



Ecología y comportamiento de las ranas venenosas del género *Oophaga* en Costa Rica y Panamá

Heike Pröhl^{1*}, Beatriz Willink^{2,3}

¹ Instituto de Zoología, Universidad Veterinaria de Hannover, Bünteweg 17, 30559 Hannover, Alemania

² Departamento de Biología, Universidad de Lund, SE-223 62 Lund, Suecia

³ Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, 2060 San José, Costa Rica

The poison dart frogs *Oophaga granulifera* and *Oophaga pumilio* are distributed in Nicaragua (only *O. pumilio*), Costa Rica and Panama. The ecology and behavior of both species has attracted scientific attention for several reasons. These frogs exhibit toxicity in combination with bright coloration and diversification into different color morphs. Moreover, they display highly aggressive and territorial behavior, and have a complex mating and parental care system. In this article we summarize recent published data from numerous researchers. We emphasize the link between the behavior (reproduction, territoriality) of the frogs and their resource and habitat use. Additionally we demonstrate how within species variation in the strategies used for predator avoidance (aposematism and crypsis) is associated with the genetic population structure, and correlated with behavioral divergence. We conclude that evolutionary forces like natural and sexual selection have contributed to diversification within the species and that these processes might result in the formation of new species. These evolutionary processes involved in speciation need more attention in conservation planning.

Las ranas venenosas *Oophaga granulifera* y *Oophaga pumilio* se encuentran en Nicaragua (solo *O. pumilio*), Costa Rica y Panamá. La ecología y el comportamiento de las dos especies han sido de gran interés científico por varias razones. Estas ranas poseen toxicidad en combinación con colores brillantes y se han diversificado en diferentes morfotipos de coloración. Además presentan elevada agresividad, territorialidad y un sistema de apareamiento y cuidado parental altamente complejo. En este artículo resumimos los datos publicados por numerosos investigadores en años recientes. Hacemos énfasis en el vínculo entre el comportamiento (reproducción, territorialidad) de las ranas y el uso de sus recursos y sus hábitats. Además demostramos cómo, dentro de las especies, la variación en las estrategias para evitar depredadores (aposematismo y cripsis) está asociada a la estructura genética poblacional, y correlacionada con la divergencia en el comportamiento. Concluimos que fuerzas evolutivas como la selección natural y la selección sexual han contribuido a la diversificación dentro de las especies y que estos procesos podrán resultar en la formación de nuevas especies. Dichos procesos evolutivos involucrados en la especiación merecen más atención en los planes de conservación.

INTRODUCCIÓN

Las ranas venenosas de la familia Dendrobatidae forman una familia neotropical con numerosas especies que se distribuyen en áreas boscosas tropicales desde Nicaragua en el norte hasta Bolivia y Brasil en el Sur. En Costa Rica y Panamá la familia abarca ocho géneros y 18 especies (Savage, 2002; Grant *et al.*, 2006; Frost, 2015). Además hay una especie, *Allobates talamancae*, que pertenece a la familia Aromobatidae que en

conjunto con la familia Dendrobatidae forma la superfamilia Dendrobatoidea (Grant *et al.*, 2006). Estas ranas son reconocidas por su interesante y complejo comportamiento. Todas demuestran cierto tipo de cuidado parental y territorialidad. Además, muchas poseen colores llamativos, son tóxicas y diurnas. Podemos clasificar a las especies de dendrobátidos en dos grupos según sus defensas contra posibles depredadores: 1) el grupo de las especies poco tóxicas y de colores crípticos (Summers & Clough, 2001), y 2) el grupo de las especies aposemáticas, que cuentan con una coloración vistosa y toxinas potentes en glándulas de su piel (Santos *et al.*, 2003, 2009; Saporito *et al.*, 2012). Las especies de los géneros *Allobates*, *Colostethus* y *Silverstoneia* pertenecen al grupo críptico, mientras los *Dendrobates*, *Phyllobates* y *Oophaga* son conocidas como especies aposemáticas. Entre ellas, las más tóxicas son las del género *Phyllobates*, también conocidas como ranas dardo, ya que los indígenas del Chocó colombiano usaban las secreciones de su piel para envenenar dardos de caza (Myers *et al.*, 1978). El nombre *Oophaga* se refiere al hecho de que los renacuajos se alimentan únicamente de los huevos infértiles que su madres les suministran (Bauer, 1988, 1994; Grant *et al.*, 2006).

Muchas especies de dendrobátidos han atraído la atención científica de investigadores, quienes se han interesado en la composición de los alcaloides en la piel de estas ranas (e.g. Daly *et al.*, 1987; Daly *et al.*, 1994), en su comportamiento territorial y sexual (Rothmair, 1994; van Wijngaarden & von Goo, 1994; Bourne *et al.*, 2001; Medina *et al.*, 2013), en sus estrategias de cuidado parental (Summers, 1992; Juncá *et al.*, 1994), en sus diversos sistemas de apareamiento (Brown *et al.*, 2010; Ursprung *et al.*, 2011) y su ecología, particularmente la relación entre sus tipos de presa, estrategias de forrajeo y evasión de depredadores (Toft, 1995; Santos *et al.*, 2003; Darst *et al.*, 2005). Sin duda la rana venenosa *O. pumilio* (en inglés “strawberry poison frog”), ha sido una de las especies de ranas más estudiada en Panamá y Costa Rica debido a sus patrones de coloración extremadamente variables (Summers *et al.*, 2003), la toxicidad de su piel (Saporito *et al.*, 2007a) y su comportamiento sumamente complejo (Donnelly, 1989; Pröhl & Hödl, 1999; Bee, 2003). Sin embargo, la especie hermana *O. granulifera* ha ganado terreno en los últimos años por su biología igualmente fascinante y compleja (Crump, 1972; Wang, 2011; Brusa *et al.*, 2013; Willink *et al.*, 2014a,b). Dedicamos este trabajo al increíble modus vivendi de estas dos especies, que en su tamaño varían alrededor de 20 mm y la mayoría de sus poblaciones muestran un color rojo fuerte conspicuo (Lötters *et al.*, 2007). Además incluimos información de tres especies panameñas menos conocidas para discutir los patrones de especiación dentro del género *Oophaga*. Recientemente, se han descubierto novedosos aspectos en su biología y filogenia. Para explicarlos, hacemos referencia a los procesos evolutivos y ecológicos que nos permiten entender cómo se originan y mantienen las características tan peculiares de estos anfibios.

INFORMACIÓN GENERAL, DISTRIBUCIÓN Y ESTRUCTURA GENÉTICA DE POBLACIONES

Se estima que un ancestro del género *Oophaga* invadió Centroamérica desde América del Sur durante el Mioceno hace alrededor de 20 millones de años (Santos *et al.*, 2009). Estas ranas ancestrales se dividieron en dos especies hace alrededor de 4 millones de años (Amézquita *et al.*, datos no publicados), para generar *O. granulifera* en las tierras bajas de la vertiente Pacífica de Costa Rica, y el ancestro de *O. pumilio* y las otras especies de *Oophaga* centroamericanas en las tierras bajas de la vertiente caribeña (fig. 1) (Noonan & Wray, 2006; Galindo-Urbe *et al.*, 2014). Actualmente, la distribución de *O. granulifera* se extiende desde el extremo oeste de la vertiente Pacífica en Panamá hasta localidades entre Parrita y Quepos en Costa Rica (Savage, 2002; Köhler, 2011). La especie habita sobretodo bosques naturales o pocos alterados cerca de quebradas. La distribución de *O. pumilio* es más amplia: su rango se extiende desde Nicaragua, a través de la costa caribeña en Costa Rica hasta la región de Bocas del Toro en el noroeste de Panamá (Savage, 2002; Köhler, 2011). También habita una mayor diversidad de tipos de hábitat. La encontramos en bosque primario, y secundario, plantaciones de cacao, o banano, fincas boscosas y hasta en áreas abiertas como herbazales (obs. pers.). Análisis genéticos con marcadores mitocondriales y nucleares (microsatélites) ayudaron a descubrir la estructura genética en las dos especies. Las secuencias de genes mitocondriales se utilizan para estimar el nivel y el tiempo de divergencia entre poblaciones mientras que los microsatélites son secuencias de repeticiones en tándem que se utilizan para estimar la diversidad genética y el flujo actual entre poblaciones. Un interesante hallazgo de estos análisis es que cada especie comprende dos grupos genéticos. En *O. pumilio* el grupo genético del norte abarca las poblaciones de Nicaragua y el norte de Costa Rica, y el grupo del sur comprende las poblaciones del sureste de Costa Rica y Panamá (Hagemann & Pröhl, 2007; Wang & Shaffer, 2008). En *O. granulifera* el grupo del sur comprende las poblaciones del oeste de Panamá y suroeste de Costa Rica, y el grupo de norte comprende poblaciones desde Palmar Norte hasta el límite norte de la distribución (Wang, 2011; Brusa, 2013). Hay evidencia de que la formación de ríos caudalosos contribuyó a la separación de los dos grupos hace alrededor de 1.5-2 millones de años: el Río Térraba en el caso de *O. granulifera*, y el Río Reventazón en el caso de *O. pumilio* (Hagemann & Pröhl, 2007; Hauswaldt *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2011; Brusa *et al.*, 2013).

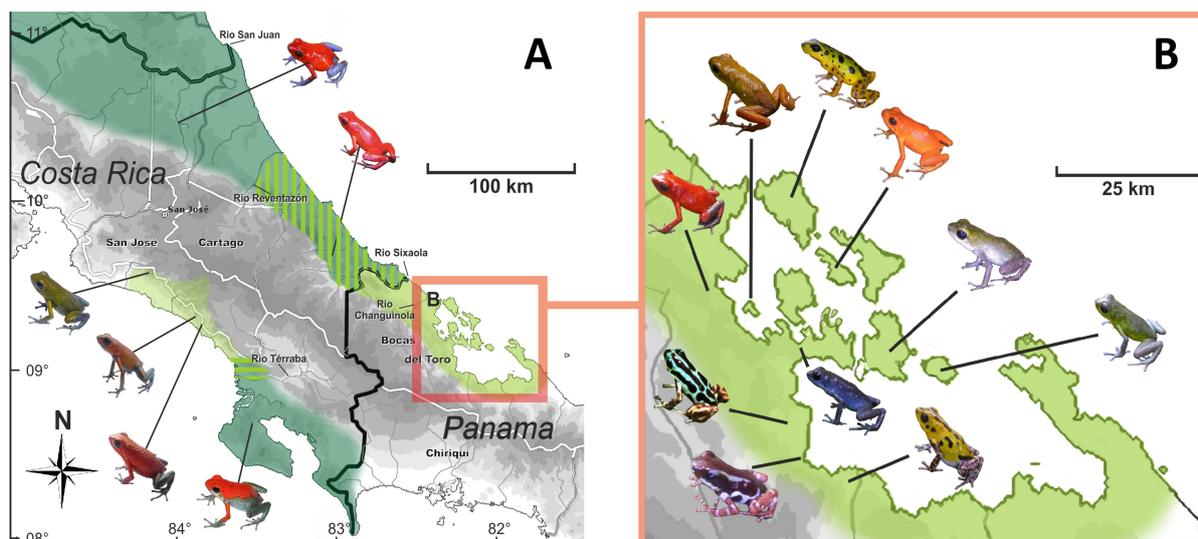


Figura 1. Distribución de morfotipos y estructura genética en *O. pumilio* y *O. granulifera*: **A.** los grupos genéticos ancestrales se muestran en verde oscuro y los recientes en verde claro; **B.** *O. pumilio* es más polimórfica que *O. granulifera* especialmente en el archipiélago de Bocas del Toro en Panamá. Elaborada por Heike Pröhl, Beatriz Willink y Sönke van der Berg (2014).

ESTRATEGIAS ANTI-DEPREDADORES Y VARIACIÓN EN LA COLORACIÓN

En el grupo genético más reciente de ambas especies - el grupo Norte en *O. granulifera* y el grupo Sur en *O. pumilio* - se ha originado, evolutivamente, una gran diversidad en la coloración de las ranas (fig. 1). Estos procesos de divergencia entre poblaciones han dado lugar a un gradiente de coloraciones dorsales entre amarillo, verde y rojo en *O. granulifera* (Willink *et al.*, 2013), y a un mosaico de unos 16 distintos patrones de color en el archipiélago y la tierra firme de Bocas del Toro en *O. pumilio* (Daly & Myers, 1967; Summers *et al.*, 2003; Rudh *et al.*, 2007; Batista & Köhler, 2008; Wang & Shaffer, 2008). La importancia relativa de diferentes fuerzas evolutivas en el proceso de diversificación es todavía un tema de debate entre investigadores. Sin embargo, existe un patrón consistente entre estudios: en ambas especies la evolución del color ha ocurrido en conjunto con cambios en el comportamiento y la toxicidad de las ranas (Pröhl *et al.*, 2013).

La fascinante divergencia en color, comportamiento y toxicidad en *O. pumilio* y *O. granulifera* ha producido poblaciones de ranas con estrategias anti-depredadores a lo largo de todo el continuo entre aposematismo y crípsis (tab. 1). En ambas especies, la condición del grupo genético más antiguo y de algunas poblaciones del grupo genético más reciente es el aposematismo (Pröhl *et al.*, 2013). En estas poblaciones la coloración dorsal es rojo brillante, lo que funciona como una señal de advertencia muy visible (sobre todo para aves) de la toxicidad de estas ranas (Saporito *et al.*, 2007; Paluh *et al.*, 2014). También existen otras poblaciones de apariencia más críptica como variedades de verde en ambas especies y azul en *O. pumilio*, estas ranas son más difíciles de detectar para las aves (Maan & Cummings, 2012; Dreher *et al.*, 2015). Las diferencias de coloración se correlacionan con diferencias de comportamiento (Pröhl & Ostrowski, 2011; Willink *et al.*, 2013). Nuestros estudios recientes mostraron que tanto en *O. pumilio* como *O. granulifera* el morfotipo rojo es en general más activo que el verde: los machos rojos se mueven más, comen más, cantan más y lo hacen desde posiciones más expuestas que los machos verdes (tab. 1; Pröhl & Ostrowski, 2011; Rudh *et al.*, 2011; Willink *et al.*, 2013).

Adicionalmente, la divergencia en color y comportamiento ha sido acompañada por cambios en la toxicidad de las ranas, pero de formas diferentes en cada especie. En *O. pumilio*, las ranas más visibles y activas son también más tóxicas que las ranas más crípticas (Pröhl & Ostrowski, 2011; Maan & Cummings, 2012), mientras que en *O. granulifera* las ranas verdes son las más tóxicas (Wang, 2011). La magnitud y variación en toxicidad entre poblaciones de dendrobátidos se debe al consumo de insectos pequeños (e.g. ácaros, hormigas) que contienen alcaloides venenosos que las ranas absorben para incorporarlos a las glándulas de su piel (Myers & Daly, 1983; Daly *et al.*, 1994; Saporito *et al.*, 2004; Saporito *et al.*, 2007; Saporito *et al.*, 2012). Suponemos que las poblaciones más tóxicas se alimentan de presas más tóxicas y que tienen una mayor capacidad de extraer y/o almacenar estas toxinas en su piel. Anteriormente se ha encontrado que las especies de ranas más tóxicas, de diferentes familias, se especializan en el consumo de insectos venenosos (tab. 1; Caldwell, 1996; Savage, 2002; Darst *et al.*, 2005).

En las dos especies existen además poblaciones que parecen ser intermedias entre los extremos de aposematismo y crípsis. En *O. granulifera* estas poblaciones tienen toxicidad intermedia (Wang, 2011) y además

Tabla 1. Resumen sobre las características de fenotipos aposemáticos, crípticos e intermedios en ranas. Ejemplos en las fotos: izquierda *O. granulifera* y derecha *O. pumilio*.

	Fenotipo aposemático	Fenotipo intermedio	Fenotipo críptico
Componentes del fenotipo			
Coloración/ Conspicuidad	Conspicua en su hábitat natural: altos contrastes en color y brillo contra los sustratos		Críptico en su hábitat natural: bajos contrastes en color y brillo contra los sustratos
Toxicidad	(Altamente) tóxico*		Poco o no tóxico *
Comportamiento	Comportamiento conspicuo		Comportamiento críptico
Forrajeo	Depredadores activos; dieta especializada (hormigas y ácaros)	Intermedio en todos los componentes del fenotipo	Depredadores pasivos (“sit and wait predators”); generalistas en su dieta
Actividad	Altas tasas de movimiento, activos en áreas abiertas, perchas de cantos expuestas		Bajas tasas de movimiento, más tiempo escondidos, perchas de canto más ocultas
Territorialidad	Altamente territorial/ territorios grandes, defensa de presas tóxicas		Menos territorial/ territorios pequeños, no defienden presas tóxicas

* Normalmente en animales aposemáticos la toxicidad está correlacionada con una coloración brillante y conspicua. Sin embargo en *O. granulifera* las ranas más crípticas en coloración son las más tóxicas (Wang, 2011).

comparten algunas características de color y comportamiento con cada extremo (Willink *et al.*, 2013). En *O. pumilio*, algunas de estas poblaciones utilizan posiciones para cantar donde están más escondidas que las ranas aposemáticas, pero más expuestas que las ranas más crípticas (Rudh *et al.*, 2011). Es decir, es posible que exista un gradiente de estrategias en relación a los colores dorsales en ambas especies (tab. 1), aunque seguramente la historia es aún más compleja en *O. pumilio*, donde la diversificación ha sido más extrema y las poblaciones de ranas más aisladas. Estas ideas se respaldan en experimentos de depredación con modelos artificiales de ranas. En estos estudios se encontró que en poblaciones de distintos morfotipos de *O. granulifera*, la coloración local provee mayor protección contra aves depredadoras que las coloraciones de otras poblaciones (Willink *et al.*, 2014a). Por otro lado, en *O. pumilio* el morfotipo local no es necesariamente el mejor adaptado contra depredadores y la intensidad de depredación varía muchísimo más entre poblaciones (Hegna *et al.*, 2012; Richards-Zawacki *et al.*, 2013; Dreher *et al.*, 2015).

DISTRIBUCIÓN DE MACHOS Y HEMBRAS EN EL HÁBITAT

En las dos especies los machos son altamente territoriales (Crump, 1972; Bunnell, 1973; Pröhl, 2005a). Ellos usan sus cantos de advertencia para indicar sus territorios a competidores y también para atraer hembras (fig. 2.A). Cada macho ocupa uno o varios sitios de canto que pueden ser estructuras expuestas o escondidas como raíces, bejucos, rocas, ramas u hojas entre 10 y 200 cm de altura. Al colocarse en sitios elevados los machos facilitan la propagación de sus cantos para que más ranas puedan escucharlos (Forrest, 1994). Además, los machos usan cantos agresivos para defender sus territorios contra intrusos, y cuando estos cantos son insuficientes para resolver un conflicto recurren al combate físico como saltos uno encima del otro, volteretas, llaves y patadas (fig. 2.B). Estas luchas pueden ser cortas (unos segundos) o durar hasta horas, y es posible que un individuo pierda su territorio después de varios días de repetidas peleas con otro (Bunnell, 1973; Goodman, 1971; Bolaños, 1990).

Según la población, los territorios son desde pequeños (alrededor de 1 m²) hasta muy grandes (20-30 m²) (Donnelly, 1989; Pröhl & Hödl, 1999; Pröhl & Ostrowski, 2011; B. Willink, obs. pers. para *O. granulifera*). La calidad de los territorios depende de su capacidad de atraer hembras. Los machos intentan defender sitios con alta densidad de hembras y sitios con cualidades que ayudan a maximizar la transmisión de sus cantos (Pröhl & Berke, 2001). En una población de *O. pumilio* del sureste de Costa Rica se observó que la calidad de los territorios estaba

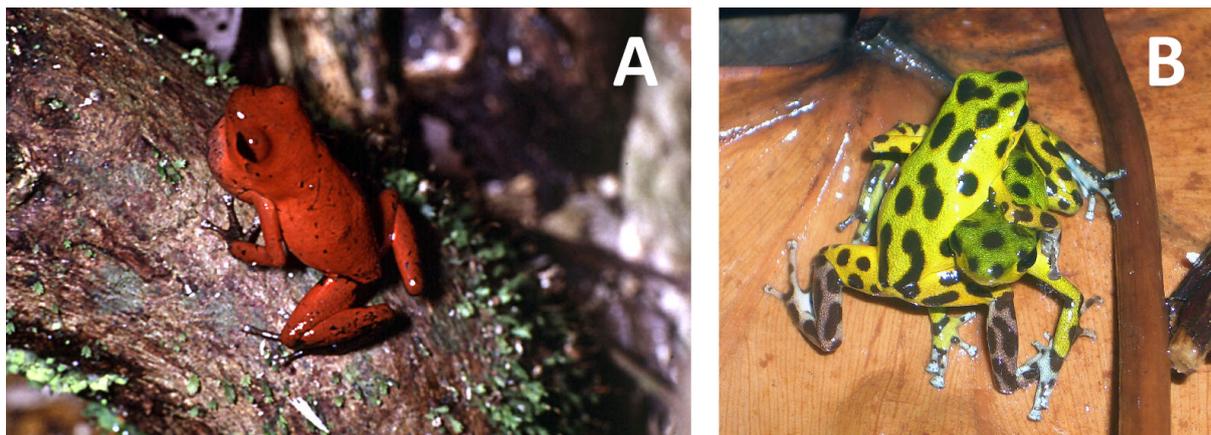


Figura 2. Defensa territorial de los machos en el género *Oophaga*. Los machos usan cantos de advertencia para defender sus territorios y atraer hembras (A. *O. pumilio* de Hitoy Cerere). A veces los conflictos entre machos pueden pasar de cantos agresivos a combates físicos (B. *O. pumilio* de Isla Colón). Fotos: Heike Pröhl y Corinna Dreher.

negativamente correlacionada con su tamaño, es decir que la densidad de las hembras que visitan o atraviesan los territorios es mas alta en los territorios más pequeños (Meuche *et al.*, 2012).

Sin embargo, las hembras no están vinculadas a los territorios de los machos (Pröhl & Berke, 2001). Al contrario, ellas poseen rangos de acción muy grandes que se solapan con varios territorios de machos (fig. 3). La distribución de las hembras está influenciada principalmente por los recursos reproductivos - pequeñas acumulaciones de agua donde depositan y crían a sus renacuajos (Donnelly, 1989; Pröhl & Berke, 2001). Estas acumulaciones se encuentran sobre todo en las axilas de plantas como *Dieffenbachia*, bromelias, heliconias y musáceas, y por lo tanto el área de uso más intensivo de las hembras está cerca de estas plantas. Aunque los machos intentan establecer sus territorios cerca de estas plantas, normalmente no son capaces de monopolizar los recursos reproductivos (Pröhl & Berke, 2001).

Estudios recientes mostraron que la distribución de los machos de *O. pumilio* está asociada a la distribución de las presas en su hábitat (fig. 3) (Staudt *et al.*, 2010). Aparentemente, la abundancia de hormigas tóxicas como *Brachymyrmex* y *Paratrechina* es más alta dentro de los territorios que en lugares no ocupados. En una población se observó que también las hembras, dentro de sus extensos rangos de acción, defienden pequeños territorios, con acumulaciones de hormigas tóxicas y no tóxicas, contra otras hembras. Al igual que los machos, ellas pueden

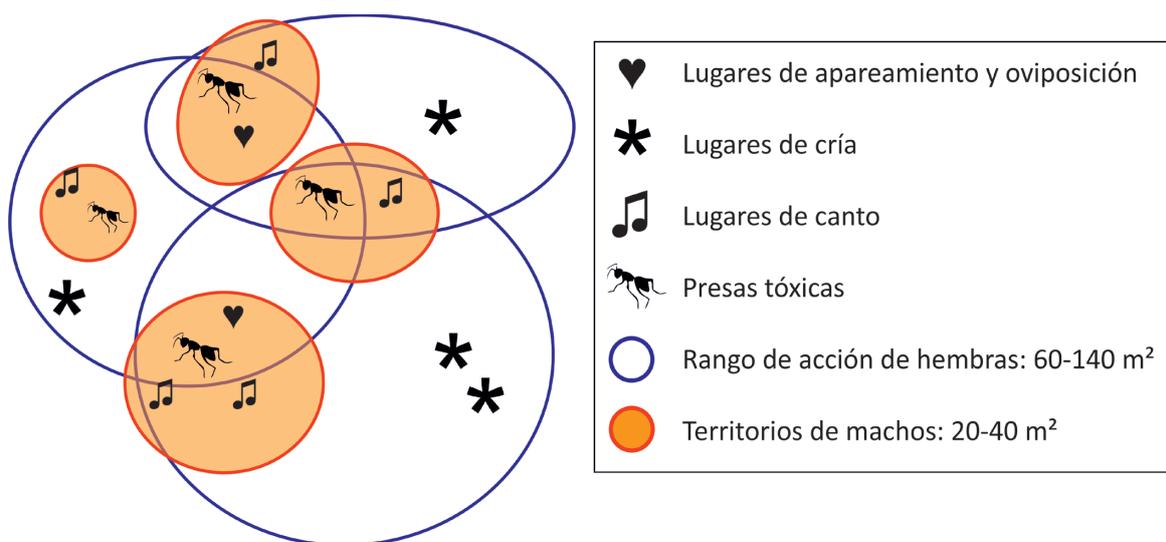


Figura 3. Distribución espacial de los sexos de *Oophaga* y sus recursos en el hábitat boscoso de las ranas. Los rangos de acción de las hembras (azul) abarcan los territorios de los machos (rojo) donde se aparean con ellos, y los sitios donde crían a sus renacuajos (axilas de bromelias o otras plantas). Los machos usan perchas de cantos (troncos, bejucos, raíces) para atraer a las hembras. La densidad de hormigas tóxicas de las cuales se alimentan las ranas es más alta en los territorios que en otras áreas del hábitat.

recurrir a combates físicos por estos territorios (Meuche *et al.*, 2011; M. Scherm, datos propios no publicados). Esto quiere decir que las presas que suministran alcaloides a las ranas como defensa contra sus depredadores son un recurso crítico para los dendrobátidos (Staudt *et al.*, 2010). Sin embargo, la distribución de ácaros tóxicos, que son una fuente importante de alcaloides (Saporito *et al.*, 2004), no ha sido estudiada en relación a los territorios de las ranas. Estudios adicionales son necesarios para entender mejor el vínculo entre la distribución de insectos tóxicos (ácaros, algunos escarabajos y hormigas; Saporito *et al.*, 2012), la defensa y el consumo de insectos y la toxicidad de las ranas. Estos aspectos son fascinantes ya que tanto la disponibilidad de diferentes toxinas (Saporito *et al.*, 2007c) como la toxicidad de las ranas (Maan & Cummings, 2012) varían geográficamente, lo que podría generar un vínculo ecológico-etológico sumamente interesante con el comportamiento territorial de las ranas.

SISTEMA DE APAREAMIENTO Y CUIDADO PARENTAL

Tanto los machos como las hembras de las dos especies se aparean con varias parejas durante una estación reproductiva (Limerick, 1980; Pröhl & Hödl, 1999). La estación reproductiva corresponde a la estación lluviosa, durante la cual se observa más actividad reproductiva justo después de las lluvias. En la época seca casi no hay reproducción y hay muy poca actividad de canto, ya que las ranas se esconden en sitios que mantienen alguna humedad (Pröhl, 1997). Aunque los dos sexos tienen varias parejas, los machos que son exitosos suelen tener más parejas que las hembras y la competencia dentro del mismo sexo por parejas es más fuerte entre los machos debido a la proporción operacional de sexo (Pröhl & Hödl, 1999; Pröhl, 2002). La proporción operacional de sexo es la proporción de machos comparada con la proporción de hembras que están receptivas, es decir, listas para aparearse. Normalmente, hay más machos que están listos para cantar y atraer a hembras que hembras listas para

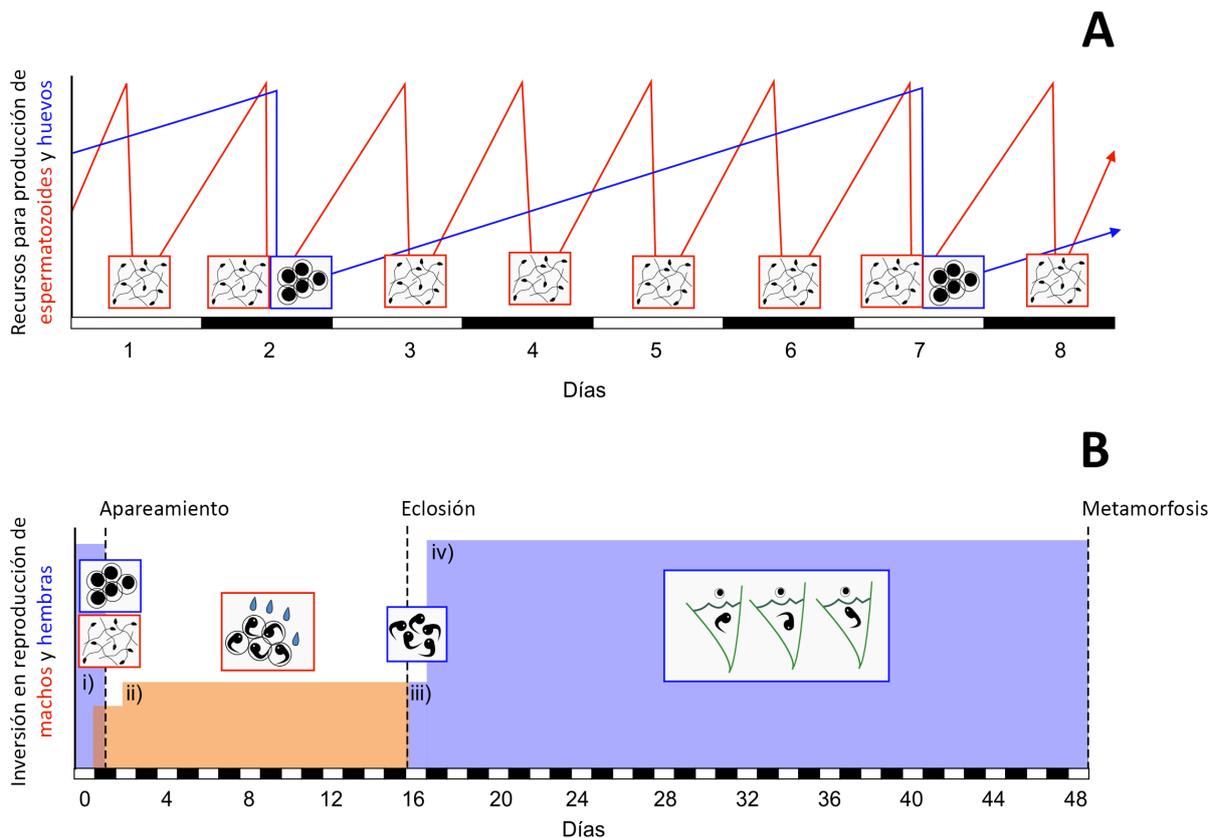


Figura 4. Como en muchas otras especies hay una asimetría entre los sexos en *Oophaga* en el tiempo y la energía que invierten en su cría. En **A**) se observa que un macho puede producir suficientes espermatozoides para aparearse todos los días. Sin embargo, las hembras en promedio producen una puesta de alrededor de 5 huevos cada 5 días. En **B**) se muestra esquemáticamente la asimetría en la inversión de recursos de machos y hembras desde el apareamiento hasta la metamorfosis de los renacuajos. i) El apareamiento es en general más costoso para las hembras. ii) Después de la ovoposición los machos se encargan de humedecer los huevos periódicamente, durante alrededor de dos semanas. iii) Una vez que los embriones eclosionan, la hembra los transporta a pequeños cuerpos de agua donde iv) los alimenta con huevos infértiles por algunas semanas hasta la metamorfosis y por ello no está dispuesta a aparearse. El patrón temporal de reproducción y cuidado parental resulta en una proporción operacional de sexos sesgado hacia los machos.

ovular y poner huevos. Por lo tanto, puede haber competencia entre los machos para conseguir una hembra (Pröhl, 2002).

Esta asimetría se basa en el hecho de que las hembras tienen que invertir más energía en la producción de los huevos que los machos en la producción del espermatozoides y que las hembras invierten más tiempo en el cuidado parental que los machos (fig. 4). Probablemente, el espermatozoides que un macho gastó en un apareamiento se puede reemplazar en tan solo un día, mientras que reemplazar una puesta que varía entre 3-6 huevos siempre tarda más, entre unos días hasta una semana. Nuestros estudios indican que como mínimo la producción de un huevo dura 1 día, o sea la producción de una puesta de 5 huevos dura por lo menos 5 días (Pröhl & Hödl, 1999).

Cuando una hembra se acerca a un macho, el cortejo, que incluye muchas señales acústicas y táctiles, se desarrolla dentro del mismo territorio. Durante el cortejo, el macho lleva a la hembra a sitios de oviposición, también dentro del territorio, que muchas veces son hojas secas en la hojarasca (fig. 5.A) (Pröhl & Hödl, 1999). Aquí los machos dejan su espermatozoides en la superficie de la hoja y las hembras ponen los huevos encima (Limerick, 1980; obs. pers.). Después de la oviposición los machos visitan las puestas en sus territorios una vez al día y las humedecen. Esta actividad no dura más de media hora. Las hembras recogen a los renacuajos en su espalda cuando éstos eclosionan y los transportan a pequeños depósitos de agua donde los alimentan con huevos infértiles (fig. 5.B, C). El transporte de un renacuajo puede durar varias horas, pero la alimentación y la crianza de un renacuajo dura varias semanas, ya que los renacuajos son estrictamente oófagos, es decir, que se alimentan exclusivamente de huevos (Weygoldt, 1980; Brust 1993; Pröhl & Hödl, 1999; obs. pers.). Las hembras reencuentran a su renacuajo según la ubicación del depósito de agua pero no reconocen a sus crías directamente (Stynoski, 2009). Durante estas semanas la producción de huevos infértiles para la crianza de renacuajos impide la producción de huevos para apareamientos (Pröhl & Hödl, 1999). Los renacuajos necesitan señales táctiles y visuales por parte de la madre cuando les visita. Cuando esto sucede ellos también empiezan a moverse y vibrar lo que provoca la liberación de huevos en la hembra (Stynoski, 2012). Recientemente se descubrió que, al igual que los adultos, los renacuajos contienen alcaloides (Stynoski *et al.*, 2014a) y por eso son rechazados por depredadores como larvas de escarabajos (familia Elateridae), arañas (*Cupiennius coccineus*) y serpientes (*Leptodeira septentrionalis*, *Rhadinea decorata*) (Stynoski *et al.*, 2014b). Las hembras suministran los huevos nutritivos con las mismas toxinas que tienen en sus glándulas granulares de la piel. Este es el primer caso conocido en que una madre o un padre activamente suministra a su cría con defensas químicas (Stynoski *et al.*, 2014a). A pesar del alto cuidado parental en estas ranas la supervivencia de los huevos hasta el estado de renacuajo y después hasta la metamorfosis es baja por razones como depredación (gusanos, caracoles), moho y desecación (Maple, 2002; Pröhl 2005b).



Figura 5. Cortejo y cuidado parental en *O. pumilio* y *O. granulifera*: Los machos cortejan a las hembras que entran a su territorio (A. *Oophaga pumilio*). De ser exitosos, la oviposición ocurre dentro del territorio del macho. Las hembras regresan por los renacuajos recién eclosionados y los transportan hasta pequeños cuerpos de agua (B. *O. granulifera*), donde los alimentan por semanas con huevos infértiles (C. *O. granulifera*). Fotos: Heike Pröhl (A) y Beatriz Willink (B y C).

SELECCIÓN SEXUAL: IMPORTANCIA DE CANTOS Y COLORES

La selección sexual es quizás el tema más investigado en *O. pumilio*. Gracias al exceso de machos receptivos en poblaciones donde el número total de machos iguala al número total de hembras, las hembras tienen la opción de seleccionar a los machos más atractivos, mientras los machos aceptan a cualquier hembra, y hasta varias hembras en un día, para aparearse (Pröhl, 2002). Los primeros estudios correlacionaron la atracción y el éxito reproductivo de los machos con sus características de comportamiento. Se encontró que los machos más exitosos lograban a veces atraer varias hembras durante un mismo día y que su éxito era mucho más alto que el de otros machos que no conseguían ni una hembra durante observaciones en el campo de varios meses (Pröhl

& Hödl, 1999). El rasgo que más influye en el éxito de los machos parece ser su actividad de canto, cuánto más canta un macho más hembras atrae (Pröhl & Hödl, 1999; Meuche *et al.*, 2013). Lo que aún no está claro es si esto se debe a que las hembras seleccionan machos que cantan mucho, o si los machos que defienden territorios en áreas con mayor abundancia de hembras cantan más porque la presencia de hembras los estimula a cantar. En *O. granulifera*, los machos incrementan su actividad de canto drásticamente cuando una hembra se aproxima a su territorio e incluso los machos verdes, que normalmente cantan poco, dedican más del 70% de su tiempo a cantar en estas condiciones (Willink *et al.*, 2014b).

También existe una estrategia alternativa a la territorialidad que ayuda a los machos a conseguir hembras. Parece que esta estrategia es poco común. Se han observado machos satélites que invaden los territorios de machos que están cantando con varias hembras presentes. Estos machos satélite tratan de atraer a una de las hembras con cantos muy suaves y guiarla afuera del territorio para aparearse (Meuche & Pröhl, 2011).

Además, se ha documentado variación en el comportamiento de las hembras. En una población con una proporción igual de ambos sexos (1:1), las hembras visitaron territorios de varios machos y se observó que una parte de las hembras rechazó al macho en la última parte del cortejo. Esto quiere decir que las hembras hicieron una selección (Pröhl & Hödl, 1999). En una población con una proporción de sexos sesgada hacia las hembras (3:1), las hembras no seleccionaron ni rechazaron machos, sino que se apareaban con el macho que estuviera cantando más cerca. Experimentos de reproducción artificial de cantos a través de parlantes (play-back) en esta población verificaron que las hembras prefieren a los machos cercanos sobre machos con cantos de baja frecuencia dominante (frecuencia que contiene mas energía que otras frecuencias) y altas tasas de canto, características que son atractivas para hembras en otras especies de ranas (Meuche *et al.*, 2013).

La selección de pareja no sólo es importante para encontrar un macho de ciertas características ventajosas dentro de una población, sino también para el reconocimiento de la propia especie o de la propia población. Los dos mecanismos no se pueden distinguir fácilmente ya que una pareja de otra especie representa una pareja de mala calidad. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que hay variación entre poblaciones, grupos genéticos y especies en los caracteres sexuales como cantos y patrones de color. Aunque los cantos de las especies de *Oophaga* tienen una estructura similar (fig. 6), que se podría describir como “zumbido”, ellos varían en la duración de notas, la tasa de notas y en la frecuencia dominante. Además dentro de cada especie hay variación en los cantos entre las poblaciones y los grupos genéticos (Pröhl *et al.*, 2007; Brusa *et al.*, 2013). La variación en los morfotipos de diferentes coloraciones se da sobre todo en la región Bocas del Toro en Panamá en el grupo genético Sur de *O. pumilio* y el grupo genético Norte en *O. granulifera* (Pröhl *et al.*, 2013).

La distribución de *O. granulifera* no se solapa en su distribución con la de otras especies de *Oophaga*, pero la de *O. pumilio* ocurre en parapatría, es decir que su distribución se solapa parcialmente con al menos otras dos especies: *Oophaga arborea*, en la vertiente Caribe del oeste de Panamá, y *Oophaga vincentei*, en el sureste de la región de Bocas del Toro (Myers *et al.*, 1984; Ostrowski & Maan, 2015a). En estas zonas de parapatría, al igual

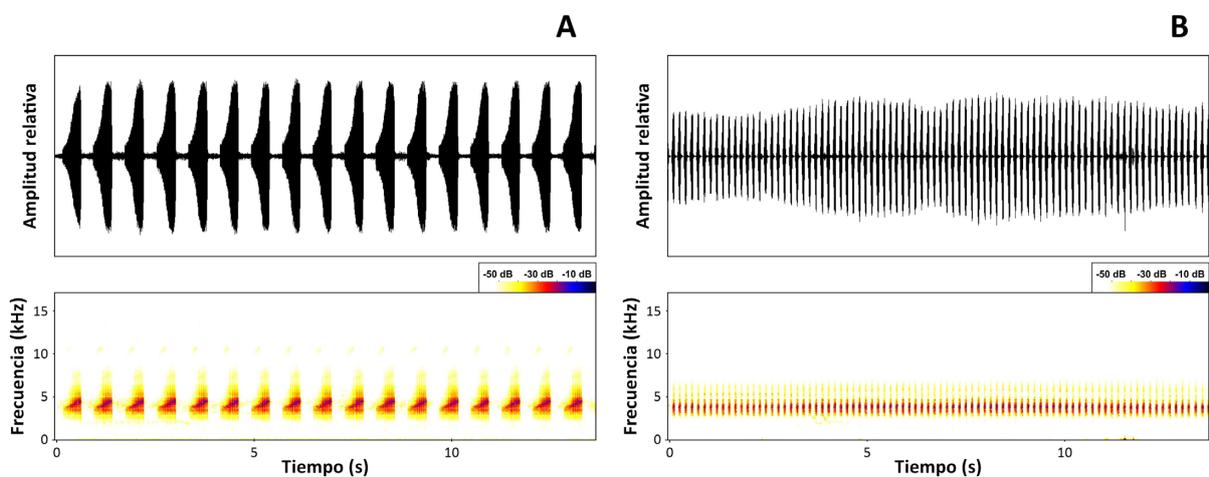


Figura 6. Presentación gráfica de los cantos de advertencia de A) *O. granulifera* y B) *O. pumilio*. Las figuras muestran un oscilograma arriba y un espectrograma (= sonograma) abajo. El oscilograma muestra el amplitud del sonido contra el tiempo. El espectrograma indica la distribución de energía a través de las frecuencias contra el tiempo. Se nota que en las dos especies la frecuencia dominante (área oscura rojo-azul) se encuentra alrededor de 4 kilohercios. Las notas del canto son mas largas y se reproducen a una tasa más lenta en *O. granulifera* que en *O. pumilio*.

que en áreas donde los grupos genéticos se solapan (fig. 1: áreas sombreados) la selección de pareja basada en señales sexuales podría evitar la hibridación y así asegurar la reproducción con una pareja compatible.

Algunos estudios trataron de investigar las preferencias de las hembras por cantos y colores locales versus cantos y colores de otras poblaciones. Los resultados son un poco ambiguos, ya que se descubrió que en algunas poblaciones de Panamá las hembras prefieren machos de la coloración local, pero en otras poblaciones no hay tales preferencias (Summers *et al.*, 1999; Maan & Cummings, 2008; Richards-Zawacki & Cummings, 2011; Richards-Zawacki *et al.*, 2012). Otros estudios indicaron que las hembras prefieren colores más brillantes sobre colores opacos (Maan & Cummings, 2009; Dreher *et al.*, datos no publicados), y que los machos más brillantes son más agresivos (Crothers & Cummings, 2015). Al contrario otra investigación descubrió que los cantos locales son más importantes que los colores para atraer a las hembras desde largas distancias, probablemente porque los cantos son perceptibles desde distancias de varios metros mientras que el reconocimiento de los colores alcanza solamente distancias cortas (Dreher & Pröhl, 2014). Los cantos permiten a las hembra reconocer a su propia especie o grupo genético claramente, mientras los padrones de color parecen haber evolucionado por selección natural (Saporito *et al.*, 2007; Pröhl & Ostrowski, 2011; Maan & Cummings, 2012; Dreher *et al.*, 2015) y/ o una combinación entre selección natural, selección sexual y reducción en el flujo genético entre poblaciones (Cummings & Crothers, 2013; Gehara *et al.*, 2013).

TRES ESPECIES DE *OOPHAGA* POCO CONOCIDAS EN PANAMÁ

Existen por lo menos otras tres especies de *Oophaga* que han sido descubiertas en Panamá: *Oophaga speciosa* (Jungfer, 1985), *O. arborea* (Myers *et al.*, 1984) y *O. vincentei* (Jungfer *et al.*, 1996; Lötters *et al.* 2007). Estas especies han sido poco estudiadas ya que su rangos de distribución son pequeños y sus hábitats menos accesibles. *Oophaga speciosa* tiene un rango de distribución muy limitado en el Valle Chiriqui superior en el Oeste de Panamá, donde habita bosques húmedos premontanos y bosques nublados. Las ranas miden entre 26-30 mm y su coloración varía entre rojo vino claro hasta oscuro con manchas oscuras (Jungfer, 1985). *Oophaga arborea* habita bosques húmedos de tierras bajas en el Caribe de Panamá hasta bosques premontanos lluviosos y nublados en la provincia Ngäbe-Buglé (Myers *et al.*, 1984). La coloración varía entre negro y café-bronce salpicado con puntos amarillos, y el tamaño entre 20 y 22 mm (Myers *et al.* 1984). La tercera especie, *O. vincentei* habita bosques caribeños de tierras bajas y premontanos húmedos en los distritos de El Copé, el Valle de Antón y Santa Fé en Panamá central (Jungfer, 1996). A lo largo del Río Concepción hay una población simpátrica con *O. pumilio* (Ostrowski & Maan, 2015a). Las ranas son pequeñas (19-20 mm) y las poblaciones de esta especie son bastantes polítipicas en cuanto a la coloración dorsal: hay poblaciones rojas, verdes, de color amarillo, turquesa o verde menta. La mayoría de las ranas poseen barras o manchas oscuras. Además existe una población de ranas muy pequeñas (~16 mm) rojas con piernas azules en la Isla Escudo de Veraguas y la Península Valiente. Estas ranas difieren etológica y genéticamente de las otras especies de *Ooophaga*; pero todavía no se ha realizado una descripción taxonómica para esta población (Steinmann & van der Lingen, 2014).

Aunque todos estos *Oophaga* de Panamá son pocos estudiados, su relación filogenética con respecto a los dos grupos genéticos de *O. pumilio* son sumamente interesantes y proveen información valiosa sobre la especiación dentro del género *Oophaga*. Mientras *O. granulifera* es la especie menos emparentada con las otras especies en Costa Rica y Panamá (Clough & Summers, 2000) los otros dos linajes, el de *O. pumilio* y el de las *Oophaga* spp. de Panamá, son genéticamente bastantes cercanos indicando una radiación reciente (Hagemann & Pröhl, 2007). Curiosamente, *O. pumilio* no es monofilética en relación a las otras especies. *Oophaga arborea* forma un clado con las poblaciones del Sur de *O. pumilio*, mientras *O. speciosa* y las poblaciones de Escudo de Veraguas/ Península Valiente se encuentran en un clado con el linaje del norte de *O. pumilio* (Hagemann & Pröhl, 2007); *O. vincentei* está situada genéticamente entre los dos linajes de *O. pumilio*, pero es más cercana a las *O. pumilio* del norte (Hauswaldt *et al.*, 2011). Debido a esta mezcla de diferentes clados se podría argumentar que *O. pumilio* del norte y sur representan diferentes especies, sin embargo hay un flujo de genes pronunciado en el centro de Costa Rica entre los dos grupos, verificando que la especiación no ha terminado (Hauswaldt *et al.*, 2011).

Por otro lado, las especies de Panamá se distinguen ecológicamente de *O. pumilio* por sus cantos de advertencia y/o su tamaño. *Oophaga speciosa* es más grande que *O. pumilio*, habita bosques a mayor altitud y produce cantos con una frecuencia dominante más baja y notas un poco más largas (Jungfer, 1985). *Oophaga arborea* y *O. vincentei* son arborícolas y habitantes de epífitas fitotélmicas. Aunque hay observaciones de parapatría con *O. pumilio* en las tierra bajas, las dos especies están espacialmente separadas de *O. pumilio* en su microhábitat (Myers *et al.*, 1984; Jungfer, 1988; Jungfer, 1996). Además *O. arborea* produce cantos de una frecuencia dominante más baja, y notas más largas, mientras *O. vincentei* produce cantos con una frecuencia dominante más alta y notas de una duración mucho más larga que *O. pumilio* (Myers *et al.*, 1984; Jungfer *et al.*, 1996). Las dos especies son más grandes que las *O. pumilio* de Panamá (Myers *et al.*, 1984; Jungfer, 1996) pero más pequeñas que *O. speciosa*.

Como los cantos de advertencia juegan un papel importante en la selección sexual en los anuros (Gerhardt & Huber, 2002) y particularmente en *O. pumilio* donde las hembras prefieren cantos de los machos de su propio grupo genético (Dreher & Pröhl, 2014), se puede concluir que las especies de *Oophaga* en Panamá evolucionaron a causa de presiones selectivas que resultaron en diferenciación ecológica y acústica, en ausencia de gran diferenciación genética. Futuros estudios deberán aclarar si hay flujo de genes entre las poblaciones parapátricas. En cuanto al comportamiento, los machos de *O. arborea* parecen ser poco territoriales (Myers *et al.*, 1984) en comparación con los machos de otras especies de *Oophaga*. Sin embargo el comportamiento sexual y el cuidado parental parecen ser muy similar entre todos los *Oophaga* (Limirick, 1980; Weygoldt, 1980; Jungfer, 1985; Jungfer, 1988; Jungfer, 1996; van Wijngaarden & Bolaños, 1992; Brust, 1993). Igualmente la población de Escudo de Veraguas parece demostrar un comportamiento territorial y reproductivo similar al descrito para *O. pumilio*, pero los cantos se distinguen por tener notas mucho más cortas (Ostrowski & Mahn, 2015b).

CONSERVACIÓN: ¿CUÁL ES EL FUTURO DE LAS RANAS *OOPHAGA* EN COSTA RICA Y PANAMÁ?

Las dos especies de *Oophaga* en Costa Rica se encuentran en distintas categorías de amenaza según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN): *O. pumilio* es una especie de preocupación menor (Solis *et al.*, 2010), mientras que *O. granulifera* se cataloga como vulnerable (Solis *et al.*, 2008). Una de las razones para esta diferencia es que *O. pumilio* se encuentra a menudo en hábitats alterados, como plantaciones abandonadas de cacao y banano, jardines y matorrales. Por otro lado, *O. granulifera* se asocia más con bosques y sobretodo a los lados de quebradas en el piedemonte. Además, la distribución de *O. pumilio* es más amplia y su densidad poblacional a menudo es mayor.

Sin embargo, ambas especies comparten importantes amenazas. Según la UICN, la tendencia demográfica en ambas especies es decreciente. Una de las razones es la continua destrucción del hábitat para asentamientos humanos y agricultura convencional, aunque *O. pumilio* prevalece en ciertas plantaciones orgánicas (Solis *et al.*, 2008, 2010). Además la captura ilegal de estas ranas para el comercio de mascotas, sobretodo en Estados Unidos y Europa, es un problema persistente y de dimensiones desconocidas (Steinmann & van der Lingen, 2014). Encima de esto, estudios recientes sugieren que el cambio climático puede afectar las poblaciones de éstas y otras ranas, incluso en zonas protegidas, debido a los cambios en la cantidad de hojarasca en el bosque (Whitfield *et al.*, 2007).

En Costa Rica, el Sistema Nacional de Áreas de Conservación (SINAC) protege las poblaciones mejor conocidas en ambas especies. Por ejemplo, hay poblaciones de *O. pumilio* en el Parque Nacional Tortuguero, en la Reserva Biológica Hitoy-Cerere, en varios Refugios de Vida Silvestre estatales, mixtos y privados como Gandoca-Manzanillo, Barra del Colorado y La Tirimbina y Zonas Protectoras como La Selva y la Cuenca del Río Banano. Por otro lado, *O. granulifera* se encuentra protegida en el Parque Nacional Corcovado, el Parque Nacional Piedras Blancas y Refugios de Vida Silvestre aledaños. Muy lamentablemente, las poblaciones del grupo genético Norte, donde ha ocurrido la divergencia evolutiva en la coloración, están prácticamente desprotegidas, ya que este área del país apenas cuenta con algunos Refugios de Vida Silvestre privados o mixtos, como Hacienda Barú y Portalón y que son de los más pequeños en Costa Rica.

Igualmente en Panamá hay refugios y reservas que protegen una parte de su diversidad biológica. *Oophaga pumilio* está protegida en el Parque Nacional Marino Isla Bastimentos dentro del archipiélago de Bocas del Toro (Summers *et al.*, 1997) que protege algunos morfotipos. Sin embargo la mayoría de los morfotipos no están bajo protección en las islas, y más bien están en peligro por el creciente turismo y colecta comercial (Solis *et al.*, 2010a). Las especies *O. speciosa* y *O. arborea* están categorizadas como “En peligro” dado a sus pequeño rangos y poblaciones con tendencia decreciente (Solis *et al.*, 2010b,c). Una parte del rango de distribución de estas especies se encuentra en dos áreas protegidas, el Bosque protector Palo Seco y el Parque Internacional La Amistad. Lötters *et al.* (2007) suponen que las dos especies están en el riesgo de infectarse con el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis*, que ha arrasado con múltiples especies en la región en las últimas décadas (Lips, 1999). *Oophaga vincentei* es clasificada como “Datos insuficientes” por la UICN. Otras amenazas incluyen la pérdida de hábitat por tala, el desarrollo de asentamientos humanos, explotación pecuaria y colecciones para el comercio de mascotas (Solis *et al.*, 2004).

Se podría pensar que no hace falta proteger a una especie en todo su rango de distribución, sino solo algunas poblaciones lo suficientemente grandes y/o conectadas como para permitir la persistencia de la especie. Es posible que actualmente cumplamos con este objetivo básico para *Oophaga*. Sin embargo, los resultados de más de 20 años de estudios científicos sugieren que si no protegemos a estas especies a lo largo de su extensión perderíamos una gran diversidad de trayectorias evolutivas que se reflejan en una variedad de colores, cantos, comportamientos, estrategias reproductivas y posiblemente otros rasgos que aún no se han estudiado. Pensamos

que esta diversidad es sumamente valiosa, no sólo por su belleza inherente, sino también porque nos permite entender cómo procesos de miles de millones de años moldean cada detalle en la naturaleza. La pregunta es: ¿Están Costa Rica y Panamá listas para apreciar y defender tanto la diversidad de especies como los procesos evolutivos que la generan?

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a todos aquellos estudiantes que en los últimos años ayudaron con la colecta de datos en los estudios de la ecología de las especies *O. granulifera* y *O. pumilio*. Agradecemos también a los funcionarios del MINAE (Costa Rica) y ANAM (Panamá) por haber colaborado con la obtención de los permisos de investigación, y Sönke van der Berg por haber ayudado en la preparación de las figuras 1 y 6. Damos las gracias a los revisores, Gonçalo M. Rosa y Félix Requena que amablemente ayudaron de mejorar el texto.

LITERATURA CITADA

- Batista, A., Köhler, G. (2008). Variation in *Oophaga pumilio* (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) in Western Panama. *Salamandra*, 44: 225-234.
- Bauer, L. (1988). Pijlgifkikkers en verwanten: de familie Dendrobatidae. *Het Paludarium* 1 November, 1988: 1-6.
- Bauer, L. (1994). New names in the family Dendrobatidae (Anura, Amphibia). *RIPA*, Fall: 1-6.
- Bee, M.A. (2003). A test of the 'dear enemy effect' in the strawberry dart-poison frog (*Dendrobates pumilio*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 54: 601-610.
- Bolaños, F. (1990). *Actividad de canto y territorialidad en Dendrobates granuliferus* Taylor 1958. MSc thesis, Maestría. Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad de Costa Rica, San José.
- Bourne, G.R., Collins, A.C., Holder, A.M., McCarthy, C.L. (2001). Vocal Communication and Reproductive behavior of the frog *Colostethus beebei* in Guayana. *Journal of Herpetology*, 35: 272-281.
- Brown, J.L., Morales, V., Summers, K. (2010). A key ecological trait drove the evolution of biparental care and monogamy in an amphibian. *The American Naturalist*, 175: 436-446.
- Brusa, O., Bellati, A., Meuche, I., Mundy, N., Pröhl, H. (2013). Divergent evolution in the polymorphic granular poison-dart frog, *Oophaga granulifera*: genetics, colouration, advertisement calls and morphology. *Journal of Biogeography*, 40: 394-408.
- Brust, D.G. (1993). Maternal brood care by *Dendrobates pumilio*: A frog that feeds its young. *Journal of Herpetology*, 27: 96-98.
- Bunell, P. (1973). Vocalizations in the territorial behavior of the frog *Dendrobates pumilio*. *Copeia*, 1973: 277-285.
- Caldwell, J.P. (1996). The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frogs (Family Dendrobatidae). *Journal of Zoology*, 240: 75-101.
- Clough, M., Summers, K. (2000). Phylogenetic systematics and biogeography of poison frogs: evidence from mitochondrial DNA sequences. *Biological Journal of the Linnean Society*, 70: 515-540.
- Crothers, L.C., Cummings, M.E. (2015). A multifunctional warning signal behaves as an agonistic status signal in a poison frog. *Behavioral Ecology*, 26: 560-568.
- Cummings, M.E., Crothers, L.R. (2014). Interacting selection diversifies warning signals in a polytypic frog: an examination with the strawberry poison frog. *Evolutionary Ecology*, 27: 693-71.
- Crump, M.L. (1972). Territoriality and mating behavior in *Dendrobates granuliferus*. *Herpetologica*, 28: 195-198.
- Daly, J.W., Myers, C.W. (1967). Toxicity of panamanian poison Frogs (*Dendrobates*): Some biological and chemical aspects. *Science*, 156: 970-973.
- Daly J.W., Myers, C.W., Whittaker, N. (1987). Further classification of skin alkaloids from neotropical poison frogs (Dendrobatidae), with a general survey of toxic noxious substances in the amphibia. *Toxicon*, 25: 1023-1095.
- Daly, J.W., Secunda, S.I., Garraffo, H.M., Spande, T.F., Wisnieski, A., Cover, J.F., Jr. (1994). An uptake system for dietary alkaloids in poison frogs (Dendrobatidae). *Toxicon*, 32: 657-63.
- Darst, C.R., Menéndez-Guerrero P.A., Coloma, L.A., Cannatella D.C. (2005). Evolution of dietary specialization and chemical defense in poison frogs (Dendrobatidae): a comparative analysis. *The American Naturalist*, 165: 56-69.

- Donnelly, M.A. (1989). Effects of reproductive resource supplementation on space-use patterns in *Dendrobates pumilio*. *Oecologia*, 81: 212-218.
- Dreher, C.E., Cummings, M.E., Pröhl, H. (2015). An analysis of predator selection to affect aposematic coloration in a poison frog species. *PLoS One*, 10: e013057.
- Dreher, C.E., Pröhl, H. (2014). Multiple sexual signals: calls over colors for mate attraction in an aposematic, color-diverse poison frog. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2: 22.
- Forrest, T.G. (1994). From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *American Zoologist*, 34: 644-654.
- Frost, D.R. (2015). *Amphibian species of the World: an online reference*. Version 6.0. American Museum of Natural History, New York. Available from <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html> (accessed October 2015).
- Galindo-Uribe, D.M., Sunyer, J., Hauswaldt, J.S., Amézquita, A., Pröhl, H., Vences, M. (2014). Colour and pattern variation and Pleistocene phylogeographic origin of the strawberry poison frog, *Oophaga pumilio*, in Nicaragua. *Salamandra*, 50: 225-235.
- Gehara, M., Summers, K., Brown, J.L. (2013). Population expansion, isolation and selection: novel insights on the evolution of color diversity in the strawberry poison frog. *Evolutionary Ecology*, 27: 797-824.
- Gerhardt, H.C., Huber, F. (2002). *Acoustic communication in insects and anurans*. University of Chicago press, Chicago and London.
- Goodman, D.E. (1971). Territorial behavior in a Neotropical frog, *Dendrobates granuliferus*. *Copeia*, 1971: 365-370.
- 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., 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.
- Hagemann, S., Pröhl, H. (2007). Mitochondrial paraphyly in a polymorphic poison frog species (Dendrobatidae; *D. pumilio*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45: 740-747.
- Hauswaldt, J.S., Ludewig, A.-K., Vences, M., Pröhl, H. (2011). Widespread co-occurrence of divergent mitochondrial haplotype lineages in a Central American species of poison frog (*Oophaga pumilio*). *Journal of Biogeography*, 38: 711-726.
- Hegna, R.H., Saporito, R.A., Donnelly, M.A. (2012). Not all colors are equal: predation and color polytypism in the aposematic poison frog *Oophaga pumilio*. *Evolutionary Ecology*, 27: 831-845.
- Juncá, F.A., Altig, R., Gascon, C. (1994). Breeding biology of *Colostethus stepheni*, a dendrobatid frog with a nontransported nidicolous tadpole. *Copeia*, 1994: 747-750.
- Jungfer, K.H. (1985). Beitrag zur Kenntnis von *Dendrobates speciosus*. *Salamandra*, 21: 263-280.
- Jungfer, K.H. (1988). Froschlurche von Fortuna, Panama. II. Hylidae (2), Centrolenidae, Dendrobatidae. *Herpetofauna*, 19: 6-12.
- Jungfer, K.H., Weygoldt, P., Juraske, N. (1996). *Dendrobates vicentei*, ein neuer Pfeilgiftfrosch aus Zentral Panama. *Herpetofauna*, 18: 17-26.
- Köhler, G. (2011). *Amphibians of Central America*. Herpeton Verlag Elke Köhler, Offenbach.
- Limerick, S. (1980). Courtship behavior and oviposition of the poison-arrow frog *Dendrobates pumilio*. *Herpetologica*, 36: 69-71.
- Lips, K. (1999). Mass mortality and population decline of anurans at an upland site in western Panama. *Conservation Biology*, 13: 117-125.
- Lötters S., Jungfer, K.-H., Henkel, F.W., Schmidt, W. (2007). *Poison frogs: Biology, species & captive husbandry*. Edition Chimaira, Frankfurt am Main.
- Maan, M.E., Cummings, M.E. (2008). Female preference for aposematic signal components in a polymorphic poison frog. *Evolution*, 62: 2334-2345.
- Maan, M.E., Cummings, M.E. (2009). Sexual dimorphism and directional sexual selection on aposematic signals in a poison frog. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 19072-19077.
- Maan, M.E., Cummings, M.E. (2012). Poison frog colors are honest signals of toxicity, particularly for bird predators. *American Naturalist*, 179: 1-14.

- Maple, M. (2002). Maternal effects on offspring fitness in *Dendrobates pumilio*, the strawberry poison frog. PhD thesis, University of Kentucky, Lexington.
- Medina I., Wang I.J., Salazar C., Amézquita A. (2013). Hybridization promotes color polymorphism in the aposematic harlequin poison frog, *Oophaga histrionica*. *Ecology and Evolution*, 3: 4388-4400.
- Meuche, I., Brusa, O., Linsenmair, K.E., Keller, A., Pröhl, H. (2013). Only distance matters - non-choosy females in a poison frog population. *Frontiers in Zoology*, 10: 29.
- Meuche, I., Linsenmair, K.E., Pröhl, H. (2012). Intrasexual competition, territoriality, and bioacoustic communication in male strawberry poison frogs (*Oophaga pumilio*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66: 613-621.
- Meuche, I., Pröhl, H. (2011). Alternative mating tactics in the strawberry poison frog (*Oophaga pumilio*). *Herpetological Journal*, 21: 275-277.
- Meuche, I., Linsenmaier, K.E., Pröhl, H. (2011). Female territoriality in the strawberry poison frog (*O. pumilio*). *Copeia*, 2011: 351-356.
- Myers, C.W., Daly, J.W., Malkin, B. (1978). A dangerously toxic new frog (*Phylllobates*) used by Emberá Indians of Western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 161: 307-366.
- Myers, C.W., Daly, J.W. (1983). Dart-poison frogs. *Scientific American*, 248: 96-105.
- Myers, C.W., Daly, J.W., Martínéz, V. (1984). An arboreal poison frog (*Dendrobates*) from western Panama. *American Museum Novitates*, 2783: 1-20.
- Noonan, B.P., Wray K.P. (2006). Neotropical Diversification: The effects of a complex history on diversity within the poison frog genus *Dendrobates*. *Journal of Biogeography*, 33: 1007-1022.
- Ostrowski, T., Mahn, T. (2015a). Artbeschreibung *Oophaga vicentei*. Dendrobases.de: Eine Online-Datenbank der Familie Dendrobatidae (Anura). Available from www.dendrobases.de/html/D_oophaga_vicentei.html (accessed October 2015).
- Ostrowski, T., Mahn, T. (2015b). Artbeschreibung *Oophaga* sp. "Escudo". Dendrobases.de: Eine Online-Datenbank der Familie Dendrobatidae (Anura). Available from www.dendrobases.de/html/D_oophaga_species01.html (accessed October 2015).
- Paluh, D.J., Hantak M.M., Saporito, R.A. (2014). A test of aposematism in the *Dendrobatid* poison frog *Oophaga pumilio*: The importance of movement in clay model experiments. *Journal of Herpetology*, 48: 249-254.
- Pröhl H. (1997). Patrón de actividad reproductiva de *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae). *Revista de Biología Tropical*, 45: 1671-1676.
- Pröhl, H., Hödl, W. (1999). Parental investment, potential reproductive rates and mating system in the strawberry dart-poison frog *Dendrobates pumilio*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46: 215-220.
- Pröhl, H., Berke., O. (2001). Spatial distribution of male and female strawberry dart-poison frogs and their relation to female reproductive resources. *Oecologia*, 129: 534-542.
- Pröhl, H. (2002). Population differences in female resource abundance, adult sex ratio and male mating success in *Dendrobates pumilio*. *Behavioral Ecology*, 13: 175-181.
- Pröhl, H. (2005a). Territoriality in dendrobatid frogs. *Journal of Herpetology*, 39: 354-365.
- Pröhl, H. (2005b). Clutch loss affects the operational sex ratio in a poison frog. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58: 310-315.
- Pröhl, H., Hagemann, S., Karsch, J., Höbel, G. (2007). Geographic advertisement call variation in the strawberry poison frog *Dendrobates pumilio*. *Ethology*, 113: 825-837.
- Pröhl, H., Ostrowski, T. (2011). Behavioural elements reflect phenotypic colour divergence in a poison frog. *Evolutionary Ecology*, 25: 993-1015.
- Pröhl, H., Willink, B., Hauswaldt, S. (2013). Geographic variation in sexual signals and behaviour in two species of poison frogs. *Evolutionary Ecology Research*, 15: 1-21.
- Richards-Zawacki, C.L., Cummings M.E. (2011). Intraspecific reproductive character displacement in a polymorphic poison dart frog, *Dendrobates pumilio*. *Evolution*, 65: 259-267.
- Richards-Zawacki, C.L., Wang, I.J., Summers, K.S. (2012). Mate choice and the genetic basis for color variation in a polymorphic dart frog: Inferences from a wild pedigree. *Molecular Ecology*, 21: 3879-3892.
- Richards-Zawacki, C.L., Yeager, J., Bart, H.P.S. (2013). No evidence for differential survival or predation between sympatric color morphs of an aposematic poison frog. *Evolutionary Ecology*, 27: 783-795.

- Roithmair, M.E. (1994). Male territoriality and female mate selection in the dart-poison frog *Epipedobates trivittatus* (Dendrobatidae, Anura). *Copeia*, 1994: 107-115.
- Rudh, A., Rogell, B., Håstad, O., Qvarnström, A. (2011). Rapid population divergence linked with co-variation between coloration and sexual display in strawberry poison frogs. *Evolution*, 65: 1271-1282.
- Rudh, A., Rogell, B., Höglund, J. (2007). Non-gradual variation in colour morphs of the strawberry poison frog *Dendrobates pumilio*: genetic and geographical isolation suggest a role for selection in maintaining polymorphism. *Molecular Ecology*, 16: 4284-94.
- Santos, J.C., Coloma, L.A., Cannatella, D.C. (2003). Multiple, recurring origins of aposematism and diet specialization in poison frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100: 12792-12797.
- Santos, J.C., Coloma, L.A., Summers, K., Caldwell, J.P., Ree, R., Cannatella, D.C. (2009). Amazonian Amphibian Diversity is primarily derived from Late Miocene Andean Lineages. *PLoS Biology*, 7: e1000056.
- Saporito, R.A., Garraffo, H.M., Donnelly, M.A., Edwards, A.L., Longino, J.T., Daly, J.W. (2004). Formicine ants: an arthropod source for the pumiliotoxin alkaloids of dendrobatid poison frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101: 8045-8050.
- Saporito, R.A., Donnelly, M.A., Norton, R., Garraffo, H.M., Spande, T.F., Daly, J.W. (2007a). Oribatid mites as a major dietary source for alkaloids in poison frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 8885-8890.
- Saporito, R.A., Donnelly, M.A., Spande, T.F., Garraffo, H.M. (2012). A review of chemical ecology in poison frogs. *Chemoecology*, 22: 159-168.
- Saporito, R.A., Zuercher, R., Roberts, M., Gerow, K.G., Donnelly, M.A. (2007b). Experimental evidence for aposematism in the dendrobatid poison frog *Oophaga pumilio*. *Copeia*, 2007: 1006-1011.
- Saporito, R.A., Donnelly, M.A., Jain, P., Garraffo, H.M., Spande, T.F., Daly, J.W. (2007c). Spatial and temporal patterns of alkaloid variation in the poison frog *Oophaga pumilio* in Costa Rica and Panama over 30 years. *Toxicon*, 50: 757-78.
- Savage, J.M. (2002). *The amphibians and reptiles of Costa Rica*. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Solís, F., Ibáñez, R., Jaramillo, C., Fuenmayor, Q. (2004). *Oophaga vicentei*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2004: e.T55209A11267037. Available from www.iucnredlist.org (accessed October 2015).
- Solís, F., Ibáñez, R., Chaves, G., Savage, J., Jaramillo, C., Fuenmayor, Q., Bolaños, F. (2008). *Oophaga granulifera*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2008: e.T55186A11253972. Available from www.iucnredlist.org (accessed October 2015).
- Solís, F., Ibáñez, R., Jaramillo, C., Chaves, G., Savage, J., Köhler, G., Cox, N.A. (2010). *Oophaga pumilio*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2010: e.T55196A11257471.
- Solís, F., Ibáñez, R., Jaramillo, C., Fuenmayor, Q. (2010). *Oophaga speciosa*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2010: e.T55201A11264253. Available from www.iucnredlist.org (accessed October 2015).
- Solís, F., Ibáñez, R., Jaramillo, C., Fuenmayor, Q. (2010). *Oophaga arborea*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2010: e.T55173A11250657. Available from www.iucnredlist.org (accessed October 2015).
- Staudt, K., Meneses Ospina, S., Pröhl, H. (2010). Foraging behaviour and territoriality of the strawberry poison frog (*Oophaga pumilio*) in dependence of the presence of ants. *Amphibia-Reptilia*, 31: 217-227.
- Steinmann, F., van der Lingen, C. (2014). *The complete Oophaga pumilio*. Edition Chimaira, Frankfurt.
- Stynoski, J.L. (2009). Discrimination of offspring by indirect recognition in an egg-feeding dendrobatid frog, *Oophaga pumilio*. *Animal Behaviour*, 78: 1351-1356.
- Stynoski, J.L. (2012). Behavioral ecology of parental care in a dendrobatid frog. PhD thesis, University of Miami, Miami, FL
- Stynoski, J.L., Torres-Mendoza, Y., Sasa-Marin, M., Saporito, R.A. (2014a). Evidence of maternal provisioning of alkaloid-based chemical defenses in the strawberry poison frog *Oophaga pumilio*. *Ecology*, 95: 587-593.
- Stynoski, J.L., Shelton, G., Stynoski, P. (2014). Maternally derived chemical defences are an effective deterrent against some predators of poison frog tadpoles (*Oophaga pumilio*). *Biology Letters*, 10: 20140187.
- Summers, K. (1992). Dart-poison frogs and the control of sexual selection. *Ethology*, 91: 89-107.
- Summers, K., Bermingham, E., Weigt, L., McCafferty, S., Dahistrom, L. (1997). Phenotypic and genetic divergence in three species of dart-poison frogs with contrasting parental behavior. *Journal of Heredity*, 88: 8-13.

- Summers, K., Clough, R.M., Cronin, T.W. (1999). Visual mate choice in poison frogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266: 2141-2145.
- Summers, K., Clough, M.E. (2001). The evolution of coloration and toxicity in the poison frog family (Dendrobatidae). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98: 6227-6232.
- Summers, K., Cronin, T.W., Kennedy, T. (2003). Variation in spectral reflectance among populations of *Dendrobates pumilio*, the strawberry poison frog, in the Bocas del Toro Archipelago, Panama. *Journal of Biogeography*, 30: 35-53.
- Toft, C.A. (1995). Evolution of diet specialization in poison dart frogs. *Herpetologica*, 51: 202-216.
- Ursprung, E., Ringler, M., Jehle, R., Hödl, W. (2011). Strong male/male competition allows for nonchoosy females: high levels of polygynandry in a territorial frog with paternal care. *Molecular Ecology*, 20: 1759-1771.
- van Wijngaarden, R., Bolaños, F. (1992). Parental care in *Dendrobates granuliferus* (Anura: Dendrobatidae) with description of the tadpole. *Journal of Herpetology*, 26: 102-105.
- van Wijngaarden, R., Von Gool, S. (1994). Site fidelity and territoriality in the dendrobatid frog *Dendrobates granuliferus*. *Amphibia-Reptilia*, 15: 171-181.
- Wang, I.J., Shaffer, H.B. (2008). Rapid color evolution in an aposematic species: a phylogenetic analysis of color variation in the strikingly polymorphic strawberry poison-dart frog. *Evolution*, 62: 2742-2759.
- Wang, I.J. (2011). Inversely related aposematic traits: reduced conspicuousness evolves with increased toxicity in a polymorphic poison-dart frog. *Evolution*, 65: 1637-1649.
- Weygoldt, P. (1980). Complex brood care and reproductive behavior in captive poison arrow frogs, *Dendrobates pumilio* O. Schmidt. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7: 329-332.
- Whitfield, S.M., Bell, K.E., Philippi, T., Sasa, M., Bolaños, F., Chaves, G., Savage, J.M., Donnelly, M.A. (2007). Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 8352-8356.
- Willink, B., Brenes-Mora, E., Bolaños, F., Pröhl, H. (2013). Not everything is black and white: Color and behavioral variation reveal a continuum between cryptic and aposematic strategies in a polymorphic poison frog. *Evolution*, 67: 2783-2794.
- Willink, B., García-Rodríguez A., Bolaños F., Pröhl H. (2014a). The interplay between multiple predators and prey color divergence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113: 580-589.
- Willink, B., Bolaños, F., Pröhl, H. (2014b). Conspicuous displays in cryptic males of a polytypic poison-dart frog. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68: 249-261.