

---

## Comportamientos conspicuos de *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861) en cautiverio

### Conspicuous behaviors of *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861) in captivity

JAIME DE LA OSSA<sup>1</sup>, JORGE CONTRERAS-GUTIÉRREZ<sup>2</sup>, JORGE CAMPILLO-CASTRO<sup>2</sup>

---



#### RESUMEN

El presente trabajo evaluó los despliegues de comportamientos más notorios que presenta *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861) en cautiverio. Como comportamientos conspicuos por la frecuencia y duración de los mismos se tienen: refugio (39,9%), asoleado (22,8%) y quietud (20,9%), despliegues caracterizados por inmovilidad. Se plantea que existe una fidelidad de sitio, que no tiene que ver con comportamiento sexual ni con defensa territorial, como sucede en medio natural, que se relaciona con las condiciones de hábitat y se demuestra que aspectos etológicos como refugio y quietud, que no se reportan de forma concisa para medio natural, son parte importante del repertorio conductual de esta especie bajo condiciones restrictivas de hábitat.

• **PALABRAS CLAVE:** *Dendrobates truncatus*, cautiverio, comportamiento, ocupación espacial.

#### ABSTRACT

The present work analyses the more notorious behavioral displays that *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861) exhibits in captivity. As conspicuous behaviors for the frequency and duration of the same ones were: refuge (39.9%), sunbathe (22.8%) and quiet (20.9%), all of them displays characterized by immobility. Our results show the existence of a marked “site fidelity”, not related with sexual behavior neither with territorial defense as it is described in natural environments. Such results seem to be associated with the habitat conditions in captivity. They show that ethological aspects like refuge and stillness, which are not frequently observed under natural conditions, seem to be an important part of the behavioral displays of this species in captivity.

• **KEY WORDS:** *Dendrobates truncatus*, captivity, behavior, space occupation.

---

<sup>1</sup> Universidad de Sucre. Facultad de Ciencias Agropecuarias.  
Grupo de Investigación en Biodiversidad Tropical, Colombia.  
correspondencia: jaimedelaossa@yahoo.com

<sup>2</sup> Zootecnista. Universidad de Sucre, Colombia.

## LABURPENA

Lan honetan *Dendrobates truncatus*-ek (Cope, 1861) gatibutasunean aurkeztutako jokabide nabarienen hedapena ebaluatu zen. Maiztasuna eta iraupena kontutan hartuz jokabide nabari bezala honakoak hartzen dira: babesean (%39,9), eguzkitan (%22,8) eta geldirik (%20,9), hiruak mugimendu ezak bereizitako jokabideak. Lekuari fidelkortasuna dagoela proposatzen da, baina honek, ingurune naturaletan ez bezala, ez du jokabide sexualarekin edo lurraldearen defentsarekin erlaziorik, hau habitataren ezaugarriekin erlazionatzen da; naturan modu zehatz batean erlazionatu ezin diren babesa eta geldirik egotearen moduko alderdi etologikoak, habitat baldintza murrizten pean, espezie honen jokabide erreperitorioaren zati oso garrantzitsua direla frogatzen da.

• GAKO-HITZAK: *Dendrobates truncatus*, gatibutasuna, jokabidea, espazio-okupazioa.



## INTRODUCCIÓN

---

En la familia Dendrobatidae existen en Colombia cinco géneros de los nueve conocidos a nivel mundial. Esta familia de anfibios es exclusiva de Sur y Centroamérica (MYERS & DALY, 1983). *Dendrobates truncatus* (Cope, 1861) es la especie más pequeña del género *Dendrobates* con apenas 30 mm de longitud promedio; los machos son algo más pequeños que las hembras, siendo difícil distinguir el sexo. El color de fondo es negro con rayas amarillas en el dorso y franjas o punteado dorsolateral de color blanco o crema; la zona abdominal suele tener manchas blancas. Su vida está ligada al suelo entre la hojarasca y cerca de los cursos de agua (COPE, 1861; CALDWELL, 1996).

*D. truncatus* es endémica de Colombia, con distribución registrada en regiones que van de 10 a 1100 msnm, desde Chaparral en el departamento del Tolima hasta la costa Caribe, y en tierras bajas al norte de las Cordilleras Central y Occidental al oeste del golfo de Urabá. Habita en el bosque húmedo y algunas zonas de bosque seco tropical (ZAMBRANO, 2000).

Está activa durante el día en la hojarasca del bosque de tierra firme, y excepcionalmente en bosque inundable. Los machos cantan generalmente escondidos entre hojas secas o en troncos caídos. Durante la noche se les encuentra inmóviles sobre hojas entre 5 y 40 cm sobre el suelo. Los padres acarrear los renacuajos en su espalda, para depositarlos en bromelias o fitotélmatas, para que completen su desarrollo (DUELLMAN, 1978). Se han observado en Dendrobatidae marcadas conductas de territorialismo y agresividad intra e intersexual, cortejo, apareamiento y canibalismo entre los metamórficos (DUELLMAN, 1986; GRAVES, 1999).

Se alimenta primordialmente de hormigas y otros insectos pequeños. El veneno, exudado cutáneo, lo adquieren a través de la dieta gracias a la gran

cantidad de hormigas ingeridas (DARST *et al.*, 2005). Estas ranas son insectívoras especializadas; en su dieta se incluyen además comejenes, pequeñas moscas, arañas, ciempiés, mosquitos y otros invertebrados de pequeño tamaño (ZAMBRANO, 2000).

*D. truncatus* es considerada como una especie amenazada; se encuentra en el apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES). Hasta el momento presenta categoría de bajo riesgo, casi amenazada, según las categorías globales de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) (RUEDA-ALMONACID, 1998).

Este trabajo tiene como objetivo la determinación de los comportamientos más notorios que presenta *D. truncatus* en cautiverio, tomando como pautas principales: alimentación, comportamiento grupal y ritmo diario de actividad, con el fin de apropiar información etológica que permita avanzar en procesos futuros de manejo en cautiverio.

## MATERIAL Y MÉTODOS

**Área de estudio:** Granja El Perico, Universidad de Sucre, ubicada en el municipio de Sampués (9°15'N y 71°22'O), situada en el km 8 de la carretera Sincelejo-Sampués, a 202 msnm. Es una zona perteneciente al bosque seco tropical (HOLDRIDGE, 1967), con temperatura media de 27° C (32-21 °C), 1200 mm/año de precipitación y humedad relativa media anual de 75% (PATIÑO *et al.*, 2005).

**Muestreo y captura:** El muestreo y captura se realizaron en un transecto lineal de 1000 m (9°31'51"N, 75°20'59"O y 9°32'18"N, 75°20'42"O) (BURNHAM *et al.*, 1980). Los conteos, selección de adultos y cálculos poblacionales se presentan en DE LA OSSA *et al.* (en prensa). Se capturaron manualmente diez machos y diez hembras adultas (CALDWELL, 1996), siendo transportados en bolsas de algodón con hojarasca en su interior manteniendo una temperatura media de 26 °C.

**Fase experimental:** El ensayo se llevó a cabo en un cuarto de 2 x 2 m en la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad de Sucre, donde se dispuso de dos terrarios (50 cm de largo x 30 cm de ancho x 50 cm de alto) (Fig. 1) en los que se simulaban las condiciones ambientales naturales. El experimento se realizó en DCA (Diseño completamente al azar) con dos tratamientos. Cada terrario alojó diez individuos (sin identificación de sexo) de forma aleatoria, a los que se les proporcionó diariamente alimento *ad libitum*, consistente en larvas de *Musca domestica* Linnaeus, 1758, *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830, hormigas (*Crematogaster* sp.) y termitas (familia *Termitidae*), entre las 10:00 y 12:00 horas. Se observaron y anotaron detalladamente los



Fig. 1.- Terrarios de albergue experimental para *D. truncatus*.

Fig. 1.- Experimental housing for *D. truncatus*.

despliegues de conductas y se registró el tiempo respectivo para cada una de ellas.

**Análisis estadístico:** se agruparon los datos en una tabla de frecuencias y se aplicó estadística descriptiva para cada actividad comportamental, estableciendo porcentaje, media para el tiempo y frecuencia para los despliegues analizados.

## RESULTADOS

**Comer:** los animales observaban la presa y se desplazaban de forma inmediata hacia ésta, independientemente del tipo de alimento ofrecido; por lo general esperaban unos segundos y luego desplegaban la lengua engulléndola rápidamente. En el periodo de estudio esta actividad presentó una media de  $64,3 \pm 40,8$  min (Fig. 2A).

**Refugio:** utilizaban huecos de los troncos, hojas de las bromelias debajo de piedras o comederos, entre la hojarasca o en cualquier lugar con poca luz disponible en el terrario. Este comportamiento fue el que presentó mayor frecuencia total, con una media de  $417,4 \pm 158,3$  min (Fig. 2B).

**Asoleada:** este comportamiento, de exposición a la luz, se realizaba por lo general sobre un tronco o la hoja de una bromelia, permaneciendo el individuo en absoluta quietud. Presentó una media de  $238,1 \pm 162,8$  min (Fig. 2C).

**Quietud:** se presentaba en las esquinas del terrario o en los laterales de éste, permaneciendo inmóvil el espécimen. Se registró una media de  $218,9 \pm 135,8$  min (Fig. 2D).

**Locomoción:** generalmente el desplazamiento se realizaba para buscar alimento, tipificado como saltos cortos. Con una media de  $34,0 \pm 26,7$  min (Fig. 2E).

**Sumergirse:** esta conducta se realizaba a diario, y fue general para todos los individuos. El animal sumergía el cuerpo dejando fuera la cabeza, llegando en algunas ocasiones a introducirse por completo en el agua y permaneciendo inmóvil hasta 2 min ( $\pm 0,35$ ). Se obtuvo una media de  $67,2 \pm 46,5$  min (Fig. 2F).

**Huida:** ante cualquier sonido o movimiento exterior al terrario los animales en ocasiones observaban detenidamente o simplemente huían dirigiéndose de inmediato a su refugio, lo que realizaban de forma rápida. Se obtuvo una media de  $6,6 \pm 3,1$  min (Fig. 2G).

El ritmo diario de actividad se presenta en la figura 2H.

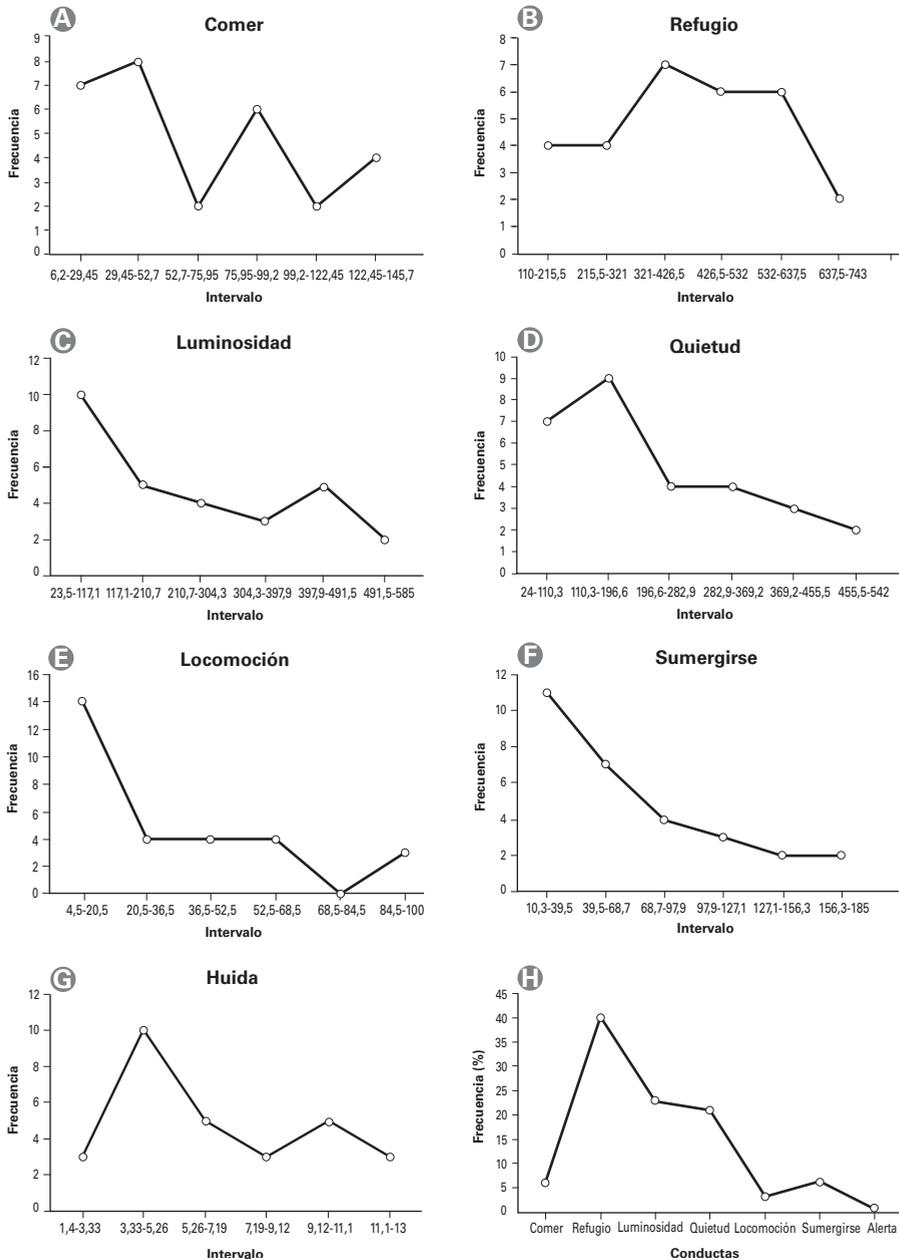


Fig. 2.- Distribución de frecuencias según el tiempo (min) empleado en: A. conducta comer, B. conducta refugio, C. conducta soleada, D. conducta quietud, E. conducta locomoción, F. conducta sumergirse, G. conducta huida, H. ritmo diario de actividad.

Fig. 2.- Distribution of frequencies vs. time (min) used in: A. eat behavior, B. refuge behavior, C. sunbath behavior, D. quiet behavior, E. locomotion behavior, F. submerge behavior, G. escape behavior, H. daily activity rhythm.

## DISCUSIÓN

---

Las ranas de los géneros *Dendrobates* y *Phylllobates* son un ejemplo bien conocido de coexistencia de coloración aposemática y toxicidad (MYERS & DALY, 1983; SUMMERS & CLOUGH, 2001; SANTOS *et al.*, 2003). Además, como se halló en este estudio, *D. truncatus* en cautiverio ocupa gran parte de su tiempo en refugio y quietud, representado por un 39,9% y un 20,9%, siendo ambos comportamientos una expresión característica de defensa que en cautividad ocupa el 60,8% de su ritmo diario de actividad, lo cual no aparece documentado para la vida libre con tal magnitud y difiere notoriamente de las descripciones de su comportamiento natural (SILVERSTONE, 1975; TOFT, 1980; ZIMMERMANN & ZIMMERMANN, 1981; MYERS & DALY, 1983; LÖTTERS *et al.*, 2007). Esto reafirma que, además del aposematismo, *D. truncatus* conductualmente posee otros mecanismos importantes de defensa.

En el medio natural, y para algunas especies de Dendrobatidae, los comportamientos más estudiados difieren notablemente de los establecidos en cautividad, y hacen referencia a la agresión física y los llamados agonísticos relacionados con la defensa territorial (BUNNELL, 1973; McVEY *et al.*, 1981; ZIMMERMANN & ZIMMERMANN, 1981). Igualmente, existe información relevante sobre comportamiento reproductivo, postura, cuidado parental e inversión parental y potencial reproductivo (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN, 1981 y 1982; ROITHMAIR, 1994; PROHL & HODL, 1999). También se tiene información importante sobre cortejo y selección de pareja, competencia entre machos, hembras y ambos sexos (SUMMERS, 1989, 1992), así como en comportamiento alimenticio (DONNELLY, 1991; CALDWELL, 1996; STAUDT *et al.*, 2010).

El escape es una estrategia defensiva que utiliza un animal cuando su vida se encuentra en una situación de riesgo, y en anfibios se presenta bajo situaciones de alto estrés (BOORSE & DENVER, 2004). Los estresantes ambientales pueden provenir de diferentes vías y estar presentes en el encierro o fuera de él, en especial en la zona de influencia cercana, aquella en la cual el animal tiene clara percepción de ellos: patrones irregulares de luz, ruidos, alta densidad, depredadores e incluso manipulación ocasionan cambios notorios de comportamiento (ZHENG & ARHZUMI, 2007). En el presente estudio se tuvo protocolariamente la precaución de evitar en lo posible estresantes como los señalados. Aspectos como la manipulación diaria, la presencia del observador y los ruidos externos accidentales estuvieron presentes, pero siempre en bajo grado; por contra, la densidad manejada en los terrarios era alta y pudo representar el factor determinante que actuara con mayor intensidad como estresante, y que de hecho permitiera la expresión del comportamiento de huida y refugio.

Según lo planteado por COLGAN (1983) y SHERMAN *et al.* (1997) muchas especies de animales aprenden a reconocer conespecíficos basados en aspectos

fenotípicos o comportamientos característicos. El reconocimiento social provee mecanismos que permiten a los animales adaptarse a un entorno intraespecífico. Como parte de ello, una forma social de reconocimiento en especies territoriales denominada “*the dear enemy effect*” consiste en exhibir bajos niveles de agresión hacia vecinos establecidos en los límites o dentro de un territorio. Estos niveles son mucho menores que los exhibidos ante individuos “no familiares”. En este tipo de comportamientos se asume que está implicado un ahorro energético en los costos derivados de mantener repetidos despliegues agonísticos innecesarios (TEMELES, 1994). No obstante, para *Oophaga pumilio* (Schmidt, 1857) no se pudo probar la existencia de diferencias en el comportamiento agonístico referido, porque los individuos estudiados actuaron agresivamente de igual forma, tanto con los vecinos como con los extraños, sin evidencia de discriminación en cuanto al comportamiento territorial en medio natural (BEE, 2003).

Los resultados de este estudio muestran que no se presentó una conducta de “*the dear enemy effect*”; se evidenció una significativa permanencia en los refugios y una baja actividad diaria, sin pérdida de peso y sin mortalidad, que hacen que esta especie sea apta para su permanencia en cautiverio, ya que acepta altas densidades. Restaría analizar si su zoocría sería efectiva, lo que requeriría que habría que hacer ensayos de reproducción.

En cuanto a la adaptación al cautiverio, se trata de un periodo de alto estrés en ranas. En *Leptodactylus pentadactylus* (Laurenti, 1768) SICCHAR-VALDEZ *et al.* (1995) hallaron que animales jóvenes y adultos se vieron afectados durante el proceso de adaptación al cautiverio, manifestando comportamientos de inactividad y refugio casi total, aspecto que fue superado posteriormente mostrando aceptación del alimento ofrecido. De manera descriptiva en este trabajo se evidenció similitud en el comportamiento de adaptación al cautiverio, ya que gradualmente los animales fueron accediendo al alimento y disminuyendo el comportamiento de escape y refugio, aun en presencia de los investigadores, proceso que tuvo una duración aproximada de 90 días.

Los comportamientos descritos en este estudio presentan similitud en cuanto a refugio con lo hallado para *Gastrotheca riobambae* (Fowler, 1913) (Anura: Amphinagthodontidae), para la que se ha señalado que sale de su refugio a asolearse, alimentarse y darse un baño, regresando rápidamente sin manifestar más despliegues de comportamiento (DEL PINO, 1980).

Con el fin de dilucidar la recurrencia a los refugios y la baja movilidad como comportamientos dominantes en cautiverio, se sabe que en el medio natural los machos de *Allobates femoralis* (Boulenger, 1884) (Aromobatidae) muestran una alta fidelidad de sitio territorial durante la época reproductiva (ROITHMAIR, 1992; MAGAÑA-MENDOZA, 2008; RINGLER *et al.*, 2009). Igualmente, se ha determinado un comportamiento de fidelidad de sitio similar para las hembras de esta especie

(RINGLER *et al.*, 2009). El mantenimiento territorial está regido por las vocalizaciones o llamados (ZIMMERMANN & ZIMMERMANN, 1981; GASSER *et al.*, 2009), que se reducen en función de la ausencia de lluvias (GOTTSBERGER & GRUBER, 2004). Se evidencia en hembras de *A. femoralis* que, cuando las condiciones son apropiadas, pueden reducir su locomoción y mantenerse en lugares cerrados o seguros donde descansan o se alimentan (RINGLER *et al.*, 2009). Entonces, se puede aceptar que existe una fidelidad de sitio, que no tiene que ver con el comportamiento sexual, como sucede en el medio natural, que se relaciona con las condiciones de hábitat (SWITZER, 1993).

Por otro lado, teniendo en cuenta la hipótesis de constricción social (*Social constraints hypothesis*), la competencia y la densidad de individuos proveen un importante enfoque a favor de la dispersión esperada de una población (PAYNE & PAYNE, 1993), que puede actuar en general a favor de la ubicación de los individuos dentro de un área dada. La fidelidad de sitio dependerá de la posibilidad de dispersión, siendo mayor cuanto menor sea la posibilidad de dispersión (RINGLER *et al.*, 2009), lo que se corrobora en el presente trabajo con la evidencia de una alta fidelidad de sitio respecto del lugar de refugio, todo ello dentro de un área con las limitaciones espaciales que impone la cautividad.

## BIBLIOGRAFÍA

---

- BEE, M. A. 2003. A test of the “dear enemy effect” in the strawberry dart-poison frog (*Dendrobates pumilio*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54: 601–610.
- BOORSE, G. C., DENVER, R.J. 2004. Expression and hypophysiotropic actions of corticotropin-releasing factor in *Xenopus laevis*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 137: 272–282.
- BUNNELL, P. 1973. Vocalizations in the territorial behavior of the frog, *Dendrobates pumilio*. *Copeia* 2: 277–284.
- BURNHAM, K. P., ANDERSON, D. R., LAAKE, J.L. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildl. Monogr.* 72: 1–202.
- CALDWELL, J. P. 1996. The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frogs (Family Dendrobatidae). *J. Zool.* 240: 75–101.
- COLGAN, P. 1983. *Comparative social recognition*. John Wiley & Sons. New York.
- COPE, E. D. 1861. Descriptions of reptiles from tropical America and Asia. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 12: 368–374.
- DARST, C. R., MENENDEZ-GUERRERO, P. A., COLOMA, L.A., CANNATELLA, D.C. 2005. Evolution of dietary specialization and chemical defense in poison frogs (Dendrobatidae): A comparative analysis. *Am. Nat.*, 165: 56–69.

- DE LA OSSA, V. J., CAMPILLO-CASTRO, J., CONTRERAS-GUTIÉRREZ, J. 2011. Censo de *Dendrobates truncatus* (Anura, Dendrobatidae) en la Reserva Forestal Protectora Serranía de Coraza, Montes de María, Sucre, Colombia. *Rev. Colomb. Cienc. Anim.* 3:339-343.
- DEL PINO, E. M. 1980. El mantenimiento y aspectos del comportamiento en cautiverio del sapo Marsupial *Gastrotheca riobambae* (Hylidae). *Rev. Univ. Católica* 8 (27): 41-49.
- DONNELLY, M. A. 1991. Feeding Patterns of the Strawberry Poison Frog, *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae). *Copeia* 3: 723-730.
- DUELLMAN, W. E. 1978. *The biology of an Equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador*. The University of Kansas, Museum of Natural History. Lawrence, Kansas.
- DUELLMAN, W., TRUEB, L. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore [etc.].
- GASSER, H., AMÉZQUITA, A., HÖDL, W. 2009. Who is calling? Intraspecific call variation in the arboreal frog *Allobates femoralis*. *Ethology* 115: 596-607.
- GOTTSBERGER, B., GRUBER, E. 2004. Temporal partitioning of reproductive activity in a neotropical anuran community. *J. Trop. Ecol.* 20: 271-280.
- GRAVES, B. M. 1999. Diel activity patterns of the sympatric poison dart frogs, *Dendrobates auratus* and *D. pumilio*, in Costa Rica. *J. Herpetol.* 33: 375-379.
- HOLDRIDGE, L. R. 1967. *Life Zone Ecology*. Tropical Science Center. San José, Costa Rica.
- LÖTTERS, S., JUNGFER, K., HENKEL, F.W., SCHMIDT, W. 2007. *Poison frogs. Biology, species and captive husbandry*. Edition Chimaira. Frankfurt.
- MAGAÑA-MENDOZA, D. 2008. *Territory size in Allobates femoralis (Dendrobatidae): playback versus observational method*. Tesis de Maestría. University of Vienna, Department of Evolutionary Biology. Vienna.
- MCVEY, M. E., ZAHARY, R. G., PERRY, D., DOUGAL, J. M. 1981. Territoriality and homing behavior in the poison dart frog (*Dendrobates pumilio*). *Copeia* 1981: 1-8.
- MYERS, C. W., DALY, J. W. 1983. Dark-Poison Frogs. *Sci. Am.* 248: 120-133.
- PATIÑO, R., ACOSTA, T., MORALES, A. 2005. *Evaluación de la dinámica de crecimiento y la dinámica del pasto colosuana Bothriochloa pertusa (L) A. Camus, abonado con lombriabono en época de lluvia en la granja el Perico – municipio de Sampués (Sucre)*. Trabajo de Grado. Universidad de Sucre, Facultad de Ciencias Agropecuarias. Colombia.
- PAYNE, R. B., PAYNE, L. L. 1993. Breeding dispersal in indigo buntings: circumstances and consequences for breeding success and population structure. *Condor* 95: 1-24.

- PROHL, H., HÖDL, W. 1999. Parental investment, potential reproductive rates, and mating system in the strawberry dart-poison frog, *Dendrobates pumilio*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46: 215-220.
- RINGLER, M., URSPRUNG, E., HÖDL, W. 2009. Site fidelity and patterns of short- and long-term movement in the brilliant-thighed poison frog *Allobates femoralis* (Aromobatidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 63: 1281-1293.
- 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 (1): 107-115.
- RUEDA-ALMONACID J. V. 1998. Anfibios y Reptiles amenazados de extinción en Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Exactas, Fís. Nat.* 23 (supl. espec.): 475-497.
- SANTOS, J. C., COLOMA, L.A., CANNATELLA, D. C. 2003. Multiple, recurring origins of aposematism and diet specialization in poison frogs. *PNAS* 100: 12792-12797.
- SHERMAN, P. W., REEVE, H. K., PHENNIG, D. W. 1997. Recognition systems. En: *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Krebs, J. R., N. B. Davies (Eds.): 69-96. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- SICCHAR-VALDEZ, L. A., GIL-NAVARRO, J. G., CHUMBE-AYLLON, M. 1995. Manejo en semi cautiverio de *Leptodactylus pentadactylus* (Laurenti, 1768) "Hualo" (Amphibia:Leptodactylidae). Resultados preliminares. *Folia Amazonica* 7: 159-178.
- SILVERSTONE, P. 1975. A revision of the poison arrow frog of the genus *Dendrobates* Wagler. *Sci. Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co.* 21: 1-55.
- STAUDT, K., OSPINA, S. M., MEBS, D., 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.
- SUMMERS, K. 1989. Sexual selection and intra-female competition in the green poison-dart frog, *Dendrobates auratus*. *Anim. Behav.* 37: 797-805.
- SUMMERS, K. 1992. Mating strategies in two species of dart-poison frogs: a comparative study. *Anim. Behav.* 43: 907-919.
- SUMMERS, K., CLOUGH, E. M. 2001. The evolution of coloration and toxicity in the poison frog family (Dendrobatidae). *PNAS* 98: 6227-6232.
- SWITZER, P. V. 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evol. Ecol.* 7: 533-555.
- TEMELES, E. J. 1994. The role of neighbours in territorial systems: when are they "dear enemies"? *Anim. Behav.* 47: 339-350.

- TOFT, C. A. 1980. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: a comparison of wetter and drier sites. *Oecologia* 47: 34–38.
- ZAMBRANO, G. 2000. *Determinación de la dieta en dos poblaciones de Dendrobates truncatus, Anura: Dendrobatidae, y su relación con los niveles de toxicidad.* Trabajo de grado. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Bogotá (Colombia).
- ZHENG, K., ARHZUMI, M. 2007. Modulations of immune functions and oxidative status induced by noise stress. *J. Occup. Heal.* 49: 32-38.
- ZIMMERMANN, H., ZIMMERMANN, E. 1981. Sozialverhalten, Fortpflanzungsverhalten and Zucht der Farberfrosche *Dendrobates bistrionicus* and *D. lehmanni* sowie einiger anderer Dendrobatiden. *Z. Kolner Zoo.* 24: 83-99.
- ZIMMERMANN, E., ZIMMERMANN, H. 1982. Soziale Aktionen, Brutpflege and Zucht des Pfeilgiftfrosches *Dendrobates bistrionicus*. *Salamandra* 18: 150-167.



- Fecha de recepción/Date of reception: 28.11.2011  
- Fecha de aceptación/ Date of acceptance: 15.05.2012