cortejo (comiendo o ignorando al otro individuo) y se alejan del otro individuo (hasta 2,30 metros de distancia) sin volver a reanudar el cortejo después de un periodo de tiempo (el máximo tiempo de espera fue de 65 minutos). En el cortejo estacionario ambos individuos se encuentran hasta máximo 1,5 cm de distancia, mientras que en el cortejo en movimiento ambos individuos se distancian entre sí desde 1 a 200 cm.

### **5.1.2 ETAPAS**

Las etapas del cortejo se dividen en: macho interesado, correspondencia, hembra interesada e interrupción del cortejo. En la etapa del macho interesado se observa al macho llamando la atención de la hembra y exponiendo ciertos componentes del cortejo. Esta es la etapa más frecuente y de más duración durante el cortejo, con una duración promedio de 32 minutos, con un mínimo de 5 minutos y un máximo de 96 minutos, sucede tanto en el cortejo estacionario como en movimiento, y en esta la hembra suele ignorar al macho, mientras come, se queda quieta o se aleja de su territorio, o en algunas ocasiones saltando hacia él para alejarlo. La etapa de correspondencia se da cuando la hembra muestra interés en el macho, mirándolo y persiguiéndolo, o no alejándose de él si este se acerca o expone algún componente del cortejo. Esta etapa suele durar en promedio 20 minutos, con un mínimo de 4 minutos y un máximo de 43 minutos, y sucede tanto en el cortejo estacionario como en movimiento. La etapa de la hembra interesada sucede cuando solo la hembra está persiguiendo al macho e intentando llamar su atención, mientras que el macho la ignora, comiendo o alejándose de ella. Esta etapa es la menos frecuente y de menor duración (3 minutos), y sucede solo en el cortejo en movimiento. La etapa de la interrupción del cortejo se repite en casi todos los cortejos y sucede cuando el macho deja de cortejar a la hembra, por el desinterés de la misma o porque no la encuentra, y se dedica a comer o a emitir sus cantos de anuncio, o ambos individuos dejan de estar interesados y se empiezan a alejar. Este componente se diferencia de la finalización del cortejo porque mayormente los individuos, o solo el macho, vuelven a retomar el cortejo luego de la interrupción, esta etapa suele tener una duración promedio de 35 minutos, con un mínimo de 4 minutos y un máximo de 84 minutos.

En un cortejo no siempre se presentan todas las etapas y éstas se presentan sin un orden en específico, aunque se reconoce un patrón de secuencia y repetición entre la etapa de macho interesado y la interrupción del cortejo, que se suele repetir de entre una a cuatro veces. Esto indica que el macho es el que en su mayoría detiene el cortejo y el que lo vuelve a iniciar. La etapa de correspondencia sucede antes de la interrupción del cortejo (en 4 cortejos) o después de la interrupción del cortejo (en 3 cortejos), o antes de la etapa del macho interesado (en 3 cortejos). La etapa de correspondencia es finalizada cuando ambos individuos (macho y hembra) o solo la hembra interrumpen el cortejo. La etapa de la hembra interesada se dio después y antes de la interrupción del cortejo, por lo que la hembra volvió a iniciar el cortejo y también lo finalizó.

De los 13 cortejos observados, la etapa del macho interesado se observó en 12, y se repite 1 a 5 veces por cortejo, con una duración promedio de 17 minutos por cada repetición, finalizado por la interrupción del cortejo o la finalización del cortejo; la etapa de correspondencia se observó en 7, y se repite 1 a 2 veces por cortejo, con una duración promedio de 16 minutos por cada repetición, finalizado por la interrupción del cortejo, el macho interesado o por la finalización del cortejo; la etapa de la hembra interesada se observó en 1, en donde se presentó 1 sola vez y finalizó por la interrupción del cortejo; y la etapa de interrupción del cortejo se observó en 12, y se repite de 1 a 4 veces por cortejo, con una duración promedio de 17 minutos por cada repetición, finalizando por el inicio de la correspondencia (en 3 cortejos), por la hembra interesada (en 1 cortejo), por el macho interesado (en 7 cortejos), o determina el fin del cortejo si se alarga por demasiado tiempo y ambos individuos se encuentran muy alejados.

### **5.1.3 COMPONENTES**

Los componentes del cortejo se dividen en: Llamado, perseguir, sacudir, saltar, vueltas, tocamiento, búsqueda, espera e interrupción cortejo (Figura 5).

#### **5.1.3.1 Llamado**

El llamado es el componente más común y repetitivo del cortejo de la especie *Oophaga sylvatica*, comienza cuando el macho se percata de la presencia de la hembra y se acerca a ella para empezar a cantar. El macho suele estar en posiciones altas y expuestas de su territorio, entonando el canto de anuncio frente a otros machos que se encuentran cantando en los alrededores. Este componente se observó en todos los cortejos y sucede tanto en la

etapa del macho interesado como en la de correspondencia. El llamado consiste en el macho entonando el canto de cortejo en presencia de la hembra para llamar su atención. El canto de cortejo puede tener una duración variada y constar de pocas notas entonadas separadamente, o una serie de muchas notas entonadas una seguida de otra durante cierto tiempo. Durante la fase del cortejo estacionario el macho mayormente emite pocas notas separadamente, mientras que en el cortejo en movimiento el llamado puede ser tanto de pocas notas separadas como de cantos largos y seguidos. La descripción acústica de las vocalizaciones del cortejo se verá más abajo.

En el cortejo, el componente del llamado no se presenta en un orden específico y suele repetirse de 1 a 12 veces durante el cortejo. Es el componente más frecuente de todo el cortejo, de tal forma que el macho canta repetidamente durante todo el cortejo, con la finalidad de que la hembra lo siga. En la mayoría de los casos es el primer componente de la etapa de correspondencia y macho interesado, y suele ser el primer componente que se expresa luego de la interrupción del cortejo. El componente del llamado suele terminar cuando se expresa algún otro componente, o cuando se interrumpe o termina el cortejo. Durante el llamado el macho intenta colocarse frente a la hembra, por lo que si la hembra se mueve el macho suele detener su canto, colocarse nuevamente frente a ella y seguir cantando o emite pocas notas separadas, además, el macho intenta colocarse en una posición más alta que la de la hembra para cantar, como encima de hojas frescas o secas, encima de ramas secas, o troncos de árboles que se encuentran en su territorio. En la mayoría de los casos el macho al cantar se coloca alzado en sus 4 extremidades. Cuando la hembra está observando al macho, este suele cantar y alejarse caminando, para luego detenerse y volver a cantar, esperando que la hembra lo siga, si esta lo hace, el macho continúa caminando y deteniéndose paulatinamente a cantar observando si la hembra lo continúa siguiendo; si la hembra no lo persigue o se aleja, el macho suele volver hacia ella y canta desde una distancia más corta. Cuando la hembra se queda quieta, el macho cesa en su canto y lo retoma una vez que la hembra vuelve a moverse. El macho emite pocas notas separadas (1 a 4 notas) cuando se encuentra muy cerca de la hembra en el cortejo estacionario o en movimiento, cuando la hembra se aleja repentinamente o cuando está buscando a la hembra.

En algunas ocasiones el macho suele interrumpir su canto de cortejo para emitir su canto de anuncio, esto suele suceder cuando los machos de los territorios aledaños empiezan a cantar de manera continua, de tal forma que no se reconoce bien al canto de cortejo del

macho. Entonces el macho camina por su territorio rápidamente en dirección al territorio del otro macho, hasta una posición expuesta y alta, y empieza a entonar el canto de anuncio. Suele cesar cuando los otros machos dejan de cantar, y él vuelve hacia la hembra para continuar con el canto de cortejo. El llamado, en la mayoría de los casos, está acompañado con el componente de perseguir.

### **5.1.3.2 Perseguir**

Este componente sucede en compañía con el llamado. Este componente consiste en el macho o la hembra persiguiendo al otro por un periodo de tiempo. Este componente se observó en todos los cortejos, y sucede tanto en la etapa del macho interesado, como en la de la hembra interesada y correspondencia, y durante la fase del cortejo en movimiento. Durante el cortejo, al igual que el llamado, este componente no se repite en un orden específico y suele repetirse de 1 a 9 veces por cortejo, y en casi todos los casos en el que se presenta está acompañado por el componente de llamado, excepto en la etapa de la hembra interesada. En la etapa del macho interesado, el macho suele estar llamando a la hembra y luego detenerse e ir hacia ella para cantar de más cerca, luego vuelve a alejarse y canta de más lejos para observar si la hembra lo sigue. Si la hembra se empieza a alejar del macho, este suele quedarse llamando y luego la persigue hasta estar nuevamente cerca o frente a ella. En la etapa de correspondencia, si la hembra empieza a seguir al macho, este macho sigue avanzando lejos de ella y se detiene frecuentemente para cantar o, mayormente, emitirá pocas notas separadas, en ese momento la hembra también se detiene, y cuando el macho vuelve a caminar la hembra lo vuelve a seguir. En la mayoría de los casos el macho intentaba guiar a la hembra por el territorio hasta llegar a un sitio donde sucedería el cortejo estacionario (mayormente cubierto por hojas) o si la hembra se detenía durante la persecución, el macho volvía hacia ella para cantar. En la etapa de la hembra interesada, ésta empieza a seguir y acercarse al macho, mientras sacude sus patas (otro componente del cortejo), y el macho sigue alejándose y comiendo sin cantar o prestar atención a la hembra, hasta que la hembra salta hacia él, provocando que este salte de su hoja y se interrumpa el cortejo. El componente de perseguir se suele interrumpir cuando empieza el cortejo estacionario, la búsqueda (otro componente del cortejo) o cuando se interrumpe el cortejo.

En algunas ocasiones, mientras el macho persigue a la hembra o se acerca hacia ella, suele caminar con “torpeza” o “nervioso” (visto en 5 cortejos) tanto en la etapa de correspondencia (en 2 cortejos) como macho interesado (en 3 cortejos). En esta situación, el

macho suele caminar rápidamente, a veces resbalando en donde pisa o pisando dos veces mientras camina. Mientras más avanza el cortejo, el macho dedica menos tiempo a perseguir a la hembra antes de interrumpir el cortejo si es que ella no le corresponde, por lo que mientras más pasa el tiempo, el macho interrumpe el cortejo más frecuentemente si no recibe una respuesta de la hembra y reduce su tiempo de búsqueda (otro componente del cortejo).

### **5.1.3.3 Sacudir**

Este componente consiste en el macho o la hembra sacudiendo sus extremidades rápidamente, sus extremidades traseras juntas o separadamente, o sus extremidades delanteras separadamente. Este componente se observó en 9 de los 13 cortejos, sucedía durante la fase de cortejo en movimiento, durante todas las etapas del cortejo, y sucedía durante el componente de llamado y perseguir (observado 17 veces), búsqueda (2 veces), tocamiento (1 vez), e interrupción cortejo (1 vez). Durante el cortejo este componente no se repite en un orden específico y suele repetirse de 1 a 7 veces por cortejo.

Cuando la hembra o el macho sacuden sus extremidades lo hacen en un movimiento rápido mientras caminan o se encuentran quietos, mientras están mirando al otro individuo o se encuentran cerca del otro individuo, luego de sacudirse siguen caminando o acercándose al otro individuo. La hembra sacude sus patas en la etapa de correspondencia, hembra interesada y macho interesado, y el macho lo hace durante la etapa del macho interesado, correspondencia e interrupción cortejo. Mayormente, sacuden sus extremidades traseras con más frecuencia que las delanteras. En una ocasión se vio a la hembra sacudir su cabeza durante la etapa de correspondencia mientras el macho estaba cantando.

### **5.1.3.4 Saltar**

Este componente consiste en el macho o la hembra saltando o subiendo encima del cuerpo del otro individuo por pocos segundos y luego bajándose. Este componente sucede en la fase de cortejo en movimiento y en las etapas del macho interesado. Este componente se observó en 2 cortejos, en donde se repitió de 1 a 2 veces. Este componente suele suceder durante el llamado y la persecución. En uno de los cortejos, el macho salta encima de la hembra desde atrás, ambos viendo en la misma dirección, cubriendo su cuerpo durante 3 segundos, y luego baja cuando la hembra se mueve; luego de unos 40 segundos el macho vuelve a subirse encima de la hembra, trepando encima de ella, en donde se queda durante 4 segundos antes de que la hembra se mueva y él se aleje. En ambas ocasiones el macho

emite algunas notas separadas luego de bajarse de la hembra. En el otro cortejo la hembra salta encima del macho, mientras ambos estaban frente al otro, y provoca que el macho se aleje de ella, trepando por una rama que se encontraba paralela a ambos. Esto ocurrió a 11 minutos de haber empezado la etapa del macho interesado, pareciendo que la hembra quería alejar al macho de ella. Al final ambos individuos se alejan y el macho emite unas notas separadas.

#### **5.1.3.5 Vueltas**

Este componente consiste en el macho dando vueltas enteras en sentido horario o antihorario, de manera continua o discontinua, en una misma posición o en un área pequeña, mientras la hembra está comiendo, mirándolo o caminando. Este componente sucede en la fase del cortejo en movimiento y estacionario, en la etapa del macho interesado y durante el componente de llamado y perseguir. Este componente se observó en 3 de los 13 cortejos, y se repitió de 1 a 3 veces por cortejo. Este componente puede llegar a durar de 7 segundos en una vuelta individual, a 5 minutos en una consecución de vueltas y media vueltas. El macho suele dar una vuelta completa en sentido horario o antihorario y luego emitir 2 notas individuales. Luego de dar una vuelta entera continua, suele dar una media vuelta en el mismo sentido o en sentido contrario, para luego dar otra vuelta entera. Cuando las vueltas son discontinuas, el macho da una media vuelta, luego emite 1 a 2 notas separadas, y luego completa la vuelta entera. Luego de dar las vueltas y media vueltas, el macho avanza hasta estar cerca de la hembra o frente a ella y luego emite unas notas separadas o canta de seguido.

#### **5.1.3.6 Tocamiento**

Este componente consiste en el macho tocando a la hembra con sus patas o partes de su cuerpo, mientras la hembra se encuentra quieta. Este componente se observó en 5 de los 13 cortejos, en donde sucedió una vez por cortejo. Sucede en la fase de cortejo en movimiento, en la etapa del macho interesado (en 4 cortejos) y en la de correspondencia (en 1 cortejo). Este componente sucedía entre los componentes del llamado y la búsqueda (1 cortejo), durante el llamado y perseguir (1 cortejo), entre la interrupción del cortejo y el llamado (1 cortejo), y entre el llamado y sacudir (1 cortejo). Durante la etapa del macho interesado, este roza con su cuerpo o sus patas delanteras, el pecho, cabeza, espalda o costado de la hembra. La hembra suele alejarse luego del tacto y el macho suele acercarse a ella, o, en un cortejo, la hembra pateo al macho con su extremidad trasera izquierda, provocando que este se caiga de su posición y luego avance hasta la hembra. Durante la etapa de

correspondencia, el macho roza con su rostro el costado de la hembra y luego emite dos notas separadas, la hembra se aleja saltando y luego se vuelve a acercarse hacia el macho.

#### **5.1.3.7 Búsqueda**

Este componente consiste en el macho buscando a la hembra por su territorio cuando la hembra desaparece de su vista, durante un periodo de menos de 1 minuto hasta máximo 18 minutos, realizando algunos componentes del cortejo. Este componente se observó en 5 de los 13 cortejos, y durante el cortejo no se repite en un orden específico y suele repetirse de 1 a 6 veces. Sucede en la fase del cortejo en movimiento, y durante la etapa del macho interesado y correspondencia. Suele suceder durante el componente del llamado y la persecución, cuando la hembra desaparece por unos cortos momentos; entre el llamado y la interrupción del cortejo, cuando la hembra desaparece por periodos de tiempo más largos (hasta 8 min); y entre el tocamiento y la interrupción del cortejo, si la hembra se aleja después de que el macho la tocara y no aparece luego de un tiempo (18 minutos). Durante la búsqueda, el macho puede sacudir sus extremidades mientras camina y detenerse para cantar antes de seguir caminando. La búsqueda puede durar desde pocos segundos, si la hembra vuelve a aparecer al poco tiempo, hasta unos 8 minutos si la hembra no aparece durante este periodo de tiempo, y luego se interrumpe el cortejo. El macho camina, salta y avanza por su territorio, dando vueltas en algunas direcciones, deteniéndose para cantar o emitir notas, y luego seguir caminando, hasta encontrar a la hembra o interrumpir el cortejo.

#### **5.1.3.8 Espera**

Este componente consiste en el macho permaneciendo en una misma posición por largos periodos de tiempo, cerca y/u observándola a la hembra que se encuentra quieta, mientras emite algunas notas, hasta que la hembra se mueva. Este componente se observó durante 1 cortejo, en donde sucedió 1 vez. Este componente sucede durante la fase del cortejo estacionario, y durante la etapa del macho interesado. En la etapa del macho interesado, el macho persiguió a la hembra hasta colocarse detrás de ella (a 2 cm) y emitió 4 notas seguidas, esperando por un periodo de 49 minutos atrás de la hembra hasta que se interrumpió el cortejo porque la hembra se alejó un poco y el macho se retira alejándose para cantar su llamado de anuncio frente a otros machos que estaban cantando en territorios cercanos. Durante el cortejo, el macho puede quedarse quieto frente a la hembra durante cortos periodos de tiempo sin que ambos individuos expresen algún componente, pero esta espera

suele durar poco tiempo antes de que uno de los individuos se mueva o exprese algún otro componente del cortejo.

#### **5.1.3.9 Interrupción cortejo**

Este componente corresponde a la etapa de la interrupción del cortejo y sucede durante el cortejo en movimiento. Este componente consiste en que ambos individuos no se están prestando atención, están comiendo o alejándose entre ellos, como descrito en la etapa de la interrupción del cortejo. Este componente se observó en 12 de los 13 cortejos y durante un cortejo no se repite en un orden específico y suele repetirse de 1 a 4 veces. Durante la etapa de la interrupción del cortejo, éste suele ser el único componente, excepto en 1 cortejo donde se presentó el componente de sacudir por parte la macho y luego siguió la interrupción del cortejo. Cuando el cortejo se interrumpe entre dos etapas de correspondencia, ambos individuos suelen interrumpir el cortejo a la vez y lo retoman de la misma forma cuando la hembra se encuentra mirando al macho y este empieza a cantar; cuando se interrumpe entre la etapa del macho interesado y la hembra interesada, el macho interrumpe el cortejo al dejar de llamar y perseguir a la hembra, y la hembra vuelve a iniciar el cortejo cuando observa y persigue al macho; cuando se interrumpe entre la etapa de correspondencia y el macho interesado, ambos individuos interrumpen el cortejo a la vez, y el macho lo retoma al acercarse a la hembra y cantar; cuando se interrumpe entre dos etapas del macho interesado, el macho es quien interrumpe el cortejo, si la hembra lo ignora o se aleja, y es él quién lo vuelve a iniciar si la hembra vuelve a acercarse. En 8 cortejos la interrupción del cortejo determinó la finalización del cortejo, ya que el componente se alargó durante mucho tiempo (máximo 65 minutos), y la hembra o el macho no retoman el cortejo expresando algún otro componente durante ese tiempo.

### **5.3. DESCRIPCIÓN ACÚSTICA DE LAS VOCALIZACIONES**

Se observaron tres tipos de vocalizaciones en *Oophaga sylvatica*: anuncio, protesta o sonido de liberación, y cortejo. Se grabaron un total de 36 cantos para la especie *Oophaga sylvatica*, de los cuales 30 son cantos de anuncio, que corresponden a 12 machos diferentes, y 6 son cantos de cortejo que corresponden a 4 machos diferentes. Adicionalmente se obtuvieron 2 grabaciones más del canto de cortejo extraído de las filmaciones del cortejo de dos machos adicionales. En total se obtuvieron 8 grabaciones de cantos de 6 machos distintos. Los cantos se dividieron según el contexto etológico observado durante el cortejo, en correspondencia con las etapas, fases y componentes. Se obtuvieron 5 grabaciones de

cantos, correspondientes a 4 machos, para el contexto de la fase del cortejo en movimiento, etapa del macho interesado (que ocurrió como primera vez en el cortejo), y componente llamado y perseguir. Se obtuvieron 2 grabaciones de cantos, correspondiente a 1 macho, para el contexto de la fase del cortejo en movimiento, etapa del macho interesado (que ocurrió como segunda vez en el cortejo), y componente llamado y perseguir. Se obtuvo 1 grabación de canto, correspondiente a 1 macho, para el contexto de la fase del cortejo en movimiento, etapa de correspondencia, y componente llamado y perseguir.

El canto de cortejo presenta ciertas diferencias del canto de anuncio en comparación con la información de la literatura científica del canto de anuncio. Durante el canto de cortejo el macho solía encontrarse en posiciones elevadas y expuestas como encima de rocas, de hojas vivas de plantas de *Calathea* sp., de hojas muertas de la palma *Attalea colenda*, en las raíces zancudas de *Socratea exorrhiza* y *Iriarteia deltoidea*, en hojas muertas en el suelo, en troncos vivos o muertos, caídos o parados, y ramas. La altura desde la cual el macho emitía el canto de cortejo fue desde 0 cm, en el suelo, hasta 50 cm en una hoja de palmera caída y un tronco vivo.

La vocalización *Oophaga sylvatica* corresponde a un canto/llamado que consiste en una nota individual que se repite rápida y consecutivamente en una serie/grupo de llamados durante cierto periodo de tiempo. Por ende, el canto/llamado y la nota son la misma unidad acústica. La nota individual es un chirrido que se asemeja al sonido del graznido de un pato. Esta especie presenta un único saco vocal subgular (Koehler *et al.*, 2017). Según las categorías generales del sonido (Beeman, 1998) el canto es un sonido armónico pulsátil.

A continuación, se describe los parámetros espectrales y temporales (físicos) del canto de cortejo, que hace referencia al contexto de la fase del cortejo en movimiento, etapa del macho interesado (que ocurrió como primera vez en el cortejo), y componente llamado y perseguir, que es uno de los contextos más representativos del canto durante el cortejo.

### **5.3.1 DESCRIPCIÓN FÍSICA DEL CANTO DE CORTEJO**

Para la descripción de la duración de la serie de cantos y los intervalos entre serie de cantos se presenta el promedio correspondiente a los cantos de 4 machos (01OSM, 09OSM, 13OSM y 16OSM) proveniente de 5 grabaciones. Los cantos contenían entre 1 a 4 series de cantos y en total se analizaron 12 cantos. Los cantos de un mismo individuo se promediaron entre sí antes de promediarlos con los demás cantos de otros individuos, para evitar así

pseudoreplicación. Para la descripción del número de notas, duración de las notas, notas por segundo, e intervalo entre notas, se presenta el promedio de los datos de una sola grabación correspondiente a un macho (13OSM), con un total de 4 series de cantos, se realizó un promedio para cada serie de cantos del mismo individuo, ya que en esta grabación se evidenció que existen variaciones entre secuencias/grupos de cantos. La grabación tuvo una duración de 52.50 segundos.

El contexto evaluado (fase del cortejo en movimiento, etapa del macho interesado, y componente llamado y perseguir) tuvo una duración promedio de aproximadamente 6 minutos con un mínimo de 2 minutos y un máximo de 11 minutos. La duración de cada serie de cantos fue de  $39,14 \pm 31,79$  segundos (11,35-78,92 s,  $n = 12$ ). El intervalo entre series de cantos fue de  $12,34 \pm 10,07$  s (5,23-20,71 s,  $n = 10$ ). El número de notas/cantos por serie de cantos fue de  $63,75 \pm 34,25$  notas (31-99 notas,  $n = 4$ ). La duración de cada nota/canto fue de  $0,076 \pm 0,006$  s (0,071-0,082 s,  $n = 4$ ). El intervalo entre notas fue de  $0,098 \pm 0,004$  s (0,093-0,10 s,  $n = 4$ ). La tasa de repetición de notas (número de notas por segundo) fue de  $5,72 \pm 0,18$  notas/s (5,59-6 notas/s,  $n = 4$ ). Las notas del canto de cortejo son pulsadas, presentan pulsos incompletos distintivos, parcialmente fusionados, sin intervalos de silencio. El pulso en una nota es un estallido de energía del sonido, que no está subdividida en subunidades (como sí la nota) y está separada de otros pulsos por una modulación de amplitud, sin un intervalo silencioso. Cuando el pulso es incompleto y parcialmente fusionado significa que las oscilaciones (estallidos de energía) no se llegan a interrumpir totalmente, por ende, la amplitud no llega y se queda en cero antes de empezar otro pulso (Koehler *et al.*, 2017). El número de pulsos por nota fue de  $22,36 \pm 2,97$  pulsos/nota (18,76-25,4 pulsos/nota,  $n = 4$ ). La primera nota de los cantos no presentaba pulsos bien definidos, tuvo una duración de  $0,073 \pm 0,009$  s (0,06-0,08 s,  $n = 3$ ). La última nota de los cantos presentaba una duración menor en comparación con el resto de notas, que fue de  $0,016 \pm 0,002$  s (0,015-0,018 s,  $n = 2$ ), el número de pulsos fue menor en la última nota, que fue de  $5 \pm 1,41$  pulsos/nota (4-6 pulsos/nota,  $n = 2$ ) (Tabla 1).

### **5.3.2 DESCRIPCIÓN ESPECTRAL DEL CANTO DE CORTEJO**

Para la descripción de los parámetros espectrales se presenta el promedio de una grabación correspondiente a un macho (13OSM), con una secuencia de 4 series de cantos.

Las notas se encontraron en un rango de frecuencias de 1,09-1,92 kHz y 9,09-10,81 kHz ( $n = 4$ ). La frecuencia dominante correspondió a la frecuencia fundamental y tuvo un

pico de  $3,26 \pm 0,08$  kHz ( $3,17-3,37$  kHz,  $n = 4$ ). Las notas presentan armónicos más agudos que son múltiplos de la frecuencia fundamental (armónico más grave), en este caso la dominante (Figura 6). En las 3 primeras series de cantos se podían distinguir dos armónicos acompañantes bien delimitados en todas las notas, mientras que en la última serie de cantos se lograron distinguir 3 armónicos en algunas notas (37 notas). El rango de frecuencias del primer armónico fue de  $4,65-6,30$  kHz y  $6,13-7,51$  kHz ( $n = 4$ ). El rango de frecuencias del segundo armónico fue de  $6,91-8,51$  kHz y  $8,43-10,8$  kHz ( $n = 4$ ). El rango de frecuencias del tercer armónico, de la última serie de cantos que presentaba 3 armónicos bien delimitados, fue de  $8,01-8,36$  kHz y  $8,69-9,13$  kHz ( $n = 1$ ) (Tabla 2).

El primer y el último canto/nota, en algunas series de cantos, presentan frecuencias dominantes más bajas, y rango de frecuencias más amplios en el caso de la primera nota (en 3 series de cantos) y más limitados en el caso de la última nota (en dos series de cantos), esto se puede visualizar en el espectrograma, oscilograma y espectro de poder de la primera (Figura 7) y de la última nota (Figura 8). La última nota presentó un rango de frecuencias que fue de  $1908,47 \pm 21,58-7694,6 \pm 435,01$  Hz ( $n = 2$ ), con una frecuencia dominante que fue de  $2670,12 \pm 243,62$  Hz ( $n = 2$ ). La primera nota presentó un rango de frecuencias de  $1047,47 \pm 133,73-11307,88 \pm 1262,88$  Hz ( $n = 3$ ), con una frecuencia dominante de  $2813,6 \pm 388,39$  Hz ( $n = 3$ ).

Las series de cantos presentan diferencias en su rango de frecuencias en un mismo individuo durante una misma sesión de series de cantos, tanto entre las series de cantos como dentro de una misma serie de cantos (notas con solo 2 o 3 armónicos delimitados). En los oscilogramas se puede visualizar las diferencias entre las series de cantos (Figura 9 y 10).

#### **5.4 PAREMETROS CLIMÁTICOS**

La temperatura promedio durante el tiempo de estudio en el Bosque la Esperanza fue de  $25,25 \pm 1,81$  °C ( $22,22-31,69$ ), y la humedad relativa fue de  $86,82 \pm 5,68$  % ( $64,02-97,59$ ) (Figura 11).

Los cortejos observados en el bosque ocurrieron en una temperatura promedio de  $26,24 \pm 1,71$  °C ( $23,43-29,75$ ), y a una humedad relativa de  $86,98 \pm 7,79$  % ( $72,85-96,46$ ).

Las 5 grabaciones de cantos de cortejo analizados en este trabajo para el contexto etológico descrito con anterioridad ocurrieron a una temperatura de  $26,11 \pm 1,92$  C° ( $23,93-$

27,87 C°), y una humedad relativa de  $88,89 \pm 5,4 \%$  (82,21-94,15 %). La grabación del macho utilizado para la descripción de las notas y los parámetros espectrales (13OSM) ocurrieron a una temperatura de 27,87 C° y una humedad relativa de 82,21 %.

### **5.5 NOTAS ADICIONALES SOBRE ECOLOGÍA Y ETOLOGÍA DE *OOPHAGA SYLVATICA***

Los territorios de los machos están en zonas variadas del bosque, tanto en zonas bajas cercanas a fuentes de agua, Los territorios suelen estar caracterizados al presentar un tronco, una rama, un tallo o alguna planta alta que le permitía al macho tener un lugar alto y expuesto para vocalizar su canto de anuncio. Muchos de los territorios se caracterizan por estar ocupados casi en su totalidad por una hoja grande caída de palma caída, en donde el macho solía caminar y entonar sus cantos de anuncio por el raquis de la hoja o los foliolos, así como donde también ocurría el cortejo, además usaban el peciolo y la vaina de la hoja para esconderse. Las hojas de palma real caídas solían presentar una gran cantidad de hormigas, que es la dieta principal de la *Oophaga sylvatica*. Los territorios de los machos se encontraban muy cerca uno de otros, muchas veces se podía observar a un macho alimentándose a una distancia de 3 metros de un macho que cantaba. No se observó peleas entre los machos, pero se observó comportamiento de agresividad, cuando un macho escuchaba a otro cantar en los límites o dentro de su territorio. El macho solía acercarse rápidamente el límite de su territorio y cantar con más fuerza en dirección de dónde provenía el canto. Cuando se lo exponía a la grabación de un canto de su especie, el macho solía acercarse rápidamente hacia la grabadora en busca del macho y cantar repetidamente con fuerza.

No se observó ninguna puesta de huevos o renacuajos de *Oophaga sylvatica* durante el tiempo de estudio. En el bosque y cerca de los territorios de los machos no se encontraron bromelias o están eran muy pequeñas como para depositar renacuajos, pero se encontraron pequeñas acumulaciones de agua en los peciolos de hojas de *Calathea* sp. y en las vainas de las hojas caídas de palmera. Las hembras de *Oophaga* fueron observadas caminando hacia y entre los territorios de los machos, mientras comían o escuchaban al canto del macho. Muchas veces la hembra solo se acercaba al territorio para obtener alimento y luego se volvía a alejar.

Durante el día el macho suele estar cantando en respuesta al canto de otros machos. Durante este tiempo el macho solía estar quieto durante aproximadamente unos 20 minutos

en un mismo sitio, y luego caminaba mientras se alimentaba por su territorio. Los individuos machos se acostumbraban mejor que las hembras a la presencia del investigador y seguían con sus actividades normales, mientras que las hembras se quedaban quietas observando al investigador. Los machos solían establecer nuevos territorios rápidamente, en una ocasión un individuo se escapó de la estación científica, y al día siguiente se lo encontró en una plantación de plátano aledaña (muy lejana a su territorio original), emitiendo sus cantos de anuncio y respondiendo a las grabaciones de otros machos.

Cuando se capturaba a los individuos estos mayormente se escondían entre la hojarasca rápidamente, una vez que se los capturaba se mantenían quietos un momento hasta que intentaban salir del agarre con movimientos de sus extremidades. Cuando eran manipulados por demasiado tiempo, los machos emitían un sonido de queja/defensa, de menor duración que la nota del canto de anuncio y más grave (menor frecuencia).

Los individuos mayormente caminaban y no saltaban para movilizarse, y se observó en múltiples ocasiones que los machos y las hembras trepaban troncos o tallos de plantas para comer, descansar, o cantar.

## 6. DISCUSION

### 6.1 CORTEJO DE *OOPHAGA SYLVATICA* Y *O. HISTRIONICA*

#### 6.1.1 *SILVERSTONE (1973)*

Silverstone (1973) describe que en el cortejo existen dos fases, movimiento y estacionario, que concuerda con los resultados de esta investigación. El autor no divide en etapas el cortejo, pero lo describe como si este estuviera ocurriendo en la etapa de Correspondencia. Los componentes reportados por el autor corresponden a los vistos en esta investigación, a excepción del componente del abrazo, el inclinarse (reverencia) y agacharse (acostar todo el cuerpo boca abajo en el sustrato). El componente de sentarse se describe como saltar en esta investigación. El autor menciona que el componente de llamado y sentarse es solo realizado por los machos, sin embargo, en uno de los cortejos observados en esta investigación la hembra saltó encima del macho, pero esto pudo haber sido para alejarlo más que como parte del cortejo. El autor menciona que los otros componentes son realizados por ambos sexos, en esta investigación solo el macho realizó el componente de dar vueltas y tocar, y ambos sexos realizaron el componente de perseguirse y sacudir. En el componente de saltar (sentarse) el macho mira en dirección a la hembra, quedando sobre ella totalmente o sobre su espalda baja, mientras que Silverstone menciona que el macho, en el cortejo estacionario, suele mirar en dirección contraria a la hembra. En esta investigación se añaden 3 componentes adicionales que son: búsqueda y espera, realizado solo por los machos, e interrupción del cortejo. El componente del abrazo observado por Silverstone (1973) fue un evento único que posiblemente no fue parte del cortejo, ya que tampoco se lo reporta en Summers (1992) o Zimmerman y Zimmerman (1981, 1982). El componente de dar vueltas ocurría tanto en sentido horario o antihorario, en movimientos continuos, o discontinuos con llamados, así como lo describe Silverstone (1973). El autor menciona que los componentes de tocamiento y sentarse ocurren tanto en cortejo estacionario como en movimiento, mientras que sacudir, inclinarse, agacharse y dar vueltas ocurre en el cortejo estacionario. En el presente estudio se observó que tocamiento, sentarse y sacudir ocurren solo en el cortejo en movimiento mientras que dar vueltas ocurre en el cortejo estacionario y en movimiento. Silverstone menciona que el macho suele perseguir a la hembra y se sugiere que la hembra elige el sitio de ovoposición, mientras que en el estudio presente se sugiere que la hembra suele perseguir al macho, y éste elige el sitio de ovoposición.

En esta investigación se observaron a tres machos cortejar con dos hembras distintas en eventos independientes, mientras que se observó a una hembra cortejar con dos machos distintos. Silverstone (1973) también observó ambos comportamientos

El autor menciona la duración de dos cortejos: uno de 30 y otro de 98 minutos. Esto corresponde con la duración del cortejo observado en este estudio, dentro del rango de 20 a 180 minutos, y un promedio de 92 minutos.

### **6.1.2 ZIMMERMAN Y ZIMMERMAN (1981, 1982)**

Zimmerman y Zimmerman (1981, 1982) describen el cortejo como una secuencia de pasos que ocurren en un “juego previo” y luego en el “cortejo”, y distinguen dos fases: Dar vueltas y Contacto anal. El juego previo se describe con algunos componentes del cortejo como tocar, perseguir y sacudir que suceden durante un cortejo en movimiento, mientras que el “cortejo” se refiere a la fase estacionario del cortejo. En este estudio se observó solo la fase de dar vueltas, como un componente de la etapa del macho interesado y la correspondencia, sin embargo, estas no fueron alrededor del otro individuo como describe Zimmerman y Zimmerman, si no que eran vueltas más grandes alrededor de una hoja o sustrato, o sobre su propio eje, en la fase del cortejo en movimiento. No se observó el contacto anal, Silverstone (1973) menciona que tampoco observó este componente/fase ya que cuando el macho se sentó encima de la hembra su posición estaba muy arriba como para que suceda el contacto anal, por lo que este componente puede ser parte del cortejo de *Oophaga histrionica*, o de *Oophaga lehmanni* que Zimmerman y Zimmerman consideraban conoespecífica de *O. histrionica*.

Los autores mencionan que la hembra da vueltas sobre su propio eje al momento de colocar huevos, algo que no se pudo confirmar ya que no se vio ovoposición en esta investigación. Durante los pasos descritos del cortejo se pueden reconocer los componentes de llamado, perseguir, sacudir, sentarse, vueltas (tanto en su propio eje como alrededor del otro individuo), tocamiento, inclinarse (reverencia) y agacharse. A pesar de que no menciona las fases de cortejo estacionario o en movimiento, el componente de dar vueltas, inclinarse, agacharse y sentarse sucede en el cortejo estacionario, mientras que llamar, tocar, sacudir suceden tanto en el cortejo estacionario como en movimiento. El cortejo descrito por los autores parece estar sucediendo en la etapa de correspondencia. En los cortejos descritos por Zimmerman y Zimmerman (1981) el macho persigue a la hembra y ésta elige el sitio de ovoposición, señalándolo agachándose y dando vueltas, mientras que en el estudio de 1982

la hembra sigue al macho y éste elige el sitio de ovoposición. Los estudios de Zimmerman y Zimmerman mencionan que el cortejo, que interpretamos como cortejo estacionario, puede durar entre 12 a 35 minutos y los “juegos previos”, que interpretamos como cortejo en movimiento, puede extenderse por dos (1981) o más días con interrupciones, con la evaluación de algunos sitios de ovoposición (1982). Ese tiempo está dentro de lo observado en los cortejos de esta investigación, considerando que solo es una parte del cortejo. El cortejo sucede en etapa de correspondencia, que en nuestra investigación duró un promedio de 20 minutos, esto correspondería a la etapa del cortejo estacionario según Zimmerman y Zimmerman. En la presente investigación no se observó una extensa búsqueda de sitios de ovoposición, por lo que esto puede representar la reducción del tiempo del cortejo, sin embargo, no se puede confirmar si este comportamiento no sucede, ya que algunos cortejos terminaban con la etapa de la interrupción del cortejo, y podrían haber continuado después, si no se colectaba a los individuos.

La temperatura a la cual sucedían las actividades de reproducción de los *Dendrobates histrionicus* es de 23 °C en adelante. Esto concuerda con nuestras observaciones en donde la temperatura promedio fue 26 °C y la mínima 23 °C.

### **6.1.3 SUMMERS**

Summers (1992) describe un cortejo muy similar a Zimmerman y Zimmerman (1981, 1982) y Silverstone (1973). Describe una fase en movimiento, en donde el macho guiaba a la hembra hasta el sitio de ovoposición bajo la hojarasca, y una fase estacionaria, que ocurría en el sitio de ovoposición, en donde se observaban algunos componentes como agacharse, inclinarse, tocamiento, dar vueltas y sacudir. El autor menciona que el macho solía atacar, subirse o saltar hacia la hembra si ésta lo ignoraba o rechazaba. Cuando la hembra empezaba a poner huevos, el macho solía subirse brevemente al dorso de la hembra y luego bajarse e irse. El autor menciona que observó todos los componentes que reporta Silverstone (1973), a excepción del abrazo, además el componente de tocamiento era realizado solo por los machos, y los machos solían guiar a la hembra al sitio de ovoposición. Estos resultados concuerdan con nuestro estudio, en donde el tocamiento era realizado por los machos y no por las hembras, y el macho solía guiar a la hembra. Summers detalla la duración del cortejo con un estimado mínimo de  $71 \pm 7$  minutos, que es mayor que el mínimo observado en éste estudio, pero está dentro del rango de la duración del cortejo de 20 a 180 minutos, y se acerca al promedio de 92 minutos. El autor reporta que en los cortejos observados, un 66% de las

veces la hembra ignoró al macho y un 8% de las veces la hembra rechazó al macho, mientras que el macho no rechazaba o ignoraba a la hembra. En esta investigación se observó que en 3 de los 13 cortejos observados la hembra ignoraba al macho, y en 4 de los 13 cortejos observados la hembra rechazaba al macho después de que sucedieran algunos componentes del cortejo, mientras que el macho no ignoraba o rechazaba a las hembras. Estos resultados nos indican que el macho es el más activo e interesado durante el cortejo, y es el que principalmente finaliza o interrumpe el cortejo por el desinterés de la hembra, mientras que existe una alta selectividad por parte de las hembras.

#### **6.1.4 DIFERENCIAS ENTRE LOS CORTEJOS**

Podemos observar que el proceso de cortejo descrito en los tres estudios anteriores es bastante similar y se compara con el observado en esta investigación. En el cortejo de Silverstone (1973) se sugiere que la hembra elige el sitio de ovoposición, mientras que en Zimmerman y Zimmerman (1981, 1982) (que trabajaba con *D. histrionicus* y *D. lehmanni*), puede ocurrir de ambas formas, y en Summers (1992) el macho elige el sitio de ovoposición. Sabiendo que la distribución geográfica de los individuos de Silverstone (1973) corresponden a *Oophaga histrionica* y los de Summers (1992) corresponden a *Oophaga sylvatica*, y que en la presente investigación se observó que el macho solía guiar a la hembra, podemos concluir que es una característica del cortejo de *Oophaga sylvatica*, además que ésta especie no tiene una extensiva evaluación de sitios de ovoposición en comparación con *O. histrionica*. Los componentes principales del cortejo para ambas especies son: el llamado, perseguir, sacudir, inclinarse, agacharse, tocamiento, sentarse (o saltar) y dar vueltas. En *Oophaga sylvatica*, según Summers (1992) y lo visto en ésta investigación, el componente de llamado, tocamiento y sentarse es realizado solo por los machos, mientras inclinarse es realizado solo por las hembras, y los demás componentes por ambos sexos; mientras que en *O. histrionica* ambos sexos realizan el componente de tocar. En ambas especies, durante la fase en movimiento y estacionaria suceden los componentes de llamar, sacudir, tocar, dar vueltas, mientras que solo en la fase estacionaria ocurren los componentes de inclinarse, agacharse. El componente de sentarse posiblemente solo ocurre en cortejo estacionario, y el salto que Silverstone (1973) y el presente estudio observo, en donde el macho estaba posicionado en la misma dirección que la hembra, posiblemente era una respuesta de ataque a la hembra por ignorarlo, como reporta Summers (1992). Los tiempos de cortejo son similares para ambas especies siendo éste de entre aproximadamente 30 y 90 minutos.

## 6.2 VOCALIZACIONES DE *OOPHAGA SYLVATICA*

### 6.2.1 CANTO DE ANUNCIO Y CORTEJO EN *O. SYLVATICA*

El canto de anuncio, según Lötters y colaboradores (1999), para las poblaciones identificadas en su estudio como *Oophaga sylvatica*, tiene una duración de 0,057 a 0,1 s, y para la población que habita en Ecuador (Cube, Esmeraldas) es de 0,086-0,1 s, con un promedio de 0,095 s, estos cantos son más largos que los de ésta investigación con un promedio de 0,076 s. El intervalo entre notas reportado por Lötters y colaboradores fue de 0,076 a 0,174 s, con 0,1 a 0,121 s y un promedio de 0,109 s para la población de Ecuador, en esta investigación el intervalo fue menor. La tasa de repetición de notas fue de 5 a 7 notas por segundo, y de 5 a 6 notas por segundo para la población del Ecuador, que corresponden con los resultados del presente estudio. Las notas en ambos estudios son pulsadas, tanto en cortejo (la presente investigación) como en anuncio (Lötters *et al.*, 1999), siendo el número de pulsos por nota de 18 a 25 pulsos para el canto de cortejo, y de 16 a 29 pulsos para el canto de anuncio, con la población en Ecuador presentando 16 a 21 pulsos. Las otras poblaciones estudiadas por Lötters y colaboradores (1999) en Colombia, tenían una duración de nota parecida a la población de Ecuador, en la población de Guapi, y menor que la de Ecuador en la población de la Quebrada de Guanguí (menor a la del cortejo (0,057 a 0,068 s)). El número de pulsos por nota es mayor en ambas poblaciones colombianas que en la de Ecuador. El número de notas por segundo es igual entre la población de Guapi y la de Ecuador (igual a la presente investigación (5-6 notas por segundo)) y es mayor en la población de la quebrada de Guanguí. El intervalo entre notas es mayor en la población de Guapi y es menor en la población de la quebrada de Guanguí, esta última siendo más parecida a la nuestra.

El rango de frecuencias reportado por los autores para la población de Ecuador es de 0,8 a 3 kHz, mientras que en la presente investigación fue de 1,094-10,815 kHz, por ende, es mayor. La frecuencia dominante fue de 1,750-1,950 y de 2,300 a 2,450 kHz, mientras que en esta investigación fue de 3,167-3,367 kHz. Las otras poblaciones pertenecientes a Colombia tienen rangos mayores de frecuencias y frecuencias dominantes mayores que la población de Ecuador.

Comparando con la población de Ecuador (Lötters *et al.*, 1999), el canto de cortejo de la especie *Oophaga sylvatica* tienen una duración menor que el canto de anuncio de la misma especie, el intervalo entre notas es menor y la tasa de repetición es igual que el de

anuncio, y el número de pulsos es mayor que en el canto de anuncio. El canto de anuncio tiene un menor rango de frecuencias que el de cortejo, y la frecuencia dominante es mayor en el canto de cortejo que en el de anuncio.

La temperatura del canto de la población de Ecuador (Lötters *et al.*, 1999) fue de 23 °C, mientras que para las poblaciones colombianas fue de 30 °C. En el presente estudio fue de 27,87 °C. Los cantos en anuros pueden ser influenciados por la temperatura ambiental y del agua, variando algunos parámetros temporales y espectrales. Se ha demostrado que el canto suele tener una menor duración y una disminución leve en la tasa de repetición con el aumento de la temperatura (Lingnau y Bastos, 2007) (estudios realizados en la familia Hylodidae). También se ve un decrecimiento en la duración de los intervalos de notas, los pulsos y los intervalos entre pulsos, aunque la tasa de repetición del pulso aumento con el aumento de la temperatura (Giacoma, Zugolaro y Beani, 1997) (estudios realizados en la familia Bufonidae). En dendrobátidos igualmente se ha demostrado que la temperatura tiene un efecto significativo en la tasa de repetición y la duración de las notas, así como en los intervalos entre notas, disminuyendo con el aumento de la temperatura. Sin embargo la tasa de repetición de los pulsos y la frecuencia pico no se vio afectada por la temperatura (Navas y Bevier, 2001). En una población de *D. histrionicus* correspondiente a al distribución de *Oophaga sylvatica*, en Guayacona, Colombia (Departamento de Nariño), se evaluó el canto de una temperatura de 27 grados, y se obtuvo que la duración de las notas fue de 0,08 a 0,09 s, la tasa de repetición fue de 6 notas por segundo y el intervalo entre notas fue de 0,7 a 0,9 s (Myers y Daly, 1976). La duración de las notas en ese estudio es menor que la de Lötters y colaboradores (1999), pero sigue siendo mayor que la del cortejo visto en el presente estudio. La tasa de repetición de las notas es similar entre todos los estudios. Los intervalos de nota de Myers y Daly (1976) fue menor que los intervalos de Lötters y colaboradores (1999) y que los presentados en la presente investigación.

Evaluando los cantos tomados a 27 °C, podemos concluir que la duración de la nota del canto de cortejo es menor que la del canto de anuncio, sin embargo, los intervalos entre notas podrían ser mayores que los cantos de anuncio. Las diferencias entre el canto de anuncio y de cortejo se deben confirmar con análisis de ambos cantos tomados a una misma temperatura.

### 6.2.2 CANTO DE *OOPHAGA SYLVATICA* Y *OPHAGA HISTRIONICA*

El canto de cortejo tiene una duración de 280-320 ms (Zimmerman y Zimmerman, 1982), mientras que el reportado en esta investigación dura entre 71 y 82 segundos, por ende, *O. histrionica* tiene un canto de anuncio más largo que *Oophaga sylvatica*.

En el canto de anuncio, la especie *Oophaga histrionica* tiene una duración mayor de sus notas en comparación con *Oophaga sylvatica*, siendo ésta de 100 a 160 ms. La tasa de repetición es menor que en *Oophaga sylvatica*, siendo ésta de 2 a 4 notas por segundo. El rango de frecuencias empieza desde 0,5 kHz pero solo llega a 3,5 kHz (Zimmerman y Zimmerman, 1981 y 1982), mientras que las notas de *Oophaga sylvatica* tienen un mayor rango de frecuencias.

Según Lötters y colaboradores (1999) las poblaciones de su estudio identificadas como *O. histrionica* tienen un intervalo entre notas de 166 a 239 ms, siendo éste un intervalo mayor entre notas que para *O. sylvatica*.

En otro estudio realizado sobre el canto de *O. histrionica* y *O. lehmanni* se menciona que la duración del canto es de  $178 \pm 26,78$  ms (cerca de un río) y  $184 \pm 37,36$  ms (lejos de un río), esto se acerca a lo descrito por Zimmerman y Zimmerman (1981 y 1982). El número de pulsos reportados son de  $33,96 \pm 6,48$  (cerca del río) y  $31,33 \pm 5,54$  (lejos del río). Comparándolo con los datos obtenidos para *O. sylvatica*, presentan un mayor número de pulsos por nota. La frecuencia dominante pico cae en 2526 a 3039 Hz (cerca del río) y 2143 a 2468 Hz (lejos del río) (Vargas-Salinas y Amézquita, 2013). Estas frecuencias son menores que las reportadas para *O. sylvatica*.

### 6.3 ETOLOGIA Y ECOLOGÍA DE *OOPHAGA SYLVATICA*

Silverstone (1973) menciona que *Dendorabates histrionicus* no ocurre a menos de 500 metros sobre el nivel del mar. Zimmerman y Zimmerman (1981), menciona que la distribución de la especie está dentro de los 18 a 1070 m.s.n.m. Los resultados del presente estudio indican que *Oophaga sylvatica* sí puede habitar en zonas menores a 500 m.s.n.m, por lo que posiblemente *Oophaga histrionica* habita en lugares más altos.

Los territorios de *Oopagha sylvatica* tenían una dimensión promedio de unos 5 metros cuadrados, considerando a la ubicación de un macho el centro de su territorio y al macho vecino el centro de su territorio. Se midió la distancia que ambos machos podrían avanzar en direcciones opuestas hasta toparse, como el límite de sus territorios.

Considerando que ésta especie es muy territorial, la distancia en donde ambos individuos coinciden sería el límite del territorio. Algunos territorios tenían más distancia a sus territorios vecinos más cercanos (24 a 25 m) (Figura 2 B), pero se solía volver a encontrar a los individuos siempre en distancias cercanas (no más de 4 m) de donde se los encontró por primera vez, por ende, se concluye que sus territorios no son muy grandes. Según Silverstone (1973) el rango de hogar de esta especie es de  $180,3 \pm 1,85 \text{ m}^2$ , y las especies fueron encontradas a rangos de distancia de la primera vez vistos de 78,39 metros. Estos datos no concuerdan con los obtenidos en este estudio, lo que podría deberse a la especie estudiada por el autor (*Oophaga histrionica*, según la distribución del estudio) y que esta ocupe rangos más grandes de territorio. Sin embargo, Summers (1992) que estudió una población de *D. histrionicus* en Ecuador, correspondiente a la distribución de *Oophaga sylvatica*, reporta que la distancia de los territorios es de 3,9 a 5,1  $\text{m}^2$ , y que la distancia entre donde se vio al individuo por primera vez y las siguientes ocasiones, no fue significativa, esto concuerda con las observaciones del presente estudio. Por ende, esto podría apoyar la idea de que *Oophaga sylvatica* tiene rangos de territorios mucho menores que *Oophaga histrionica*, sin embargo, ambas especies presentan peleas territoriales, siendo más común en *Oophaga sylvatica* los combates de cantos, en donde dos machos separados por algunos metros cantan ida y vuelta durante algunos minutos hasta más de una hora (Summers, 1992).

Las hembras del presente estudio no fueron vistas en territorios establecidos y más bien ocupaban rangos de extensión más grandes que los machos, esto se confirma en un estudio del uso espacial y la navegación entre machos y hembras de *O. sylvatica*, en donde el rango de hogar de los machos fue 56% más pequeño que las hembras, y se movilizaban en una extensión 57% menor que las hembras, esto debido a que existen diferencias en el uso del espacio dependiendo del rol parental del individuo. En el caso de *O. sylvatica*, la hembra es la que cuida y transporta los renacuajos, por lo que se moviliza más que el macho (Pašukonis *et al.*, 2022). En una ocasión un individuo recolectado y que volvió a aparecer al día siguiente en una plantación de plátano, lejos de su territorio original (100 m apróx.) emitiendo sus cantos de anuncio, esto puede deberse a que los individuos de esta especie no tienen la capacidad de navegación para regresar hacia su hogar si se alejan más de 50 metros aproximadamente (Pašukonis *et al.*, 2022), o porque el nuevo territorio elegido tenía las características adecuadas para el individuo.

*Oophaga sylvatica* se considera una especie que puede ocupar áreas disturbadas en cierto grado, como plantaciones (Ortiz *et al.*, 2022), pero también se la considera un

indicador de bosques primarios y hábitats prístinos, ya que fue la segunda especie de anfibio más abundante en estas zonas y no se la encontró en bosques secundarios o hábitats al borde de la carretera (al no haber presencia de bromelias en esas zonas) (Jongsma *et al.*, 2014). Los individuos fueron encontrados tanto en zonas cercanas a pasos de agua, como lejos de estas, así como en zonas cercanas a pastizales ocupados para la ganadería y cerca de asentamiento humanos, por lo que se confirma que es una especie que vive en zonas moderadamente disturbadas y dentro de los bosques. Los dendrobátidos se cortejan y reproducen lejos del agua (Summers, 1992). Las zonas cercanas al agua de algunos territorios posiblemente están relacionadas con el crecimiento de estas plantas dependientes del agua (*Calathea* sp.), es decir por los rasgos reproductivos de la especie.

Silverstone (1973) menciona que la vegetación predominante de los territorios fue de *Heliconia* sp. y *Cyclanthus* sp., hierbas, arbustos, palmas (*Attalea* sp., *Iriarteia* sp. y *Socratea* sp.) y helechos. La vegetación reportada en la literatura coincide con la vista en este estudio. A pesar de que no se encontró bromelias cerca de los territorios, se encontraron *Calathea* sp. y *Heliconia* sp., en cuyas axilas de los tallos *Oophaga sylvatica* dejan sus renacuajos (Summers, 1992), y no en bromelias como lo hace *Oophaga histrionica* (Silverstone, 1973; Zimmerman y Zimmerman, 1981, 1982), aunque esto se puede deber a las características vegetales de la zona que ocupa la población estudiada más que a las preferencias de las especies.

## 7. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El cortejo de *Oophaga sylvatica* consta de dos fases, cuatro etapas y 9 componentes. Tiene una duración promedio de 92 minutos y ocurre a una temperatura promedio de 26,11 C°.

El cortejo de *Oophaga sylvatica* es muy parecido al de *O. histrionica*. Ambas especies presentan un cortejo que se compone de dos fases: cortejo estacionario y cortejo en movimiento, y ocho componentes: llamado, perseguir, sacudir, tocar, saltar, dar vueltas, agacharse e inclinarse. En ambas especies, el componente de inclinarse es realizado solo por las hembras, mientras que el componente de llamar y sentarse solo por los machos. En la especie *Oophaga sylvatica* el componente de tocar solo lo realizan los machos. Los demás componentes son realizados por ambos sexos. En la especie *Oophaga histrionica* la hembra es la que suele elegir el sitio de ovoposición, mientras que en *O. sylvatica* el macho es el que elige el sitio y la especie posiblemente no presenta una extensa búsqueda de sitios de ovoposición. Existe una alta selectividad por parte de las hembras en *O. sylvatica*, en comparación con *O. histrionica*

El canto de *Oophaga sylvatica* tiene notas con menor duración, mayor tasa de repetición, menor intervalo entre notas, menor número de pulsos por nota, mayor rango de frecuencias y mayor pico de frecuencia dominante, que lo reportado para el canto de *Oophaga histrionica*.

El canto de cortejo de *Oophaga sylvatica* tiene notas de menor duración, posiblemente mayor intervalo entre notas, una tasa de repetición similar, un número de pulsos mayor, mayor rango de frecuencias y una frecuencia dominante mayor, que el canto de anuncio de la misma especie.

La especie *O. histrionica* presenta rangos de hogar más extensos que *O. sylvatica* y sus territorios tienen una vegetación característica compuesta por las plantas antes mencionadas, y hierbas, helechos, arbustos, y palmas (*Attalea*, *Iriarteia* y *Socratea*).

Para obtener mejores resultados en investigaciones similares, se recomienda realizar más horas de observaciones en un mismo sitio (territorio del macho), para lograr observar un cortejo desde su comienzo. Se recomienda además no acercarse demasiado a los territorios (menos de un metro) ya que se puede interrumpir el cortejo. Se recomienda utilizar un micrófono unidireccional para lograr mejores grabaciones y análisis de cantos.

## 8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Berthold, A. A. (1845). Nachrichten von der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, 43.
- Blackburn, D. C., y Wake, D. B. (2011). Class Amphibia Gray, 1825. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa*, 3148(1), 39-55.
- Brown, J. L., Twomey, E., Amezcuita, A., De Souza, M. B., Caldwell, J. P., Loetters, S., Von May, R., Melo-Sampaio, P. R., Mejia-Vargas, D., Perez-Pena, P., Pepper, M., Poelman, E. H., Sanchez-Rodriguez, M. y Summers, K. (2011). A taxonomic revision of the Neotropical poison frog genus *Ranitomeya* (Amphibia: Dendrobatidae). *Zootaxa*, 3083(1), 1-120.
- Cornell Lab of Ornithology. (2022). *RAVEN PRO*. Raven Sound Analysis. <https://ravensoundsoftware.com/software/raven-pro/>
- Esri. (2023). *ArcGIS Online*. ArcGIS. <https://www.arcgis.com/index.html>
- Funkhouser, J. W. (1956). New Frogs from Ecuador and Southwestern Colombia. *Zoologica: New York Zoological Society*, 41(9), 73-81.
- Frost, D. R. (2023). *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 6.2 (21 de Junio de 2023). Electronic Database. <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/Amphibia/Anura/Dendrobatoidea/Dendrobatidae>. American Museum of Natural History, New York, USA. doi.org/10.5531/db.vz.0001
- GAD de El Carmen. (2019). *Plan De Desarrollo y Ordenamiento Territorial Del Cantón El Carmen*. ODS Territorio Ecuador. <https://odsteritorioecuador.ec/wp-content/uploads/2019/04/PDOT-CANTON-EL-CARMEN-2015-2019.pdf>
- Grant, T., Frost, D. R., Caldwell, J. P., Gagliardo, R. W., Haddad, C. F. B., Kok, P., Means, D. B., Noonan, B. P., Schargel, 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, 262.

- Grant, T., Rada, M., Anganoy-Criollo, M., Batista, A., Dias, P. H., Jeckel, A. M., Machado, D. J. y Rueda-Almonacid, J. V. (2017). Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives revisited (Anura: Dendrobatoidea). *South American Journal of Herpetology*, 12(s1).
- Giacoma, C., Zugolaro, C., y Beani, L. (1997). The advertisement calls of the green toad (*Bufo viridis*): variability and role in mate choice. *Herpetologica*, 454-464.
- Guillory, W. X., Muell, M. R., Summers, K., y Brown, J. L. (2019). Phylogenomic reconstruction of the Neotropical poison frogs (Dendrobatidae) and their conservation. *Diversity*, 11(8), 126. <https://doi.org/10.3390/d11080126>
- IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2019). *Oophaga sylvatica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T55203A85887077. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T55203A85887077.en>
- Josse, C., Morales, C. y Cornejo, X. (2013). Bosque siempreverde estacional de tierras bajas del Chocó Ecuatorial. En Ministerio del Ambiente del Ecuador (Ed.). *Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental*. Ministerio del Ambiente del Ecuador, Quito. 39-41.
- Koehler, J., Jansen, M., Rodriguez, A., Kok, P. J., Toledo, L. F., Emmrich, M., Glaw, F., Haddad, C. F., Roedel, M. O. y Vences, M. (2017). The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods and recommendations for best practice. *Zootaxa*, 4251(1), 1-124.
- Navas, C. A., y Bevier, C. R. (2001). Thermal dependency of calling performance in the eurythermic frog *Colostethus subpunctatus*. *Herpetologica*, 384-395.
- Meyer, E. (1996): *Ökologie und Biogeographie des zentralamerikanischen Pfeilgiftfrosches Dendrobates granuliferus TAYLOR*. Dissertation Universität Ulm.
- Myers, C. W. y Daly, J. W. (1976): Preliminary evaluation of skin toxins and vocalizations in taxonomic and evolutionary studies of poison-dart frogs (Dendrobatidae). *Bull. American Mus. Nat. Hist.*, 157, 173-262.
- Moskowitz, N. A., Buylla, A. A., Morrison, C. R., Chamba, A., Rentería, J., Tapia, E. E., Coloma, L. A., Donoso, D. A. y O'Connell, L. A. (2022). Poison frog diet and

- chemical defense are influenced by availability and selectivity for ants. *bioRxiv*, 2022-06. <https://doi.org/10.1101/2022.06.14.495949>
- Lingnau, R., y Bastos, R. P. (2007). Vocalizations of the Brazilian torrent frog *Hylodes heyeri* (Anura: Hylodidae): Repertoire and influence of air temperature on advertisement call variation. *Journal of Natural History*, 41(17-20), 1227-1235.
- Lötters, S., y Widmer, A. (1997). Bioacoustic comparisons of the advertisement calls of the poison frogs *Dendrobates histrionicus* and *Dendrobates lehmanni* from northwestern South America en W. Bohme, W. Bischoff y T. Ziegler (Eds.). Proceedings of the 8th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica (pp. 237-245). *Herpetologia Bonnensis*.
- Lötters, S., Glaw, F., Köhler, J. y Castro, F. (1999). On the geographic variation of the advertisement call of *Dendrobates histrionicus* Berthold, 1845 and related forms from north-western South America (Anura: Dendrobatidae). *Herpetozoa*, 12(1/2), 23-38.
- Lötters, S. y Kahn, T. R. (2016). Forest Harlequin Poison Frog *Oophaga sylvatica* (Funkhouser, 1956). En T.R. Kahn, E. La Marca, S. Lötters, J.L. Brown, E. Twomey y A. Amézquita (Eds.), *Aposematic Poison Frogs (Dendrobatidae) of the Andean Countries: Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú and Venezuela* (pp. 416-421). Conservation International Tropical Field Guide Series, Conservation International.
- Ortiz, D. A., Coloma, L. A., Frenkel, C. y Pazmiño-Armijos, G. (2022). *Oophaga sylvatica* en Ron, S. R., Merino-Viteri, A. y Ortiz, D. A. (Eds.), *Anfibios del Ecuador*. Versión 2021.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <https://bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb/FichaEspecie/Oophaga%20sylvatica>
- Ostrowski, T. y Mahn, T(2023): *Artbeschreibung Oophaga histrionica*. Dendrobases.de. Eine Online-Datenbank der Familie Dendrobatidae (Anura). [https://www.dendrobases.de/html/D\\_oophaga\\_histrionica.html](https://www.dendrobases.de/html/D_oophaga_histrionica.html); Stand: Juni 2023
- Onset Computer Corporation. (2023). *HOBOWare and HOBOWare Pro Software Updates*. HOBO. <https://www.onsetcomp.com/support/help-center/software/hoboware>
- Pašukonis, A., Serrano-Rojas, S. J., Fischer, M. T., Loretto, M. C., Shaykevich, D. A., Rojas, B., ... y O'Connell, L. A. (2022). Contrasting parental roles shape sex differences in poison frog space use but not navigational performance. *Elife*, 11, e80483.

- Paucar Guerra, D. A. (2013). *Comportamiento social e historia natural de Hyloxalus yasuni e Hyloxalus sauli (Anura: Dendrobatidae) en el Parque Nacional Yasuni, Amazonía Ecuatoriana* [Tesis de Grado, Pontificia Universidad Católica Del Ecuador]. Repositorio PUCE.
- Pazmiño Otamendi, G. I. (2012). *Territorialidad, comportamiento social, reproducción y vocalización de Hyloxalus infraguttatus (Anura: Dendrobatidae)* [Tesis de Grado, Pontificia Universidad Católica Del Ecuador]. Repositorio PUCE.
- Ron, S. R. (2020). *Regiones naturales del Ecuador*. BIOWEB. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.  
<https://bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb/RegionesNaturales>
- Ron, S. R., Merino-Viteri, A. Ortiz, D. A. 2022. *Anfibios del Ecuador*. Version 2022.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <<https://bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb/BusquedaSencilla/Dendrobatidae>>, fecha de acceso 3 de enero, 2022.
- Roland, A. B., Santos, J. C., Carriker, B. C., Caty, S. N., Tapia, E. E., Coloma, L. A., y O'Connell, L. A. (2017). Radiation of the polymorphic Little Devil poison frog (*Oophaga sylvatica*) in Ecuador. *Ecology and Evolution*, 7, 9750-9762. doi:10.1002/ece3.3503
- Rosales Gavilanez, G. K. (2021). *Estructura ecológica de la Comunidad de Anfibios en el remanente de Bosque la Esperanza* [Tesis de Grado, Universidad de Guayaquil]. Repositorio Institucional de la Universidad de Guayaquil.
- 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(3), e1000056.
- Silverstone, P. A. (1973). Observations on the behavior and ecology of a Colombian poison-arrow frog, the Kōkoé-Pá (*Dendrobates histrionicus* Berthold). *Herpetologica*, 29(4), 295-301.
- Summers, K. (1992). Mating strategies in two species of dart-poison frogs: a comparative study. *Animal behaviour*, 43(6), 907-919.

- Summers, K., y Tumulty, J. (2014). Parental care, sexual selection, and mating systems in neotropical poison frogs. In *Sexual selection* (pp. 289-320). Academic Press.
- Vargas-Salinas, F., y Amézquita, A. (2013). Stream noise, hybridization, and uncoupled evolution of call traits in two lineages of poison frogs: *Oophaga histrionica* and *Oophaga lehmanni*. *PloS one*, 8(10), e77545.
- Zimmermann, E., y Zimmermann, H. (1981). Sozialverhalten, Fortpflanzungsverhalten und Zucht der Färberfrösche *Dendrobates histrionicus* und *D. lehmanni* sowie einiger anderer Dendrobatiden. *Zeitschrift des Kölner Zoo*, 24(3), 83-99.
- Zimmermann, E., y Zimmermann, H. (1982). Soziale Interaktionen, Brutpflege und Zucht des Pfeilgiftfrosches *Dendrobates histrionicus*. *Salamandra*, 18(3/4), 150-167.

## **9. FIGURAS**

A

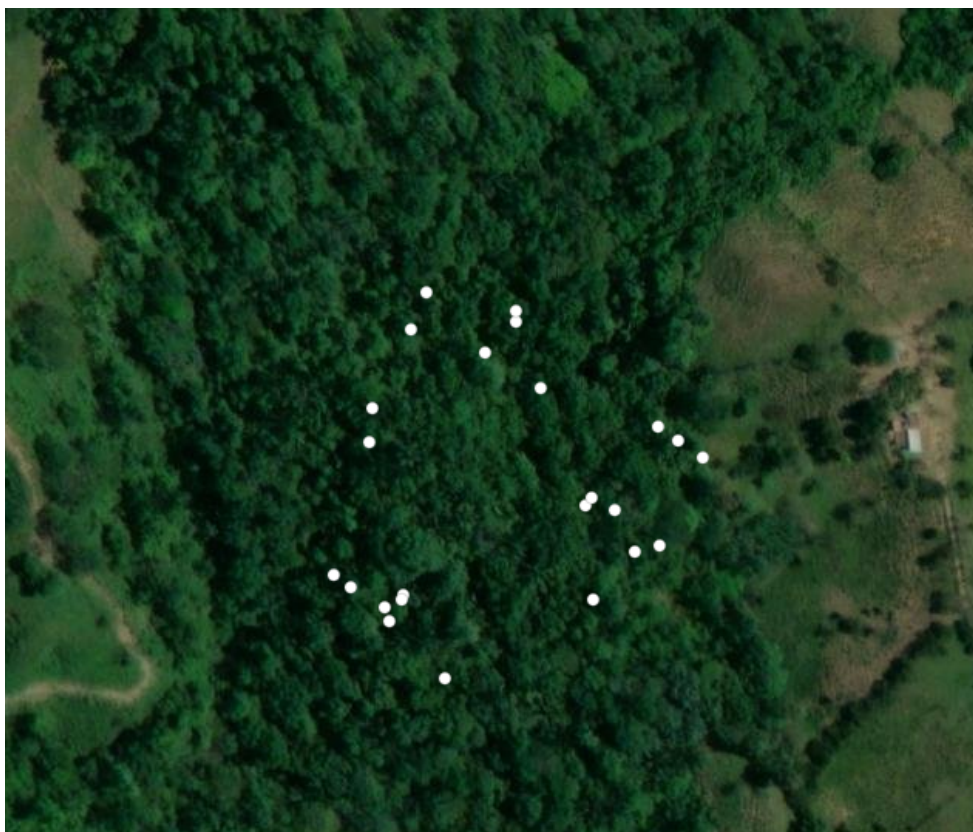


B



**Figura 1. Área de estudio.** (A) Ubicación del Boque La Esperanza (Google Maps); (B) Vista desde arriba del Bosque La Esperanza (ArcGis Online). El cuadrado blanco representa la parcela de una hectárea.

A



B



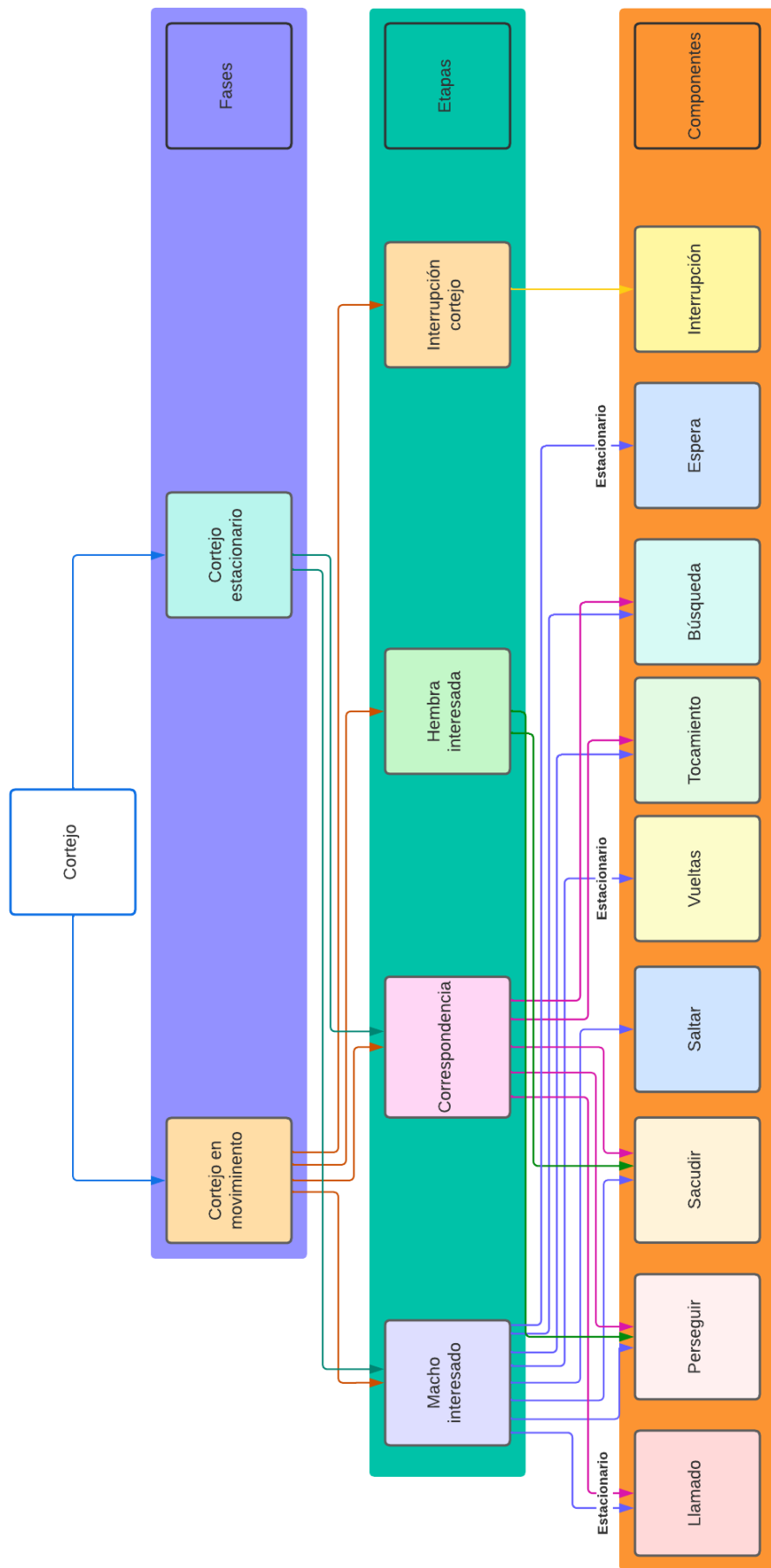
**Figura 2. Territorios de los machos de *Oophaga sylvatica*.** (A) Coordenadas de los 24 territorios de *Oophaga sylvatica*. (B) Distancia estimada entre algunos de los territorios, en metros. Gráficos y mediciones realizadas ArcGis Online.



**Figura 3. Individuos de *Oophaga sylvatica* que participaron en cortejos.** A la izquierda está el individuo macho, en el centro está la hembra o el macho en campo, y a la derecha está el territorio de cada macho. Debajo de cada foto se encuentran los códigos de los individuos. Aclaraciones: El individuo 1 cortejó con la hembra 16 (no foto). El individuo 07 cortejó con las hembras 13 y 12 (sin fotos). El individuo 09 cortejó con la hembra 15 (foto) y 18 (sin foto).



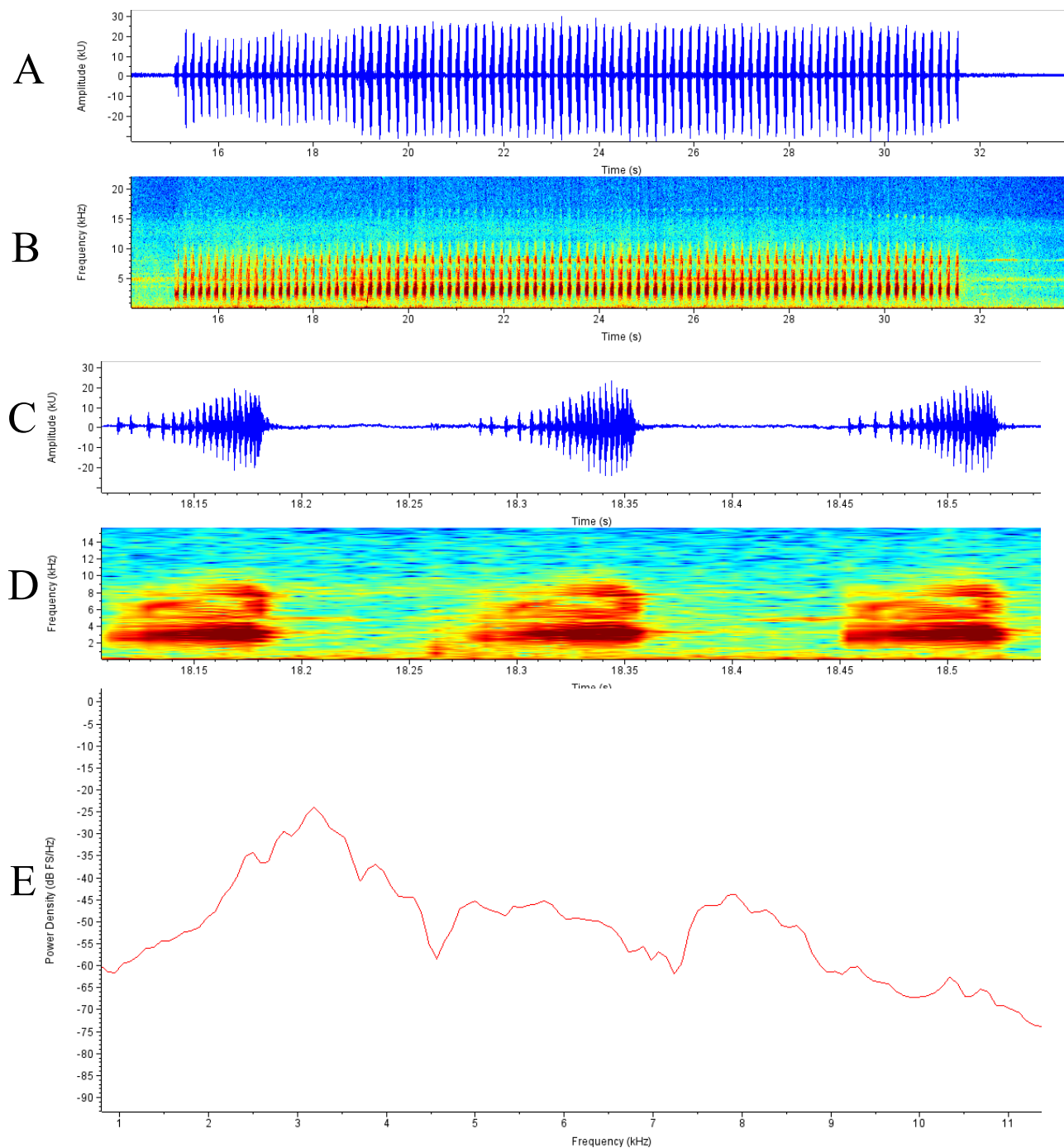
**Figura 3. Individuos de *Oophaga sylvatica* que participaron en cortejo.** (continuación...).  
 Aclaraciones: El individuo 16 cortejo con la hembra 6 y 8 (fotos). La hembra 3 participo en cortejo con el macho 6 y 13 (foto). El macho 23 cortejo con la hembra 14 (no foto).



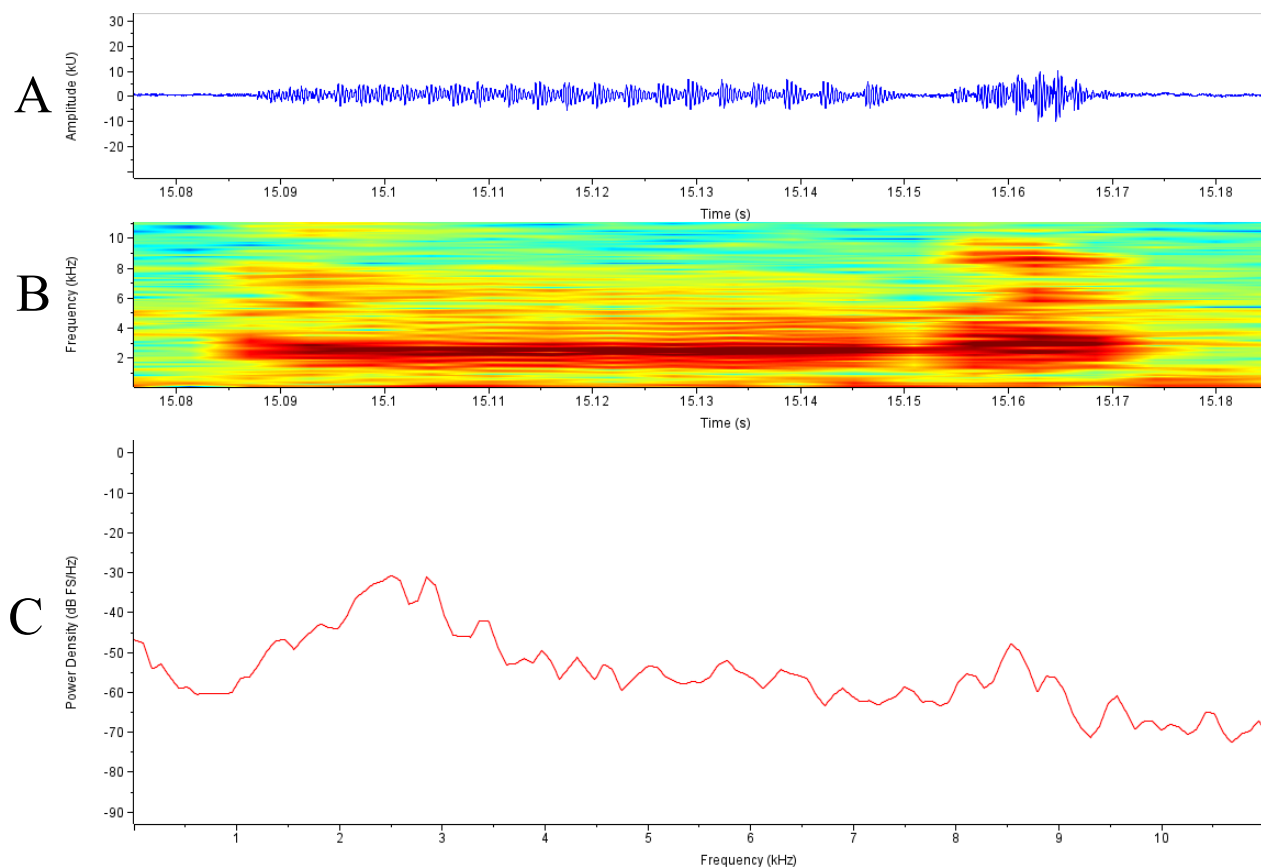
**Figura 4. Diagrama del proceso de cortejo.** El llamado y dar vueltas ocurre tanto en cortejo en movimiento como estacionario, y la espera ocurre solo en cortejo estacionario. Los demás componentes ocurren en cortejo en movimiento.



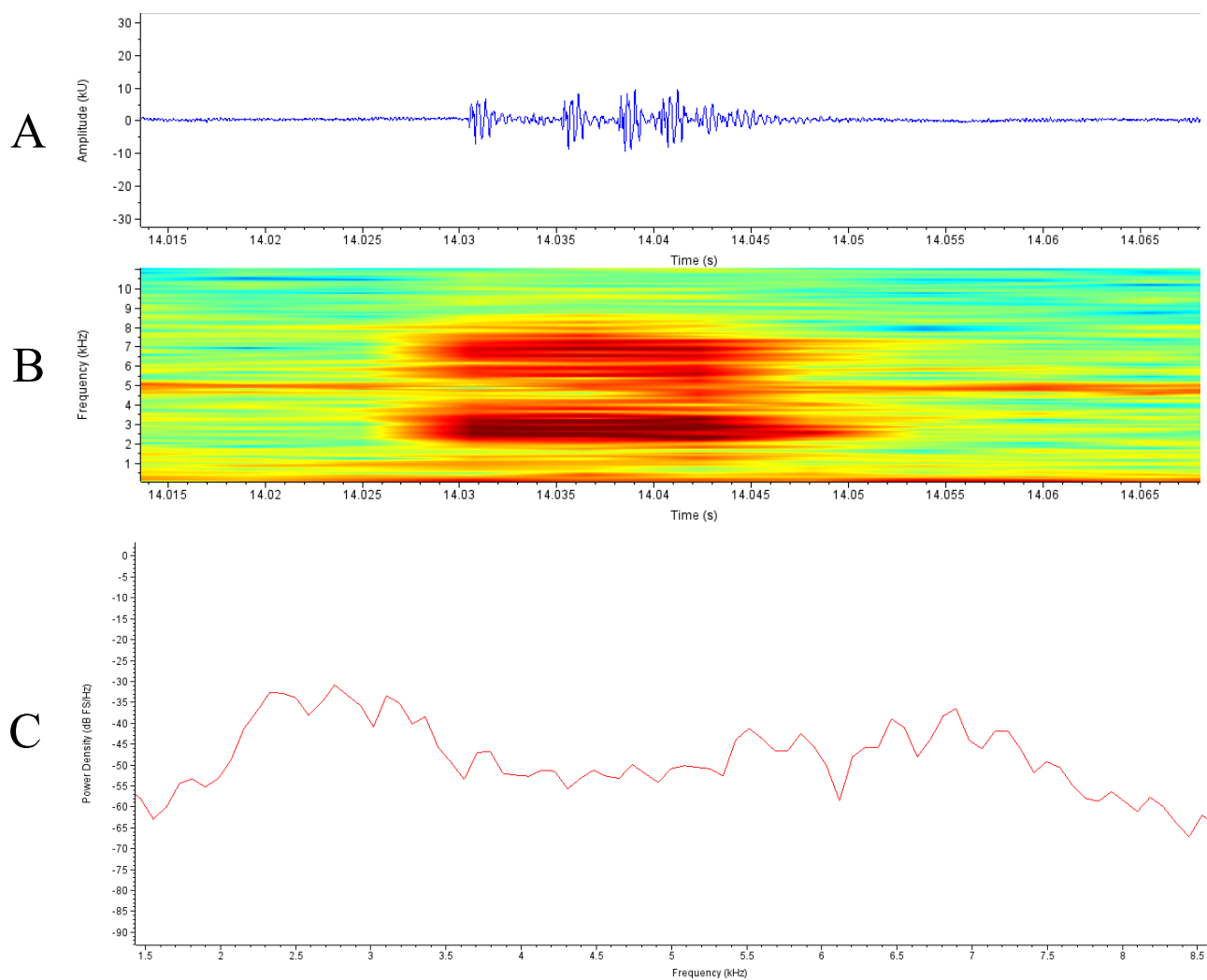
**Figura 5. Componentes del cortejo de *Oophaga sylvatica*.** Algunos componentes del cortejo: (1-3) Llamado, (4-5) Perseguir, (6-7) Saltar y (8) Tocamiento. El círculo azul representa la macho y el cuadrado naranja representa a la hembra.



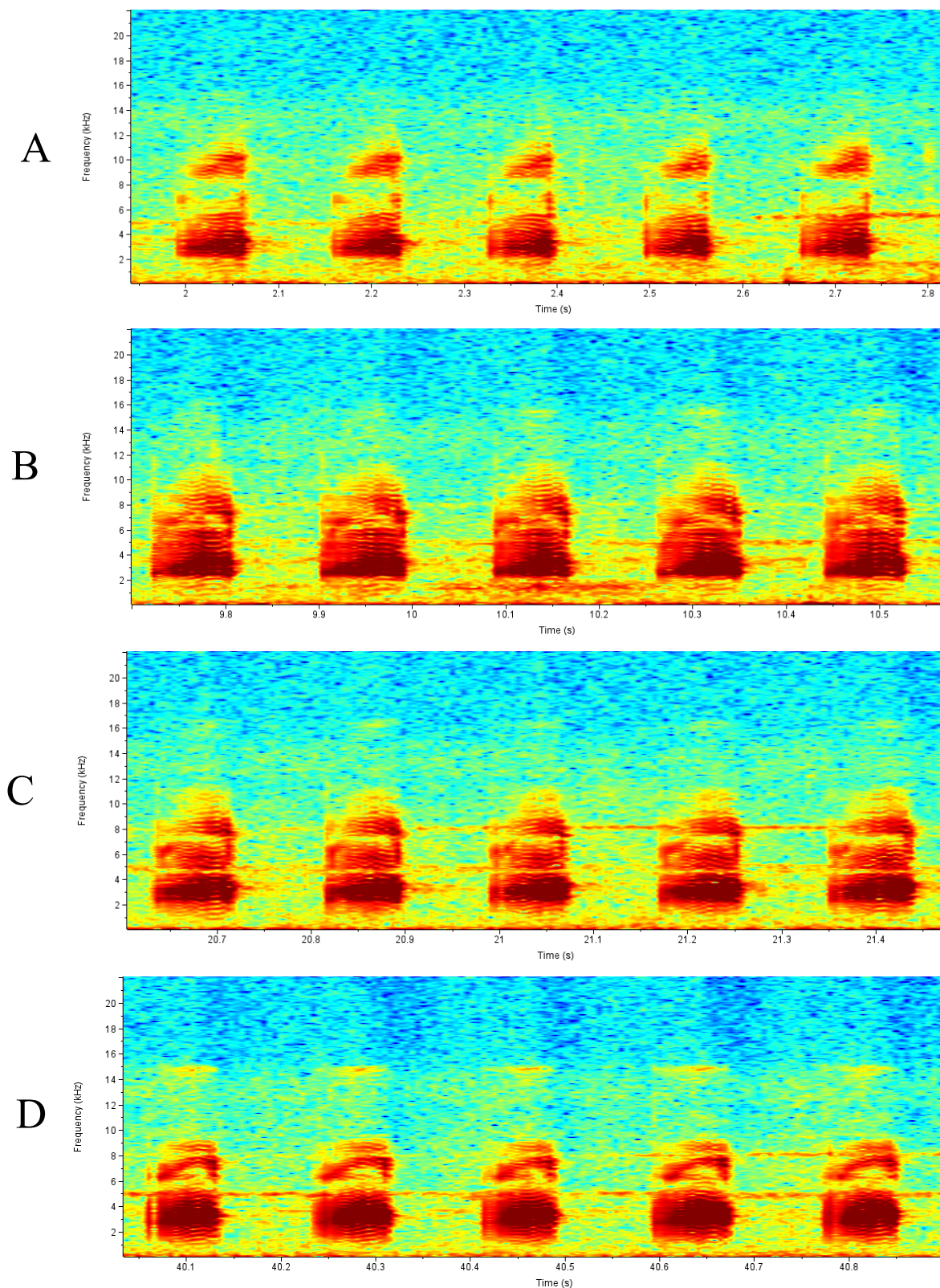
**Figura 6.** Detalle del canto de cortejo de *Oophaga sylvatica*. (A) Oscilograma de una serie/grupo de cantos; (B) Espectrograma de la serie/grupo de cantos; (C) Espectrograma de un acercamiento de 3 notas/cantos; (D) Espectrograma de las 3 notas; (E) Espectro de poder de las 3 notas.



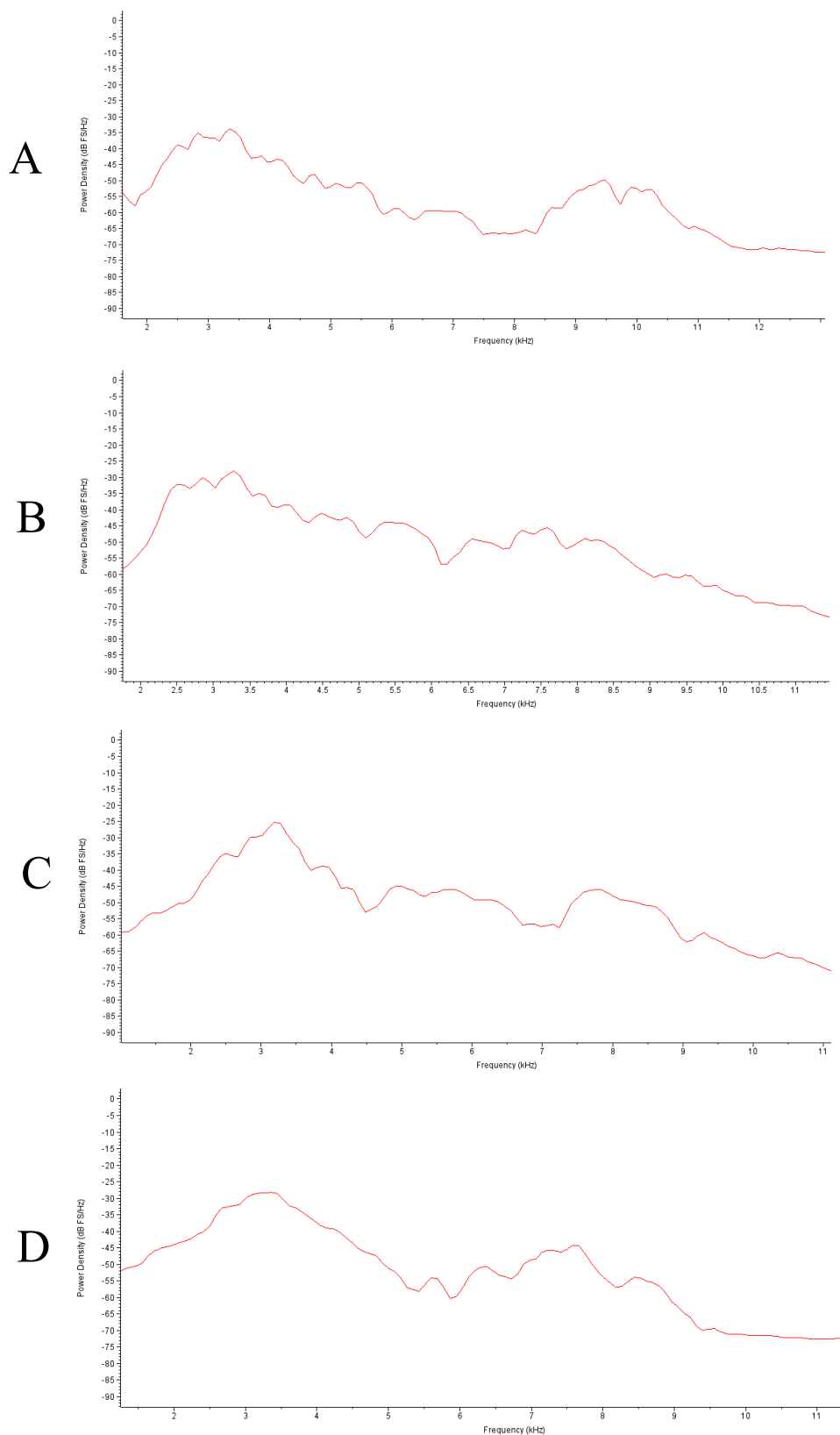
**Figura 7. Detalles de la primera nota de la serie de cantos del cortejo de *Oophaga sylvatica*. (A) Oscilograma de la primera nota; (B) Espectrograma de la primera nota; (C) Espectro de poder de la primera nota.**



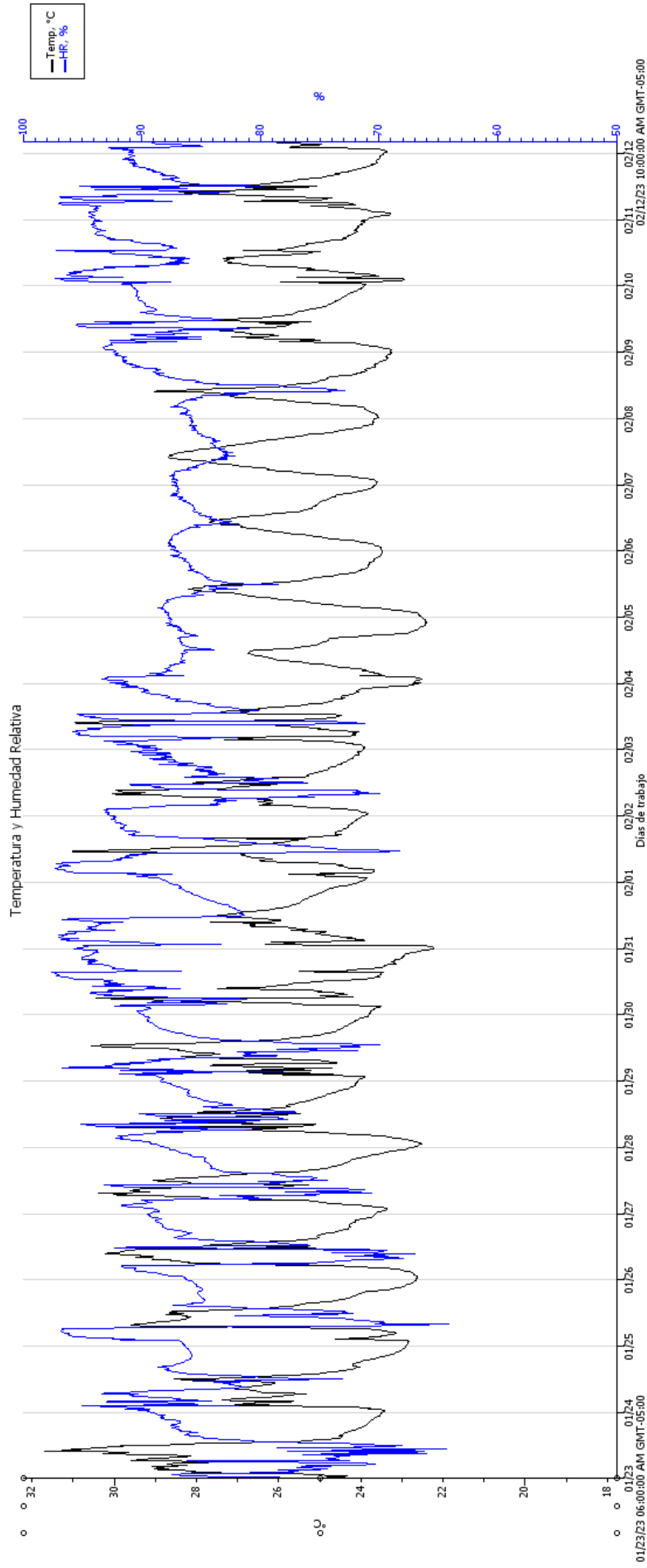
**Figura 8. Detalles de la última nota de la serie de cantos del cortejo de *Oophaga sylvatica*. (A) Oscilograma de la última nota; (B) Espectrograma de la última nota; (C) Espectro de poder de la última nota.**



**Figura 9. Diferencias entre los grupos de cantos de cortejo de *Oophaga sylvatica* de un mismo individuo. (A) Espectrograma de cinco notas del primer grupo de cantos; (B) Espectrograma de cinco notas del segundo grupo de cantos; (C) Espectrograma de cinco notas del tercer grupo de cantos; (D) Espectrograma de cinco notas del cuarto grupo de cantos.**



**Figura 10. Diferencias entre los grupos de cantos de cortejo de *Oophaga sylvatica* de un mismo individuo.** (A) Espectro de poder del primer grupo de cantos; (B) Espectro de poder del segundo grupo de cantos; (C) Espectro de poder del tercer grupo de cantos; (D) Espectro de poder del cuarto grupo de cantos.



**Figura 11. Temperatura y Humedad relativa del ambiente.** El eje x representa los días de estudio, el eje y representa la temperatura en grados Celsius (izquierda) y la humedad relativa en porcentaje (derecha).

## 11. TABLAS

**Tabla 1. Parámetros temporales del canto de cortejo de *Oophaga sylvatica*, para el contexto etológico evaluado.** Se presenta el promedio  $\pm$  la desviación estándar, y los valores mínimos y máximos del parámetro evaluado (entre paréntesis). La n representa el número de grupos de cantos evaluados y entre paréntesis está el número de individuos. \* Los grupos de cantos pertenecientes a un mismo individuo fueron promediados entre sí para evitar pseudoreplicaciones.

Tipo de vocalización	Duración de las series de cantos (s)*	Intervalo entre las series de cantos (s)*	Notas por serie de cantos (notas)	Duración de la nota (s)	Intervalo entre notas (s)	Tasa de repetición de notas (notas/s)	Número de pulsos (pulsos/nota)
<b>Canto de cortejo</b>	39,14 $\pm$ 31,79 (11,35-78,92) n = 12 (4)	12,34 $\pm$ 10,07 (5,23-20,71) n = 10 (3)	63,75 $\pm$ 34,25 (31-99) n = 4 (1)	0,076 $\pm$ 0,006 (0,071-0,082) n = 4 (1)	0,098 $\pm$ 0,004 (0,093-0,10) n = 4 (1)	5,72 $\pm$ 0,18 (5,59-6) n = 4 (1)	22,36 $\pm$ 2,97 (18,76-25,4) n = 4 (1)
<b>Primera nota</b>	-	-	1	0,073 $\pm$ 0,009 (0,06-0,08) n = 3 (1)	-	-	Sin pulsos definidos n = 3 (1)
<b>Última nota</b>	-	-	1	0,016 $\pm$ 0,002 (0,015-0,018) n = 2 (1)	-	-	5 $\pm$ 1,41 (4-6) n = 2 (1)

**Tabla 2. Parámetros espectrales de los cantos de cortejo de *Oophaga sylvatica*, para el contexto etológico evaluado.** Se presenta el promedio  $\pm$  la desviación estándar, y los valores mínimos y máximos del parámetro evaluado (entre paréntesis). La n representa el número de series de cantos evaluados. Todos los cantos evaluados pertenecían al mismo individuo (13OSM).

Tipo de vocalización	Rango de frecuencias de las notas		Pico de la frecuencia dominante (Hz)	Número de armónicos (armónicos)	Rango de frecuencias					
	Primer armónico				Segundo armónico		Tercer armónico			
	Frecuencia baja (Hz)	Frecuencia alta (Hz)			Frecuencia baja (Hz)	Frecuencia alta (Hz)	Frecuencia baja (Hz)	Frecuencia alta (Hz)		
<b>Canto de cortejo</b>	1544,95 $\pm$ 376,99 (1094,54-1919,81) n = 4	9610,54 $\pm$ 808,05 (9089,46-10815,95) n = 4	3263,18 $\pm$ 81,47 (3167,77-3367,79) n = 4	2 o 3 n = 4	5510,11 $\pm$ 751,13 (4651,9-6302,35) n = 4	6923,98 $\pm$ 622,45 (6130,34-7512,99) n = 4	7539,09 $\pm$ 688,31 (6918,31-8513,25) n = 4	9120,89 $\pm$ 1128,49 (8429,55-10796,43) n = 4	8223,85 $\pm$ 88,93 (8015,94-8361,22) n = 1	8920,78 $\pm$ 97,53 (8693,88-9132,21) n = 1
<b>Primera nota</b>	1047,47 $\pm$ 133,73 n = 3	11307,88 $\pm$ 1262,88 n = 3	2813,6 $\pm$ 388,39 n = 3	1-3	-	-	-	-	-	-
<b>Última nota</b>	1908,47 $\pm$ 21,58 n = 2	7694,6 $\pm$ 435,01 n = 2	2670,12 $\pm$ 243,62 n = 2	1 o 3	-	-	-	-	-	-

## **12. ANEXOS**

