

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

Territorialidad, comportamiento social, reproducción y vocalización de *Hyloxalus*
infraguttatus (Anura: Dendrobatidae)

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

GUSTAVO IVÁN PAZMIÑO OTAMENDI

Quito, 2012

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas del candidato Gustavo Pazmiño Otamendi ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Dr. Santiago R. Ron
Quito, 17 de abril de 2012

Dedico este trabajo de tesis a mi familia y a quienes me ayudaron a finalizarlo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi familia por su incondicional apoyo, a Sofía Carvajal por su invaluable ayuda, al Dr. Luis A. Coloma por la iniciativa en este proyecto y a mi director de tesis, el Dr. Santiago Ron, por su paciencia y confianza en mi desempeño durante la elaboración de este trabajo.

TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN	13
2. ABSTRACT	15
3. INTRODUCCIÓN	17
4. MATERIALES Y MÉTODOS	24
4.1. ÁREA DE ESTUDIO	24
4.2. MUESTREO	25
4.3. IDENTIFICACIÓN	25
4.4. REPRODUCCIÓN	26
4.4.1. Época reproductiva	26
4.4.2. Cortejo.....	26
4.4.3. Reproducción.....	27
4.4.4. Cuidado parental	27
4.4.5. Éxito de apareamiento.....	28
4.5. TERRITORIALIDAD	29
4.5.1. Tamaño y estructura del territorio.....	29
4.5.2. Dimorfismo sexual en el tamaño del territorio	32
4.5.3. Defensa del territorio	32
4.5.4. Permanencia.....	32
4.6. VOCALIZACIÓN	33
4.7. COMPORTAMIENTO SOCIAL	35
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	36
5.1. REPRODUCCIÓN	36
5.1.1. Actividad reproductiva	36

5.1.2. Cortejo.....	40
5.1.3. Reproducción.....	43
5.1.4. Cuidado Parental.....	45
5.1.5. Éxito de Apareamiento.....	48
5.2. TERRITORIALIDAD.....	55
5.2.1. Tamaño y estructura del territorio.....	55
5.2.2. Función del territorio.....	58
5.2.3. Defensa del territorio.....	61
5.2.4. Permanencia.....	64
5.3. VOCALIZACIÓN.....	65
5.3.1. Determinación del canto.....	65
5.3.2. Descripción.....	67
5.3.3. Importancia del canto de anuncio.....	70
5.4. COMPORTAMIENTO SOCIAL.....	74
5.4.1. Nuevos comportamientos.....	75
6. CONCLUSIONES.....	80
7. LITERATURA CITADA.....	84
8. FIGURAS.....	90
9. TABLAS.....	115

LISTA DE FIGURAS

1. Mapa del Ecuador.....	91
2. Quebrada Canoa. Hábitat de <i>Hyloxalus infraguttatus</i> , sitio donde se desarrolló el estudio	92
3. Fotografías utilizadas para la identificación de cada individuo de <i>Hyloxalus infraguttatus</i>	93
4. Polígono formado por triángulos que representa el territorio de un macho de <i>Hyloxalus infraguttatus</i>	94
5. Cantidad de apareamientos registrados por cada mes de muestreo en el año 2008 que determina que mayo y junio constituyen la época reproductiva.....	95
6. Regresión lineal entre la temperatura mínima y la cantidad de apareamientos registrados por cada mes de muestreo.....	96
7. Actividad de canto diaria de <i>Hyloxalus infraguttatus</i> registrada entre marzo y octubre de 2008 en relación con los promedios diarios de la temperatura.....	97
8. Relación entre la cantidad de apareamientos y la precipitación registrada por cada mes de muestreo.....	98
9. Charcas formadas en las orillas de la corriente de agua al terminar la temporada lluviosa en el Bosque Protector Cerro Blanco donde los machos de <i>Hyloxalus infraguttatus</i> pueden depositar los renacuajos	99
10. Relación entre la cantidad de apareamientos y la profundidad de la corriente de agua registrada por cada mes de muestro	100
11. Comportamientos de cortejo, reproducción y cuidado parental.....	101

12. Comparación en la cantidad de huevos que depositan las hembras de *Hyloxalus infraguttatus* entre la población de Cerro Blanco (Provincia de Guayas) y la estudiada por Díaz (1998) en la Provincia de Manabí..... 102
13. Diferencias en la duración del canto entre los diferentes niveles de éxito de apareamiento registrados en cada macho durante la época reproductiva.... 103
14. Diferencias en el tiempo de permanencia en un determinado territorio durante la época reproductiva entre los diferentes niveles de éxito de apareamiento registrados en cada macho 104
15. Diferencias en el área vertical de los territorios de los machos durante la época reproductiva entre los diferentes niveles de éxito de apareamiento registrados en cada macho. 105
16. Comparación entre las variables de territorios dentro de sexos entre la época reproductiva y la de baja reproducción, y entre sexos dentro de cada época 106
17. Comparación del tamaño (área total) de los territorios de machos y hembras durante los siete meses de muestreo..... 107
18. Agrupación de hembras compartiendo una grieta durante la temporada seca 108
19. Agresiones interespecíficas entre *Hyloxalus infraguttatus* y *Epipedobates machalilla*..... 109
20. Regresión lineal entre el tiempo de permanencia de los machos en un determinado territorio durante la época reproductiva y la frecuencia dominante del canto de anuncio 110

21. Regresión lineal entre el tiempo de permanencia de los machos en un determinado territorio durante la época reproductiva y la duración del canto de anuncio	111
22. Vocalizaciones bajo los diferentes contextos de anuncio, cortejo y agresividad	112
23. Diferentes tipos de notas encontradas en las vocalizaciones de <i>Hyloxalus infraguttatus</i>	113
24. Comportamientos de agresividad con referencia a la lista de comportamientos de dendrobátidos de Zimmermann y Zimmermann (1988) actualizada por Correa (1995), Quiguango (1996), Díaz (1998), Molineros (1998) y Castillo (2004)	114

LISTA DE TABLAS

1. Cantidad de apareamientos y datos ambientales registrados por cada mes de muestreo116
2. Resultados de la regresión entre la cantidad de apareamientos registrados en cada mes del tiempo de muestreo y las respectivas variables ambientales 117
3. Comparación del peso, tamaño, variables de los cantos, variables de los territorios y tiempo de permanencia en los mismos de los machos entre los diferentes niveles de éxito de apareamiento (0, 1 y 2) registrados durante la época reproductiva.118
4. Comparación en el efecto de la preferencia de las hembras de varias especies de dendrobátidos según variables del canto y territorialidad de los machos.119
5. Descripción de las diferentes áreas dentro de los territorios de machos y hembras, y del área total de los mismos durante los 7 meses de muestreo.120
6. Resultados de la regresión entre las diferentes variables de los territorios de machos y hembras y las respectivas variables de peso, tamaño y canto (solo machos) de los individuos.121
7. Descripción de las diferentes áreas dentro de los territorios de machos y hembras, y del área total de los mismos durante la época reproductiva y de baja reproducción.122

8. Resultados de la regresión entre la media de la permanencia de los machos en uno o más territorios durante la época reproductiva y las respectivas variables de canto, peso y tamaño de los individuos.....123
9. Descripción de los parámetros espectrales y de duración de cada tipo de nota del canto de *Hyloxalus infraguttatus*.....124
10. Descripción de parámetros físicos del canto según los contextos de anuncio, cortejo a larga distancia, cortejo a corta distancia y agresividad en *Hyloxalus infraguttatus*.....125
11. Sonido ronco y de volumen muy bajo evidenciado en una grabación muy limpia de cantos bajo el contexto de agresividad.126
12. Resultados de las regresiones entre entre el las variables de los cantos de los machos y las respectivas variables de temperatura y humedad relativa registradas al momento de cada grabación y de peso y tamaño de cada individuo.....127
13. Lista de comportamientos de dendrobátidos, actualizada a partir de Zimmermann y Zimmermann (1988), Correa (1995), Quiguango-Ubillús (1996), Díaz (1998), Molineros (1998) y Castillo (2004), con los respectivos comportamientos registrados en *Hyloxalus infraguttatus*.....128

1. RESUMEN

Se realizaron estudios en el campo acerca de la territorialidad, comportamiento social, vocalización y reproducción de *Hyloxalus infraguttatus* en el Bosque Protector Cerro Blanco (Provincia de Guayas, Ecuador). La época reproductiva está asociada a las condiciones climáticas que se dan al final de la temporada lluviosa (normalmente marzo-abril). Los comportamientos reproductivos tienen lugar únicamente en los territorios de los machos. El amplexus es cefálico. Los comportamientos asociados al cuidado parental se llevan a cabo únicamente por el macho. El macho carga todos los renacuajos en el dorso y abandona su territorio para depositarlos en pequeñas charcas sin corriente de agua. Los machos cuidan una sola puesta a la vez. El éxito de apareamiento de los machos durante la época reproductiva está relacionado a la duración del canto de anuncio de los individuos y a la capacidad de mantener un territorio durante más tiempo en esta época. A su vez, la permanencia está relacionada a la duración y a la frecuencia dominante del canto de anuncio. La territorialidad es importante para *H. infraguttatus*. Se encontraron varias diferencias en el tamaño y función de los territorios entre machos y hembras. Los machos mantienen grandes territorios (época reproductiva: $0.9607 \pm 0.5545 \text{ m}^2$; época de baja reproducción: $0.5352 \pm 0.3383 \text{ m}^2$) asociados a la reproducción mientras que las hembras mantienen territorios pequeños (época reproductiva: $0.2655 \pm 0.1503 \text{ m}^2$; época de baja reproducción: $0.1897 \pm 0.0925 \text{ m}^2$) asociados a refugio y alimentación. Las hembras son más agresivas que los machos, aunque las peleas entre machos son más intensas y pueden durar horas.

Hyloxalus infraguttatus habita en simpatría con *Epipedobates machalilla*. El canto de *H. infraguttatus* está compuesto por una sola nota corta que contiene un solo pulso. Los machos emiten diferentes tipos de notas bajo diferentes contextos como agresividad, anuncio y cortejo. Algunos tipos de notas se repiten en contextos diferentes. No se registraron vocalizaciones para las hembras. Se registraron 49 comportamientos para *H. infraguttatus* de los 95 previamente establecidos para Dendrobatidae. Dos de estos fueron modificados y se agregaron 11 comportamientos nuevos a la lista.

2. ABSTRACT

Field studies were conducted on territoriality, social behavior, vocalization and reproduction of *Hyloxalus infraguttatus* in Bosque Protector Cerro Blanco (Province of Guayas, Ecuador). The breeding season is associated with weather conditions that occur at the end of the rainy season (normally March-April). Reproductive behavior occurs only in the territories of males. The amplexus is cephalic. Behavior associated with parental care is carried out only by the male. The male carries all the tadpoles on the back and leaves its territory to deposit them in small ponds without flowing water. Males nurse only one clutch at a time. The mating success of males during the breeding season is related to the duration of the advertisement call and the ability to maintain its territory during this season. In turn, time of residence is related to the duration and dominant frequency of the advertisement call. Territoriality is important for *H. infraguttatus*. There are several differences in the size and function of the territories between males and females. Males hold large territories (breeding season: $0.9607 \pm 0.5545 \text{ m}^2$; low breeding season: $0.5352 \pm 0.3383 \text{ m}^2$) associated with reproduction while females maintain small territories (breeding season: $0.2655 \pm 0.1503 \text{ m}^2$; low breeding season: $0.1897 \pm 0.0925 \text{ m}^2$) associated with shelter and food. Females are more aggressive than males, although fights between males are more intense and can last for hours. *Hyloxalus infraguttatus* lives in sympatry with *Epipedobates machalilla*. Vocalizations of *H. infraguttatus* are composed by a single note that contains a single short pulse. The males emit different types of notes under different contexts such as advertisement, courtship and aggression. Some types of

notes are repeated in different contexts. No vocalizations were recorded for females. I have registered 49 types of behavior for *Hyloxalus infraguttatus* of the 95 previously established for Dendrobatidae. Two of these behaviors were modified and 11 new ones were added.

3. INTRODUCCIÓN

Zimmermann y Zimmermann (1988) describen a Dendrobatidae como una familia relativamente nueva. El levantamiento de las cordilleras a lo largo de toda la costa oeste de Sudamérica fue posiblemente el evento más importante para la diversificación de la familia. La distribución actual está caracterizada geomorfológicamente por las cadenas montañosas de los Andes en el norte, los escudos de Guyana y Brasil, y la tierra baja del Amazonas que se encuentra en el medio (Zimmermann y Zimmermann, 1988).

El género *Hyloxalus* es un clado grande de dendrobátidos que no poseen toxinas y que hipotéticamente están más cercanamente relacionadas a un clado derivado (Dendrobatinae) de dendrobátidos aposemáticos (Grant et al., 2006; Quiguango-Ubillús y Coloma, 2008). El género se distribuye sobre la costa del Pacífico desde Panamá y a través de Colombia, Ecuador y Perú, en los Andes de Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú, así como en las estribaciones orientales de los Andes en Bolivia hasta Venezuela, al este de la cuenca alta de la Amazonia (Frost, 2011). *Hyloxalus* contiene aproximadamente la mitad ($n = 54$) de las especies anteriormente referidas al grande y polifilético género *Colostethus* (Frost, 2011). *Hyloxalus* es el resultado de una radiación exclusivamente andina, aunque algunas especies se encuentran en las colinas adyacentes (Grant et al., 2006). Dado el número y la diversidad de las especies incluidas en *Hyloxalus*, particiones adicionales probablemente ocurran a medida el conocimiento del grupo aumente (Grant et al., 2006).

Los miembros de la familia Dendrobatidae tienen hábitos diurnos y un comportamiento social y reproductivo complejo. Un carácter sinapomórfico de los miembros de la familia es el temblar del Dedo III de la mano (Grant et al., 2006). Tanto las especies más derivadas de Dendrobatidae como los clados más basales tienen una variedad de sistemas de apareamiento y comportamiento reproductivo que incluyen elaborados sistemas de cortejo y cuidado parental (Brust, 1993; Lima et al., 2002). Estos comportamientos han evolucionado de diferentes maneras en los diversos clados de la familia. Por esta razón varios autores están de acuerdo en que su taxonomía no debería basarse tan solo en criterios morfológicos y bioquímicos, sino también en caracteres de comportamiento (Wells, 1980b; Zimmermann y Zimmermann, 1988). Aspectos como la fertilización externa, cortejo, vocalización, cuidado parental y otras relaciones intraespecíficas desempeñan un papel importante como mecanismos de aislamiento y especiación (Schneider, 1974; Zimmermann y Zimmermann, 1988).

El cortejo en *Hyloxalus*, como en la mayoría de dendrobátidos, es complejo e incluye un repertorio de interacciones vocales, visuales y táctiles (Crump, 1972; Lima et al., 2002). Las especies de *Hyloxalus* son territoriales, atienden la puesta y transportan renacuajos (Quiguango-Ubillús y Coloma, 2008). El cuidado parental se refiere a cualquier comportamiento exhibido por un padre hacia su prole que incrementa las posibilidades de supervivencia de la misma (Duellman y Trueb, 1986). En prácticamente todas las especies de dendrobátidos el cuidado parental incluye el transporte de los renacuajos al agua después de un período de desarrollo en una puesta terrestre (Crump, 1995; Lima et al., 2002). En algunas

especies, como *Allobates femoralis* y *Ameerega trivittata*, estos comportamientos reproductivos ocurren en el territorio del macho. En estas especies el éxito de apareamiento de los machos está relacionado al tamaño del territorio, así como al tiempo de residencia en estos territorios y a la actividad de canto (Roithmair, 1992, 1994).

La producción de sonido es una de las actividades energéticamente más costosas en los animales (Steven y Josephson, 1977; Forsman y Hagman, 2006). La vocalización en anuros es muy compleja y tiene varias funciones, como el anunciar el territorio y el reconocimiento de la pareja (Haddad y Giaretta, 1999; Bourne et al., 2001). Los repertorios vocales de anuros pueden ser divididos en diferentes tipos funcionales de cantos: anuncio, cortejo, agresión, liberación y defensa (Wells, 1988; Wells, 2007). Las vocalizaciones de especies cercanamente relacionadas suelen compartir algunas características estructurales básicas ya que son heredadas de un ancestro en común. Sin embargo, cada especie de anuro tiene una vocalización distinta en uno o más caracteres, y las hembras prefieren los cantos de conespecíficos (Wells, 2007).

La existencia de territorialidad es generalmente aceptada cuando los animales mantienen un espacio y de alguna manera excluyen a conespecíficos de su inmediata proximidad (Bunnell, 1973). Pröhl (2005) identifica dos tipos de territorios en dendrobátidos: grandes territorios reproductivos defendidos por machos contra otros machos conespecíficos y pequeños territorios no reproductivos que ofrecen acceso a diferentes recursos como agua, alimento, refugio, y son defendidos tanto por machos como por hembras.

Trabajos de campo demuestran que la función del territorio del macho en especies como *Allobates femoralis* (Roithmair, 1992), *Ameerega trivittata* (Roithmair, 1994) y *Oophaga pumilio* (Bunnell, 1973; McVey et al., 1981) está asociada con la reproducción. En *Colostethus panamensis* (Wells, 1980a) esta función depende de la época del año. En la estación húmeda (período reproductivo) los machos defienden un territorio grande con el mismo propósito que las especies antes mencionadas, mientras que en la estación seca (período no reproductivo) ambos sexos defienden territorios pequeños que los proveen de humedad, refugio y sitios para alimentarse. En *Hyloxalus yasuni* la territorialidad no está relacionada con la reproducción (Paucar y Coloma, en prep.)

Hyloxalus infraguttatus (Anura: Dendrobatidae) es una especie endémica del occidente ecuatoriano (Coloma, 1995). En la Figura 1 se puede observar el rango de distribución de la especie (Cisneros-Heredia et al., 2004). Díaz (1998) estudió a *H. infraguttatus* en condiciones de laboratorio (excepto por unas pocas observaciones de campo) en base a una población proveniente del sudoeste de Jipijapa en la vía a Puerto Cayo en la provincia de Manabí (Fig. 1), una zona considerada como sub-desértica tropical. Según este estudio la actividad de *H. infraguttatus* en cautiverio empieza aproximadamente a las seis de la mañana, ésta se mantiene durante el día, disminuye en la tarde y es inactiva en la noche. Díaz (1998) describe a hembras y machos que defienden un territorio pequeño, siendo la hembra más agresiva y territorial que el macho. Sin embargo, no se determina la función de este territorio. El amplexus es preovoposicional cefálico. La hembra pone un promedio de 17 huevos por puesta, la cual es terrestre y mide aproximadamente 1.8 cm de diámetro. Los huevos, de aproximadamente 2.2 mm

cada uno, son depositados por la hembra en forma de anillo, luego el macho agrupa la puesta con las patas. El macho cuida la puesta durante 7–18 días hasta que los huevos eclosionan. Luego de la eclosión el macho carga los renacuajos en el dorso por 2–3 días hasta depositarlos en el agua, donde la metamorfosis se completa en aproximadamente 3 meses. Las vocalizaciones registradas por Díaz (1998) incluyen un tipo de canto de anuncio, tres tipos de cortejo y uno de agresión para los machos, mientras que la hembra solo emite un sonido ronco de agresión. Zimmermann y Zimmermann (1988) realizaron una lista donde se agrupan los comportamientos observados en diferentes dendrobátidos y se los describe bajo contextos como agresividad, cortejo y cuidado parental. Díaz (1998) registró 59 comportamientos en *H. infraguttatus* de la lista realizada por Zimmermann y Zimmermann (1988), de los cuales 7 no habían sido registrados previamente para dendrobátidos y 8 fueron los mismos en el campo que en laboratorio.

A pesar de existir observaciones de laboratorio que sugieren la función de la territorialidad tanto en *Hyloxalus infraguttatus* (Díaz, 1998) como en sus especies más cercanas, *Hyloxalus toachi* (Quiguango-Ubillús y Coloma, 2008) e *Hyloxalus awa* (Correa, 1995), es difícil asegurar que la función registrada sea la misma en su hábitat natural. La territorialidad es un comportamiento que puede modificarse en condiciones de laboratorio debido al reducido espacio, la cantidad de individuos que interaccionan en cada terrario y a la ausencia de estaciones durante el año (Zimmermann y Zimmermann, 1988; Quiguango-Ubillús y Coloma, 2008). Debido a este y otros cambios en el comportamiento que puede producir el cautiverio, el trabajo de campo de este estudio se realizó en el Bosque Protector

Cerro Blanco (Fig. 1), uno de los remanentes más importantes de bosque seco en la Región Costa ecuatoriana.

Santos et al. (2009) menciona un nuevo grupo de *Hyloxalus*, el grupo “Masvalle”, cercano al grupo awa. Los individuos que ahora pertenecen a este grupo eran considerados *H. infraguttatus*. La población estudiada por Díaz (1998) y Acosta (2002), considerada actualmente como *Hyloxalus infraguttatus*, se refiere a individuos colectados cerca de Jipijapa, a aproximadamente 111 km de Cerro Blanco (Fig. 1). De acuerdo con Santos et al. (2009) la población de Masvale (a aproximadamente 50 km de Cerro Blanco) es genéticamente cercana a la de Moraspungo, en la provincia de Bolívar, la cual es a su vez cercana a la localidad tipo de *H. infraguttatus* (Provincia de Chimborazo) (Coloma, 1995). Debido a la cercanía genética entre la población de Masvale y la localidad tipo de *H. infraguttatus*, y a la distancia geográfica que existe entre Cerro Blanco y Masvale, hemos decidido mantener el nombre de *Hyloxalus infraguttatus* para la población de Cerro Blanco y hablar de diferentes poblaciones al referirnos a la población estudiada por Díaz (1998) y Acosta (2002).

El trabajo de campo que se realizó en la Quebrada Canoa del Bosque Protector Cerro Blanco se enfocó principalmente en la territorialidad de *Hyloxalus infraguttatus*, sin dejar de lado otros aspectos como el comportamiento social, reproducción y vocalización. Estos comportamientos pueden variar entre poblaciones (Coloma com. pers.). El presente estudio documentaría tal tipo de variación geográfica al compararlo principalmente con la población estudiada por Díaz (1998).

El estudio pretende determinar la estructura y tamaño de los territorios de ambos sexos, así como la función de la territorialidad y los factores que influyen en la estructura, tamaño y función de los territorios de la población de *Hyloxalus infraguttatus* que habita en Cerro Blanco. También se pretende determinar qué factores influyen en el éxito de apareamiento de los machos y realizar observaciones focales sobre comportamiento social, reproducción y vocalización.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. ÁREA DE ESTUDIO

El Bosque Protector Cerro Blanco está situado en la Provincia de Guayas, en los Cerros Azul y Blanco de la Cordillera Chongón-Colonche del cantón Guayaquil, Parroquia de Chongón y Tarqui. El clima de la Cordillera Chongón-Colonche está influenciado directamente por las corrientes marinas de Humboldt y El Niño, creando condiciones de sequía con casi nada de precipitación entre junio y diciembre (estación veranal). La mayor parte de la precipitación anual ocurre de enero a mayo (estación invernal), con un promedio anual de 500–700 mm. La temperatura ambiental varía a lo largo del año con promedios de más de 35 °C en los meses más cálidos (durante la estación invernal) y 18 °C en los meses más fríos (durante la estación veranal). El Bosque presenta un relieve accidentado. Tiene una serie de lomas desde los 50 m hasta los 507 m de altura con pendientes y quebradas. En las quebradas de Cerro Blanco se encuentra un bosque húmedo de quebradas que crece sobre roca meteorizada porosa y permeable, donde se mantiene un bosque siempre verde. En la Quebrada Canoa (97 m de altura) (Fig. 2), lugar donde se realizó el estudio, se mantiene un flujo de agua subterráneo que de manera intermitente sale a la superficie y permite la formación de pozos de agua, incluso en la época seca (Von Horstman, 1998). *Hyloxalus infraguttatus* es abundante cerca de estos pozos de agua.

4.2. MUESTREO

La fase de campo se realizó observando a los individuos 20 días al mes, desde marzo de 2008 hasta octubre del mismo año (ocho meses consecutivos). Se localizó una población abundante de *Hyloxalus infraguttatus*. Utilizando piola y cinta de marcaje se trazó un transecto de 40 m de largo en una quebrada con agua corriente (Fig. 2). El área de estudio comprendió las orillas a cada lado del agua y las áreas verticales donde termina la orilla y empieza la pendiente de la quebrada. El ancho de la quebrada, desde el extremo de una orilla a la otra, incluyendo el agua, varía entre 6 y 10 m.

4.3. IDENTIFICACIÓN

Se capturaron a todos los adultos (16 machos y 14 hembras, a lo largo de la fase de campo) encontrados en el transecto. Se identificó el sexo y se le asignó un número de identificación a cada individuo. Los patrones dorsales, ventrales y laterales de esta especie son únicos (Coloma, com. pers.) Cada individuo tiene distribuidas de diferente manera pequeñas manchas blancas en el vientre y lados del cuerpo, así como un diferente patrón de manchas oscuras en el dorso (Fig. 3). Por lo tanto, se utilizó una cámara Nikon D80 con lentes Sigma Apo macro 70–300 mm y Nikkor ED 18–135 mm para hacer fotografías dorsales, laterales y ventrales de cada uno (Fig. 3). Para estas últimas se utilizó un vidrio de 20 x 30 cm. En una computadora MacBook se seleccionaron, recortaron y retocaron las fotografías con Adobe Photoshop CS2. Con las fotografías finales se realizó un banco de fotos con la numeración de cada individuo. Éste se cargó en un iPod Video de 30 gb para poder identificar a cada individuo en el campo. También se

tomaron datos de longitud rostro-cloacal y peso. Cada individuo fue liberado en el mismo lugar donde se encontró. Se utilizó cinta de marcaje para identificar este lugar con el número del individuo.

4.4. REPRODUCCIÓN

4.4.1. Época reproductiva

Se registró la cantidad total de apareamientos por mes. Con estos datos se realizó un gráfico de barras donde se pudo determinar la época reproductiva. Se utilizó un termohidrómetro para registrar la temperatura y humedad relativa. La medición se realizó cada media hora durante las horas de muestreo en cada día de la fase de campo. También se midió la profundidad de la corriente de agua en un mismo lugar una vez al día durante toda la fase de campo. Con estos registros se obtuvo la media, mínima y máxima de cada variable para cada mes de muestreo. También se midió la precipitación total de cada mes con un pluviómetro. Se realizó una regresión lineal entre la cantidad de apareamientos registrados en cada mes y las respectivas variables ambientales para encontrar el factor determinante en la época reproductiva. Los datos ambientales fueron normalizados para aplicar las regresiones.

4.4.2. Cortejo

Se observaron detalladamente los comportamientos de cortejo mediante observación directa y filmaciones con una cámara Sony Handycam y un trípode. Estos videos ayudan a obtener datos más puntuales acerca de cada comportamiento. Se utilizó una grabadora Marantz PMD670 y un micrófono

unidireccional para realizar grabaciones de audio de los diferentes tipos de cantos que los machos emiten durante el cortejo. Se analizaron estas grabaciones en Raven 1.2.1 (Bioacoustics Research Program, 2005). Se registraron los tiempos de los diferentes comportamientos durante el cortejo.

4.4.3. Reproducción

Se tomaron notas acerca del amplexus, cantidad de huevos que la hembra deposita y el tiempo transcurrido desde la puesta hasta la eclosión. Se registraron datos sobre los sitios óptimos para la ovoposición, así como las dimensiones de los mismos una vez que fueron desocupados por los machos. Se realizó una prueba de t en SPSS 17.1.0 para Windows (SPSS Inc., 2008) entre la cantidad de huevos que depositan las hembras de la población de *Hyloxalus infraguttatus* de Cerro Blanco y la población estudiada por Díaz (1998) cerca de Jipijapa en la Provincia de Manabí para determinar si existen diferencias significativas entre ambas poblaciones.

4.4.4. Cuidado parental

Se registraron los comportamientos del macho durante el cuidado de los huevos hasta su eclosión. Se realizaron fotografías dorsales del macho justo después de cargar los renacuajos en el dorso para determinar la cantidad total de renacuajos que el macho puede cargar. Se siguió a los machos durante la deposición de renacuajos en el agua para determinar el tiempo de carga, el tipo de cuerpo de agua donde depositan los renacuajos y la distancia que recorren a partir de su territorio para depositarlos. Se registraron los comportamientos que el

macho realiza para liberar a los renacuajos en el agua. Se tomaron las dimensiones de las charcas más visitadas por los machos para depositar renacuajos. Los datos sobre los comportamientos se obtuvieron mediante observación directa y filmaciones.

4.4.5. Éxito de apareamiento

Se registró la cantidad de éxitos de apareamiento de cada macho durante la época reproductiva. Se consideró que un macho tuvo éxito de apareamiento cuando después de un cortejo se lo encontró cuidando una puesta en su territorio. Hubo casos en que no se pudo observar el cortejo y se encontró directamente un macho con una puesta en su territorio. En estos casos también se consideró que el macho tuvo un éxito de apareamiento. Se cuantificó la cantidad de éxitos de apareamiento de cada macho. Se realizó una prueba de t para comparar las variables de canto de anuncio (duración, intervalo entre notas, cantos por minuto, frecuencia fundamental y frecuencia dominante), longitud rostro cloacal, peso, variables de los territorios y la media del tiempo de permanencia en uno o más territorios de cada macho durante la época reproductiva entre los diferentes niveles de éxito de apareamiento registrados (0, 1 y 2). Esta comparación nos permite determinar los factores que hacen a unos machos más exitosos que otros durante la época reproductiva. Ya que se observó que diferentes áreas de los territorios cumplen diferentes funciones, se separó a estos en área externa (es la parte utilizada por machos y hembras para alimentarse y por machos para cantar), área dentro de grietas (lo utilizan machos y hembras principalmente como refugio), área vertical (es donde los machos generalmente tienen grietas donde

las hembras pueden ovopositar) y área total (se refiere a la suma de todas las áreas anteriores). Para los análisis se utilizaron los promedios de las áreas de los territorios obtenidos durante los dos meses que conforman la época reproductiva. Algunos machos ocuparon más de un territorio, durante la época reproductiva. Es decir, territorios separados en diferentes momentos dentro de esta época. Por lo tanto el tiempo de permanencia utilizado para las comparaciones en el éxito de apareamiento mediante la prueba de t y las regresiones con las variables de los cantos, variables de los territorios, tamaño y peso de los individuos fue la media de la permanencia de cada macho en sus diferentes territorios. Este dato refleja la aptitud de un macho para mantener un territorio durante la época reproductiva. Estos análisis se realizaron en SPSS 17.1.0 para Windows (SPSS Inc., 2008).

4.5. TERRITORIALIDAD

4.5.1. Tamaño y estructura del territorio

Para determinar el tamaño y estructura del territorio de cada individuo se realizaron mapas. Cada territorio y sus alrededores fue fotografiado e impreso. Cada impresión se utilizó como mapa del territorio de un individuo. Se realizó un mapa por cada mes de permanencia de los individuos. En machos se utilizaron sitios de canto, de refugio y agresiones para marcar puntos en dichos mapas. En hembras se utilizaron los de agresiones y refugio ya que éstas no cantan. Estos puntos permiten delimitar los territorios.

Para determinar el área de cada territorio se midió la distancia entre cada punto marcado en el mapa. Esto da como resultado un polígono, cuyas distancias en los mapas no están a escala de la realidad debido a que la fotografía es una

representación bidimensional del espacio real. Para poder obtener una escala real fueron trazados triángulos internos dentro de cada polígono. Los lados de cada triángulo fueron medidos. Al obtener un polígono formado por triángulos internos con ciertas medidas, éste tiene una forma determinada que representa la forma real del territorio (Fig. 4). Se puede calcular el área de cada triángulo mediante la Fórmula de Herón ($A = \sqrt{(a+b+c)(a+b-c)(b+c-a)(c+a-b)/4}$), donde “a”, “b” y “c” corresponden a la longitud de cada lado del triángulo (Núñez Cabello, 2007). Con estas medidas se puede obtener el área total del territorio; así como áreas utilizadas para refugio (área dentro de grietas), partes verticales que cumplen funciones importantes para los machos durante la época reproductiva (área vertical) y las regiones utilizadas por los machos como sitios de canto y para alimentación por ambos sexos (área externa) (Fig. 4).

En el campo se observó que el tamaño y estructura de los territorios varían según la época (reproductiva y de baja reproducción). Este dato se comprobó aplicando una prueba de U de Mann Whitney en SPSS 17.1.0 para Windows (SPSS Inc., 2008) para comparar las variables de los territorios entre la época reproductiva y la de baja reproducción dentro de cada sexo.

Para encontrar los factores determinantes del tamaño y estructura de los territorios se realizó una regresión lineal multivariada entre las variables de los territorios de cada macho y hembra, y las respectivas variables de peso, tamaño y canto de anuncio (sólo en machos). Ya que existen variaciones en tamaño y estructura de los territorios según la época, estos análisis se realizaron en cada época por separado. Fue necesario normalizar los datos de los territorios en

machos y hembras, y los de cantos en machos. Estos análisis se realizaron en SPSS 17.1.0 para Windows (SPSS Inc., 2008).

Varios autores (Summers, 1992; Poelman y Dicke, 2008; Brown et al., 2009) utilizaron el método del polígono convexo mínimo para calcular el tamaño del territorio de cada individuo. Este método crea un polígono convexo de área mínima uniendo los puntos exteriores del conjunto de observaciones de cada individuo. La superficie del polígono se utiliza como medida de la superficie total donde estuvo el individuo (Poelman y Dicke, 2008). Un polígono convexo consiste en un polígono donde todos los ángulos tienen menos de 180 grados y todas las diagonales son interiores, es decir, todos los vértices apuntan hacia el exterior del polígono. En este estudio no se utilizó este método ya que un polígono convexo como representación del territorio de cada individuo no hubiera sido cercano a la realidad. El área de estudio tenía muchas rocas, troncos, salientes, etc. Estos elementos son barreras para los individuos, y en la gran mayoría de casos marcan la forma de sus territorios. Al tomar en cuenta estos elementos, muchas veces los territorios toman la forma de polígonos no convexos. Aparte, se calcularon varios tipos de áreas dentro de cada territorio. El método del polígono convexo mínimo da como resultado el área total de un territorio y no se hubieran podido separar las áreas verticales y dentro de grietas del área externa en cada territorio. A pesar de que el método del polígono convexo mínimo es muy utilizado y confiable para el cálculo del tamaño de territorios en otros estudios, es probable que el método utilizado en este estudio sea más cercano a la realidad debido a que el tiempo que duró la fase de campo y al hecho de que los individuos

mantienen territorios por tiempos prolongados, permite tener muchas observaciones certeras sobre el ámbito hogareño de cada individuo.

4.5.2. Dimorfismo sexual en el tamaño del territorio

Pröhl (2005) determina que grandes territorios defendidos por machos son utilizados para reproducción, a diferencia de territorios pequeños que son defendidos por machos o hembras por motivos no reproductivos. Para comprobar las observaciones en el campo acerca de la función del territorio se compararon las variables de los territorios entre sexos, dentro de cada época, utilizando la U de Mann Whitney SPSS 17.1.0 para Windows (SPSS Inc., 2008). Al separar el análisis por época, junto con las observaciones de campo, se determina si la función del territorio varía de una época a otra.

4.5.3. Defensa del territorio

Se observó detalladamente la reacción de machos y hembras al encontrar intrusos en sus territorios, tanto conespecíficos como de otras especies. Se evidenciaron las diferencias en estas reacciones según el sexo. Los comportamientos ocurridos al defender un territorio fueron registrados por observación directa y grabaciones de video.

4.5.4. Permanencia

Los individuos que logran defender mejor su territorio logran permanecer en este por más tiempo. Durante la época reproductiva se observa la mayor cantidad de disputas territoriales entre los machos, y se evidencia la competencia por el

territorio. Para encontrar el factor determinante en la aptitud de los machos para mantener un territorio durante esta época, se realizó una regresión lineal en SPSS 17.1.0 para Windows (SPSS Inc., 2008) entre permanencia (cantidad de días que el macho logra mantener su territorio durante la época reproductiva) y las variables de los cantos de anuncio, peso y tamaño de los machos.

4.6. VOCALIZACIÓN

Se utilizó una grabadora de audio Marantz PMD 670 y un micrófono unidireccional para grabar el canto de anuncio de cada macho en su territorio durante 3–5 minutos. Sólo algunos cortejos y agresiones pudieron ser grabados para no interferir en el comportamiento de los individuos. Las grabaciones están depositadas en la colección de audio del Museo de Zoología QCAZ. Se registraron los datos ambientales en los que se grabó cada canto. Se limpió el ruido ambiental de estas grabaciones en Cool Edit Pro 2.0.0 (Syntrillium Software Corporation, 2000). La cantidad de cantos por minuto se obtuvo utilizando Sound Ruler 0.9.6.0 (Gridi-Papp, 2007). Las vocalizaciones se analizaron en Raven 1.2.1 (Bioacoustics Research Program, 2005). Se obtuvo la duración del canto, el intervalo entre cantos, la frecuencia fundamental y la frecuencia dominante.

Los machos emiten diferentes tipos de notas bajo diferentes contextos como agresividad, anuncio y cortejo. Sin embargo, algunos tipos de notas se repiten en contextos diferentes. Por esta razón, se determinaron los diferentes tipos de notas y se las describió independientemente del contexto en que se emiten. Se realizó la descripción de los parámetros espectrales y de duración de

cada tipo de nota por separado de algunos parámetros físicos como intervalo entre notas y cantos por minuto que se describieron según el contexto.

Se realizó una regresión lineal entre las variables del canto bajo el contexto de anuncio y el tamaño y peso de los individuos, así como con la temperatura y humedad relativa, que fueron registradas mediante un termohidrómetro al momento de cada grabación, para determinar si estas variables afectan a las propiedades del canto. En los casos que se encontró significancia se trabajó con los residuos de la regresión para suprimir el efecto de la variable ambiental o física del individuo en determinada variable del canto de anuncio. Se utilizaron los residuos resultantes en todas las regresiones y pruebas de t que se realizaron.

Los resultados obtenidos de los análisis de los cantos de anuncio fueron asociados a las variables de los territorios y al tiempo de permanencia de cada macho en su territorio durante la época reproductiva mediante una regresión lineal multivariada.

Se calculó la actividad de canto mediante la cantidad de cantos de anuncio que cada macho emite por minuto. Se utilizaron grabaciones que duran entre 3 y 5 minutos y se relacionaron los resultados con el éxito de apareamiento de cada macho. También se calculó la actividad diaria de los individuos al registrar la cantidad de machos que se escuchaban cantar cada media hora durante el tiempo de muestreo de cada día. Ya que la cantidad de machos fue variable durante los ocho meses de muestreo, se estandarizó el nivel de actividad diario mediante niveles del 0 al 5, siendo 0 la ausencia de actividad y 5 la mayor actividad. Cada vez que se registró la actividad, se registró también la temperatura. Se realizó una regresión entre estas dos variables para determinar si

la actividad de los individuos durante el día está asociada a la temperatura.

Los análisis estadísticos se realizaron en SPSS 17.1.0 para Windows (SPSS Inc., 2008).

4.7. COMPORTAMIENTO SOCIAL

Se realizaron observaciones durante el día y se registró cada comportamiento según la lista de Zimmermann y Zimmermann (1988), modificada por Correa (1995), Quiguango (1996), Díaz (1998), Molineros (1998) y Castillo (2004). Se prestó especial atención a momentos como cortejos, cuidado parental y agresiones ya que en estas situaciones es donde más comportamientos se pueden observar. Se realizaron grabaciones de video de estos comportamientos para ser observados en detalle antes de agregarlos a la lista. También se realizaron grabaciones de audio en comportamientos como agresiones y cortejo.

Algunos comportamientos ya existentes en la lista fueron modificados. Se agregaron 11 nuevos comportamientos que no habían sido antes registrados.

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1. REPRODUCCIÓN

5.1.1. Actividad reproductiva

El pico de la actividad reproductiva de *Hyloxalus infraguttatus* es durante mayo y junio. A pesar de haber registrado apareamientos en los ocho meses de muestreo, existe una concentración en la cantidad de apareamientos durante estos dos meses (Fig. 5). En la Tabla 1 se registran la cantidad de apareamientos observados en cada mes de muestreo y las respectivas condiciones ambientales.

La regresión entre el número de apareamientos de cada mes y la temperatura mínima registrada en los mismos está en el umbral de la significancia ($p = 0.052$, $F = 5.845$, $r^2 = 0.493$). Los resultados de las regresiones entre la cantidad de apareamientos por mes y las respectivas variables ambientales se encuentran en la Tabla 2. La actividad reproductiva de *Hyloxalus infraguttatus* podría estar explicada por la temperatura mínima (Fig. 6). La actividad de *H. infraguttatus* empieza aproximadamente a las 6:00 hs y termina a las 18:30 hs. Sin embargo, el pico de mayor actividad se encuentra entre las 7:00 hs y 9:30 hs. A la tarde, entre las 15:00 hs y 16:00 hs, la actividad vuelve a subir pero no al mismo nivel que a las mañanas. Al medio día, cuando hace más calor, la actividad descende. Los resultados de la regresión entre actividad diaria de los individuos y los promedios de la temperatura diaria registrada durante los ocho meses de estudio indican que la actividad es más alta durante las horas más frías del día ($p = 0.000$, r^2 según Cox y Snell = 0.327) (Fig. 7). Incluso la mayor parte de los cortejos registrados se observaron durante las primeras horas de la mañana, al

igual que en *Allobates marchesianus* (Lima y Keller, 2003) y *Oophaga pumilio* (Pröhl y Hödl, 1999). Es posible que al igual que en el día a día, las temperaturas mínimas durante el año sean un detonante del inicio de la época reproductiva (Fig. 6). Sin embargo, en otras especies como *Allobates caeruleodactylus* la temperatura parece no ser un factor que inicie o de fin a la época reproductiva ya que ésta es considerablemente constante (26.1– 27.6 °C) durante el año en el área de estudio (Lima et al., 2002). En *Hyloxalus infraguttatus* la temperatura promedio diaria durante los meses de estudio tampoco fue muy variable (23.09– 25.02 °C), por lo que también es posible que otros factores influyan en el inicio de la época reproductiva.

La época reproductiva de muchas especies de dendrobátidos como *Allobates caeruleodactylus* (Lima et al., 2002), *Allobates marchesianus* (Lima y Keller, 2003), *Anomaloglossus stepheni* (Juncá y Rodrigues, 2006), *Mannophryne venezuelensis* (Valderrama-Vernaza et al., 2010), coincide con la temporada lluviosa (Lima y Keller, 2003) y suele tener un pico en la época de mayor precipitación. La lluvia y la alta humedad probablemente son necesarias para prevenir la desecación de los huevos que son depositados en tierra y para asegurar que los sitios de deposición de los renacuajos estén disponibles (Lima et al., 2002).

La época lluviosa en el Bosque Protector Cerro Blanco normalmente es entre enero y mayo (Von Horstman, 1998). Sin embargo, en 2008, el año en que se realizó el estudio, las lluvias se detuvieron a finales de abril. La temporada lluviosa terminó drásticamente. La precipitación disminuyó de 482.6 mm y 162.64 mm en marzo y abril, a 6 mm y 2 mm en mayo y junio, respectivamente (Tabla 1).

No hubo significancia en la regresión entre la cantidad de apareamientos por mes y la precipitación ($p = 0.191$, $F = 2.168$, $r^2 = 0.265$). Sin embargo, es evidente que la época reproductiva está estrechamente relacionada a las condiciones ambientales que se presentan al final de la temporada lluviosa (Fig. 8).

Al terminar las lluvias se redujo la profundidad de la corriente de agua de la quebrada, dejando las orillas libres. Estos sectores son ocupados por los territorios de los machos, donde pueden ocupar varios sitios de canto. También se forman numerosas charcas donde los machos pueden depositar los renacuajos (Fig. 9). La cantidad de apareamientos aumenta cuando el nivel de la corriente de agua se encuentra en un nivel medio, es decir, cuando la mayor parte del terreno de las orillas se mantiene húmedo pero no sumergido (Fig. 10). Sin embargo, no hubo significancia en la regresión entre la profundidad de la corriente de agua y la cantidad de apareamientos por mes ($p = 0.480$, $F = 0.568$, $r^2 = 0.086$).

A pesar de que la precipitación se reduce drásticamente a partir de mayo, la quebrada se mantiene húmeda. Existe un flujo de agua subterráneo que sale a la superficie a lo largo del área de muestreo. El agua sale a través de las rocas de la quebrada, que son porosas y permeables (Von Horstman, 1998). Esto mantiene húmedas las grietas que los individuos utilizan como refugio y sitio para la ovoposición. Esto ocurre principalmente durante la época reproductiva, cuando la quebrada todavía mantiene abundante agua de las lluvias de los meses anteriores. Durante esta época también se mantienen lloviznas que mantienen la humedad del suelo y las grietas.

En *Hyloxalus infraguttatus* el pico de apareamientos no coincide con el de precipitación, ya que a diferencia de otros estudios, esta especie habita en

quebradas que se inundan completamente durante la temporada de mayor precipitación, dando las condiciones óptimas para la reproducción al final de la misma.

Como lo demuestra la Figura 5, existe actividad reproductiva durante todo el periodo de estudio. Por lo tanto no se puede hablar de una época no reproductiva, sino, de una época de baja reproducción. Al hablar de esta época se representa principalmente la temporada seca ya que no hubo suficientes datos de la temporada lluviosa completa. El muestreo se realizó entre marzo y octubre. Los resultados obtenidos durante estos 8 meses reflejan principalmente el comportamiento de *Hyloxalus infraguttatus* durante la época reproductiva y la temporada seca de lo que se consideró la época de baja reproducción. Es decir, la temporada lluviosa no fue investigada a fondo. Durante el mes de marzo, donde se registraron grandes lluvias, se determinaron la mayor parte de las técnicas de muestreo, ya que las planteadas antes de salir al campo no fueron útiles por las condiciones del lugar. Durante este mes también se determinó el tamaño del transecto y se realizó el marcaje del mismo. Las fuertes lluvias de marzo retrasaron estos procesos ya que algunos días no se podía ingresar al área de estudio por la corriente de agua (Fig. 2A). Por esta razón los datos obtenidos durante marzo fueron escasos. En los análisis que involucran datos de territorialidad no se incluyeron los datos de marzo. Sin embargo, a pesar de no haber podido empezar el muestreo en marzo, a simple vista puedo decir que no se observaron muchos especímenes en el área ni se escuchaban muchos machos cantando ya que las orillas de la quebrada estaban sumergidas.

A partir de abril las lluvias se redujeron y las condiciones fueron óptimas

para el muestreo (Fig. 2B). Por lo tanto únicamente los datos de abril corresponden a la época de baja reproducción durante la temporada lluviosa. Cabe mencionar también que la temporada lluviosa ya había empezado antes de llegar al campo, y es probable que así como al final de la temporada lluviosa existe un pico en la cantidad de apareamientos, al empezar ésta suceda lo mismo. Valderrama-Vernaza et al. (2010) determina que en especies con dependencia permanente o temporal de estanques de agua, como aquellas que depositan huevos directamente en estanques temporales o en sitios que están sujetos a inundaciones, la reproducción es altamente estacional con un pico al inicio de la época lluviosa.

5.1.2. Cortejo

El cortejo en *Hyloxalus*, así como en muchas otras especies de dendrobátidos, es complejo e incluye un repertorio comportamental de interacciones vocales, visuales y táctiles (Lima et al., 2002) En *Hyloxalus infraguttatus* el cortejo empieza cuando una hembra receptiva deja su territorio y se acerca al territorio del macho mientras éste canta. Lima et al. (2002) describe el mismo comportamiento para *Allobates caeruleodactylus*. Al igual que en *Oophaga pumilio* (Pröhl y Hödl ,1999), en *Hyloxalus infraguttatus* todos los cortejos y ovoposiciones tuvieron lugar en el territorio de un macho residente.

Una vez que empieza el cortejo, el color del macho se oscurece y empieza a cantar con mayor frecuencia. Al contrario, el color de la hembra se aclara, de esta manera parece mostrarse receptiva ante el macho (Fig. 11A). El macho abandona el sitio de canto y se acerca a la hembra cantando para empezar a

guiarla hacia el sitio de ovoposición. Así como en *Anomaloglossus stepheni* (Juncá y Rodrigues, 2006) y *Allobates caeruleodactylus* (Lima et al., 2002), parecería que el macho de *Hyloxalus infraguttatus* tiene previsto el sitio de ovoposición antes de que aparezca la hembra. Estos lugares generalmente son pequeñas grietas que se encuentran en las áreas verticales de los territorios de los machos. Las medidas de estas grietas (n = 5) fueron: 1.7 ± 0.54 cm (rango 1.2–2.5) de alto, 5.1 ± 0.45 cm (rango 2.5–13) de ancho, 5.3 ± 1.79 cm (rango 3.5–8) de profundidad y se encontraron a 39.8 ± 19.03 cm (rango 14–60) del suelo.

Mientras el macho guía a la hembra cambia el tipo de vocalización y alterna el canto de anuncio con el de cortejo a larga distancia. En algunas ocasiones emite solo el de cortejo. En especies como *Allobates marchesianus* (Lima y Keller, 2003) el macho también alterna el canto de anuncio con el de cortejo mientras conduce a la hembra al sitio de ovoposición. El macho tarda entre 1 y 3 horas en conducir a la hembra hasta la grieta. En *Hyloxalus* las secuencias de cortejo y apareamiento generalmente son elaboradas y tardan más de 4 horas. Esto también ocurre en otras especies de dendrobátidos como *Mannophryne collaris*, *Anomaloglossus stepheni*, *Anomaloglossus beebei*, *Allobates caeruleodactylus* y *Allobates talamancae* (Lima y Keller, 2003; Summers, 2000). Estas especies antes pertenecían al género *Colostethus*, donde también se encontraba *Hyloxalus*. En otras especies como *A. marchesianus* y *Oophaga pumilio* dura entre una hora y una hora y media (Lima y Keller, 2003; Pröhl y Hödl 1999).

La hembra no es hábil al trasladarse en áreas verticales y al estar grávida su peso la vence y cae varias veces. Generalmente el macho tiene mucha

habilidad en trasladarse en estas secciones verticales del territorio y repite varias veces el camino para guiar a la hembra. Cuando el macho no es hábil en conducir a la hembra al sitio de ovoposición, ésta abandona el territorio del macho. Pröhl y Hödl (1999) describen el mismo comportamiento en las hembras de *Oophaga pumilio* en cortejos no exitosos. Cuando la hembra de *Hyloxalus infraguttatus* está cerca de la grieta, el macho la espera adentro y cambia el tipo de vocalización al de cortejo a corta distancia. En especies como *Mantella leavigata* (Heying, 2001) y *Allobates caeruleodactylus* (Lima et al., 2002) los machos cambian directamente del canto de anuncio a un solo tipo de canto de cortejo. Los autores lo describen como un canto de frecuencia más baja que el de anuncio, similar al de cortejo de corta distancia de *Hyloxalus infraguttatus*. Una vez que ambos están dentro de la grieta el macho sigue emitiendo este canto por un lapso de tiempo corto, probablemente hasta el amplexus. Lo que ocurre dentro de la grieta no se pudo observar en detalle ya que este momento es muy delicado y cualquier disturbio afecta a los individuos haciendo que se separen y que la hembra abandone el territorio del macho. Solo se pudo determinar que el amplexus es cefálico. Las veces que se intentó observar o filmar los comportamientos que ocurrían dentro de la grieta la hembra abandonó la misma y el territorio del macho.

Cuando el cortejo empieza en las últimas horas de la tarde puede terminar a la mañana del siguiente día. En estos casos fueron vistos macho y hembra pasar la noche juntos (no amplexados) en la grieta donde luego fueron depositados los huevos. Esto fue observado en dos ocasiones. Lima et al. (2002) describe un comportamiento similar para *Allobates caeruleodactylus* donde el cortejo dura la mayor parte de un día y las primeras horas del día siguiente.

Durante la noche la pareja se mantiene separada fuera del nido, y la ovoposición ocurre sin amplexus entre las 6:00 y 8:00 hs del día siguiente. El cortejo más largo registrado para dendrobátidos fue en *Allobates femoralis*, en Perú, donde la hembra permanece durante más de dos días en el territorio del macho, y es cortejada a diario (Lima y Keller, 2003). Según Lima et al. (2002) el cortejo prolongado puede ser necesario para dar tiempo a que ocurra la ovulación.

5.1.3. Reproducción

Se pudo observar el amplexus en dos ocasiones, en ambas la pareja se separó después de un momento de ser vistos. El amplexus es cefálico (Fig. 11B), sin embargo, no se pudo determinar si es preovoposicional como en los estudios realizados por Díaz (1998) en *Hyloxalus infraguttatus* en laboratorio. Los comportamientos y tiempos durante el amplexus y ovoposición no se pudieron registrar. La cantidad de huevos que la hembra pone no se pudo cuantificar ya que debido a las dimensiones de las grietas donde ovipositan no fue posible tomar este registro. Sin embargo, el macho carga todos los renacuajos a la vez hacia las charcas de agua. Por lo tanto es posible que la cantidad de huevos sea la misma que los renacuajos en el dorso de los machos el momento que salen a depositarlos, un promedio de 15 ± 4.1 (8–21; $n = 20$). Díaz (1998) registra un promedio de 17 ± 3.7 (11–25; $n = 14$) huevos por puesta en *H. infraguttatus*. Existen diferencias significativas entre ambas poblaciones ($p = 0.025$, $t = -2.346$, $gl = 32$). En promedio, la población estudiada por Díaz (1998), cerca de Jipijapa en la Provincia de Manabí, deposita mayor cantidad de huevos que la población de Cerro Blanco (Fig. 12). Esta podría ser una diferencia importante entre

poblaciones. Sin embargo, esto también podría ocurrir debido a que en cautiverio existe una mayor cantidad de alimento disponible para los individuos así como un menor gasto de energía, dando como resultado una mayor producción de huevos por parte de las hembras estudiadas en laboratorio.

Luego de la ovoposición, lo más probable es que la hembra regrese a su territorio. El macho es el que cuida la puesta. En *Hyloxalus toachi*, luego de la ovoposición, la hembra permanece cerca de la puesta hasta por 5 horas, mientras el macho permanece alejado (Quiguango y Coloma, 2008). En *Allobates marchesianus* la hembra también permanece en el nido por más tiempo que el macho (Lima y Keller, 2003). En *Allobates caeruleodactylus* la hembra abandona el nido inmediatamente luego de la ovoposición, mientras el macho permanece por 10–15 minutos moviéndose sobre la puesta antes de alejarse (Lima et al., 2002). En *Anomaloglossus beebei* las hembras permanecen en el territorio de su pareja luego de la ovoposición (Bourne et al., 2001). En *Hyloxalus infraguttatus* no se pudo determinar si existe alguno de estos comportamientos, sin embargo, poco tiempo después de la ovoposición no fue vista ninguna hembra dentro del territorio del macho.

El tiempo transcurrido desde el día de puesta hasta la eclosión se pudo observar en una ocasión y fue de 8 días. No se pudo observar el tiempo completo en otras puestas. Sin embargo, se calculó que el tiempo aproximado desde la ovoposición hasta la eclosión fue de 6 a 11 días. Díaz (1998) registró en laboratorio que los huevos de *Hyloxalus infraguttatus* tardan 7–18 días en eclosionar. En la población de Cerro Blanco se observó que a medida que se acerca la eclosión, los huevos se vuelven cada vez más gelatinosos hasta que

prácticamente la cubierta se deshace y los renacuajos pueden salir.

Los datos comportamentales de reproducción, principalmente los de apareamiento, fueron escasos ya que los individuos se asustan fácilmente y fue muy difícil observarlos en situaciones delicadas como amplexus y ovoposición.

5.1.4. Cuidado Parental

El cuidado parental en *Hyloxalus infraguttatus* se llevó a cabo exclusivamente por el macho, al igual en *Hyloxalus toachi* (Quiguango-Ubillús y Coloma, 2008). En *Hyloxalus awa* la puesta es cuidada por macho y hembra alternativamente (Coloma et al., 2010). Estas especies pertenecen a un mismo clado. En *H. infraguttatus* el macho permanece en su territorio cerca de la puesta luego de la ovoposición. La visita varias veces al día para acomodar los huevos con las patas y humedecerlos con un líquido que libera a través de la cloaca, aunque la mayoría de veces simplemente se posa sobre o al lado de la puesta cuidándola (Fig. 11C y 11D). Estas visitas las realiza de forma irregular, sin embargo son más frecuentes durante las horas de más calor. Al anochecer, el macho entra a la grieta y abraza la puesta, permanece la noche en esta posición.

Solo fueron observados machos cuidando una puesta a la vez. Al igual que en *Rheobates palmatus* el macho atiende una sola puesta continuamente desde la ovoposición hasta transportar los renacuajos al agua (Lüddecke, 1999). En otras especies como *Allobates marchesianus* (Juncá y Rodrigues, 2006; Lima y Keller, 2003), *Anomaloglossus stepheni*, *Oophaga pumilio* (Juncá y Rodrigues, 2006) y *Allobates caeruleodactylus* (Lima et al., 2002) se registraron machos cuidando más de una puesta simultáneamente. El depositar varias puestas en el

mismo sitio de ovoposición, como en *A. caeruleodactylus*, *A. stepheni* y *A. marchesianus*, podría reflejar una selección por parte de la hembra de sitios de ovoposición que ya han sido “aprobados” por otras hembras o una escasez en sitios adecuados de anidamiento (Lima y Keller, 2003).

Los machos de *Rheobates palmatus* no vocalizan luego de ser depositada la puesta (Lüddecke, 1999). A pesar de que ambas especies fueron observadas cuidando solo una puesta a la vez, *Hyloxalus infraguttatus* sí vocaliza durante el cuidado de la puesta. Es posible que *H. infraguttatus* vocalice para mantener su territorio aunque esté cuidando la puesta o que el comportamiento de aparearse con más de una hembra y cuidar varias puestas simultáneamente exista pero no haya sido observado. Según Lüddecke (1999), que un macho se aparee con otra hembra mientras atiende la puesta de manera continua, como ocurre en *R. palmatus* e *H. infraguttatus*, sería incompatible. Es posible que el éxito reproductivo de un macho sea más alto al atender solo una puesta a la vez (Lüddecke, 1999).

Durante la eclosión el macho gira sobre la puesta hacia un lado y hacia otro, lo que parecería ayudar a los renacuajos a liberarse de la cubierta del huevo y los estimula a subir al dorso del padre. Al igual que en *Hyloxalus toachi* (Quiguango-Ubillús y Coloma, 2008) los renacuajos subieron al dorso del macho por los flancos, la región inguinal o las piernas. El macho carga todos los renacuajos (Fig. 11E) y deja su territorio para depositarlos en pequeñas charcas con agua (Fig. 11F). Este comportamiento fue observado en una sola ocasión, donde el macho tardó aproximadamente 30 minutos en cargar todos los renacuajos en el dorso. Generalmente el macho abandona su territorio en la

mañana para depositar los renacuajos y regresa en la tarde. En algunas ocasiones el macho regresa a su territorio al medio día y vuelve a salir en la tarde. El macho tarda alrededor de 2.5 ± 0.97 días (1–4, $n = 10$) en depositar todos los renacuajos en diferentes charcas. En algunas ocasiones se observaron machos que recorrieron más de 40 m desde su territorio con este propósito. No se pudo cuantificar un rango en el número de renacuajos por charca que depositan los machos ya que era difícil observar a simple vista cuantos renacuajos dejó cada macho en cada charca al momento de depositarlos. Tampoco se pudo cuantificar cuantos renacuajos habían en la charca luego de la deposición ya que habían muchos escombros en las charcas y también se encontraban renacuajos de otros machos. No fue posible contar cuantos renacuajos le quedaban al macho después de visitar cada charca ya que hubiésemos interferido en su comportamiento. Sin embargo, se pudo observar que la cantidad de renacuajos que depositan en cada charca, el número de charcas que visitan y el tiempo que invierten en cada una de éstas es variable. A pesar de no haber cuantificado el número de charcas que cada macho visitó para depositar todos los renacuajos ya que era muy difícil seguir a un mismo machos hasta por 4 días que dura la deposición de renacuajos, podría decir que los machos visitan alrededor de 3–7 charcas diferentes. En varias ocasiones observé al mismo macho depositando renacuajos más de una vez en la misma charca.

Los machos eligen charcas sin corriente. El tamaño promedio de estas charcas ($n = 8$) fue: 834.87 ± 389 cm² (580–1742.5) de superficie, 4.69 ± 0.86 cm (4–6.5) de profundidad y 3908.9 ± 1920.11 cm³ (2400–8189.75) de volumen. Aparte de esto no parece haber ningún tipo de selección por las charcas. En

general, el alimento, como insectos y plantas en descomposición, era abundante en todas las charcas. Era común que los renacuajos sean depositados en charcas donde habitaban renacuajos de mayor tamaño. Nunca se observó ningún tipo de canibalismo. Sin embargo, es difícil determinar si realmente hubo o no canibalismo ya que por las condiciones de las charcas no se pudo hacer un seguimiento de la cantidad de renacuajos grandes y pequeños con el pasar de los días. Los renacuajos se dispersan rápidamente y son difíciles de seguir (Juncá y Rodrigues, 2006). Es probable que los machos depositen los renacuajos en más de una charca para evitar canibalismo o predación de los renacuajos por otros animales y así aumentar la tasa de supervivencia de la progenie.

El macho realiza varios comportamientos para liberar a los renacuajos en el agua. Normalmente entra a la charca dejando la cabeza afuera y sacude frecuentemente el cuerpo. También se raspa el dorso con las patas traseras o delanteras, y cada tanto se sumerge y nada rápidamente de un extremo de la charca al otro.

5.1.5. Éxito de Apareamiento

Al igual que en otras especies de dendrobátidos (Pröhl, 2003; Summers, 2000; Summers, 1992), en *Hyloxalus infraguttatus* las hembras son más propensas a rechazar o ignorar a los machos, que los machos a las hembras. Pröhl (2003) observó hembras que rechazaron a un macho durante el cortejo y luego aceptaron a otro macho. Esto también se observó en *H. infraguttatus*. La asimetría en la inversión parental entre sexos favorece al sexo que invierte menos (machos, en este caso) permitiendo que se aparee con varios miembros del sexo

que invierte más (hembras, en este caso). También aumenta el costo de la selectividad en el sexo que invierte menos, lo que hace que los miembros de este sexo sean menos selectivos al aparearse (Summers, 2000).

En las especies de anuros que tienen una temporada de reproducción explosiva los machos tienen pocas oportunidades de aparearse, ya que el período reproductivo es muy corto. En estos casos, la tasa sexual machos: hembras es la misma y la mayoría de machos no se aparearán o sólo podrán aparearse una vez. De esta manera, habrá poca variación en el éxito de apareamiento entre individuos (Juncá y Rodrigues, 2006). En especies con temporadas de reproducción más largas, como en *Hyloxalus infraguttatus*, las oportunidades de aparearse pueden ser varias, lo que resulta en una mayor variación en el éxito de apareamiento entre los machos (Juncá y Rodrigues, 2006).

El éxito de apareamiento de los machos durante la época reproductiva está relacionado con la duración del canto de anuncio de los individuos (Fig. 13). Existen diferencias significativas en la duración del canto al comparar los machos que se aparearon 0 veces con los que se aparearon 1 vez ($p = 0.015$, $t = -3.011$, $gl = 9$), así como también hay diferencias significativas entre los que se aparearon 0 veces y 2 veces ($p = 0.048$, $t = -2.601$, $gl = 5$) (Tabla 3). En la Figura 13 se puede observar que la distribución en la duración del canto entre los machos que tuvieron 0 éxitos de apareamiento es muy distinta a la de los machos que tuvieron 1 y 2 éxitos de apareamiento. La variación en los datos es mucho mayor en 1 y 2 que en 0 éxitos de apareamiento. Sin embargo, la distribución en 2 éxitos está claramente sesgada hacia una mayor duración del canto. Los machos con duraciones del canto más largas se aparearon más veces. Mientras mayor sea la

duración del canto de un macho, mayor probabilidad tendrá de aparearse. El canto de anuncio es el más común y su función es la de atraer a la hembra al mismo tiempo que delimita su territorio del de otros machos (Bunnell, 1973; Hermans et al., 2002; Lima et al., 2002). La evidencia indica que las hembras a menudo basan su decisión en una propiedad o una combinación de propiedades del canto de anuncio para elegir su pareja (Pröhl, 2003). La vocalización en dendrobátidos afecta su comportamiento y la actividad metabólica de su cerebro (Zimmermann y Rahmann, 1987; Forsman y Hagman, 2006), lo que sugiere un alto costo energético (Graves et al., 2005; Forsman y Hagman, 2006). La producción de cantos intensos, largos o a tasas elevadas indica a las hembras que el macho es apto para asegurar la viabilidad de la progenie (Forsman y Hagman, 2006; Wells, 2007). En *Hyloxalus infraguttatus* cantos largos atraen más a las hembras. Los cantos más largos son más costosos energéticamente, por esta razón son más atractivos para las hembras (Pröhl y Hödl, 1999). En algunas especies de anuros (Ryan, 1983; Robertson, 1990; Murphy, 1999), las hembras prefieren machos que tienen cantos con la frecuencia dominante grave sobre machos con frecuencias dominantes agudas porque las frecuencias graves están relacionadas con tamaños corporales más grandes, que a su vez llevarían a un éxito de apareamiento más alto (Pröhl, 2003). Sin embargo, la mayoría de estudios que conciernen factores que influyen en el éxito de apareamiento, al igual que en el presente estudio en *Hyloxalus infraguttatus*, no encontraron una relación con el tamaño y peso del macho (Pröhl, 2003) (Tabla 3).

Varios estudios (Roithmair, 1992, 1994; Pröhl y Hödl, 1999; Pröhl, 2003) registraron una relación positiva entre la actividad de canto y el éxito de

apareamiento de los machos (Tabla 4). La actividad de canto se refiere a la cantidad de horas que el macho canta durante el periodo de estudio (Pröhl, 2003). En *Hyloxalus infraguttatus* no se midió la actividad de canto de cada macho ya que el área de estudio era muy grande y los datos fueron registrados por una sola persona. Era necesario quedarse en un determinado lugar del área de estudio para tomar otros registros como cortejos y grabaciones, por lo que no era posible observar a machos en otros lugares del área. Sin embargo, este podría haber sido un importante determinante en el éxito de apareamiento de los machos. En la Tabla 4 se registra una comparación en las variables de cantos y de territorialidad que afectan al éxito de apareamiento de los machos entre varias especies de dendrobátidos.

La permanencia de los machos en un determinado territorio durante la época reproductiva resultó ser un factor importante en el éxito de apareamiento. Existen diferencias significativas al comparar la permanencia entre los machos que se aparearon 0 veces con los que se aparearon 2 veces ($p = 0.024$, $t = -2.998$, $gl = 6$). Entre 0 y 1 vez la diferencia en esta variables está cerca de la significancia ($p = 0.061$, $t = -2.131$, $gl = 9.155$) (Tabla 3). Los machos que lograron mantener su territorio por más tiempo son los que más se aparearon (Tabla 4). En la Figura 14 se puede observar que la variación en la distribución de los datos de permanencia es mucho mayor en 1 y 2 éxitos de apareamiento que en 0. Habiendo la mayor variación en 1 éxito de apareamiento. En 2 éxitos la distribución está sesgada hacia una mayor permanencia mientras que en 1 la distribución está sesgada hacia valores bajos de permanencia. Parecería que el defender un territorio a través del tiempo está positivamente asociado con el éxito

de apareamiento de los machos (Pröhl, 2003). Sin embargo, es difícil determinar si el tiempo de permanencia en sí provee a los machos de una ventaja al momento de aparearse (Pröhl, 2003). En *Allobates femoralis* el éxito de apareamiento estaba asociado a la actividad de canto y al tamaño del territorio (Tabla 4). A su vez el tamaño del territorio y la actividad de canto estaban positivamente correlacionadas con el tiempo de permanencia del macho en un territorio (Roithmair, 1992). Según Roithmair (1994) las hembras no son capaces de evaluar la actividad de canto ni el tiempo de permanencia “contando y recordando” el número de días que un macho lleva cantando en un sitio específico. Es probable que en *Hyloxalus infraguttatus* así como en otras especies, las hembras no busquen machos que residan más tiempo en su territorio, sino que, al igual que con la actividad de canto, conservar un territorio es energéticamente costoso debido a la competencia con otros machos. Frecuentemente habían disputas territoriales donde los machos peleaban por un determinado territorio. La permanencia refleja la aptitud de un macho para conservar su territorio durante la época reproductiva. Los machos más fuertes logran conservar su territorio. Probablemente este sea un indicador de la “salud” del macho y por esta razón está relacionado con el éxito de apareamiento. Otra razón, que podría estar ligada a la anterior, puede ser que ya que el cuidado de la puesta se da en el territorio del macho, las hembras busquen machos que pueden defender su territorio contra otros machos y así asegurar el éxito de la progenie. Al igual que en *Anomaloglossus stepheni* (Juncá y Rodrigues, 2006) no existe significancia entre el peso y tamaño de los machos y el éxito de apareamiento de los mismos.

Roithmair (1992) determinó que en *Allobates femoralis* el éxito de apareamiento de los machos estaba ligado al tamaño de su territorio. El autor asume que la función del territorio en esta especie es la de proveer espacio al macho para una exhibición sexual, como lugares de canto para atraer a las hembras, y para una reproducción sin la interferencia de rivales, como un área para el cortejo y apareamiento. Por lo tanto machos con territorios más grandes serían más exitosos. En *Hyloxalus infraguttatus* existen diferencias significativas en el área vertical de los territorios entre los machos que se aparearon 0 veces y los que se aparearon 2 veces ($p = 0.020$, $Z = -2.323$, $gl = 6$). Los machos con las áreas verticales más grandes se aparearon más veces. En la Figura 15 se puede observar que la variación en la distribución de los valores del área vertical en 0 y 2 éxitos de apareamiento son similares. Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en 2 éxitos de apareamiento, en 0 los puntos mínimos y máximos se encuentran dentro del 50% de la distribución. La variación de la distribución de los valores en 1 éxito de apareamiento es mucho mayor que en 0 y 2.

El área vertical en los territorios es importante para los machos durante la época reproductiva ya que es donde ocurre el final del cortejo y siempre incluye una grieta donde la hembra puede depositar la puesta. Sin embargo, esta es una parte del territorio que no siempre se evidencia en machos que no se aparean ya que su principal función es con fines reproductivos. Es decir, es probable que los machos que no se aparearon no ocuparon estas áreas en sus territorios o lo hicieron de una manera mínima, dando como resultado medias muy bajas. Si es de esta manera, las áreas verticales más grandes no son necesariamente más atractivas para las hembras. También es posible que todos los machos

mantengan áreas verticales en sus territorios y que éstas sólo se evidencien cuando se aparean. Probablemente un macho que no se apareó y que aparentemente no mantenía áreas verticales en su territorio, hubiera atacado a otro macho si éste se hubiese posado o cantado en secciones verticales junto a lo que se determinó que era su territorio. Otras variables de los territorios no fueron importantes al comparar los grupos de éxito de apareamiento (Tabla 3). Parecería que el tamaño de los territorios de los machos y de las diferentes áreas dentro de los mismos no son importantes al momento de atraer a las hembras.

Es posible que la calidad del territorio cumpla un papel importante en el éxito de apareamiento de un macho. Algunos autores (Howard, 1978; Pröhl y Berke, 2001; Lüddecke, 2003; Pröhl, 2005) mencionan diferentes variables del territorio como indicadores de calidad del mismo. Sin embargo, yo pienso que en sí la calidad del territorio es una variable difícil de medir y cuantificar en anuros ya que es difícil saber qué propiedades pueden beneficiar el territorio de un macho, haciéndolo más atractivo para la hembra. Varias cualidades del sitio, tales como una buena vista del territorio, buena transmisión del sonido, y una alta densidad de hembras podrían influir en la decisión de los machos sobre dónde establecer territorios (Pröhl, 2005). En este estudio la calidad del territorio no fue registrada. En *Hyloxalus infraguttatus* el territorio más grande no es necesariamente el de mejor calidad. Sin embargo, es evidente que la territorialidad es importante para *H. infraguttatus* debido a la competencia por territorios y a que la reproducción está ligada al territorio del macho. Es posible que variables que afectan a la calidad de estos territorios, estén asociadas al éxito de apareamiento. A pesar de no haber cuantificado ninguna variable de calidad del territorio en los machos para

asociarlos al éxito de apareamiento, en el campo se pudo observar que algunos territorios grandes pero secos y lejos del agua no atraían a las hembras como otros que a pesar de ser más pequeños permanecían húmedos y generalmente estaban cerca de la corriente de agua. Incluso en estos territorios es donde ocurrían más peleas; es decir, eran los territorios por los que más competían los machos. Según Pröhl (2005) es prematuro hablar del uso de un sistema de apareamiento donde existe la defensa de recursos para dendrobátidos. La territorialidad en anfibios es un fenómeno que aceptamos pero que, sin embargo, su función y mecánica no se entiende del todo (Bunnell, 1973).

5.2. TERRITORIALIDAD

Los datos de los territorios de machos y hembras por mes se presentan en la Tabla 5. Se puede observar claramente que los machos tienden a mantener territorios más grandes que los de las hembras sin importar la época del año, tanto en el área total de los territorios como en las secciones de los mismos (área externa, área dentro de grietas y área vertical).

5.2.1. Tamaño y estructura del territorio

Existen diferencias significativas entre la época reproductiva (ER) y la época de baja reproducción (EBR) en el tamaño del área externa (ER: $\mu = 0.7193$; EBR: $\mu = 0.3871$; $p = 0.014$), vertical (ER: $\mu = 0.1072$; EBR: $\mu = 0.0606$; $p = 0.025$) y total (ER: $\mu = 0.9607$; EBR: $\mu = 0.5352$; $p = 0.011$) de los territorios de los machos (Fig. 16A, 16C y 16D). El área dentro de grietas, que es el área utilizada como refugio no cambia significativamente entre cada época en machos (ER: $\mu =$

0.1343; EBR: $\mu = 0.0857$; $p = 0.451$) (Fig. 16B). No hubo diferencias significativas en ninguna de las variables de los territorios, área externa (ER: $\mu = 0.1950$; EBR: $\mu = 0.1188$; $p = 0.099$), área dentro de grietas (ER: $\mu = 0.0664$; EBR: $\mu = 0.0630$; $p = 0.921$), área vertical (ER: $\mu = 0.0041$; EBR: $\mu = 0.0079$; $p = 0.304$) y área total (ER: $\mu = 0.2655$; EBR: $\mu = 0.1897$; $p = 0.210$), de las hembras entre la época reproductiva y la de baja reproducción (Fig. 16A, 16B, 16C y 16D).

Existen diferencias significativas entre sexos (machos: M, hembras: H) en el área externa (M: $\mu = 0.7193$; H: $\mu = 0.1950$; $p = 0.001$), vertical (M: $\mu = 0.1072$; H: $\mu = 0.0041$; $p = 0.000$) y total (M: $\mu = 0.9607$; H: $\mu = 0.2655$; $p = 0.000$) durante la época reproductiva (Fig. 16A, 16C y 16D). Durante la época de baja reproducción se mantienen las diferencias en el área externa (M: $\mu = 0.3871$; H: $\mu = 0.1188$; $p = 0.000$) y total (M: $\mu = 0.5352$; H: $\mu = 0.1897$; $p = 0.001$) (Fig. 16A y 16D), mientras que en el área vertical no hay diferencias significativas (M: $\mu = 0.0606$; H: $\mu = 0.0079$; $p = 0.083$) (Fig. 16C). En el área dentro de grietas no hubo diferencias significativas entre sexos en ninguna de las dos épocas, reproductiva (M: $\mu = 0.1343$; H: $\mu = 0.0664$; $p = 0.137$) y de baja reproducción (M: $\mu = 0.0857$; H: $\mu = 0.0630$; $p = 0.259$) (Fig. 16B).

No hubo ninguna relación significativa entre las variables de los territorios de cada sexo y las respectivas variables de peso, tamaño y canto de anuncio (sólo en machos) de los individuos, en ninguna de las dos épocas (Tabla 6).

En las hembras, tanto en la época reproductiva como en la de baja reproducción, y en la época de baja reproducción de machos no se pudieron normalizar los datos correspondientes a las áreas verticales. Los datos fueron cero o muy cercanos a cero. Por lo tanto, éstos no fueron tomados en cuenta en

los análisis paramétricos. En la época reproductiva el área vertical de los territorios es una variable importante para los machos, por lo que se normalizaron los datos y se incluyeron en los análisis. En las pruebas no paramétricas fueron utilizados todos los datos de áreas verticales con el fin de hacer comparaciones entre sexos y entre épocas. El resumen de los datos territoriales correspondientes a machos y hembras por cada época se encuentran en la Tabla 7.

El tamaño y la presencia o ausencia de las diferentes áreas dentro de los territorios de machos y hembras es lo que determina su estructura, mientras que el área total se refiere a su tamaño. Los machos mantienen territorios más grandes que las hembras en ambas épocas (Fig. 16D). El tamaño del área vertical y el área externa es lo que diferencia la estructura de los territorios de machos y hembras durante la época reproductiva. Durante la época de baja reproducción los diferencia solo el área externa. Las áreas verticales son principalmente utilizadas por los machos para la reproducción. Las hembras prácticamente no ocupan estas áreas ya que los comportamientos reproductivos se dan en el territorio del y no las necesitan. Las hembras mantienen áreas externas pequeñas, donde se alimentan de pequeños insectos. Estas áreas son normalmente más grandes que las áreas dentro de grietas, donde se refugian y alimentan. Las áreas externas de los machos son grandes y aparte de ocuparlas para alimentarse también mantienen varios sitios de canto. El área externa es la parte más grande en los territorios de los machos. El área dentro de grietas es de tamaño y estructura similares entre machos y hembras.

Un estudio realizado por Díaz (1998) en laboratorio describe que el macho y la hembra de *Hyloxalus infraguttatus* defienden un territorio pequeño, siendo la

hembra más agresiva y territorial que el macho. Sin embargo, según Quiguango (1996), para determinar la territorialidad del macho o de la hembra de una especie es necesario realizar estudios en su ambiente natural ya que este comportamiento puede estar condicionado por las circunstancias en las que viven.

5.2.2. Función del territorio

Según Donnelly (1989) y Haase y Pröhl (2002) la diferencia en el tamaño de territorios entre sexos es común en anuros e indica diferentes funciones del territorio. En *Hyloxalus infraguttatus* los machos ocupan grandes territorios reproductivos. Las hembras ocupan territorios pequeños asociados a refugio, humedad y alimentación. Las hembras mantienen el tamaño y estructura de sus territorios en ambas épocas, reproductiva y de baja reproducción. Los territorios de los machos varían en tamaño y estructura entre una época y otra. A pesar de que la estructura de los territorios de los machos durante la época de baja reproducción se asemeja al de las hembras ya que parecen perder las áreas verticales en sus territorios, estos no llegan a ser iguales ya que los machos mantienen áreas externas más grandes que las hembras. Aunque también es posible que los machos no pierdan las áreas verticales de sus territorios, sino que simplemente se evidencian cuando hay apareamientos y es difícil tomar estos registros en épocas donde los apareamientos son escasos. Según Pröhl (2005) los machos de dendrobátidos que mantienen territorios no reproductivos ocupan territorios iguales en tamaño que las hembras. Por otro lado, en especies de dendrobátidos donde los machos utilizan los territorios con fines reproductivos, estos mantienen territorios más grandes que las hembras.

Durante la época reproductiva la función del territorio de los machos es claramente la reproducción. Sin embargo, se registraron apareamientos durante la época de baja reproducción. Durante esta época es posible que la función del territorio siga siendo la misma y que las condiciones climáticas no permitan territorios de las mismas dimensiones y estructura que en la época reproductiva, así como tantos apareamientos. En *Hyloxalus infraguttatus* los territorios de los machos siempre son más grandes que los de las hembras (Fig. 17). Igual que en otras especies de dendrobátidos donde los machos mantienen territorios con fines reproductivos (Bunnell, 1973; Wells, 1980b; McVey et al., 1981; Roithmair, 1992, 1994; Poelman y Dicke, 2008; Quiguango-Ubillús y Coloma, 2008), los comportamientos asociados a la reproducción ocurren en el territorio del macho. Wells (1980a) observó que en *Colostethus panamensis* la función del territorio varía según la época del año. Durante la época seca los territorios de ambos sexos eran pequeños y su función era proveer humedad, refugio y sitios para alimentarse. En la época húmeda el territorio de la hembra prácticamente desaparece mientras que el del macho aumenta significativamente de tamaño y su función principal es la reproducción. También existen especies como *Hyloxalus yasuni* donde los determinantes de la territorialidad no están relacionados con la reproducción y su función podría estar relacionada al refugio (Paucar, com pers.) Estas especies mantienen territorios pequeños todo el año (Pröhl, 2005). En *H. infraguttatus*, a pesar de que el tamaño de los territorios de los machos se reduce significativamente en la época seca, existen apareamientos durante todo el año y los comportamientos reproductivos siempre se dan en los territorios de los

machos, que a su vez siempre se mantienen de mayor tamaño que los de las hembras.

En *Hyloxalus infraguttatus* el macho debe atraer a la hembra hasta su territorio para aparearse. Una hembra receptiva demuestra que está lista para aparearse al abandonar su territorio y aproximarse al macho (Paucar y Coloma, en prep.) La puesta es depositada en una grieta elegida por el macho en las áreas verticales de su territorio. El tamaño y estructura del territorio de los machos varía entre la época reproductiva y la de baja reproducción. El área externa, donde se encuentran varios sitios de canto y empieza el cortejo, y las áreas verticales, donde se forman pequeñas grietas óptimas para la ovoposición, son de gran importancia para los machos, principalmente durante la época reproductiva. En la época de baja reproducción el área externa de los territorios se reduce y son pocos los machos que evidencian áreas verticales en sus territorios. A su vez, son pocos los machos que se reproducen durante esta época.

Al igual que *Rheobates palmatus* (Lüddecke, 2003), *Hyloxalus infraguttatus* pasa mucho tiempo en las áreas abiertas del territorio, sin embargo, todos los individuos se retiran hacia cuevas o grietas cuando se asustan. El área dentro de grietas es importante como refugio y fuente de humedad para machos y hembras de *H. infraguttatus*. Tanto en esta especie como en *R. palmatus* (Lüddecke, 2003) los individuos buscan grietas grandes, oscuras y húmedas. Probablemente prefieren estos sitios, ya que ofrecen espacio para maniobrar, y reducir los riesgos de deshidratación y posiblemente de la depredación (Lüddecke, 2003). Posiblemente por estas razones el tamaño de estas áreas no varía significativamente entre las diferentes épocas ni entre sexos en *H. infraguttatus*.

Las grietas son utilizadas por machos y hembras de la misma manera, independientemente de la época.

Durante la época seca se registraron agrupaciones de hembras compartiendo un territorio. Éstas mantenían una grieta en común, conviviendo en grupos de hasta seis hembras (Fig. 18). La mayoría eran adultas, aunque también habían juveniles. Las grietas que mantienen la humedad son escasas durante la época seca. Esta puede ser la razón por la que pueden encontrarse estas agrupaciones. Las agresiones entre estas hembras son frecuentes, sin embargo, son muy cortas, por lo general solo son pequeñas persecuciones. Los datos de territorialidad utilizados en los análisis estadísticos y en la descripción de los territorios son de hembras con territorios independientes. No fue posible designar territorios a las hembras que habitaban en estas congregaciones. En machos no se registró este comportamiento de agrupación.

Es posible que la estructura, tamaño y función de los territorios cambien durante los meses de más lluvia de la temporada lluviosa. Aparentemente los machos no ocupan áreas verticales en sus territorios durante la parte seca de la época de baja reproducción; y para las hembras estas áreas parecerían no tener importancia en la época reproductiva y la parte seca de la época de baja reproducción. Sin embargo, tal vez sean importantes para machos y hembras, como refugio, durante los meses de más lluvia de la temporada lluviosa, cuando la mayor parte del suelo está sumergido y pueden ocupar estas áreas como refugio.

5.2.3. Defensa del territorio

Las peleas por territorio son frecuentes y pueden durar algunos segundos, minutos y hasta horas. El territorio es parte del rango de hogar de un individuo (o grupo) en el cual éste tiene prioridad a uno o varios recursos sobre otros individuos que pueden tener prioridad en otro lugar u otro momento. La prioridad de acceso se logra mediante interacciones sociales como comportamientos de anuncio y disputas (Pröhl, 2005). En *Hyloxalus infraguttatus* las hembras son más agresivas que los machos. Éstas suelen atacar rápidamente cuando un intruso, hembra o macho, entra a su territorio. Los machos son menos agresivos, primero ahuyentan al intruso cantando y luego, si éste no se marcha, atacan. Cuando el intruso canta dentro del territorio de otro macho, éste ataca rápidamente. La combinación de señales visuales y acústicas, de las cuales carecen las hembras, parecería reducir la agresión física entre los machos (Paucar y Coloma, en prep.). La vocalización parece ser importante para mantener el territorio, siempre vocalizan primero para alejar al intruso y en última instancia pelean (Bunnell, 1973). En *H. infraguttatus* los machos solo atacan a otros machos que entran a su territorio. Cuando entra una hembra, éstos intentan cortejarla. A pesar de que los machos son menos agresivos que las hembras, las peleas entre machos suelen ser mucho más intensas. En algunas ocasiones fueron vistos machos que mantuvieron peleas continuas hasta por tres días. Las peleas en territorios de hembras generalmente llegan a durar solo algunos minutos. En otras especies de dendrobátidos como *Oophaga granulifera*, *Colostethus panamensis*, *A. femoralis*, *Oophaga pumilio*, *Anomaloglossus stepheni* y *Allobates caeruleodactylus* (Crump, 1972; Wells, 1980a; Roithmair, 1992; Pröhl and Hödl, 1999; Lima et al., 2002) los autores no registraron machos residentes que perdieran su territorio ante un

macho intruso. En *H. infraguttatus* se registró una ocasión donde el macho intruso logró desplazar del territorio al macho residente. Éste se quedó cerca de su anterior territorio y varias veces al día entraba al mismo para intentar expulsar al intruso. Estas peleas se mantuvieron por tres días, hasta que el que era el macho residente desapareció.

Muchos machos defienden su territorio ante conespecíficos y generalmente tienen distintivos cantos de agresión (Wells, 2007). En *Hyloxalus infraguttatus* estos eran los encuentros más frecuentes, sin embargo, se registraron ataques a individuos de *Epipedobates machalilla*. Fueron pequeñas persecuciones a individuos que atravesaron territorios de *H. infraguttatus* (Fig. 19A). También se registraron estas agresiones de *E. machalilla* a *H. infraguttatus* (Fig. 19B). Este tipo de comportamientos interespecíficos no eran comunes ya que ambas especies vivían en simpatria ocupando diferentes espacios dentro de la quebrada para sus territorios. *Epipedobates machalilla* ocupa lugares más altos en la pendiente de la quebrada, donde hay mayor vegetación; a diferencia de *H. infraguttatus* que habita en la parte baja, en las orillas rocosas de la corriente de agua. Sin embargo, en ciertas ocasiones individuos de la una especie entraban a territorios de la otra. Esto generalmente ocurría durante el transporte de renacuajos (Fig. 19B). En dendrobátidos la mayoría de territorios son defendidos de conespecíficos aunque la territorialidad entre interespecíficos ha sido reportada entre especies cercanamente relacionadas que utilizan recursos similares (Pröhl, 2005).

Hubo ocasiones donde el territorio de un macho que salió a depositar renacuajos durante el día, era ocupado por otro individuo. Al llegar a su territorio,

aunque el macho estuviera aún con renacuajos, éste cantaba y atacaba al intruso. Igual que en *Mannophryne trinitatis* (Wells, 1980b), los machos con renacuajos normalmente permanecen de color claro (Fig. 11E y 11F). Sin embargo, en estas ocasiones se oscurecían (Fig. 11G) al igual que en las agresiones sin renacuajos. Durante estas peleas el macho podía perder varios renacuajos. Sin embargo, la pelea continuaba hasta expulsar al intruso. En *M. trinitatis*, una especie donde los machos no mantienen territorios por largos periodos de tiempo y donde en sí la territorialidad no cumple una función importante, cuando un macho con renacuajos es atacado este se retira rápidamente sin pelear (Wells, 1980b). La territorialidad es muy importante para *Hyloxalus infraguttatus*.

5.2.4. Permanencia

Pröhl (2003) anuncia la probabilidad de que la defensa de un territorio a través del tiempo tenga una asociación positiva con el éxito de apareamiento de los machos. En *Hyloxalus infraguttatus* los individuos mantienen territorios fijos por tiempos indefinidos. Durante la época reproductiva las disputas territoriales son frecuentes, principalmente en machos. Hubo diferencias significativas en el tiempo de permanencia entre los machos que se aparearon 0 veces y los que se aparearon 2 veces ($p = 0.024$, $t = -2.998$, $gl = 6$). Entre los que se aparearon 0 veces y los que se aparearon 1 vez las diferencias estuvieron en el umbral de la significancia ($p = 0.061$, $t = -2.131$, $gl = 9.155$) (Tabla 3). Los machos que lograron mantener su territorio por más tiempo durante la época reproductiva tuvieron mayor éxito de apareamiento (Fig. 14). A su vez, la permanencia está relacionada significativamente con la frecuencia dominante del canto de anuncio ($p = 0.046$, F

= 4.848, $r^2 = 0.272$) y la duración de los mismos ($p = 0.036$, $F = 5.484$, $r^2 = 0.297$) (Tabla 8). A mayor frecuencia dominante y a mayor duración del canto mayores probabilidades de aparearse tienen los machos (Fig. 20 y 21, respectivamente). Los cantos son costosos energéticamente (Forsman y Hagman, 2006), por lo tanto indican la salud de los machos. Es probable que un macho más saludable sea más apto para mantener un territorio durante la época reproductiva. Esto, a su vez, podría reflejarse en las propiedades del canto. Las vocalizaciones juegan un papel fundamental en el comportamiento de los dendrobátidos. Los machos cantan tanto para atraer hembras como para delimitar sus territorios (Hermans et al., 2002). Los individuos más aptos logran mantener su territorio por más tiempo y son los que tienen un mayor éxito de apareamiento. Las otras variables de los cantos, así como el peso y tamaño de los machos no están relacionados a la permanencia de los mismos (Tabla 8).

5.3. VOCALIZACIÓN

5.3.1. Determinación del canto

En la población de *Hyloxalus infraguttatus* estudiada por Díaz (1998) y Acosta (2002), así como en especies cercanas a *H. infraguttatus* como *H. awa* (Correa, 1995; Acosta, 2002) e *H. toachi* (Quiguango, 1996; Acosta, 2002; Quiguango-Ubillús y Coloma, 2008) se describió a cada canto como una serie de notas. En la población de *H. infraguttatus* estudiada por Díaz (1998) y Acosta (2002) el canto de anuncio se conforma por 16–46 notas, en *H. awa* por 1–31 notas (Correa, 1995; Acosta, 2002) y en *H. toachi* por 10–51 notas (Acosta, 2002; Quiguango-Ubillús y Coloma, 2008). En la población de *H. infraguttatus*

perteneciente a Cerro Blanco no se diferenciaron series de notas bajo los contextos de anuncio y cortejo (Fig. 22A, 22B y 22C), los machos pueden emitir cientos de notas sin pausas largas que permitan agrupar series de cantos. Sin embargo, durante las agresiones esto cambia y los machos agrupan los cantos en series de 7.50 ± 3.92 notas (3–20) (Fig. 22D).

McLister et al. (1995) define a las notas en las vocalizaciones de anuros como las unidades de sonido producidas en una sola expiración. En especies que producen series de cantos simples de una nota, cada canto es probablemente producido por una sola contracción de los músculos troncales (Wells, 2007). En la población de *Hyloxalus infraguttatus* estudiada en Cerro Blanco se puede observar la contracción muscular en el movimiento de los flancos cada vez que los machos producen una nota. Al no distinguirse series de notas en la mayoría de contextos en que los machos cantan y según la nomenclatura citada, se determinó que el canto está compuesto por una sola nota corta que contiene un solo pulso (Fig. 23A, 23B, 23C y 23D). La unidad de sonido que los autores antes mencionados describieron como una nota o un pulso de un canto, es lo que yo describí como un canto en sí. Esto representa una diferencia en la nomenclatura utilizada y no una gran diferencia entre especies y poblaciones como parecería a primera instancia. Por ejemplo, la duración del canto de anuncio en la población de *H. infraguttatus* estudiada por Díaz (1998) es 9.71–13.00 segundos (s) y según Acosta (2002) es 12.19–23.39 s. Los individuos estudiados por estos autores fueron colectados cerca de Jipijapa en la Provincia de Manabí. En la población de *H. infraguttatus* de Cerro Blanco la duración del canto es de 47.42 ± 8.71 milisegundos (ms) (15.50–62.00 ms). Parecería haber una gran diferencia; sin

embargo, si comparamos la duración de la nota de *H. infraguttatus*, 100–210 ms según Díaz (1998) y 52.12–69.23 ms según Acosta (2002), con la duración del canto de la población de Cerro Blanco (15.50–62.00 ms), existe diferencia, pero es mucho menor. Es importante tomar esto en cuenta al momento de comparar las propiedades de los cantos entre estas y otras especies. Por otro lado, lo que sí parecería representar una diferencia importante entre poblaciones de *H. infraguttatus* y las especies mencionadas es la manera de agrupar las notas.

5.3.2. Descripción

Se registraron tres tipos de notas que los machos emiten bajo los diferentes contextos de anuncio, cortejo y agresividad. La descripción de cada una de estas notas se encuentra en la Tabla 9, mientras que en la Tabla 10 se describen los contextos de anuncio, cortejo a larga distancia, cortejo a corta distancia y agresividad. La nota 1 (Fig. 23A) es la más común y se emite principalmente como anuncio. En este contexto únicamente se registró este tipo de nota. La nota 2 (Fig. 23B) es un sonido de bajo volumen y ronco. Este tipo de nota se registró en dos contextos: cortejo a corta distancia y agresividad. Durante el cortejo a corta distancia los machos emiten únicamente este tipo de nota mientras que en las agresiones se encuentra junto con los otros dos tipos de notas. La nota 3 (Fig. 23C) tiene dos componentes y fue registrada en los contextos de cortejo a larga distancia y agresividad. Durante el cortejo a larga distancia los machos emiten únicamente este tipo de nota o la alternan con la nota 1. En las agresiones los machos combinan los tres tipos de notas, incluso se pueden encontrar los tres diferentes tipos de notas en una misma serie.

Las propiedades de los diferentes tipos de notas registrados en *Hyloxalus infraguttatus* se obtuvieron del análisis de 10 notas de cada tipo durante los contextos de anuncio (17 machos), cortejo a corta distancia (2 machos), cortejo a larga distancia (2 machos) y agresividad (5 machos). En los tres últimos contextos mencionados es difícil grabar a los machos sin interferir en su comportamiento. Por lo tanto estas grabaciones fueron escasas.

Tanto la nota 1 como la 2 son simples (Fig. 23A y 23B, respectivamente), mientras que la nota 3 está formada por dos componentes (Fig. 23C). La nota 1 es la más común ya que los machos la emiten principalmente como canto de anuncio. Esta nota corresponde a un sonido agudo, que al estar formado por un solo componente, no se escucha variación dentro del mismo. Esta nota tiene una duración media de 47.42 ± 8.71 ms (15.50–62.00 ms), una frecuencia fundamental de 2214.36 ± 83.16 Hz (2067.19–2497.85 Hz) y una frecuencia dominante de 4441.46 ± 180.04 Hz (4134.37–4909.57 Hz). Las notas 2 y 3 son fácilmente diferenciadas de la nota 1. La nota 2 es un sonido ronco cuya frecuencia fundamental y dominante (1576.23 ± 381.96 Hz, 3718.07 ± 217.06 Hz, respectivamente) son más graves que en la nota 1. La nota 3 es muy variable ya que cada componente puede tener una duración muy variada (componente 1: 10.20–37.90 ms; componente 2: 12.40–39.70 ms). Generalmente cuando el primer componente es corto, el segundo es largo y viceversa. También es común encontrar ambos componentes con aproximadamente la misma duración. Los parámetros espectrales de esta nota también son muy variables. La frecuencia fundamental varía entre 1722.66 y 2411.72 Hz en el componente 1, y entre 1550.39 y 3531.45 Hz en el componente 2. La frecuencia dominante varía de

3962.11–5770.90 Hz en el componente 1, y de 3100.78–5684.77 Hz en el componente 2. En general la nota 3 se escucha como un sonido agudo similar a la 1. Sin embargo se la puede diferenciar por la variación que existe en las frecuencias entre el primer y segundo componente dentro de cada nota. Por lo general la frecuencia dominante va de más grave en el primer componente (4556.43 ± 528.78 Hz) a más aguda en el segundo (4610.98 ± 501.95 Hz). La frecuencia fundamental varía de más aguda en el primer componente (2120.30 ± 144.02 Hz) a más grave en el segundo (2004.02 ± 513.83 Hz). Estas diferencias permiten distinguir este tipo de notas al escucharlas.

En una de las grabaciones realizadas durante las agresiones se registró un sonido que podría corresponder a otro tipo de nota. El sonido es muy ronco y de bajo volumen. Por esta razón no se lo pudo escuchar en el campo y se evidencia únicamente en una grabación muy limpia. Es posible que este sonido sea un tipo de canto de liberación que se emite cuando el macho es abrazado por otro individuo; o que sea el resultado de un macho que intenta cantar mientras es abrazado y su saco gular no puede desplegarse correctamente (Santiago Ron, com. pers.). Otra posibilidad es que sea otro tipo de nota de agresión. El sonido puede estar compuesto por uno o dos pulsos (Fig. 23D y 23E, respectivamente). En este caso, podría ser una nota formada por dos pulsos, pero no hay certeza de esto ya que nunca se pudo observar al macho emitiendo estos sonidos y no se sabe si son el resultado de una sola contracción muscular.

No se pudo distinguir cuál de los dos machos involucrados en las agresiones emitió cada uno de estos sonidos. Por lo tanto para realizar la descripción se analizaron 7 sonidos (4 de un pulso y 3 de dos pulsos) de un total

de 14 (10 de un pulso y 4 de dos pulsos) que se registraron en una grabación de 10 minutos, sin tomar en cuenta a qué macho pertenecían. Solo se analizaron 7 ya que estos tenían el suficiente volumen en la grabación; en el resto, a pesar de ser una grabación muy limpia, no se pudo distinguir las frecuencias de los sonidos del ruido ambiental. Ya que no se pudo distinguir a qué macho correspondía cada sonido y por la incertidumbre de si estos sonidos corresponden o no a un tipo de nota, no se incluyeron en la descripción en las Tablas 9 y 10. La descripción de estos sonidos se encuentra en la Tabla 11 como el tipo de nota 4*.

En la población de *Hyloxalus infraguttatus* estudiada en Cerro Blanco no se registró ningún tipo de vocalización para las hembras. En la población estudiada por Díaz (1998) se registraron vocalizaciones en las hembras durante las agresiones y el cortejo, mientras el macho intenta montar a la hembra. En *Hyloxalus awa* se registraron bajo estos dos mismos contextos y también durante el amplexus (Correa, 1995). En *Hyloxalus toachi* se registraron únicamente durante las agresiones (Quiguango, 1996). Es posible que en la población de *H. infraguttatus* de Cerro Blanco las hembras también emitan algún tipo de vocalización, y que la ausencia de este registro se deba a un error de muestreo. Las hembras de las especies mencionadas emiten sonidos roncós y de volumen bajo. Es posible que algunos factores como el sonido de la corriente de agua y el sonido de otros animales como cigarras y aves no permitieran escuchar este tipo de vocalización.

5.3.3. Importancia del canto de anuncio

La producción de sonido es una de las actividades energéticamente más costosas en anuros (Steven and Josephson, 1977; Forsman y Hagman, 2006). En los análisis estadísticos, las propiedades del canto de anuncio de *Hyloxalus infraguttatus* resultaron tener importancia sobre el éxito de apareamiento de los machos. El canto de anuncio es importante ya que es el que atrae a la hembra en primera instancia (Bunnel, 1973; Summers, 1992; Pröhl, 2003; Forsman y Hagman, 2006). En *H. infraguttatus* los machos que emiten cantos de anuncio largos tienen mayor posibilidad de aparearse (Fig. 13). La permanencia también resultó ser importante: a mayor permanencia, mayor probabilidad de aparearse. A su vez, la permanencia está asociada a la duración y frecuencia dominante de los cantos de anuncio (Fig. 20 y 21, respectivamente). La vocalización en anuros exige una gran cantidad de energía (Pröhl, 2003; Forsman y Hagman, 2006). Las propiedades del canto están asociadas al estado físico del macho, características del canto en anuros que determinan los costos energéticos incluyen la actividad de canto, duración del canto y el nivel de presión del sonido (Prestwich, 1994; Forsman y Hagman, 2006). Un macho saludable puede defender su territorio de machos más débiles y permanecer en el mismo por más tiempo. Esta puede ser la razón por la que la permanencia está asociada a propiedades de los cantos en *H. infraguttatus*. La duración del canto está directamente relacionada tanto al éxito de apareamiento como a la permanencia de los machos en su territorio (Tablas 3 y 8, respectivamente) (Fig. 13 y 21, respectivamente). Forsman y Hagman (2006) determinan que el éxito de apareamiento de los machos de *Dendrobates leucomelas* y *Epipedobates tricolor* aumenta con la duración del canto (Tabla 4).

Parecería que en *H. infraguttatus* esta también es una propiedad del canto muy importante al momento de atraer a la hembra.

Las notas 2 y 3 que son las que principalmente emiten durante los dos tipos de cortejo tienen una duración mayor que la nota 1 que se emite principalmente como anuncio. El tipo de nota 2 tiene una duración de 47.92 ± 14.91 ms (17.70–60.80) y la nota 3 de 48.80 ± 6.49 ms (33.50–61.30), mientras que la duración de la nota 1 es 47.42 ± 8.72 ms (15.50–62.00). Las diferencias en la duración del canto al comparar los diferentes niveles en el éxito de apareamiento de los machos ($p = 0.015$ al comparar entre 0 y 1; $p = 0.048$ al comparar entre 0 y 2) demuestran que las hembras prefieren machos que emiten cantos más largos (Fig. 13). Cuando la hembra se acerca al macho, éste suele alterar su comportamiento vocal volviéndolo más conspicuo (Wells, 2007). Esta es otra razón para pensar que la duración del canto es un factor importante que influye en el éxito de apareamiento de los machos de *Hyloxalus infraguttatus*.

Roithmair (1992, 1994), Pröhl y Hödl (1999), Pröhl (2003) y Forsman y Hagman, (2006) describen que la actividad de canto de los machos está relacionada al éxito de apareamiento de los machos (Tabla 4). La actividad de canto es definida de diferentes maneras según diferentes autores. Forsman y Hagman (2006) se refiere a la actividad de canto como la cantidad de cantos que cada macho emite por hora; Pröhl y Hödl (1999) y Pröhl (2003) suman todas las horas en que se vio al macho cantar por lo menos una vez; y Roithmair (1994) calcula la actividad de canto sumando el número de días en que el macho residente emitió por lo menos un canto de anuncio. En *Hyloxalus infraguttatus* no fue posible utilizar ninguno de estos métodos para medir la actividad de canto.

Durante la época reproductiva hubo gran cantidad de peleas y cortejos. Estos fueron observados detenidamente para la obtención de resultados. Durante estas actividades no fue posible observar si machos que se encontraban en otros sitios del área de estudio estaban cantando. En *H. infraguttatus* la actividad de canto (cantidad de cantos de anuncio que cada macho emite por minuto) no está asociada al éxito de apareamiento. Es muy probable que la actividad de canto sí influya en el éxito de apareamiento de los machos de *H. infraguttatus* y que los resultados obtenidos se deban a un error de muestreo. Tal vez la metodología utilizada para medir la actividad de canto no fue la correcta. En la mayoría de casos solo se pudo realizar una grabación a cada macho y en diferentes situaciones y condiciones ambientales. Probablemente los resultados hubieran sido más certeros si se hubiesen realizado varias grabaciones a cada macho en condiciones ambientales similares. Otro factor a considerarse es que a pesar de ser muy cauteloso al momento de realizar las grabaciones para no interferir en el comportamiento de los individuos, éstos reaccionaban de diferentes maneras ante mi presencia, algunos se asustaban más que otros y esto hacía que varíen la forma de cantar. Y por último, otra razón podría ser que la cantidad de cantos por minuto no refleje la actividad de canto de un macho como lo hacen las metodologías antes mencionadas. Sin embargo, la cantidad de cantos por minuto es mayor durante ambos tipos de cortejo (larga distancia = 153.26 ± 2.26 ; corta distancia = 149.10 ± 7.21) que durante el anuncio (117.13 ± 29.54). El macho altera la vocalización cuando corteja a la hembra volviéndola más conspicua (Wells, 2007). El hecho de que los machos aumenten la cantidad de cantos por minuto cuando están cortejando una hembra abre la posibilidad de que, a pesar

de los resultados y los posibles errores de muestreo, en *H. infraguttatus* esta variable sí sea importante al momento de atraer a la hembra e influya en el éxito de apareamiento de los machos.

El peso y tamaño de los machos no influye en las propiedades de los cantos de anuncio. De las variables ambientales registradas al momento de la grabación, la temperatura afecta a la duración del canto. Estos resultados se encuentran en la Tabla 12. En el caso de la duración del canto se trabajó con los residuos de la regresión entre esta variable y la temperatura para evitar que los resultados de los análisis estadísticos sean afectados por la parte de la duración del canto que está explicada por la temperatura. Los cantos grabados durante cortejos y agresiones fueron escasos y no se incluyeron en los análisis estadísticos.

5.4. COMPORTAMIENTO SOCIAL

Se registraron 49 comportamientos de la lista de comportamientos de dendrobátidos de Zimmermann y Zimmermann (1988), actualizada por Correa (1995), Quiguango (1996), Díaz (1998), Molineros (1998) y Castillo (2004). Algunos comportamientos de ovoposición y de cortejo no pudieron ser registrados. Estos ocurren una vez que la hembra entra a la grieta donde sería depositada la puesta. Generalmente esta grieta es muy pequeña y oscura. Al intentar alumbrar o filmar a los individuos éstos se separaban. Es muy probable que hayan ocurrido comportamientos que no se pudieron observar. Los detalles de los comportamientos registrados se encuentran en la Tabla 13.

Dos de los comportamientos (35 y 40) antes registrados en la lista fueron

modificados. El comportamiento 35 describe que la hembra asienta la pata anterior sobre el cuerpo o cabeza del macho durante el cortejo. En *Hyloxalus infraguttatus* fue observado realizarse del macho a la hembra, por lo que fue modificado y describe que macho o hembra asienta la pata anterior sobre el cuerpo o cabeza de la pareja durante el cortejo. El comportamiento 40 describe que el macho eleva su cuerpo sobre sus cuatro extremidades en situaciones de agresividad o cortejo. En *H. infraguttatus* este comportamiento fue registrado para ambos sexos durante las agresiones. Por lo tanto la descripción del comportamiento fue modificada e involucra a machos y hembras.

Algunos de los comportamientos registrados en *Hyloxalus infraguttatus* se pueden observar en la Figura 24.

5.4.1. Nuevos comportamientos

Aparte de los 49 comportamientos observados, se agregaron 11 comportamientos nuevos a la lista: dos de cortejo, seis de cuidado parental y tres de agresividad. Estos corresponden a los comportamientos 105 al 115 de la lista (Tabla 13).

Cortejo

Comportamiento 105: Hembra se aclara

La hembra cambia el color del dorso volviéndose de un tono más claro durante el cortejo (Fig. 11A). El comportamiento fue observado en todos los cortejos y sucede desde el principio, cuando la hembra entra al territorio del macho. Parecería que de esta manera la hembra se muestra receptiva ante el

macho.

Comportamiento 106: Tocar el cuerpo con el hocico

El macho toca el dorso o los flancos de la hembra con el hocico durante el cortejo. Ocurrió mientras la hembra era conducida hacia la grieta donde sería depositada la puesta. Es decir, a varios niveles del cortejo, tanto cuando la hembra se encontraba cerca de la grieta como cuando todavía estaba lejos. Sucedió generalmente cuando la hembra se detenía en un mismo lugar y dejaba de seguir al macho. Entonces éste se acercaba y la tocaba con el hocico. El comportamiento no dura más de unos pocos segundos. Luego el macho seguía cantando frente a la hembra para conducirla a la grieta.

Cuidado parental

Comportamiento 107: Girar sobre la puesta

El macho gira despacio hacia un lado y hacia otro sobre la puesta que está eclosionando. Parecería que esto ayuda a los renacuajos a liberarse del huevo y los estimula a subir al dorso del padre. El comportamiento fue observado solo una vez. Fue la única ocasión en que se pudo observar la eclosión de una puesta. El macho tardó aproximadamente 30 minutos en cargar un total de 15 renacuajos. Es probable que este comportamiento se repita cada vez que llega el momento de la eclosión. Hubo ocasiones donde machos aparecieron con renacuajos en el dorso aproximadamente 20 minutos después de haberlos visto sin renacuajos. En estas ocasiones los machos solo tenían unos 8 ó 9 renacuajos en el dorso. Es posible que la duración del comportamiento varíe de acuerdo a la cantidad de huevos que eclosionen.

Comportamiento 108: Macho se aclara

El color del macho cambia a un tono más claro mientras recorre el terreno en busca de charcas para depositar los renacuajos que lleva en el dorso (Fig. 11E y 11F). El macho permanece claro desde que abandona su territorio hasta cuando regresa. El comportamiento fue observado en todos los machos que cargaban renacuajos. Parecería que durante esta fase del cuidado parental los machos tratan de no mostrar signos de agresión para evitar ataques de otros individuos mientras atraviesan territorios ajenos.

Comportamiento 109: Macho visita varias charcas

El padre abandona su territorio y recorre el terreno depositando los renacuajos en diferentes charcas. La cantidad de charcas que el macho visita, así como la cantidad de renacuajos que deposita en cada una es variable. Existen algunos posibles depredadores de estos renacuajos, como aves, pangoras y peces. Al depositar los renacuajos en más de una charca la probabilidad de supervivencia de la progenie probablemente incrementa.

Comportamiento 110: Sacudir el cuerpo

Este comportamiento fue observado en machos mientras depositaban los renacuajos en charcas de agua. El macho entra a la charca dejando la cabeza afuera (Fig. 11F) y sacude el cuerpo liberando algunos renacuajos. El comportamiento consiste en un movimiento muy rápido, probablemente menos de un segundo. Aunque no se registró en todos los machos que fueron observados mientras liberaban renacuajos, el comportamiento era común. Los machos lo repetían varias veces en cada charca.

Comportamiento 111: Raspar el dorso

Esta es otra manera que tiene el macho para liberar a los renacuajos en el agua. El padre permanece con el cuerpo dentro del agua y se raspa el dorso con las patas anteriores o posteriores soltando algunos renacuajos. Al igual que el anterior comportamiento, éste es muy rápido. Este era un comportamiento común, se registró en alrededor de un 50% de las veces que se observó a machos depositando renacuajos y se repetía varias veces en cada charca.

Comportamiento 112: Nadar para liberar renacuajos

El macho se sumerge y nada rápidamente de un extremo de la charca al otro liberando renacuajos. Esta era la forma más eficiente de soltar los renacuajos ya que éstos se liberaban con mayor facilidad que con los anteriores comportamientos. El comportamiento era muy común. Sin embargo, no se repetía con frecuencia en la misma charca. La razón de esto podría ser que al liberar varios renacuajos en una sola sumergida no es necesario repetirlo. Otra razón podría ser que este comportamiento es más costoso energéticamente que los anteriores.

Agresividad

Comportamiento 113: Hembra se oscurece

Durante las agresiones la tonalidad de la hembra se vuelve más oscura (Fig. 24F). Generalmente la hembra no está oscura mientras permanece en su territorio. A diferencia del macho que muchas veces se oscurece mientras canta marcando su territorio. Cuando un intruso entra o invade el espacio de una hembra, ésta ataca. Generalmente son pequeñas persecuciones donde la hembra

no cambia de color. Sin embargo, cuando la pelea se prolonga, la hembra se oscurece.

Comportamiento 114: Abrazar y lanzar

El agresor (macho o hembra) abraza a su oponente por la cabeza o cintura y lo lanza hacia atrás. Este comportamiento involucra a dos comportamientos de agresividad antes registrados que fueron observados con frecuencia durante las peleas: abrazo por la cabeza y abrazo por la cintura (comportamientos 10 y 14, respectivamente) (Fig. 24C y 24D, respectivamente). Luego del abrazo el agresor se para rápidamente en las patas posteriores sosteniendo al oponente con las anteriores y lo lanza hacia atrás. El comportamiento era común durante las agresiones y se observó en ambos sexos. Sin embargo, era más frecuente en machos que en hembras.

Comportamiento 115: Liberación

Durante las agresiones, cuando un individuo es sometido a abrazos por la cintura o la cabeza, éste salta para liberarse. El comportamiento fue observado únicamente en machos. Generalmente el comportamiento se repetía una y otra vez en el mismo abrazo hasta lograr liberarse del agresor. Este salto consiste en un movimiento muy rápido donde el individuo salta ejerciendo fuerza hacia delante o hacia arriba para soltarse del agresor. No se cuantificó la cantidad de veces que se observó este comportamiento pero se repetía con frecuencia durante las agresiones.

6. CONCLUSIONES

La población de *Hyloxalus infraguttatus* de Cerro Blanco se reproduce todo el año, con un pico en los meses de mayo y junio. Estos son los meses con las temperaturas mínimas más bajas. La actividad reproductiva de esta especie tiene una relación directa con las temperaturas mínimas registradas durante los meses de muestreo. A su vez, la actividad diaria de los individuos está asociada a las horas más frías del día. Aparte de la temperatura, el pico en la actividad reproductiva está asociado también a las condiciones ambientales que se presentan al final de la temporada lluviosa, donde se mantiene un flujo constante de agua en la quebrada pero con las orillas no sumergidas y con abundantes charcas de agua que permiten la deposición de renacuajos.

Los comportamientos reproductivos se dan únicamente en el territorio del macho. El amplexus es cefálico y ocurre en grietas previstas por los machos para la ovoposición en partes verticales de sus territorios. El cuidado parental se lleva a cabo únicamente por los machos. Los machos cuidan solo una puesta a la vez. Los machos abandonan su territorios para depositar los renacuajos en varias charcas y tardan hasta cuatro días en depositar todos los renacuajos.

El éxito de apareamiento de los machos durante la época reproductiva está directamente relacionado con la duración del canto de anuncio de los individuos y con el tiempo de permanencia de los mismos en un determinado territorio durante la época reproductiva. La permanencia, a su vez, tiene una relación directa con la duración y la frecuencia dominante de los cantos de anuncio.

Los machos mantienen grandes territorios (época reproductiva: $0.9607 \pm 0.5545 \text{ m}^2$; época de baja reproducción: $0.5352 \pm 0.3383 \text{ m}^2$) cuya principal función es la reproducción. Estos se diferencian significativamente en tamaño y estructura de los territorios de las hembras (época reproductiva: $0.2655 \pm 0.1503 \text{ m}^2$; época de baja reproducción: $0.1897 \pm 0.0925 \text{ m}^2$), cuyas principales funciones son las de refugio y alimentación. Los territorios de los machos son más grandes durante la época reproductiva que durante la de baja reproducción. Los territorios de las hembras se mantienen iguales en ambas épocas. El tamaño del área vertical y el área externa es lo que diferencia la estructura de los territorios de machos y hembras durante la época reproductiva, siendo estos más grandes en machos. Durante la época de baja reproducción solo el área externa es más grande en machos. Las áreas verticales de los territorios son principalmente utilizadas por los machos para la reproducción ya que es donde se deposita la puesta. Las hembras prácticamente no ocupan estas áreas ya que al no ser su territorio donde ocurre la ovoposición, no las necesitan. El área dentro de grietas es una sección de tamaño y estructura similar entre machos y hembras en ambas épocas. Este sector provee a ambos sexos de un sitio para refugio y alimentación. La estructura de los territorios de los machos durante la época de baja reproducción se asemeja al de las hembras ya que la mayoría de machos no evidencian áreas verticales en sus territorios. Sin embargo, la estructura de los territorios de ambos sexos no llegan a ser iguales ya que los machos siempre mantienen áreas externas más grandes que las hembras.

El tamaño, peso y las características de los cantos (en machos) de los individuos no son un determinante en el tamaño y estructura de los territorios. A

su vez, el tamaño de los territorios no es un determinante en el éxito de apareamiento de los machos. El tamaño del territorio no es un indicador de calidad de los mismos. No se encontraron los determinantes en la calidad del territorio de los machos. Sin embargo, la competencia por territorios y el hecho de que la reproducción está ligada al territorio de los machos indican que la territorialidad es muy importante para *Hyloxalus infraguttatus*.

En la población de *Hyloxalus infraguttatus* estudiada por Díaz (1998) no se registraron muchos de los comportamientos reproductivos, de cuidado parental y territoriales mencionados en la población de Cerro Blanco debido a que las condiciones de laboratorio donde se llevó a cabo el muestreo no lo permiten. Existen diferencias significativas entre la cantidad de huevos que depositan las hembras estudiadas por Díaz (1998) provenientes de la Provincia de Manabí y las de Cerro Blanco (Provincia de Guayas). La población de Manabí (en laboratorio) deposita mayor cantidad de huevos. Éstas podrían ser diferencias importantes entre poblaciones, así como efectos causados por el cautiverio en el caso de la población estudiada en laboratorio.

Los machos en *Hyloxalus infraguttatus* son menos agresivos que las hembras. Sin embargo las peleas por territorio entre machos son mucho más intensas. *H. infraguttatus* habita en simpatria con *Epipedobates machalilla* ocupando diferentes espacios dentro de la quebrada para sus territorios. *E. machalilla* ocupa lugares con mayor vegetación en la pendiente de la quebrada mientras que *H. infraguttatus* habita en la parte baja, en las orillas rocosas de la quebrada. Las agresiones interespecíficas son poco frecuentes.

Existen grandes diferencias en la vocalización entre las poblaciones colectadas cerca de Jipijapa en la Provincia de Manabí (Díaz, 1998; Acosta, 2002) y la de Cerro Blanco en la Provincia de Guayas. Bajo los contextos de anuncio, cortejo a larga distancia y cortejo a corta distancia la población de Cerro Blanco no agrupa las notas en series como lo hacen las poblaciones de Jipijapa. Estas diferencias en la vocalización merecen un estudio con más detallado ya que podrían determinar que estas poblaciones son diferentes especies.

Se actualizó la lista de comportamientos de dendrobátidos de Zimmermann y Zimmermann (1988), modificada por Correa (1995), Quiguango (1996), Díaz (1998), Molineros (1998) y Castillo (2004). Se modificaron comportamientos agregados anteriormente y se agregaron nuevos. Esta lista agrupa gran cantidad de comportamientos observados en diferentes dendrobátidos y es importante para comprender el comportamiento social de diferentes grupos dentro de la familia, así como para la sistemática y taxonomía de las especies.

Los estudios en el campo son importantes para determinar la biología real de una especie. Sin embargo, existen comportamientos muy difíciles de observar en el campo. Estos estudios pueden complementarse con observaciones en laboratorio para tener un análisis completo de cada especie.

7. LITERATURA CITADA

- Acosta, N. A. 2002. Vocalización en 9 especies del género *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) del Ecuador. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Bioacoustics Research Program. 2005. Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software. Versión 1.2.1. The Cornell Lab of Ornithology. Ithaca, New York, U.S.A.
- Bourne, G. R., Collins, A. C, Holder, A. M. y McCarthy, C. L. 2001. Vocal communication and reproductive behavior of the frog *Colostethus beebei* in Guyana. *Journal of Herpetology* 35(2): 272–281.
- Brown, J. L., Morales, V. y Summers, K. 2009. Home range size and location in relation to reproductive resources in poison frogs (Dendrobatidae): a Monte Carlo approach using GIS data. *Animal Behaviour* 77: 547–554.
- Brust, D. G. 1993. Maternal brood care by *Dendrobates pumilio*: a frog that feeds its young. *Journal of Herpetology* 27(1): 96–98 .
- Bunnell, P. 1973. Vocalizations in the territorial behavior of the frog *Dendrobates pumilio*. *Copeia* 1973: 277–284.
- Castillo, P. E. 2004. Comportamiento social, reproducción, cuidado parental y vocalización de *Colostethus kingsburyi* (Anura: Dendrobatidae). Tesis de licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Cisneros-Heredia, D., Almendáriz, A., Yáñez-Muñoz, M., Coloma, L. A. y Ron, S. 2004. *Hyloxalus infraguttatus*. En: IUCN 2011. Versión 2011.2. IUCN Red List of Threatened Species. <<http://www.iucnredlist.org>>, acceso junio 7, 2012.
- Coloma, L. A. 1995. Ecuadorian frogs of the genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae). *Miscellaneous Publications of the Natural History Museum, University of Kansas* 87: 1–75.
- Coloma, L. A., Frenkel, C., Félix-Novoa, C. y Quiguango-Ubillús, A. 2010. *Hyloxalus awa*. En: Ron, S. R., Coloma, L. A., Guayasamín, J. M. y Yanez-Muñoz, M. H. (eds.) *AmphibiaWebEcuador*. Versión 2011.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <<http://zoologia.puce.edu.ec/vertebrados/anfibios/FichaEspecie.aspx?Id=1225>>, acceso enero 12, 2012.

- Correa, G. 1995. Comportamiento, vocalización y notas biológicas de *Colostethus awa* y *Colostethus machalilla* (Anura: Dendrobatidae) en cautiverio. Tesis de licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Crump, M. L. 1972. Territoriality and mating behavior in *Dendrobates granuliferus* (Anura: Dendrobatidae). *Herpetologica* 28: 195–198 .
- Crump, M. L. 1995. Parental care. En: *Amphibian biology*. Volumen 2: Social behavior (H. Heatwole y B. K. Sullivan, eds.) pp. 518–567. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, New South Wales, Australia.
- Díaz, M. 1998. Comportamiento social, reproducción, cuidado parental y vocalización de *Colostethus infraguttatus* (Anura: Dendrobatidae). Tesis de licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Donnelly, M. A. 1989. Effects of reproductive resource supplementation on space-use patterns in *Dendrobates pumilio*. *Oecologia* 81: 212–218.
- Duellman, W. E. y Trueb, L. 1986. *Biology of amphibians*, McGraw-Hill, New York, U.S.A.
- Forsman, A. y Hagman, M. 2006. Calling is a honest indicator of paternal genetic quality in poison frogs. *Evolution* 60(10): 2148–2157.
- Frost, D. R. 2011. *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Versión 5.5. American Museum of Natural History, New York, USA. <<http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>>, acceso marzo 6, 2012.
- Grant, T., Frost, D. R., Caldwell, J. P., Gagliardo, R., Haddad, C. F. B., Kok, P. J. R., Means, D. B., Noonan, B. P., Schargel, W. E. y Wheeler, W. C. 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 299: 1–262.
- Graves, B. M., Stanley, K. A. y Gardner, E. A. 2005. Correlates of vocal display in a Costa Rican population of strawberry poison-dart frogs, *Dendrobates pumilio*. *Journal of Herpetology* 1: 101–107.
- Gridi-Papp, M. 2007. *Sound Ruler*. Versión 0.9.6.0. Boston, Miami, U.S.A.
- Haase, A. y Pröhl, H. 2002. Female activity patterns and aggressiveness in the strawberry poison frog *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae). *Amphibia-Reptilia* 23: 129–140 .
- Haddad, C. y Giaretta, A. 1999. Visual and acoustic communications in the brazilian torrent frog, *Hylodes asper* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica* 55(3): 324–333 .

- Hermans, K., Pinxten, R. y Eens, M. 2002. Territorial and vocal behaviour in a captive dart-poison frog, *Epipedobates tricolor* Boulenger, 1899 (Anura: Dendrobatidae). *Belgian Journal of Zoology* 132(2): 105–109.
- Heying, H. E. 2001. Social and reproductive behaviour in the Madagascan poison frog, *Mantella laevis*, with comparisons to the dendrobatids. *Animal Behaviour* 61: 567–577.
- Howard, R. D. 1978. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. *Ecology* 59: 789–798.
- Juncá, F. A. y Rodrigues, M. T. 2006. The reproductive success of *Colostethus stepheni* (Anura: Dendrobatidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 41(1): 9–17.
- Lima, A. P. y Keller, C. 2003. Reproductive characteristics of *Colostethus marchesianus* from its type locality in Amazonas, Brazil. *Journal of Herpetology* 37(4): 754–757.
- Lima, A. P., Caldwell, J. P. y Biavati, G. M. 2002. Territorial and reproductive behavior of an amazonian dendrobatid frog, *Colostethus caeruleodactylus*. *Copeia* 2002: 44–51.
- Lüddecke, H. 1999. Behavioral aspects of the reproductive biology of the Andean frog *Colostethus palmatus* (Amphibia Dendrobatidae). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23: 303–316.
- Lüddecke, H. 2003. Space use, cave choice, and spatial learning in the dendrobatid frog *Colostethus palmatus*. *Amphibia-Reptilia* 24: 37–46.
- McLister, J. D., Stevens, E. D. y Bogart, J. P. 1995. Comparative contractile dynamics of calling and locomotor muscles in three hylid frogs. *The Journal of Experimental Biology* 198: 1527–1538.
- McVey, M. E., Zahary, R. G., Perry, D. y MacDougal, J. 1981. Territoriality and homing behaviour in the poison dart frog (*Dendrobates pumilio*). *Copeia* 1981: 1–8.
- Molineros, J. E. 1998. Territorialidad, vocalización y notas biológicas de *Colostethus* sp. (aff. *marchesianus*) (Anura: Dendrobatidae) en la Reserva Biológica Yuturi, Amazonia Ecuatoriana. Tesis de licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Murphy, C. G. 1999: Nightly timing of chorusing by male barking treefrogs (*Hyla gratiosa*): the influence of female arrival and energy. *Copeia* 1999: 333–347.

- Núñez Cabello, R. 2007. Geometría del triángulo y de la circunferencia, Íttakus, Andalucía, España.
- Paucar, D. A. y Coloma, L. A. En prep. Territoriality, communication and behavior of *Hyloxalus* sp. ("bocagei" complex) (Anura: Dendrobatidae) with notes on its natural history.
- Poelman, E. H. y Dicke, M. 2008. Space use of amazonian poison frogs: Testing the reproductive resource defense hypothesis. *Journal of Herpetology* 42(2): 270–278.
- Prestwich, K. N. 1994. The energetics of acoustic signalling in anurans and insects. *American Zoologist* 34: 625–643.
- Pröhl, H. 2003. Variation in male calling behaviour and relation to male mating success in the strawberry poison frog (*Dendrobates pumilio*). *Ethology* 109: 273–290.
- Pröhl, H. 2005. Territorial behavior in dendrobatid frogs. *Journal of Herpetology* 39(3): 354–365.
- Pröhl, H. y Berke, O. 2001. Spatial distributions of male and female strawberry poison frogs and their relation to female reproductive resources. *Oecologia* 129: 534–542.
- Pröhl, H. y Hödl, W. 1999. Parental investment, potential reproductive rates, and mating system in the strawberry dart-poison frog, *Dendrobates pumilio*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 215–220.
- Quiguango-Ubillús, M. A. y Coloma, L. A. 2008. Notes on behaviour, communication and reproduction in captive *Hyloxalus toachi* (Anura: Dendrobatidae), an endangered Ecuadorian frog. *International Zoo Yearbook* 42: 78–89.
- Quiguango-Ubillús, M. A. 1996. Comportamiento social, comunicación y cuidado parental de *Colostethus toachi* (Anura: Dendrobatidae) en cautiverio. Tesis de licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Robertson, J. G. M. 1990: Female choice increases fertilization success in the Australian frog, *Uperoleia laevigata*. *Animal Behaviour*. 39: 639–645.
- Roithmair, M. E. 1992. Territoriality and male mating success in the dart-poison frog, *Epipedobates femoralis* (Dendrobatidae, Anura). *Ethology* 92: 331–343.

- Roithmair, M. E. 1994. Male territoriality and female mate selection in the dart-poison frog *Epipedobates trivittatus* (Dendrobatidae: Anura). *Copeia* 1994: 107–115.
- Ryan, M. J. 1983: Sexual selection and communication in a neotropical frog, *Physalaemus pustulosus*. *Evolution* 39: 261–272.
- 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.
- Schneider, H. 1974. Structure of the mating calls and relationship of the European tree frogs. *Oecologia* 14: 99–110.
- SPSS Inc. 2004. Statistical Package for the Social Sciences. Versión 17.1.0 para Windows. Chicago, Illinois, U.S.A.
- Steven, E. D. y Josephson, R. K. 1977. Metabolic-rate and body-temperature in singing katydids. *Physiological Zoology* 50: 31–42.
- Summers, K. 1992. Mating strategies in two species of dart-poison frogs: a comparative study. *Animal Behaviour* 43: 907–919.
- Summers, K. 2000. Mating and aggressive behaviour in dendrobatid frogs from Corcovado National Park, Costa Rica: A comparative study. *Behaviour* 137: 7–24.
- Syntrillium Software Corporation. 2000. Cool Edit Pro. Versión 2.0.0. Phoenix, Arizona, U.S.A.
- Valderrama-Vernaza, M., Serrano-Cardozo, V. H. y Ramírez-Pinilla, M. P. 2010. Reproductive activity of the andean frog *Ranitomeya virolinensis* (Anura: Dendrobatidae). *Copeia* 2010: 211–217.
- Von Horstman, E. 1998. Plan de manejo del Bosque Protector Cerro Blanco, Guayaquil, Ecuador.
- Wells, K. D. 1980a. Behavioral ecology and social organization of a dendrobatid frog (*Colostethus inguinalis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6: 199–209.
- Wells, K. D. 1980b. Social behavior and communication of a dendrobatid frog (*Colostethus trinitatis*). *Herpetologica* 36(2): 189–199.
- Wells, K. D. 1988. The effect of social interactions on anuran vocal behavior. En: *The Evolution of the Amphibian Auditory System* (B. Frittsch, M. J. Ryan, W. Wilczynski, T. E. Hetherington, W. Walkowiak, eds.) pp. 433–454. Wiley, New York, U.S.A.

- Wells, K. D. 2007. The ecology and behavior of amphibians, The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Zimmermann, H. y Rahmann, H. 1987. Acoustic communication in the poison-arrow frog *Phyllobates tricolor*: advertisement calls and their effects on behavior and metabolic brain activity of recipients. *Journal of Comparative Physiology A* 160: 693–702.
- Zimmermann, H. y Zimmermann, E. 1988. Behavioral systematics and zoogeography of the formation of species groups in dart-poison frogs (Anura, Dendrobatidae). *Salamandra* 24(2/3): 125–160.

8. FIGURAS

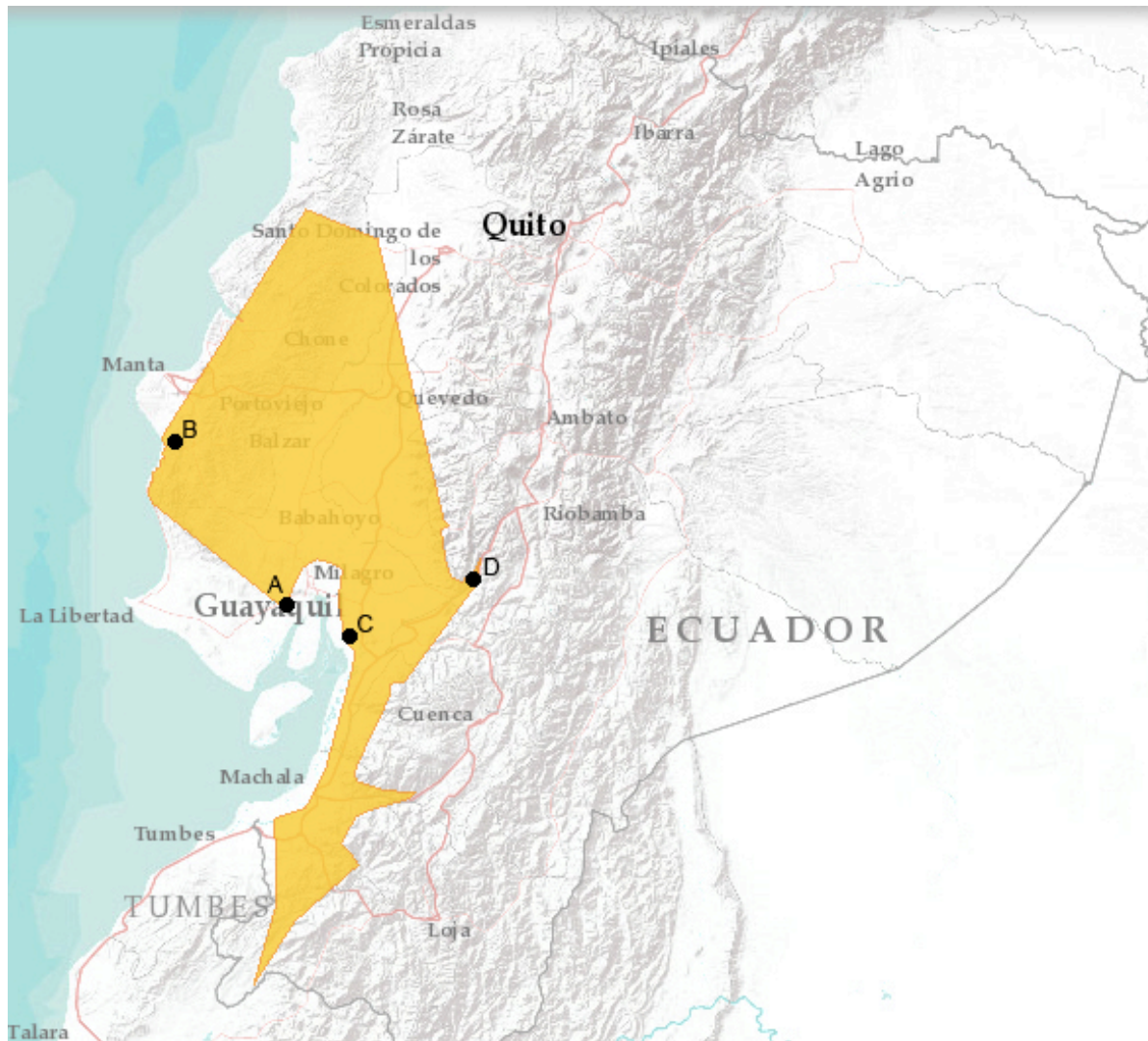


Figura 1. Mapa del Ecuador. En color naranja se encuentra el rango de distribución de *Hyloxalus infraguttatus* según la Lista Roja de la IUCN. **A)** Bosque Protector Cerro Blanco: sitio de muestreo de *H. infraguttatus*. **B)** Sitio donde habita la población de *H. infraguttatus* con la que trabajó Díaz (1998). **C)** Cerro Masvale (sitio donde habita *Hyloxalus* sp. “Masvalle”, anteriormente *H. infraguttatus*). **D)** Localidad tipo de *H. infraguttatus*.

A)



B)



Figura 2. Quebrada Canoa. Hábitat de *Hyloxalus infraguttatus*, sitio donde se desarrolló el estudio. **A)** Temporada lluviosa. **B)** Principios de la temporada seca.

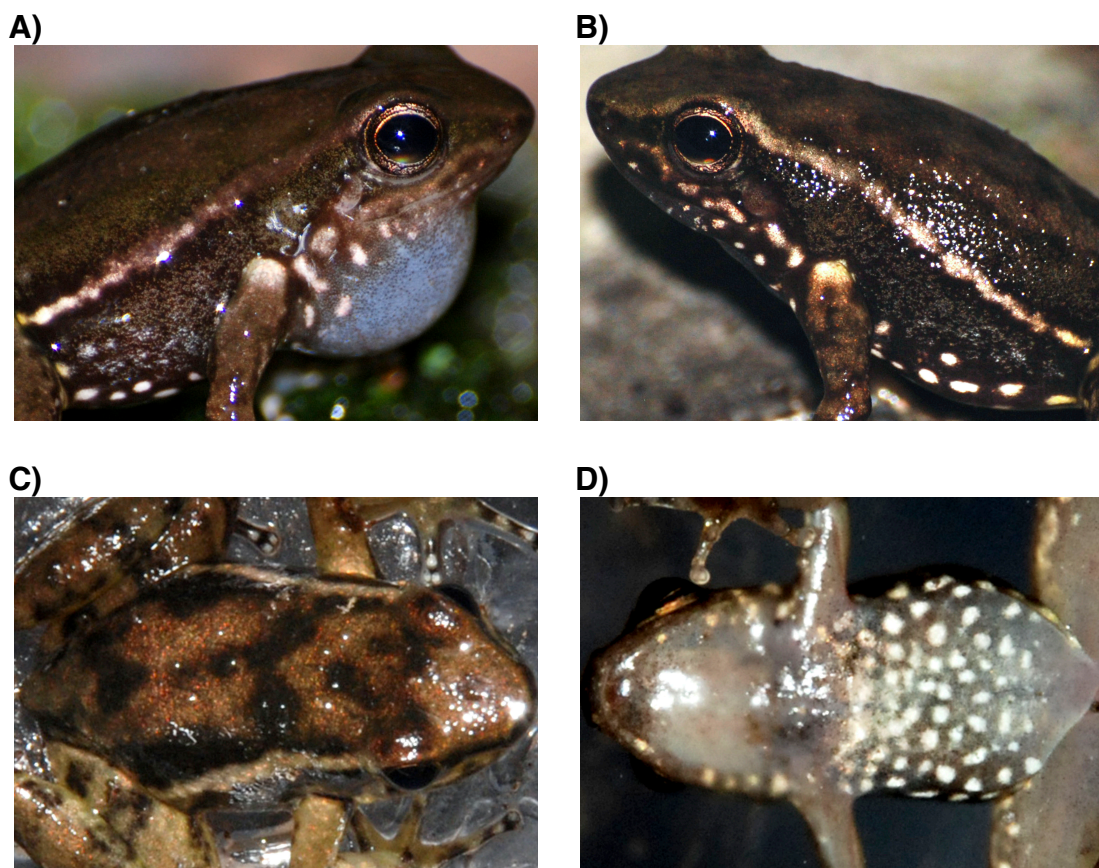


Figura 3. Fotografías utilizadas para la identificación de cada individuo de *Hyloxalus infraguttatus*. **A)** Fotografía lateral: lado derecho. **B)** Fotografía lateral: lado izquierdo. **C)** Fotografía dorsal. **D)** Fotografía ventral.

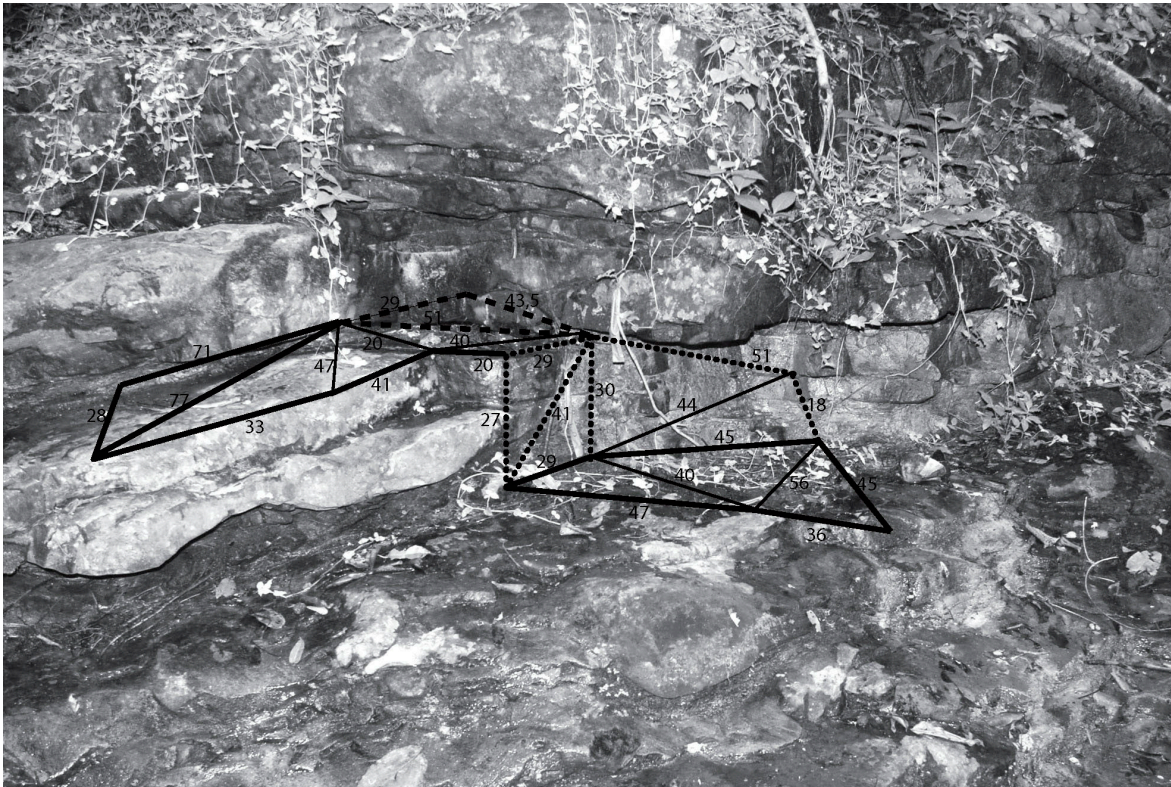


Figura 4. Polígono formado por triángulos que representa el territorio de un macho de *Hyloxalus infraguttatus*. La longitud (centímetros) de cada lado de los triángulos se encuentra junto a cada línea. Las áreas dentro de las líneas enteras representan el área externa del territorio, las áreas dentro de las líneas punteadas representan el área vertical y las áreas dentro de las líneas segmentadas representan el área dentro de grietas. El área total del territorio es el resultado de la suma de estas tres áreas.

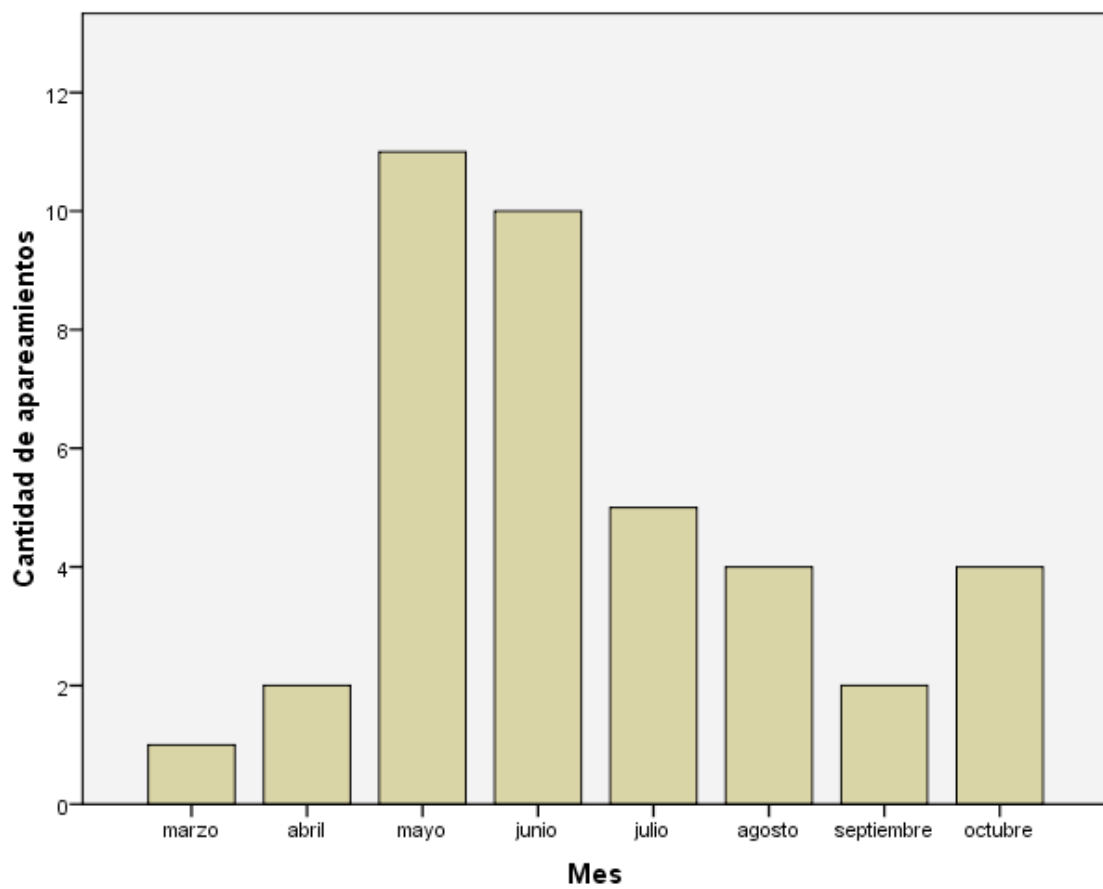


Figura 5. Cantidad de apareamientos ($n = 38$) registrados por cada mes de muestreo en el año 2008 que determina que mayo y junio constituyen la época reproductiva.

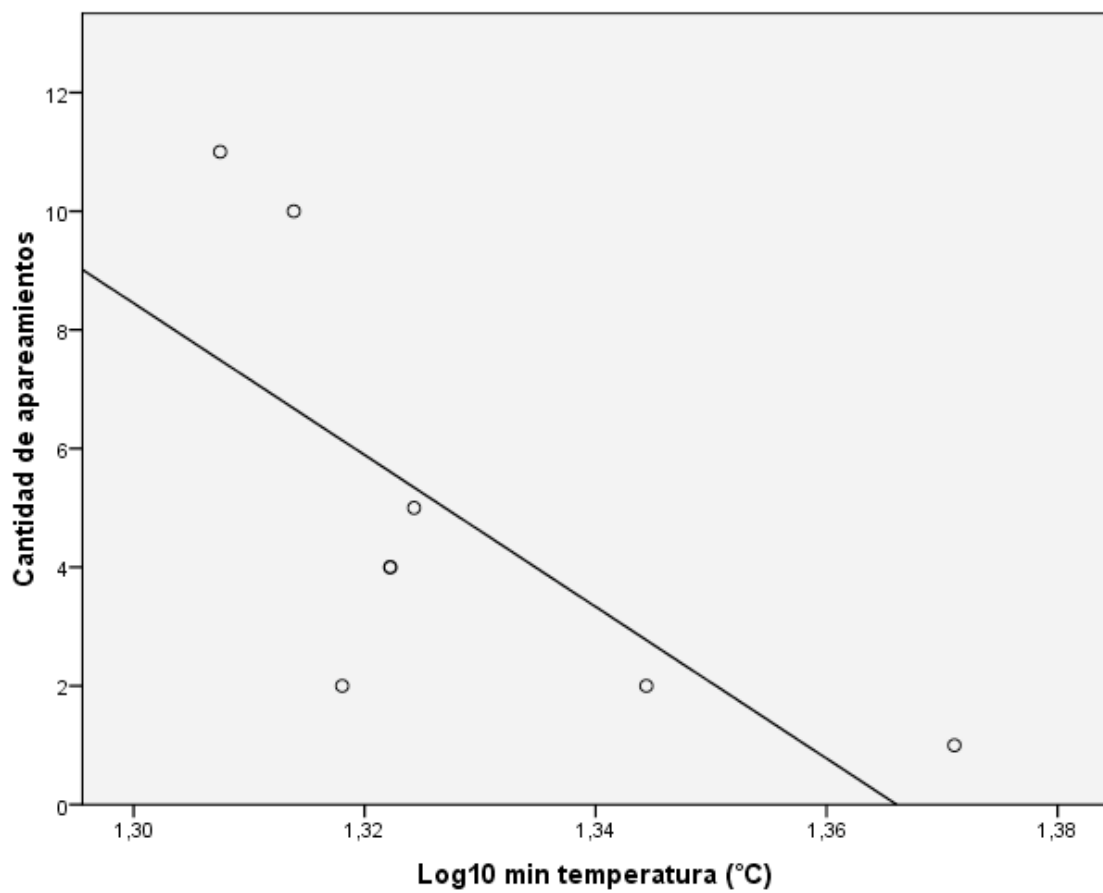


Figura 6. Regresión lineal entre la temperatura mínima y la cantidad de apareamientos registrados por cada mes de muestreo.

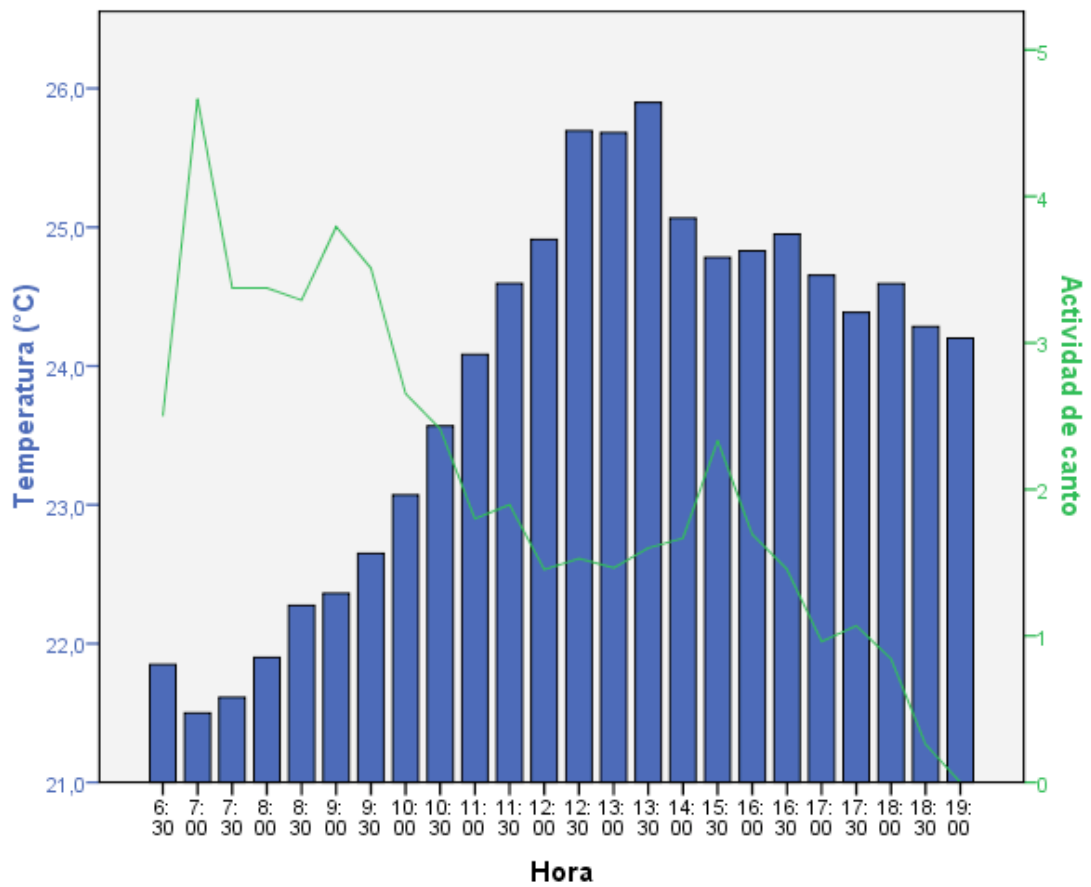


Figura 7. Actividad de canto diaria de *Hyloxalus infraguttatus* registrada entre marzo y octubre de 2008. Relación entre los promedios diarios de la temperatura (barras) y la actividad de canto (línea) de los machos cada media hora registrada durante los ocho meses de muestreo.

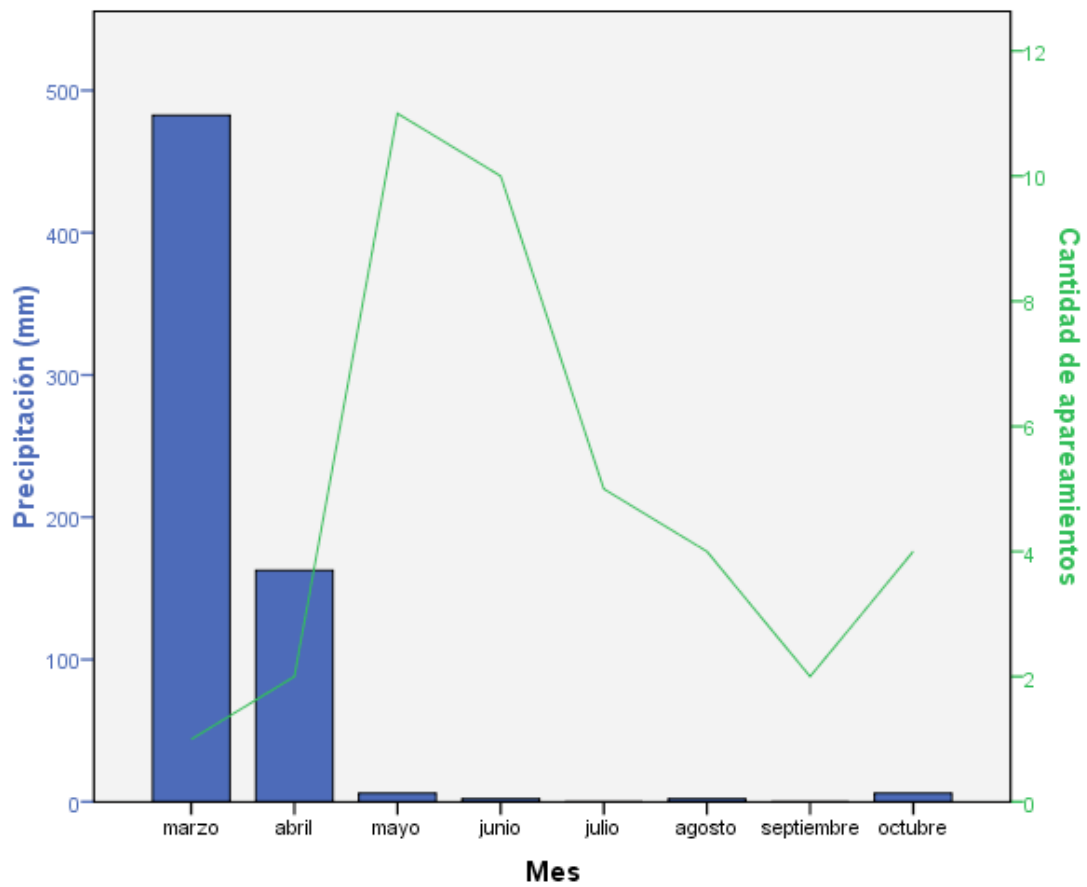


Figura 8. Relación entre la cantidad de apareamientos (línea) y la precipitación (barras) registrada por cada mes de muestreo. La época reproductiva se da al terminar la temporada lluviosa.



Figura 9. Charcas formadas en las orillas de la corriente de agua al terminar la temporada lluviosa en el Bosque Protector Cerro Blanco donde los machos de *Hyloxalus infraguttatus* pueden depositar los renacuajos.

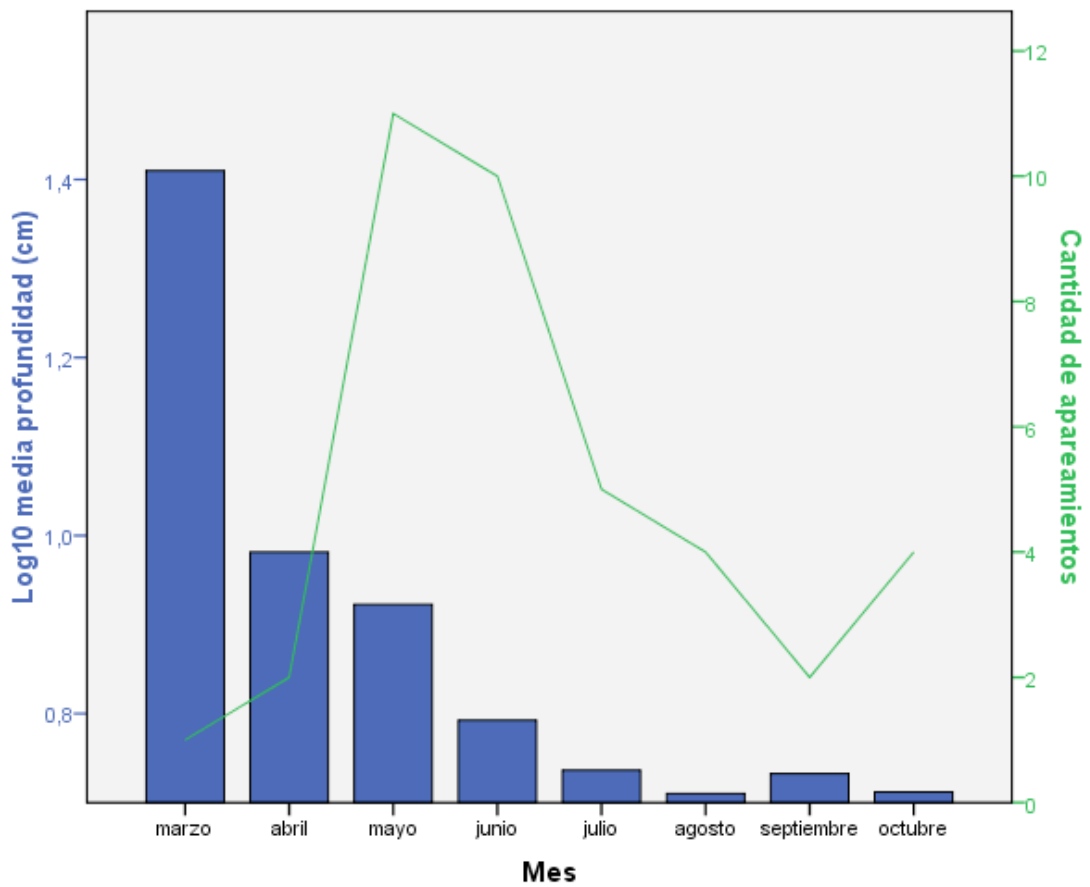


Figura 10. Relación entre la cantidad de apareamientos (línea) y la profundidad de la corriente de agua (barras) registrada por cada mes de muestro. La época reproductiva se da a un nivel de agua medio, mientras el terreno permanece húmedo pero no sumergido.

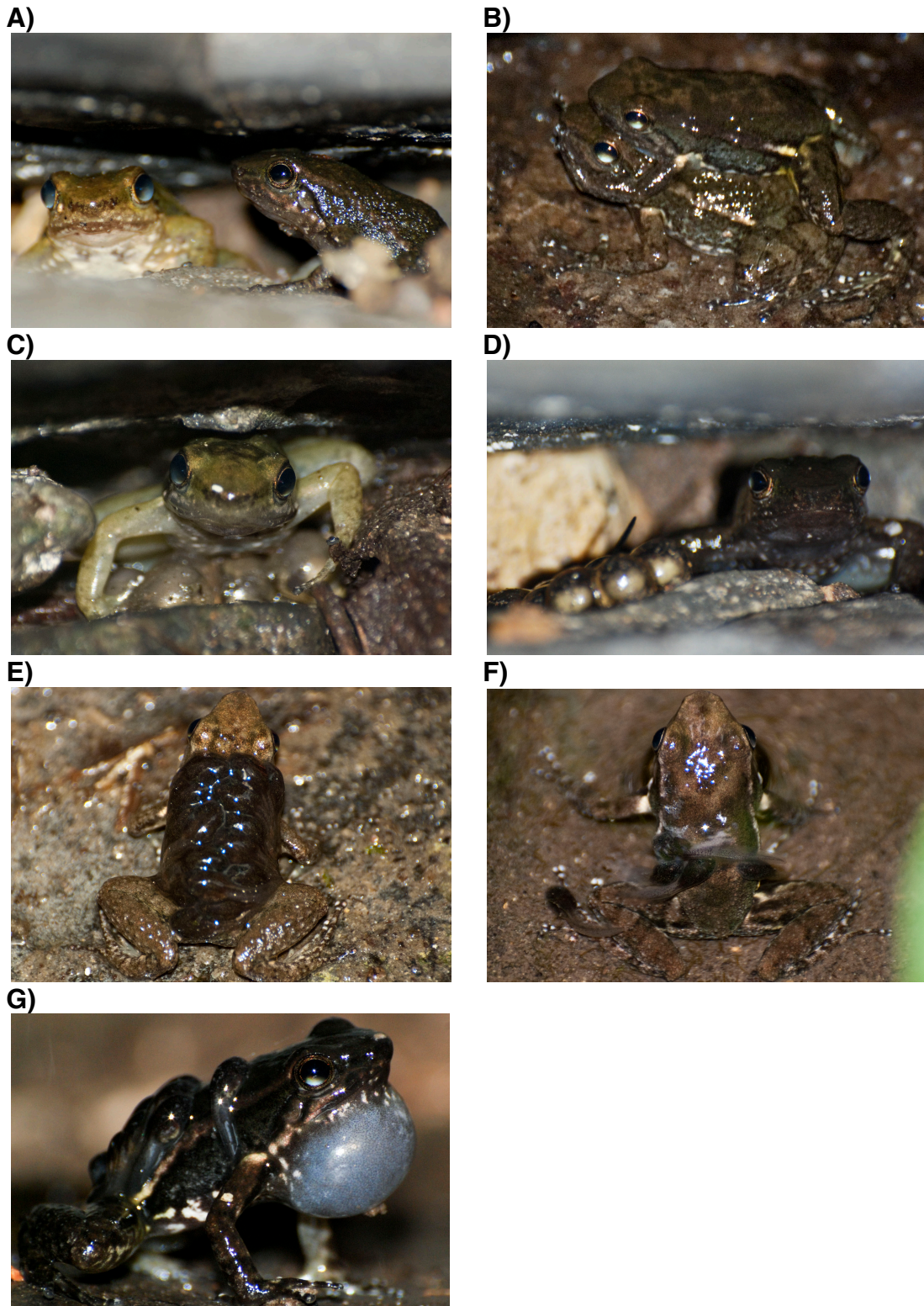


Figura 11. Comportamientos de cortejo, reproducción y cuidado parental. **A)** El macho (derecha) se oscurece durante el cortejo mientras que la hembra (izquierda) se aclara. **B)** Amplexus cefálico. **C)** El macho se posa sobre la puesta para cuidarla. **D)** El macho permanece a un lado de la puesta mientras la cuida. **E)** Macho con renacuajos en el dorso. **F)** Macho depositando renacuajos. **G)** Macho con renacuajos cantando durante una pelea.

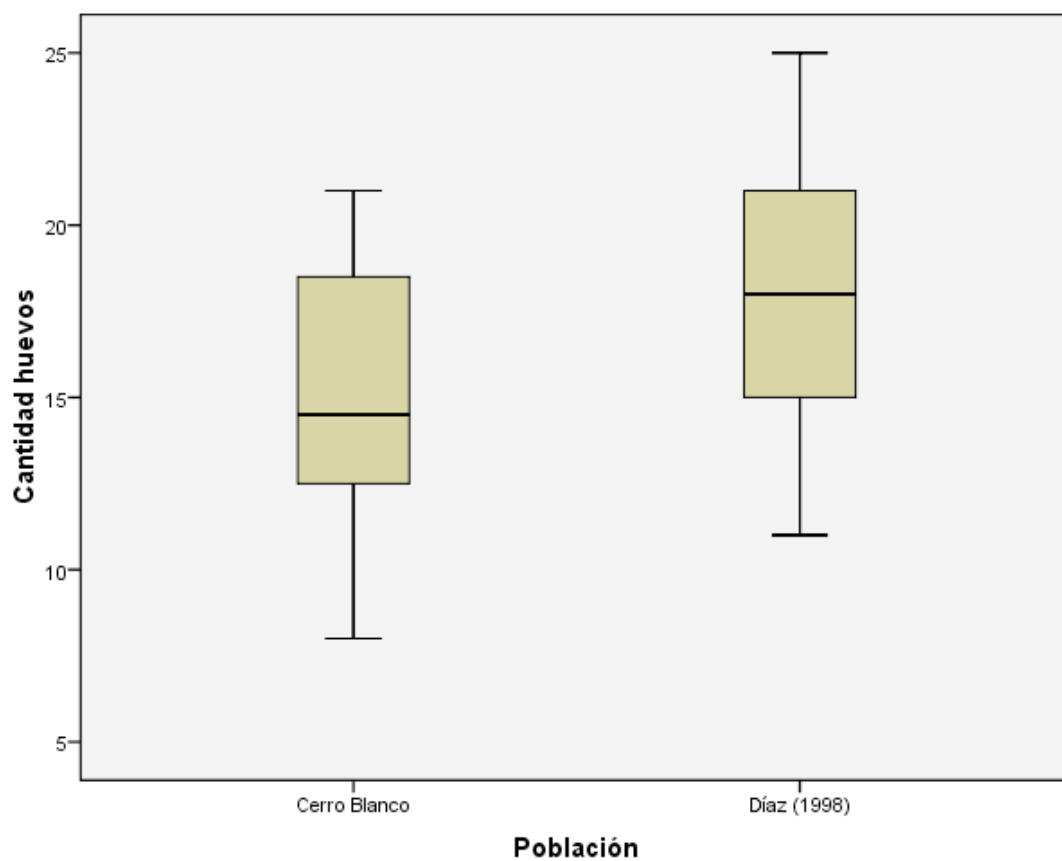


Figura 12. Comparación en la cantidad de huevos que depositan las hembras de *Hyloxalus infraguttatus* entre la población de Cerro Blanco (14.9 ± 4.1 ; $n = 20$) (Provincia de Guayas) y la estudiada por Díaz (1998) en la Provincia de Manabí (18.14 ± 3.76 ; $n = 14$).

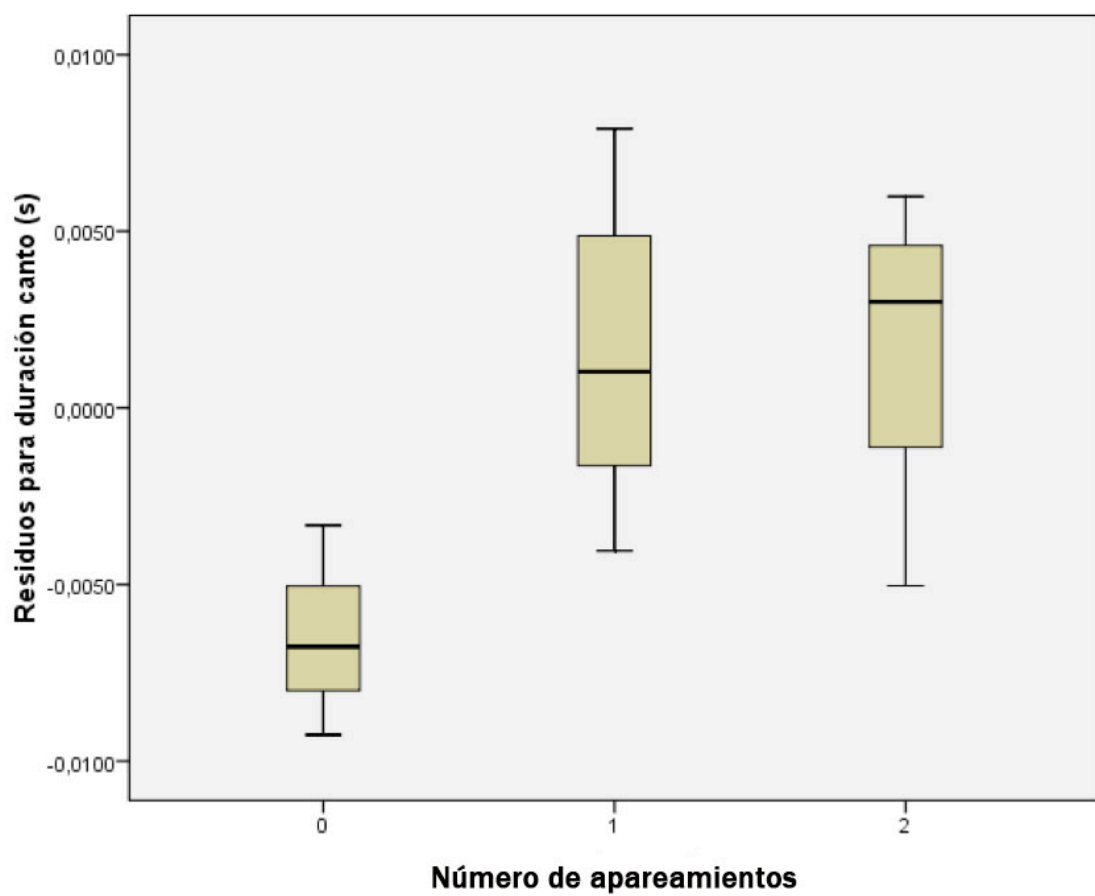


Figura 13. Diferencias en la duración del canto entre los diferentes niveles de éxito de apareamiento registrados en cada macho durante la época reproductiva.

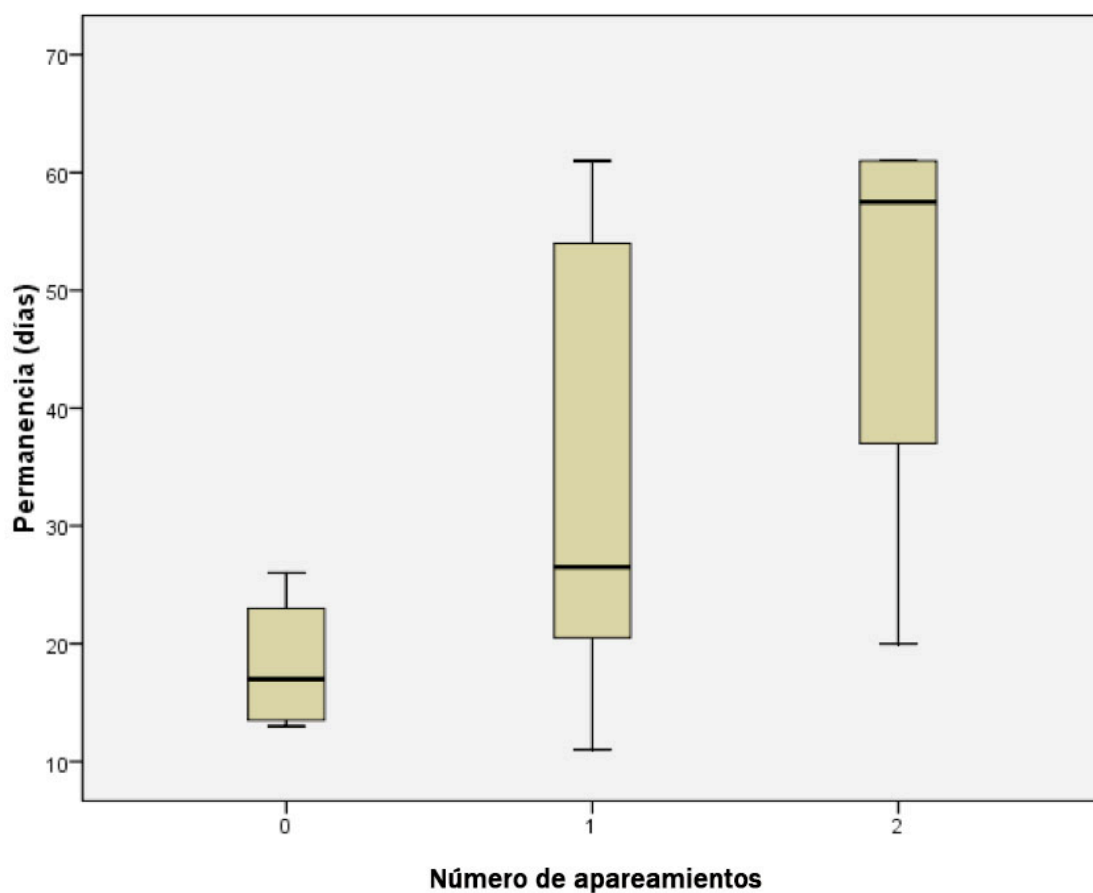


Figura 14. Diferencias en el tiempo de permanencia en un determinado territorio durante la época reproductiva entre los diferentes niveles de éxito de apareamiento registrados en cada macho.

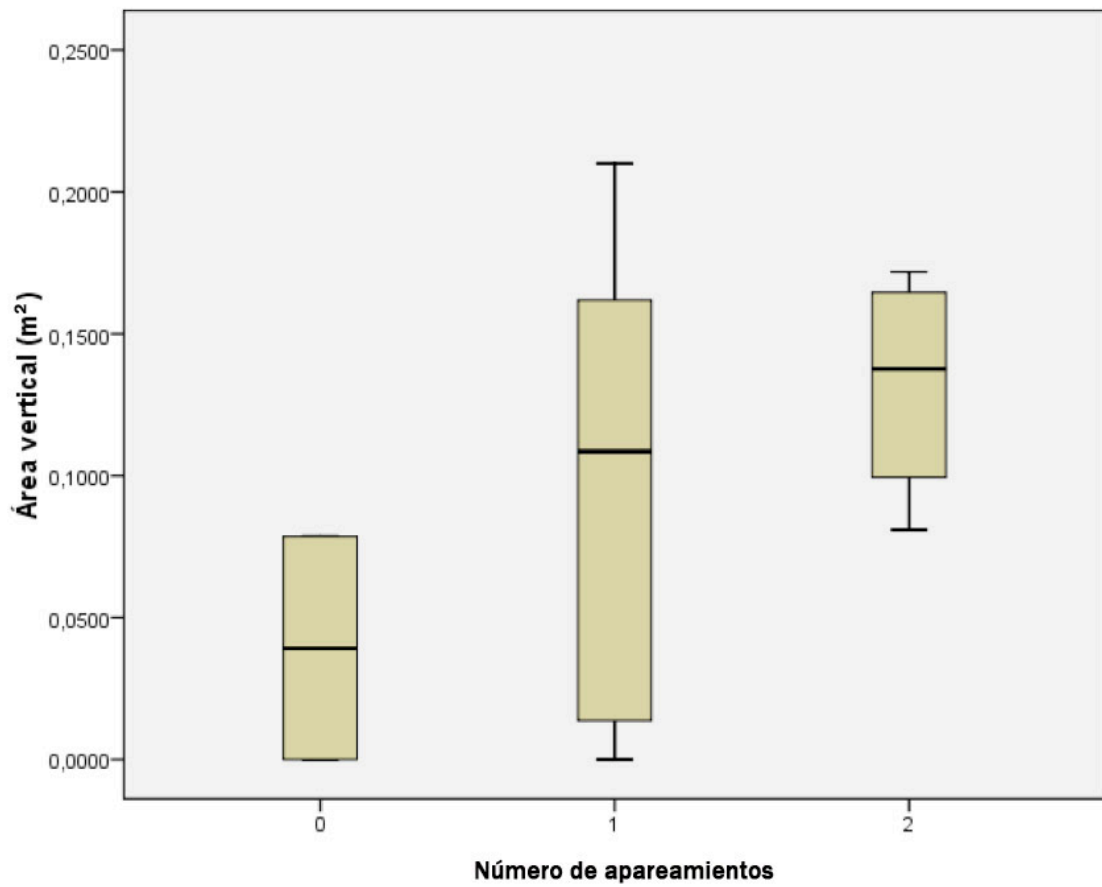


Figura 15. Diferencias en el área vertical de los territorios de los machos durante la época reproductiva entre los diferentes niveles de éxito de apareamiento registrados en cada macho.

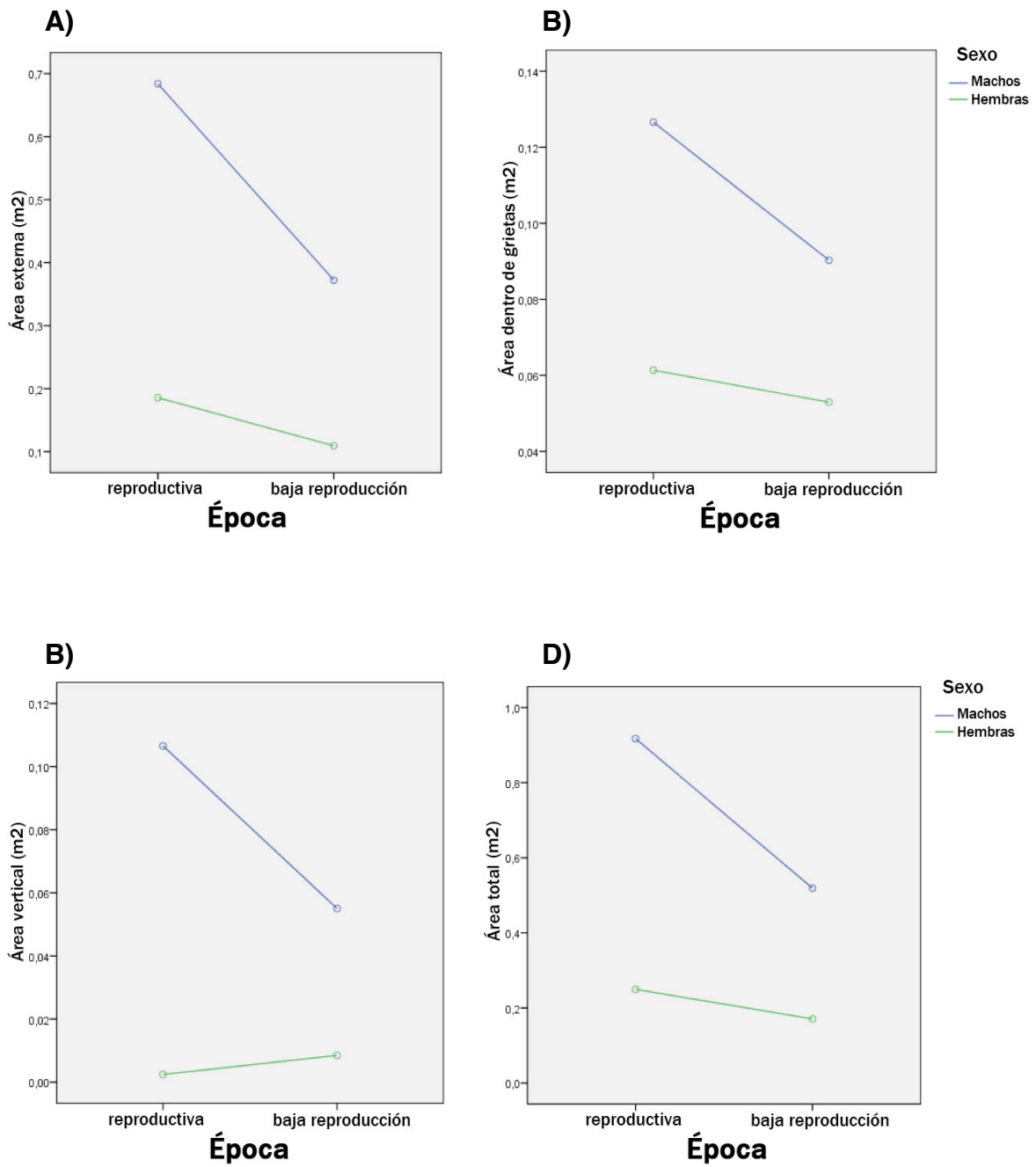


Figura 16. Comparación entre las variables de territorios dentro de sexos entre la época reproductiva y la de baja reproducción, y entre sexos dentro de cada época. **A)** comparación del área externa. **B)** Comparación del área dentro de grietas. **C)** Comparación del área vertical. **D)** Comparación del área total.

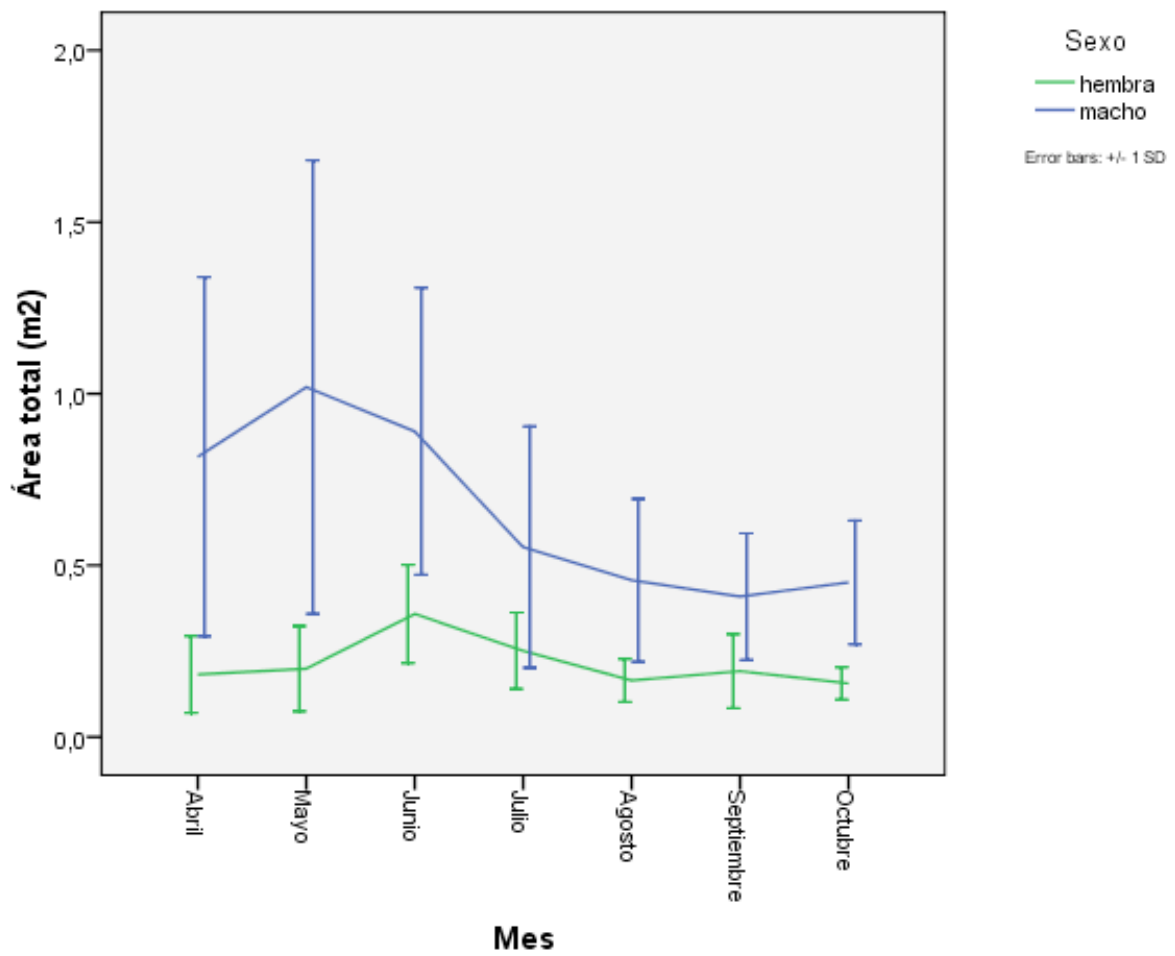


Figura 17. Comparación del tamaño (área total) de los territorios de machos (n = 69) y hembras (n = 42) durante los siete meses de muestreo.



Figura 18. Agrupación de hembras (marcadas individualmente con un círculo) compartiendo una grieta durante la temporada seca.

A)



B)



Figura 19. Agresiones interespecíficas entre *Hyloxalus infraguttatus* y *Epipedobates machalilla*. **A)** Macho de *H. infraguttatus* (derecha) ahuyenta de su territorio a individuo de *E. machalilla* (izquierda). **B)** Individuo de *E. machalilla* (derecha) ahuyenta de su territorio a un macho de *H. infraguttatus* (izquierda) mientras transporta renacuajos.

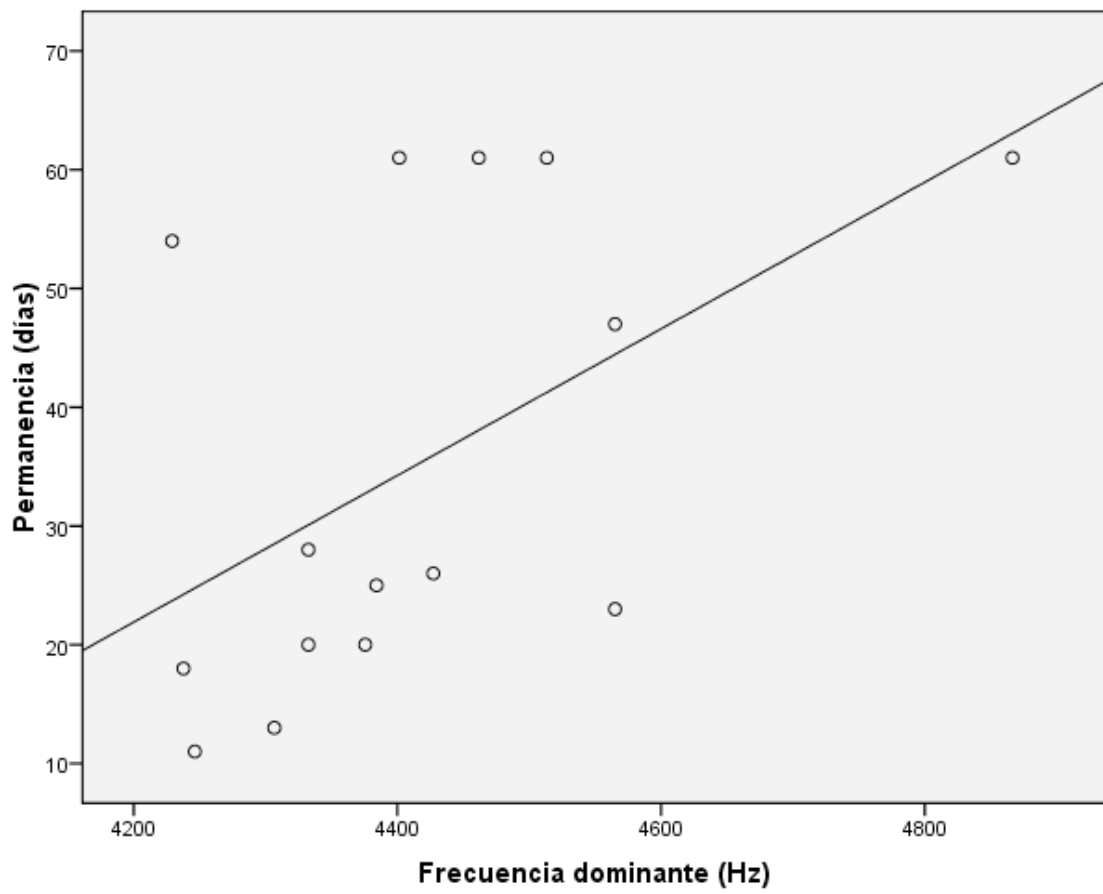


Figura 20. Regresión lineal entre el tiempo de permanencia de los machos en un determinado territorio durante la época reproductiva y la frecuencia dominante del canto de anuncio.

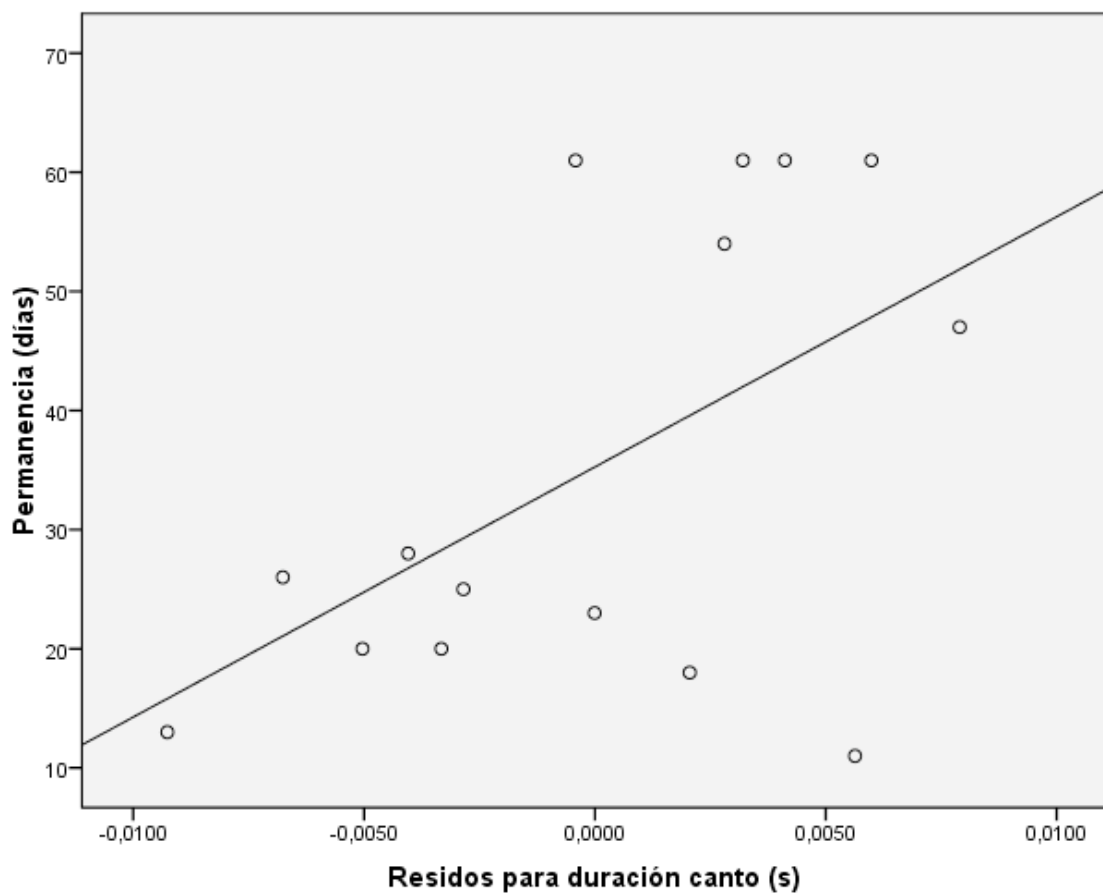


Figura 21. Regresión lineal entre el tiempo de permanencia de los machos en un determinado territorio durante la época reproductiva y la duración del canto de anuncio.

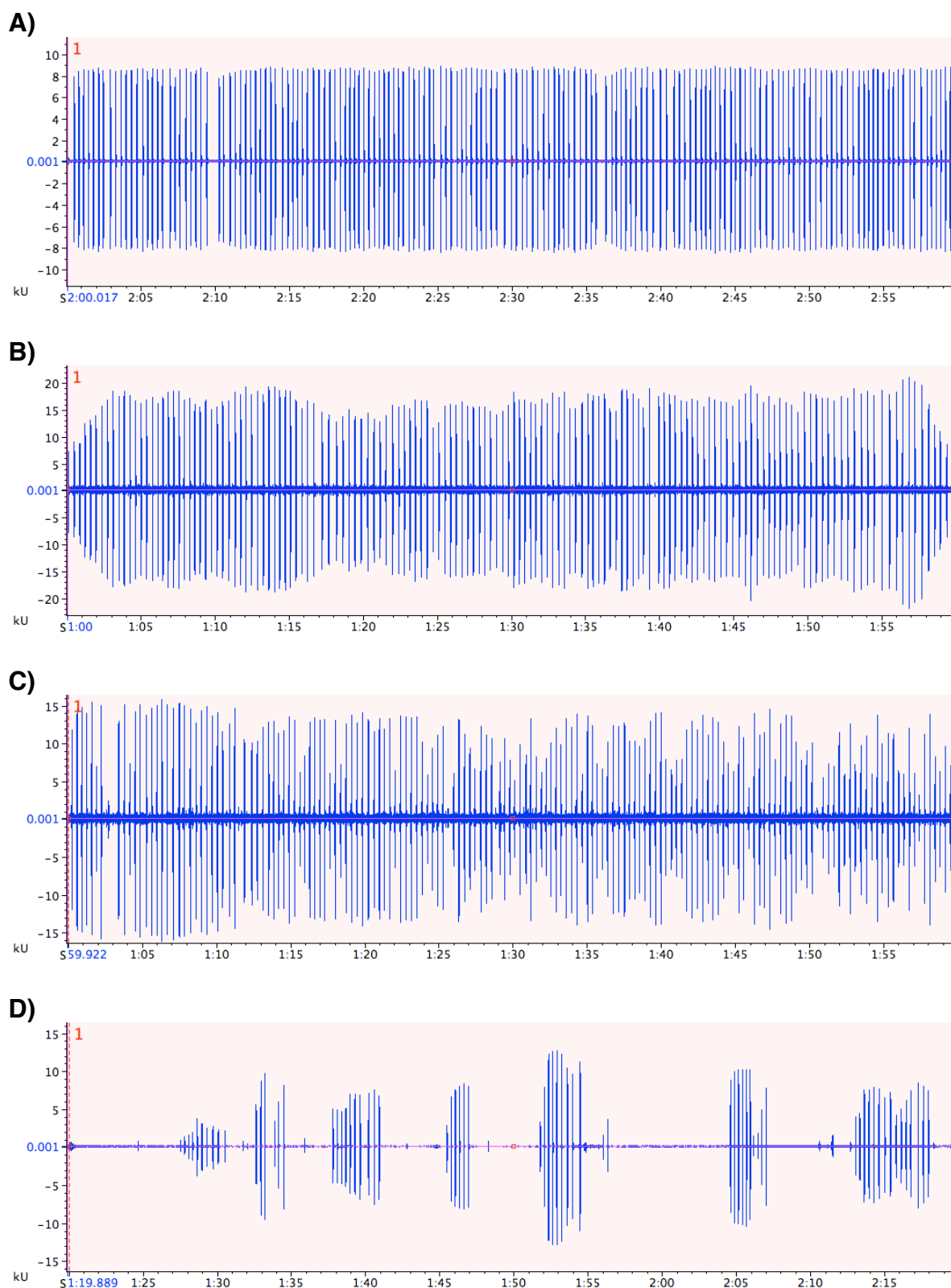
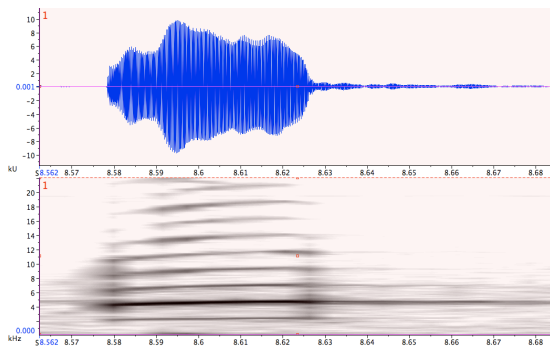
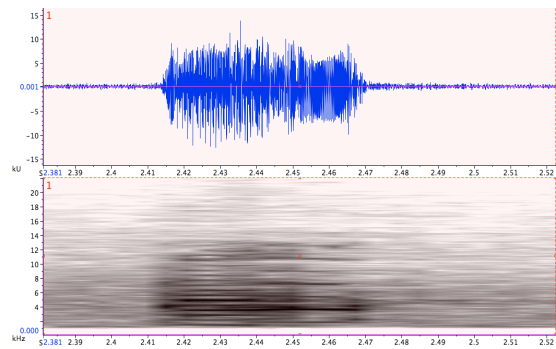


Figura 22. Vocalizaciones bajo diferentes contextos. **A)** Canto bajo el contexto de anuncio. **B)** Canto bajo el contexto de cortejo a larga distancia. **C)** Canto bajo el contexto de cortejo a corta distancia. **D)** Canto bajo el contexto de agresión. Cada ejemplo se refiere a 1 minuto de canto.

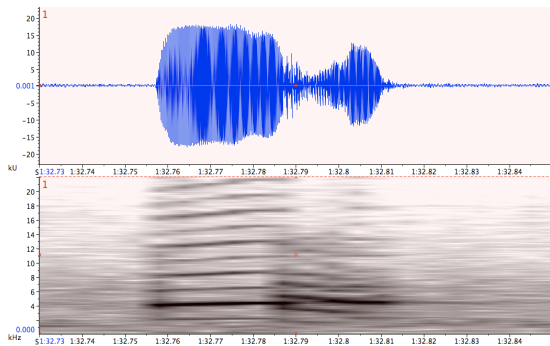
A)



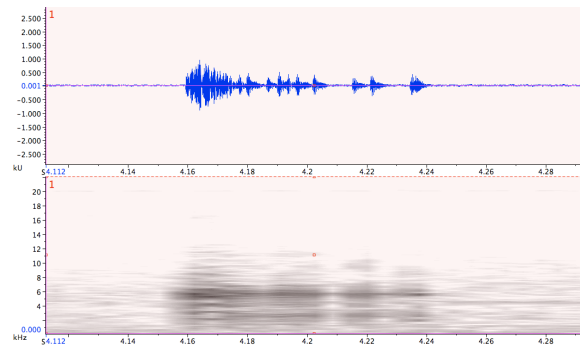
B)



C)



D)



E)

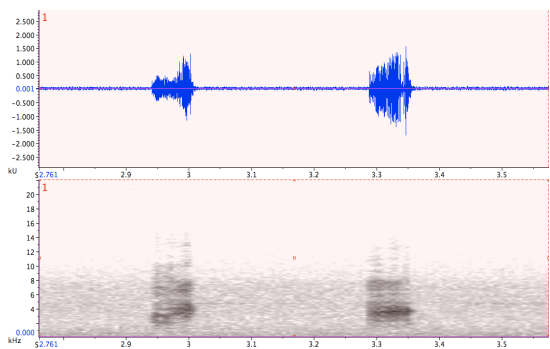


Figura 23. Diferentes tipos de notas encontradas en las vocalizaciones de *Hyloxalus infraguttatus*. **A)** Nota 1. **B)** Nota 2. **C)** Nota 3. **D)** Nota 4* de un pulso. **E)** Nota 4* de dos pulsos.

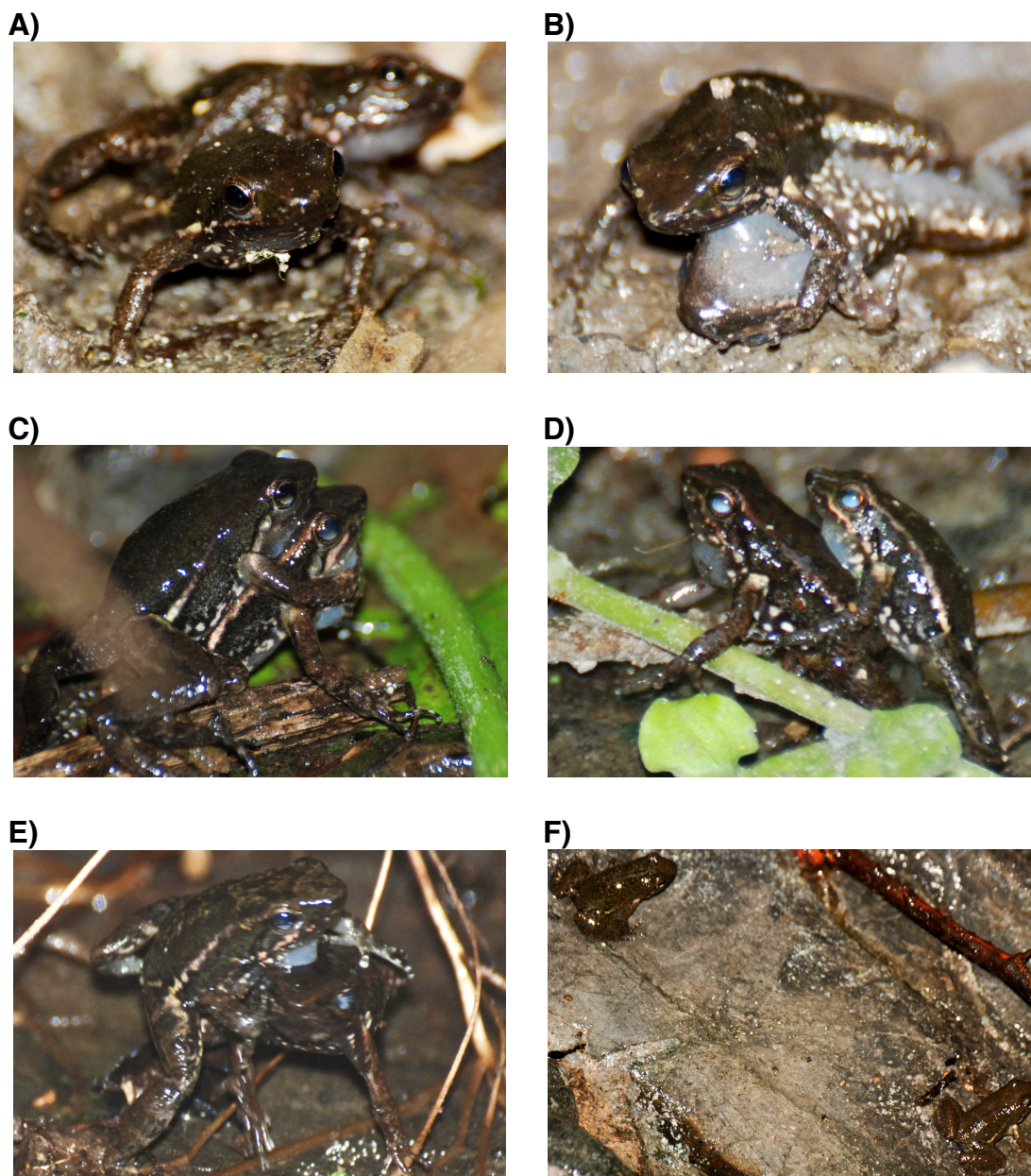


Figura 24. Comportamientos de agresividad con referencia a la lista de comportamientos de dendrobátidos de Zimmermann y Zimmermann (1988) actualizada por Correa (1995), Quiguango (1996), Díaz (1998), Molineros (1998) y Castillo (2004). **A)** Comportamiento 33 : empujar al oponente con las patas posteriores. **B)** Comportamiento 12: derribar al oponente sobre su dorso o los flancos. **C)** Comportamiento 10: saltar sobre otra rana y abrazar la cabeza. **D)** Comportamiento 14: abrazar al oponente dorsalmente por la cintura. **E)** Comportamiento 115 (nuevo): individuo sometido a abrazo salta para liberarse. **F)** Comportamiento 113 (nuevo): Hembra se oscurece durante las agresiones.

9. TABLAS

Tabla 1. Cantidad de apareamientos y datos ambientales registrados por cada mes de muestreo.

Mes	Cantidad apareamientos		Temp. (°C)	Humedad relativa	Corriente (m/s)	Prof. (cm)	Precip. (mm)
Marzo	1	μ min– max DS	24.83 23.50– 27.10 0.75	87.95 80.00– 91.00 2.90	0.74 0.33– 1.25 0.28	25.70 17.10– 33.10 5.36	482.60
Abril	2	μ min– max DS	25.20 22.10– 27.90 1.15	86.38 74.00– 92.00 3.93	0.38 0.17– 0.55 0.16	9.58 6.80– 14.60 3.36	162.64
Mayo	11	μ min– max DS	23.89 20.30– 26.6 1.47	87.58 76.00– 93.00 3.54	0.25 0.17– 0.43 0.09	8.37 7.40– 11.60 1.54	6.00
Junio	10	μ min– max DS	23.09 20.60– 25.90 1.22	86.80 76.00– 91.00 2.91	0.14 0.13– 0.17 0.02	6.20 5.80– 6.90 0.52	2.00
Julio	5	μ min– max DS	23.21 21.10– 25.30 0.94	85.12 76.00– 89.00 2.58	0.14 0.13– 0.15 0.01	5.45 5.30– 5.70 0.17	0.00
Ago.	4	μ min– max DS	23.53 21.00– 25.90 1.24	81.78 75.00– 87.00 2.83	0.14 0.14– 0.15 0.01	5.13 4.90– 5.30 0.21	2.00
Sept.	2	μ min– max DS	24.25 20.80– 27.80 1.47	77.87 62.00– 87.00 5.14	0.15 0.15– 0.15 0.00	5.40 5.40– 5.40 0.00	0.00
Oct.	4	μ min– max DS	24,81 21.00– 30.10 2.07	73.26 54.00– 87.00 7.21	0.11 0.11– 0.11 0.01	5.15 5.00– 5.30 0.21	6.00

Tabla 2. Resultados de la regresión entre la cantidad de apareamientos registrados en cada mes del tiempo de muestreo y las respectivas variables ambientales.

Variable dependiente	Variabes independientes	gl	r²	F	p
Cantidad apareamientos	Media temperatura	7	0.399	3.979	0.093
	Min temperatura	7	0.493	5.845	0.052
	Max temperatura	7	0.152	1.072	0.340
	Media humedad relativa	7	0.095	0.629	0.458
	Min humedad relativa	7	0.049	0.309	0.598
	Max humedad relativa	7	0.186	1.375	0.285
	Precipitación	7	0.265	2.168	0.191
	Media profundidad	7	0.086	0.568	0.480
	Media corriente	7	0.113	0.761	0.417

Tabla 3. Comparación del peso, tamaño, variables de los cantos, variables de los territorios y tiempo de permanencia en los mismos de los machos entre los diferentes niveles de éxito de apareamiento (0, 1 y 2) registrados durante la época reproductiva.

Variables independientes	Éxito de apareamiento	F	t	gl	p
Peso	0 y 1	0.199	-0.066	10	0.949
	1 y 2	2.034	-0.070	10	0.945
	0 y 2	4.364	-0.170	6	0.870
LRC	0 y 1	0.073	0.357	10	0.728
	1 y 2	0.010	-0.341	10	0.740
	0 y 2	0.023	0.012	6	0.991
Duración canto (residuos)	0 y 1	0.962	-3.011	9	0.015
	1 y 2	0.000	-0.073	10	0.944
	0 y 2	0.560	-2.601	5	0.048
Intervalo entre notas	0 y 1	2.043	1.419	9	0.190
	1 y 2	0.016	0.029	10	0.977
	0 y 2	2.695	1.180	5	0.291
Cantos/minuto	0 y 1	0.094	0.086	9	0.933
	1 y 2	0.700	-1.655	10	0.129
	0 y 2	1.252	-1.232	5	0.273
Frecuencia fundamental	0 y 1	1.787	-0.983	9	0.351
	1 y 2	1.346	2.066	10	0.066
	0 y 2	0.105	1.157	5	0.300
Frecuencia dominante	0 y 1	2.177	-0.808	9	0.440
	1 y 2	1.369	0.681	10	0.511
	0 y 2	0.415	-0.322	5	0.760
Área externa	0 y 1	0.196	0.966	10	0.357
	1 y 2	0.840	-1.873	10	0.091
	0 y 2	0.119	-0.690	6	0.516
Área dentro de grietas	0 y 1	1.321	0.876	10	0.402
	1 y 2	1.410	0.240	10	0.815
	0 y 2	3.329	0.895	6	0.405
Área vertical	0 y 1	2.189	-1.294	10	0.225
	1 y 2	3.072	-0.783	10	0.452
Área total	0 y 1	0.985	0.787	10	0.450
	1 y 2	0.733	-1.778	10	0.106
	0 y 2	0.067	-0.545	6	0.605
Permanencia	0 y 1	7.859	-2.131	9.155	0.061
	1 y 2	0.148	-1.235	10	0.245
	0 y 2	3.441	-2.998	6	0.024

Ya que el área vertical no cumple con la normalidad en la comparación entre 0 y 2 éxitos de apareamiento, se realizó una U de Mann-Whitney, cuyos resultados son: $Z = -2.323$, $U = 0.000$, $gl = 6$, $p = 0.020$.

Tabla 4. Comparación en el efecto de la preferencia de las hembras de varias especies de dendrobátidos según variables del canto y territorialidad de los machos.

Especie	Efecto en preferencia de las hembras							Referencia
	Variables del canto					Territorialidad		
	Frecuencia dominante	Frecuencia fundamental	Cantos/minuto	Duración canto	Actividad de canto	Tiempo de permanencia	Tamaño territorio	
<i>Hyloxalus infraguttatus</i>	No	No	No	Sí	No	Sí	No	Presente estudio
<i>Allobates femoralis</i>	-	-	-	-	Sí	Sí	Tal vez	Roithmair, 1992
<i>Ameerega trivittata</i>	-	-	-	-	Sí	Sí	Sí	Roithmair, 1994
<i>Dendrobates leucomelas</i>	-	-	-	Sí	Sí	-	-	Forsman y Hagman, 2006
<i>Epipedobates tricolor</i>	-	-	-	Sí	Sí	-	-	Forsman y Hagman, 2006
<i>Oophaga pumilio</i>	Tal vez	-	-	No	Sí	Sí	-	Pröhl, 2003

Se colocó un guión (-) en los campos donde el autor no especifica si la variable hace o no efecto en la preferencia de las hembras.

Tabla 5. Descripción de las diferentes áreas dentro de los territorios de machos y hembras, y del área total de los mismos durante los 7 meses de muestreo.

Mes		Área externa (m ²)		Área dentro de grietas (m ²)		Área vertical (m ²)		Área total (m ²)	
		machos	hembras	machos	hembras	machos	hembras	machos	hembras
Abril	μ	0.6441	0.1079	0.0748	0.0663	0.0977	0.0082	0.8166	0.1824
	min-max	0.1299-1.2937	0.0657-0.1749	0.0000-0.2438	0.0000-0.1916	0.0000-0.3451	0.0000-0.0489	0.1499-1.6291	0.0657- 0.3665
	DS	0.4139	0.0404	0.1015	0.0728	0.1219	0.02	0.523	0.1121
Mayo	μ	0.7364	0.1222	0.1571	0.0698	0.1257	0.007	1.0192	0.199
	min-max	0.0755-1.8710	0.0329-0.2236	0.0078-0.7160	0.0075-0.1916	0.0000-0.2563	0.0000-0.0489	0.3253-2.6599	0.0576-0.3757
	DS	0.5018	0.0734	0.1977	0.0627	0.0889	0.0185	0.6603	0.124
Junio	μ	0.6987	0.297	0.107	0.0617	0.0849	0	0.8905	0.3587
	min-max	0.2638-1.5287	0.1579-0.4665	0.0118-0.4149	0.0086-0.1073	0.0000-0.2100	0.0000-0.0000	0.3556-1.7218	0.2074-0.5556
	DS	0.3829	0.1309	0.1195	0.0383	0.075	0	0.4177	0.1431
Julio	μ	0.4043	0.1824	0.0979	0.0646	0.0508	0.0042	0.553	0.2512
	min-max	0.1565-1.1238	0.0803-0.3857	0.0190-0.3538	0.0086-0.1434	0.0000-0.2100	0.0000-0.0249	0.1755-1.4750	0.1299-0.3943
	DS	0.2911	0.1164	0.0923	0.0518	0.0661	0.0102	0.3514	0.1112
Agosto	μ	0.3116	0.1048	0.0914	0.0566	0.0461	0.0036	0.4568	0.165
	min-max	0.1055-0.6325	0.0277-0.2256	0.0186-0.3481	0.0086-0.1280	0.0000-0.2100	0.0000-0.0249	0.1630-0.9837	0.0799-0.2342
	DS	0.1527	0.0695	0.0924	0.0455	0.0686	0.0094	0.2372	0.0627
Sept.	μ	0.2749	0.1172	0.0728	0.0621	0.0616	0.0128	0.4092	0.1921
	min-max	0.1363-0.3978	0.0290-0.2462	0.0154-0.1916	0.0154-0.1023	0.0000-0.2100	0.0000-0.0521	0.1548-0.7122	0.0705-0.3825
	DS	0.1021	0.077	0.0618	0.0308	0.0769	0.0217	0.1845	0.1079
Oct.	μ	0.3106	0.0772	0.0829	0.067	0.0569	0.0121	0.4505	0.1563
	min-max	0.1447-0.4483	0.0392-0.1038	0.0186-0.1916	0.0421-0.1023	0.0000-0.2100	0.0000-0.0606	0.1876-0.7080	0.0935-0.2067
	DS	0.118	0.0244	0.0614	0.0231	0.0821	0.0271	0.1802	0.047

Tabla 6. Resultados de la regresión entre las diferentes variables de los territorios de machos y hembras y las respectivas variables de peso, tamaño y canto (solo machos) de los individuos.

Variables dependientes	Sexo	Variables independientes	gl	r²	F	p
Área externa	Machos	Peso	16	0.101	1.691	0.213
		LRC	16	0.137	2.385	0.143
		Duración canto	14	0.037	0.494	0.494
		Intervalo entre notas	14	0.004	0.051	0.825
		Cantos/minuto	14	0.002	0.029	0.868
		Frecuencia fundamental	14	0.001	0.011	0.919
		Frecuencia dominante	14	0.023	0.308	0.588
	Hembras	Peso	11	0.004	0.045	0.837
		LRC	11	0.050	0.526	0.485
	Área dentro de grietas	Machos	Peso	16	0.069	1.116
LRC			16	0.100	1.667	0.216
Duración canto			14	0.046	0.634	0.440
Intervalo entre notas			14	0.016	0.218	0.648
Cantos/minuto			14	0.034	0.459	0.510
Frecuencia fundamental			14	0.092	1.313	0.272
Frecuencia dominante			14	0.068	0.952	0.347
Hembras		Peso	11	0.046	0.480	0.504
		LRC	11	0.002	0.019	0.894
Área vertical		Machos	Peso	16	0.119	2.029
	LRC		16	0.110	1.851	0.194
	Duración canto		14	0.016	0.211	0.653
	Intervalo entre notas		14	0.012	0.158	0.698
	Cantos/minuto		14	0.048	0.660	0.431
	Frecuencia fundamental		14	0.024	0.315	0.548
	Frecuencia dominante		14	0.021	0.274	0.610
	Hembras	Peso	11	0.001	0.008	0.932
		LRC	11	0.048	0.505	0.494
	Área total	Machos	Peso	16	0.123	2.111
LRC			16	0.158	2.806	0.115
Duración canto			14	0.038	0.507	0.489
Intervalo entre notas			14	0.011	0.144	0.711
Cantos/minuto			14	0.002	0.022	0.885
Frecuencia fundamental			14	0.003	0.040	0.844
Frecuencia dominante			14	0.043	0.586	0.458
Hembras		Peso	11	0.012	0.121	0.735
		LRC	11	0.033	0.341	0.572

Tabla 7. Descripción de las diferentes áreas dentro de los territorios de machos y hembras, y del área total de los mismos durante la época reproductiva y de baja reproducción.

Época		Área externa (m ²)		Área dentro de grietas (m ²)		Área vertical (m ²)		Área total (m ²)	
		machos	hembras	machos	hembras	machos	hembras	machos	hembras
Reproductiva	μ	0.7193	0.1950	0.1343	0.0664	0.1072	0.0041	0.9607	0.2655
	min-max	0.0755– 1.871	0.0329– 0.4665	0.0078– 0.7160	0.0075– 0.1916	0.0000– 0.2563	0.0000– 0.0489	0.3253– 2.6599	0.0576– 0.5556
	DS	0.4417	0.1314	0.1650	0.0519	0.0836	0.0141	0.5545	0.1503
Baja reproducción	μ	0.3871	0.1188	0.0857	0.0630	0.0606	0.0079	0.5352	0.1897
	min-max	0.1055– 1.2937	0.0277– 0.3857	0.0000– 0.3538	0.0000– 0.1916	0.0000– 0.3451	0.000– 0.0606	0.1499– 1.6291	0.0657– 0.3943
	DS	0.2691	0.0770	0.0823	0.0454	0.0810	0.0174	0.3383	0.0925

Tabla 8. Resultados de la regresión entre la media de la permanencia de los machos en uno o más territorios durante la época reproductiva y las respectivas variables de canto, peso y tamaño de los individuos.

Variable dependiente	Variables independientes	gl	r²	F	p
Permanencia	Peso	15	0.016	0.222	0.645
	LRC	15	0.017	0.237	0.634
	Residuos duración canto	14	0.297	5.484	0.036
	Intervalo entre notas	14	0.059	0.817	0.383
	Cantos / minuto	14	0.036	0.482	0.500
	Frecuencia fundamental	14	0.034	0.452	0.513
	Frecuencia dominante	14	0.272	4.848	0.046

Tabla 9. Descripción de los parámetros espectrales y de duración de cada tipo de nota.

Nota	Contextos	Componentes		Parámetros físicos		Parámetros espectrales	
				Duración (ms)		Frecuencia fundamental (Hz)	Frecuencia dominante (Hz)
1	Anuncio, Cortejo a larga distancia, Agresividad	1	μ	47.42		2214.36	4441.46
			min	15.50		2067.19	4134.38
			max	62.00		2497.85	4909.57
			DS	8.72		83.16	180.04
2	Cortejo a corta distancia, Agresividad	1	μ	47.92		1576.23	3718.07
			min	17.70		1119.73	3445.31
			max	60.80		2239.45	4048.24
			DS	14.91		381.96	217.06
3	Cortejo a larga distancia, Agresividad	2	comp. 1	48.80	24.85	2120.30	4556.43
			comp. 2		23.96		
			comp. 1	33.50	10.20	1722.66	3962.11
			comp. 2		12.40		
		comp. 1	61.30	37.90	2411.72	5770.90	
		comp. 2		39.70			3531.45
		comp. 1	6.49	7.72	144.02	528.78	
		comp. 2		6.07			513.83

Tabla 10. Descripción de parámetros físicos (intervalo entre notas, cantos por minuto, notas por serie, duración de las series e intervalo entre series) según los contextos de anuncio, cortejo a larga distancia, cortejo a corta distancia y agresividad en *Hyloxalus infraguttatus*.

Contexto	Notas		* Intervalo entre notas (ms)	Cantos / minuto	Notas / serie	Duración serie (ms)	Intervalo entre series (ms)	Series / minuto
Anuncio	1	μ	399.58	117.13	-	-	-	-
		min	246.20	70.80	-	-	-	-
		max	1567.70	191.20	-	-	-	-
		DS	180.32	29.54	-	-	-	-
Cortejo larga distancia	1 y 3	μ	311.39	153.26	-	-	-	-
		min	266.80	151.67	-	-	-	-
		max	347.30	154.86	-	-	-	-
		DS	22.99	2.26	-	-	-	-
Cortejo corta distancia	2	μ	295.74	149.10	-	-	-	-
		min	258.10	144.00	-	-	-	-
		max	327.50	154.20	-	-	-	-
		DS	20.92	7.21	-	-	-	-
Agresividad	1, 2 y 3	μ	257.67	25.40	7.50	1958.18	23758.06	2.76
		min	184.00	10.40	3.00	622.92	623.00	1.60
		max	683.77	56.00	20.00	5700.00	155488.00	4.00
		DS	64.76	18.30	3.92	1089.50	35201.23	0.91

* En el contexto de agresividad la descripción de intervalo entre notas se refiere al intervalo entre notas dentro de series.

Tabla 11. Sonido ronco y de volumen muy bajo evidenciado en una grabación muy limpia de cantos bajo el contexto de agresividad.

Nota	Pulsos			Parámetros físicos			Parámetros espectrales	
				Intervalo entre pulsos (ms)	Duración (ms)		Frecuencia fundamental (Hz)	Frecuencia dominante (Hz)
4*	1		media	-	129.05		1636.52	3919.04
			min	-	80.90		1291.99	2842.38
			max	-	176.40		1808.79	5254.10
			DS	-	43.73		243.62	1005.70
4*	2	pulso 1	media	194.33	358.67	97.67	1579.10	3502.73
		pulso 2				66.97	1521.68	3675.00
		pulso 1	min	122.40	314.50	68.40	1205.86	3359.18
		pulso 2				65.00	947.46	3531.45
	pulso 1	max	278.20	416.80	127.30	1894.92	3789.84	
	pulso 2				70.70	1894.92	3875.98	
	pulso 1	DS	78.58	52.56	29.45	348.10	248.64	
	pulso 2				3.23	504.69	179.30	

Tabla 12. Resultados de las regresiones entre entre el las variables de los cantos de los machos y las respectivas variables de temperatura y humedad relativa registradas al momento de cada grabación y de peso y tamaño de cada individuo.

Variables dependientes	Variables independientes	gl	r²	F	p
Duración canto	Peso	16	0.135	2.346	0.146
Intervalo entre notas		16	0.188	3.484	0.082
Cantos / minuto		16	0.132	2.281	0.152
Frecuencia fundamental		16	0.019	0.286	0.600
Frecuencia dominante		16	0.015	0.235	0.635
Duración canto	LRC	16	0.035	0.540	0.474
Intervalo entre notas		16	0.027	0.414	0.529
Cantos / minuto		16	0.072	1.168	0.297
Frecuencia fundamental		16	0.088	1.450	0.247
Frecuencia dominante		16	0.113	1.914	0.187
Duración canto	Temperatura	16	0.284	5.960	0.028
Intervalo entre notas		16	0.061	0.974	0.339
Cantos / minuto		16	0.028	0.428	0.523
Frecuencia fundamental		16	0.076	1.238	0.283
Frecuencia dominante		16	0.165	2.971	0.105
Duración canto	Humedad relativa	16	0.012	0.179	0.678
Intervalo entre notas		16	0.142	2.492	0.135
Cantos / minuto		16	0.000	0.001	0.982
Frecuencia fundamental		16	0.013	0.190	0.669
Frecuencia dominante		16	0.021	0.327	0.576

Tabla 13. Lista de comportamientos de dendrobátidos, actualizada a partir de Zimmermann y Zimmermann (1988), Correa (1995), Quiguango-Ubillús (1996), Díaz (1998), Molineros (1998) y Castillo (2004). Con una X se indica la presencia de cada comportamiento en macho y hembra de *Hyloxalus infraguttatus*, y con un * a los comportamientos nuevos descritos en la especie.

No.	Patrón de comportamiento	Descripción	Contexto	<i>Hyloxalus</i> sp.	
				Macho	Hembra
1	Pulsación de flancos y/o región gular	Flancos pulsan irregularmente, la región gular pulsa en series regulares.	Presencia de otros (rivales, pareja o presa)	X	X
2	Temblor del tercer dedo anterior	Movimiento del tercer dedo de arriba hacia abajo, varias veces.	Presencia de otros (rivales, pareja o presa)	X	
3	Postura elevada	Patas anteriores generalmente encorvadas, las enderezan elevando la parte anterior del cuerpo.	Presencia de otros (rivales, pareja o presa)	X	
4	Ovoposición fuera del agua	Huevos depositados sobre sitios húmedos, y ligeramente ocultos.	Ovoposición		X
5	Sacudir patas posteriores o anteriores	Movimiento breve de pata anterior o posterior	Agresividad, cortejo		
6	Hembra sigue al macho	Hembra sigue al macho después de llamadas de cortejo cercanas o distantes	Cortejo		X
7	Trepar sobre hembra	Macho trepa el dorso de la hembra	Cortejo	X	
8	Choque con la cabeza	Chocar la cabeza contra los flancos de otra rana	Agresividad	X	X
9	Empujar el cuerpo	Saltar y empujar a otra rana, golpeando cuerpo contra cuerpo	Agresividad	X	X
10	Salto contra la cabeza	Saltar sobre otra rana y abrazar la cabeza	Agresividad	X	X
11	Abrazo frontal con patas anteriores	Adversarios se enfrentan y se abrazan mientras permanecen parados	Agresividad	X	
12	Derribamiento	Derribar al oponente sobre su dorso o los flancos	Agresividad	X	
13	Salto sobre el dorso	Saltar sobre el	Agresividad	X	X

		dorso del adversario desde atrás o desde un costado			
14	Abrazo dorsal	Abrazar al oponente dorsalmente por la cintura	Agresividad	X	X
15	Presión sobre el cuerpo	Sentarse sobre el oponente, ejerciendo presión sobre el cuerpo	Agresividad	X	
16	Agacharse	Subordinado se agacha en presencia de rana dominante	Cortejo, presencia de rivales y/o pareja	X	
17	Adulto come huevos o renacuajos	Adulto come huevos o renacuajos	Oofagia		
19	Transporte de renacuajos individualmente o en pequeños grupos	Macho (raramente la hembra) transporta en su dorso de 1 a 10 renacuajos al agua	Cuidado parental		
20	Transporte de grupos de renacuajos	Macho transporta muchos o todos los renacuajos hacia el agua	Cuidado parental	X	
21	Canto de series irregulares de notas individuales	Macho canta series irregulares de notas individuales	Cortejo	X	
22	Canto de series de notas individuales (trino lento)	Macho canta notas individuales en intervalos largos y regulares	Cortejo, canto a corta distancia		
23	Canto consiste en series de hasta 5 notas	Macho canta series de hasta 5 notas en intervalos	Cortejo, canto a corta distancia		
24	Canto de un solo sonido ronco	Macho emite un solo sonido ronco y fuerte	Agresividad, cortejo a corta distancia	X	
25	Trino en series de pulsos simples	Macho emite secuencias de pulsos, trinos	Cortejo, canto de anuncio		
26	Humedecer la puesta	Macho (raramente la hembra) libera agua de la cloaca	Cuidado parental	X	
27	Hembra golpea al macho	La hembra se lanza sobre el dorso del macho y con su mano lo golpea	Cortejo		
28	Raspado del suelo con extremidades anteriores o posteriores	Pata delantera o trasera raspa el suelo rápidamente; el vientre cerca del suelo	Cortejo previo a la ovoposición		
29	Cabecear	Alzar y bajar rápidamente la cabeza en	Cortejo		

		dirección a la pareja			
30	Tocar el cuerpo	La hembra (raramente el macho) empuja por los flancos a la pareja	Cortejo previo a la ovoposición	X	X
31	Toque de cuerpo-cloaca y/o cloaca-cloaca	La región cloacal del macho toca el dorso o la región cloacal de la hembra	Cortejo previo a la ovoposición		
32	Rodeo	Hembra o macho rodean de lado a la pareja	Cortejo	X	X
33	Expulsar al oponente con las patas posteriores	El oponente es empujado con las patas posteriores	Agresividad		
34	Hembra pone la cabeza sobre el cuerpo o cabeza del macho	Hembra asienta la cabeza sobre el cuerpo o cabeza del macho	Cortejo		
35	Poner pata anterior sobre el dorso o cabeza de la pareja	Macho o hembra asienta pata anterior sobre el cuerpo o cabeza de la pareja	Cortejo	X	
36	Ovoposición sin el macho	El macho se va luego del cortejo y la hembra deposita los huevos	Ovoposición		
37	Flexiones	Subir y bajar rápidamente la parte anterior del cuerpo	Cortejo		
38	Salto rígido elevado	Macho salta frente a la hembra y/o oponente con patas anteriores y posteriores rígidas	Agresividad, cortejo	X	
39	Caminar con espasmos	Macho se mueve hacia delante con movimientos cortos y bruscos	Agresividad, cortejo		
40	Elevar el cuerpo	Macho o hembra eleva su cuerpo sobre sus cuatro extremidades	Agresividad, cortejo	X	X
41	Inflar el cuerpo	Macho (raramente la hembra) infla el cuerpo con aire	Agresividad, cortejo	X	X
46	Macho defiende un territorio grande	Macho defiende un territorio grande, relativo al tamaño corporal, en contra de invasores	Agresividad, territorialidad	X	
47	Cantos de secuencias regulares de sonidos roncós	Macho emite sonidos roncós largos en secuencia	Cortejo, canto a corta distancia	X	

48	Hembra alimenta a los renacuajos con huevos	Hembra deposita huevos en el agua donde están los renacuajos	Cuidado parental		
50	Ovoposición cerca de un riachuelo	Hembra deposita los huevos en sustrato húmedo cerca de agua corriente	Ovoposición		X
51	Macho cambia de color	El dorso del macho se oscurece al cantar	Agresividad, canto, cortejo	X	
52	Mostrar la región gular	Macho muestra la región gular oscura en presencia de rivales y/o pareja	Agresividad, cortejo	X	
53	Hembra defiende un territorio pequeño	Hembra ocupa un territorio pequeño y ahuyenta a los intrusos	Agresividad, territorialidad		X
54	Montar a la hembra, o amplexus cefálico	Macho monta sobre el dorso de la hembra poniendo sus patas anteriores a los costados de la cabeza de la hembra	Cortejo	X	
55	Hembra se agacha bajo el macho	Hembra se sienta opuesta al macho y se arrastra bajo la parte anterior del cuerpo del macho	Cortejo		
56	Movimiento de adelante hacia atrás en secuencias rápidas	Macho con el cuerpo encorvado se mueve de adelante hacia atrás rápidamente	Agresividad, cortejo		
57	Cuidado y defensa de la puesta	Macho (raramente la hembra) permanece cerca de la puesta y la defiende contra intrusos	Cuidado parental	X	
58	Macho defiende su territorio	Macho defiende su territorio contra intrusos y/o rivales		X	
61	Canto comienza como series de trinos y termina como sonido ronco	Macho emite uno o varios pulsos individuales seguidos por un sonido ronco	Agresividad, cortejo		
62	Secuencias cortas de sonidos roncós	Macho emite secuencias cortas de croado en intervalos iguales	Agresividad, cortejo		
63	Macho se agacha bajo la hembra	Macho se sienta opuesto a la hembra y se arrastra bajo la	Cortejo		

		parte anterior del cuerpo de la hembra			
64	Persecución del macho a la hembra	El macho cantando persigue a la hembra cuando se acerca	Cortejo	X	
65	Sonido ronco de la hembra	La hembra produce un sonido ronco	Agresividad, cortejo		
67	Elevar el cuerpo sobre la puesta	Macho eleva el cuerpo sobre la puesta cuando otra rana se aproxima	Cuidado parental	X	
68	El macho revisa renacuajos	Luego de que los renacuajos llegan al agua el macho se queda observándolos	Cuidado parental		
69	Transporte de grupos grandes de renacuajos	Hembra transporta muchos o todos los renacuajos hacia el agua	Cuidado parental		
70	Transporte de renacuajos por períodos cortos	Transporte de renacuajos por pocas horas	Cuidado parental		
71	Transporte de renacuajos por 24 horas o más	El tiempo de cargar los renacuajos sobre el dorso es pasada una noche o más	Cuidado parental	X	
72	Persecución de intrusos	Perseguir a cualquier individuo que invada el territorio	Agresividad (territorialidad)	X	X
73	Tocar el cuerpo del intruso	Perseguir al invasor tocando con el hocico la parte terminal del cuerpo del invasor hasta expulsarlo del territorio	Agresividad (territorialidad)		
74	Hembra salta frontalmente sobre el macho	Hembra salta frontalmente sobre el macho colocando sus patas anteriores sobre el dorso del macho	Agresividad		
75	Hembra toca el dorso del macho con su hocico	Hembra toca con su hocico el dorso o los flancos del macho	Cortejo		
76	Macho se pone frente a la hembra	Macho se ubica frente a la hembra	Cortejo	X	
77	Macho sube al dorso de la hembra	Macho sube al dorso de la hembra para la ovoposición	Ovoposición	X	
78	Hembra agachada sobre el sitio de ovoposición	Hembra completamente agachada en la	Ovoposición		X

		superficie donde va a depositar los huevos			
79	Movimientos abdominales de la hembra	Hembra presenta movimientos abdominales momentos antes de la ovoposición	Ovoposición		
80	Hembra rota cada vez que deposita un huevo	Hembra rota cada vez que deposita un huevo, girando sobre los huevos que ya han sido depositados	Ovoposición		
81	Macho se separa de la hembra	Macho se separa de la hembra cuando la ovoposición termina	Ovoposición		
82	Hembra permanece sobre la puesta	Hembra permanece sobre la puesta, incluso después de que el macho se retira	Ovoposición		
83	Hembra junto a la puesta	Hembra permanece junto a la puesta	Ovoposición		
84	Sonidos del macho al intentar subir al dorso de la hembra	Macho emite un sonido ronco cuando intenta montar sobre el dorso de la hembra	Cortejo		
85	Macho remueve huevos de la puesta	Macho progenitor remueve los huevos con su hocico llevándolos a otro lugar	Cuidado parental		
86	Aplastar al macho	Hembra se lanza sobre el dorso del macho y lo mantiene aplastado por algunos minutos	Agresividad, cortejo		
87	Inflar saco gular	Macho mantiene el saco gular inflado entre cantos, en presencia de rivales y/o pareja, y al alimentarse	Agresividad, alimentación, cortejo	X	
88	Acercar huevos	Macho acerca con sus manos algunos huevos hacia su cuerpo	Cuidado parental	X	
89	Pareja sobre huevos	La pareja permanece encima de la puesta	Ovoposición		
90	Macho con hipo	Macho se coloca frente a una hembra receptiva y presenta	Cortejo		

		movimientos a manera de hipo			
91	Hembra no asienta dedos	Hembra no asienta los dedos de manos y pies	Presencia de otros (rivales, pareja, presa)		
92	Girar sobre la puesta	Macho cambia de posición cuando está sobre la puesta	Cuidado parental	X	
93	Machos ruedan abrazados	Macho territorial abraza al intruso y ruedan por una pendiente, durante enfrentamiento	Agresividad, territorialidad	X	
94	Huevos sobre arbustos	Hembra deposita la puesta sobre la primera hoja de un arbusto, a la sombra de otra	Ovoposición		
95	Defensa de la puesta contra depredadores	Macho defiende los huevos contra depredadores como avispas, saltando sobre ellos	Agresividad, cuidado parental		
96	Acomodar los huevos en la puesta	Macho acomoda los huevos con las patas posteriores cuando está sobre la puesta	Cuidado parental	X	
97	Sacudir alternada y espasmódicamente las patas	Sacudidas espasmódicas y alternas de patas anteriores o posteriores por períodos cortos de tiempo	Alimentación		
98	Enfrentar al invasor	Macho cantando se pone frente al macho intruso y no lo deja pasar hasta expulsarlo de su territorio	Agresividad	X	
99	Marchar	Macho sube y baja las patas en secuencias lentas en presencia de la pareja	Cortejo		
100	Aplastar a la hembra	Macho sube al dorso de la hembra y la aplasta hasta por 20 minutos	Cortejo		
101	Tocar el dorso o los flancos de la hembra	Macho toca con una de sus manos el dorso o los flancos de la hembra	Cortejo		
102	Poner la región gular sobre la cabeza de la hembra	Macho coloca el saco gular sobre la cabeza de la	Cortejo	X	

		hembra			
103	Hembra toca su región cloacal	Hembra levanta sus extremidades posteriores y toca su región cloacal en presencia del macho	Cortejo		
104	Hembra se pone frente al macho	Hembra se ubica frente al macho que se encuentra cantando	Cortejo		X
*105	Hembra se aclara	El color de la hembra se aclara durante el cortejo	Cortejo		X
*106	Tocar el cuerpo con el hocico	Macho toca el dorso o los flancos de la hembra con el hocico	Cortejo	X	
*107	Girar sobre la puesta	Macho gira despacio hacia un lado y hacia otro sobre la puesta que está eclosionando mientras los renacuajos suben al dorso	Cuidado parental	X	
*108	Macho se aclara	Macho permanece de una tonalidad de color claro una vez que abandona su territorio para depositar renacuajos	Cuidado parental	X	
*109	Macho visita varias charcas	Macho deposita renacuajos en más de una charca de agua	Cuidado parental	X	
*110	Sacudir el cuerpo	Macho libera renacuajos sacudiendo el cuerpo dentro del agua	Cuidado parental	X	
*111	Raspar el dorso	Macho se raspa el dorso con patas anteriores o posteriores liberando renacuajos en el agua	Cuidado parental	X	
*112	Nadar	Macho se sumerge y nada rápidamente de un extremo de la charca al otro liberando renacuajos	Cuidado parental	X	
*113	Hembra se oscurece	Hembra se oscurece durante las agresiones	Agresividad		X

*114	Abrazar y lanzar	Macho o hembra abraza a su oponente por la cabeza o cintura y lo lanza hacia atrás	Agresividad	X	X
*115	Liberación	Individuo sometido a abrazo salta para liberarse	Agresividad	X	

Los caracteres 18, 42, 43, 44, 45, 49, 59, 60 y 66 no fueron tomados en cuenta en la lista por ser morfológicos y fisiológicos.

63 al 71: nuevos comportamientos agregados por Correa (1995)

72 al 85: nuevos comportamientos agregados por Quiguango-Ubillús (1996)

86 al 92: nuevos comportamientos agregados por Díaz (1998)

93 al 97: nuevos comportamientos agregados por Molineros (1998)

98 al 104: nuevos comportamientos agregados por Castillo (2004)

105 al 115: nuevos comportamientos registrados en *Hyloxalus infraguttatus*

35 y 40: comportamientos modificados en el presente estudio

DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Gustavo Iván Pazmiño Otamendi, con C.I. 171832986-3, autor del trabajo de graduación intitulado: “Territorialidad, comportamiento social, reproducción y vocalización de *Hyloxalus infraguttatus* (Anura: Dendrobatidae)”, previa a la obtención del grado académico de LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales:

1.- Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para su difusión pública respetando los derechos de autor.

2.- Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través del sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de la Universidad.

Quito, 26 de junio de 2012

Sr. Gustavo Iván Pazmiño Otamendi
C.I. 171832986-3