Respuestas demográficas en una población de rana venenosa (Oophaga pumilio) después de manipulaciones de recursos

J.P. Lawrence1,2 y Gerald R. Urquhart1,2

1 Department of Fisheries and Wildlife, Michigan State University, East Lansing, Michigan 48824; Email: (JPL) JPLarry@gmail.com. Enviar correspondencia al JPL.

2 Lyman Briggs College, Michigan State University, East Lansing, Michigan 48824.

**La disponibilidad de recursos no solo determina los conjuntos de especies, sino que también puede influir en el tamaño de la población. El recurso crítico para una especie o población no siempre es obvio. Entre las ranas venenosas (Dendrobatidae), cuyas poblaciones no están limitadas por la depredación debido a su toxicidad, la limitación de recursos puede ser clave para determinar el tamaño de la población. Las ranas ranas dardo venenosas, *Oophaga pumilio*, son un pequeño dendrobátido de América Central que exhibe cuidados parentales en nidos especializados en la crianza de crías. Los recursos que pueden influir en el tamaño de la población son variados, aunque los sitios de anidación con comida disponible y la capacidad de criar crías probablemente sean factores importantes. Buscamos evaluar cómo cambió la demografía de la población con alteraciones en la alimentación y los sitios de crianza en una población de *O. pumilio* en Isla Colón de Bocas del Toro, Panamá. Para probar esta hipótesis, establecimos 18 parcelas e hicimos observaciones de junio a agosto de 2009 y de mayo a junio de 2010. Manipulamos los recursos mediante la adición o eliminación de hojarasca y proporcionando sitios de crianzas artificiales. Los sitios de crianza artificial eran pajillas para beber de diámetro grueso dobladas por la mitad para captar agua, imitando los estanques de agua que se encuentran en las bromelias. La densidad de población no se vio afectada por la manipulación de la hojarasca, lo que sugiere que los recursos alimenticios no limitan el densidad poblacional. Sin embargo, se encontró que los sitios de crianza artificial tienen un efecto significativo; en promedio, la adición de sitios de crianza artificial resultó en la duplicación de la población. Este estudio demuestra que la disponibilidad de sitios de crianza es un recurso limitante importante para los anfibios fitotélmicos.**

PARA minimizar la depredación, ha evolucionado una amplia variedad de mecanismos de defensa entre los animales de presa, pero una forma es la coloración aposemática donde las especies de presa muestran una coloración llamativa para anunciar los costos de manipulación y el tiempo de recuperación asociados con los compuestos defensivos (Mappes et al., 2005). Las ranas venenosas (Dendrobatidae) son un grupo rico en especies (>200 especies) de anfibios aposemáticos que se encuentran en el Neotrópico (Lötters et al., 2007). Los colores de estas ranas abarcan todo el espectro visible (así como el ultravioleta) y los patrones de color son muy variables (Siddiqi et al., 2004; Noonan y Gaucher, 2006; Lötters et al., 2007; Yeager y Barnett, 2020). Si bien las observaciones directas de eventos de depredación son raros, esto probablemente se ve exacerbado en este grupo, ya que se ha demostrado que sus señales aposemáticas disuaden a los depredadores (Saporito et al., 2007a; Santos y Cannatella, 2011; Comeault y Noonan, 2011). En consecuencia, los dendrobátidos habitan en un nicho único entre los anuros; uno donde la depredación parece jugar sólo un pequeño papel en la determinación de la presencia/ausencia y abundancia de estas especies. Entonces, queda la pregunta sobre qué limita la densidad local y la presencia de dendrobátidos.

Si bien la depredación actúa para reducir la población general de presas, la reproducción puede contrarrestar esto y, por lo tanto, limitar sus impactos. Dos características que son importantes para el rendimiento reproductivo son los alimentos, que proporcionan los recursos necesarios para la producción de gametos, y/o los sitios donde se puede criar a la descendencia de manera segura. Respecto al primer punto, la dieta especializada en presas portadoras de alcaloides (es decir, hormigas, ácaros; Saporito et al., 2004, 2007b) ha evolucionado múltiples veces en las ranas venenosas (Santos et al., 2003). Respecto al último punto, las ranas venenosas muestran un cuidado parental extraordinario (Schulte et al., 2020), que implica poner huevos en la hojarasca y transportar renacuajos a los sitios de crianza (pequeños fitotelmos [pequeñas cavidades llenas de agua en las plantas] para algunas especies; Brown et al., 2008; Ringler et al., 2013) y, para algunas especies, regresar para alimentar a las larvas con huevos no fertilizados como alimento (Brust, 1993; Haddad y Prado, 2005; Brown et al., 2010). Por lo tanto, más allá de la depredación, los recursos alimenticios y los sitios de cría probablemente sean determinantes importantes de la densidad de población local de ranas venenosas. En las especies de anfibios que muestran un mayor cuidado parental, como en algunas aves (Newton, 1994), la disponibilidad de sitios de crianza para las crías puede ser un factor limitante que influye en el tamaño de la población de anfibios en un hábitat determinado (Donnelly, 1989a). Así mismo, se ha demostrado que los recursos alimentarios son importantes para impulsar la densidad de población de varias especies de herpetofauna de hojarasca (Toft, 1980; Guyer, 1988), lo que indica que los alimentos, al menos en parte, pueden ser importantes para impulsar la densidad de población en estas comunidades.

*Oophaga pumilio* es una especie pequeña (14-25 mm) de rana dendrobátida que se encuentra en las tierras bajas del Caribe, desde Nicaragua hasta Panamá. Pertenece a un género pequeño que se caracteriza por el comportamiento parental de alimentar con huevos no fertilizados a renacuajos en desarrollo (Maple, 2002), que se crían en captaciones de agua en las axilas de bromelias y otros fitotelmos en miniatura. Este aprovisionamiento materno de óvulos no fertilizados sugiere un alto costo nutricional para la cría de larvas (Dugas et al., 2016a, 2016b). Estas ranas han evolucionado para utilizar sitios de cría que contienen pequeñas cantidades de agua, presumiblemente para evitar la competencia con otras ranas y evitar posibles depredadores acuáticos (Summers et al., 2007), e investigaciones recientes sugieren que las defensas químicas proporcionadas por la madre pueden ayudar en la defensa en la lucha contra los depredadores (Stynoski et al., 2014a, 2014b).

Dada la biología especializada de *O. pumilio*, tanto en términos de uso de sitios de crianza como de especialización dietética, la disponibilidad de estos probablemente afecte la densidad local de ranas. Identificamos dos recursos que probablemente limiten la abundancia de *O. pumilio*: sitios de cría y recursos alimenticios. (Donnelly, 1989a) encontraron que los sitios de reproducción naturales (es decir, bromelias) están limitando las poblaciones de *O. pumilio* en Costa Rica. Nuestro objetivo era ampliar este trabajo y examinar si estas tendencias son ampliamente aplicables a la especie mediante la examinación de otras poblaciones en el área de distribución. Además, si bien esa investigación sugiere una posible estrategia de gestión (es decir, aumentar los sitios de cría para aumentar la densidad de población), la recolección masiva de bromelias sería un método difícil. Por lo tanto, utilizamos sitios de cría artificiales como una posible alternativa (Maple, 2002; Stynoski et al., 2014a; Khazan et al., 2019). Pero como estas ranas invierten cantidades considerables de recursos en la crianza de sus crías, también buscamos manipular los recursos alimenticios. La masa de hojarasca parece tener una relación positiva con la abundancia de invertebrados (Facelli, 1994), incluidos los ácaros (Burghouts et al., 1997), que son una fuente importante de alcaloides defensivos para *O. pumilio* (Saporito et al. [2007b] (Sin embargo, tenga en cuenta que Burghouts et al. [1997] se llevó a cabo en Sabah, Malasia). Por lo tanto, los recursos de hojarasca podrían manipularse como sustituto para examinar los efectos potenciales de la disponibilidad de alimentos. Dado esto, planteamos la hipótesis de que los sitios de crianza y la disponibilidad de alimentos son recursos limitantes para *O. pumilio* y cómo estos dos interactúan. Al hacerlo, vamos más allá de investigaciones previas (Donnelly, 1989a) para explorar la relación más amplia entre la densidad y los recursos que influyen en las especies de hojarasca. Predijimos que la adición de hojarasca aumentaría la densidad local de ranas, mientras que la eliminación de la hojarasca daría como resultado menos ranas, posiblemente debido a la reducción de los recursos alimentarios (aunque otros factores, como los cambios de humedad del microhábitat como resultado de las manipulaciones, podrían afectar presencia de ranas (Oliveira et al., 2013). Los resultados de este estudio podrían tener implicaciones para la conservación y el manejo de anfibios tropicales que utilizan filotelmos para la cría de larvas.

**MATERIALES Y MÉTODOS**

***Sitio de estudio.—***El lugar de estudio fue la Isla Colón en el archipiélago de Bocas del Toro de Panamá. Isla Colón, la isla más grande del archipiélago, tiene un tamaño aproximado de 61 km2. La región de Bocas del Toro tiene una temporada de lluvias que generalmente comienza en abril y termina en noviembre. Isla Colón está dominada por una mezcla de bosque lluvioso primario y secundario de tierras bajas. La vegetación forestal suele consistir en grandes árboles emergentes como *Ficus* spp. y *Dipteryx oleifera* (J. Lawrence, observación personal). El crecimiento del sotobosque varía entre los fragmentos de bosque, siendo algunas áreas en gran medida despejadas con algunas palmeras como plantas de sotobosque (p. ej., *Astrocaryum alatum*) y otros fragmentos que consisten en un espeso sotobosque de plantas aroideas en gran parte herbáceas (p. ej., *Dieffenbachia* spp.). Todas las áreas examinadas también incluyeron una gran cantidad de árboles pequeños (<10 cm DAP).

***Selección y configuración de parcelas.—***Establecimos dieciocho parcelas experimentales de 10 m x 10 m en Isla Colón en junio de 2009 en tres áreas diferentes (seis en cada ubicación; Fig. 1). Las parcelas se eligieron al azar tanto en bosque primario como en bosque secundario avanzado. Dentro de cada conjunto de seis parcelas, cada una recibió un tratamiento diferente en un diseño de bloques aleatorios: (1) hojarasca agregada, (2) hojarasca eliminada, (3) sitios de crianza agregados, (4) sitios de crianza agregados y hojarasca agregada, (5) Sitios de crianza agregados y hojarasca eliminada, y (6) un control. Las réplicas estaban separadas por al menos 2 km, por lo que la migración de las ranas de una réplica a otra era poco probable. Las parcelas individuales dentro de una réplica estaban separadas por 100 m, lo que limitó la migración de las ranas de una parcela a otra, aunque no impidió el posible reclutamiento de ranas cercanas en las parcelas. Los *Oophaga pumilio* son muy territoriales, con áreas de distribución que van desde 2,26 m2 a 15,11 m2 (Donnelly, 1989b) y regresarán a sus territorios de origen si son desplazados (McVey et al., 1981), por lo que 100 m se consideraron suficientes para minimizar la posibilidad de migración entre sitios.

Una vez que se establecieron las parcelas y antes de que ocurriera cualquier manipulación, se realizaron conteos de ranas en las parcelas para determinar una línea de base para la densidad local de cada área. Después del estudio inicial en junio de 2009, las parcelas se volvieron a inspeccionar en julio de 2009, agosto de 2009, mayo de 2010 y junio de 2010. Dos investigadores caminaron en paralelo a lo largo de la parcela en un patrón de ida y vuelta para completar el estudio mediante búsquedas visuales. Cada conteo tomó aproximadamente 25 minutos para completarse. Una vez encontradas las ranas, fueron capturadas, pesadas y fotografiadas para realizar mediciones digitales y análisis de marcado y recaptura. Clasificamos a los juveniles como de menos de 16 mm SVL (la media de la población es 19,1 mm).

Debido a que Isla Colón *O. pumilio* tiene un patrón de manchas distintivo que es individualmente único, se identificaron ranas individuales utilizando el patrón de manchas único en el dorso de cada rana (Caldwell y Shepard, 2007; Richards-Zawacki et al., 2013). Los patrones de manchas permanecen constantes a lo largo del tiempo y sólo se producen cambios menores en el patrón en el transcurso de un año (J. Lawrence, obs. personal). Si bien se observaron ligeros cambios en el patrón, el patrón general de la rana permaneció constante y, como resultado, fue un método confiable para el análisis de marcación y recaptura en estas ranas durante el transcurso del estudio.

***Sitios de crianza artificiales.—***Se utilizaron pajillas de plástico de gran diámetro como sitios de crianza artificiales. Si bien se sabe que estas ranas utilizan sitios de crianzas artificiales, como vasos de plástico (Stynoski et al., 2014b), este representa el primer uso de estas pajillas como posibles sitios de cría. Las pajillas tenían 190 mm de longitud y un diámetro de apertura de ~13 mm. Para imitar las bromelias y facilitar la recolección de agua, los extremos de las pajillas se cortaron para formar un labio en un ángulo de ~30° en cada extremo.

Se distribuyeron uniformemente doscientas cincuenta pajillas en cada una de las nueve parcelas. Las pajillas se doblaron por la mitad para formar un punto de recolección de agua, imitando una pequeña bromelia, y se unieron a enredaderas, árboles y otras plantas de tallo leñoso desde 0,5 m a aproximadamente 2,5 m del suelo, lo que correspondía con el alcance de los investigadores. Se utilizaron bridas para sujetar las pajillas en posición V y asegurarlas a las plantas más pequeñas. Para árboles más grandes, se utilizaron grapas para cercas para asegurar las pajillas. En cada caso, se tuvo cuidado de no aplastar el cuerpo de la pajita y evitar que se rompiera la pajita. Después de asegurar las pajillas en las parcelas de prueba, se dejaron llenar con agua mientras llovía.

***Hojarasca.—***En seis de las 18 parcelas, la hojarasca se eliminó mediante rastrillos y manualmente. Se tuvo cuidado de eliminar toda la hojarasca de las parcelas sin perturbar la vida vegetal. Cuando se encontraron ranas mientras retiraban la hojarasca, se trasladaron cuidadosamente a áreas rastrilladas para evitar el movimiento inadvertido de los individuos entre las parcelas. Toda la hojarasca en estas parcelas con hojarasca eliminada se agregó posteriormente a las seis parcelas con hojarasca agregada. La hojarasca se distribuyó uniformemente por toda la parcela para aproximadamente duplicar la cantidad de hojarasca en las parcelas añadidas. Mantuvimos los sitios como hojarasca eliminada mediante la eliminación de hojarasca y hojarasca agregada depositando la hojarasca en las respectivas parcelas mensualmente durante el período de 12 meses.

**Análisis de los datos**

Para examinar la relación entre los sitios de crianza, las manipulaciones de la hojarasca y el tiempo en las distribuciones de ranas, realizamos un ANOVA factorial de medidas repetidas utilizando la función ezANOVA en R (v3.3.1, R Core Team, 2016). Examinamos cómo las manipulaciones afectaron la abundancia, la persistencia y la proporción de sexos.

***Abundancia.—***El número de ranas capturadas en cada parcela se designó como variable dependiente, mientras que los sitios de cría, la manipulación de la hojarasca y el tiempo fueron variables independientes. También examinamos las interacciones entre los diferentes tratamientos.

***Persistencia.—***Se utilizó el mismo modelo para la persistencia que para la abundancia, siendo la persistencia la variable dependiente en este modelo. La persistencia, sin embargo, se definió como el número de individuos marcados versus no marcados. Si las ranas permanecieran en la misma área, habría pocos individuos sin marcar con una gran porción de individuos marcados. Dado que la persistencia es una proporción, se transformó en arcoseno para permitir una distribución normal (Lin y Xu, 2020). Debido a que la persistencia requirió un período de calificación inicial, los períodos de muestreo utilizados fueron julio de 2009, agosto de 2009, mayo de 2010 y junio de 2010.

***Proporciones de sexos.—***Debido a que investigaciones anteriores han demostrado reacciones diferenciales a las manipulaciones entre los sexos de *O. pumilio* (Donnelly, 1989a), examinamos cómo nuestras manipulaciones afectaron las proporciones de sexos en las parcelas. Al igual que con la tasa de captura y la persistencia, utilizamos el mismo modelo factorial de medidas repetidas, pero nuestra variable dependiente en este modelo es la proporción de sexos, que definimos como el porcentaje de machos encontrados en las parcelas.

Para examinar si las respuestas de cada una de las tres ubicaciones diferentes eran las mismas, ejecutamos el modelo factorial solo con el tiempo y lo replicamos para determinar si cada ubicación era estadísticamente igual. Si no hubo significancia estadística para las réplicas, excluimos esa variable (ubicación) del modelo.

**RESULTADOS**

Se tomaron fotografías de 351 ranas únicas en las 18 parcelas desde junio de 2009 hasta junio de 2010 (Tabla 1).

***Abundancia.—***Se encontró que el efecto de la ubicación de las réplicas con respecto a la abundancia no era significativo (*F*2,15 = 0,061, *P* = 0,94), por lo que excluimos esa variable de nuestro modelo. Capturamos significativamente más ranas a medida que avanzaba el estudio, sobre todo entre años (*F*4,48 = 6,41, *P* = 0,0003). Se encontró que la adición de sitios de crianza tiene un efecto significativo (*F*1,12 = 10,00, *P* = 0,008), así como una interacción significativa con el tiempo (*F*4,48 = 3,72, *P* = 0,01, Fig. 2A) con más ranas siendo capturadas con la adición de sitios de crianza. No observamos ninguna relación significativa entre abundancia y hojarasca (*F*2,12 = 0,008, *P* = 0,99).

***Persistencia.—***Encontramos que la ubicación (*F*2,15 = 0,20, *P* = 0,81), la hojarasca (*F*2,12 = 0,32, *P* = 0,72) y el tiempo (*F*3,36 = 0,71, *P* = 0,55) no eran significativos, por lo que excluimos esas variables de nuestro modelo. Sin embargo, la adición de sitios de crianza tuvo un efecto significativo (*F*1,12 = 11,75, *P* = 0,005, Fig. 2B), siendo más probable que las ranas sean recapturadas en áreas con sitios de crianza artificiales.

***Proporciones de sexos.—***No encontramos ningún efecto significativo de la ubicación sobre las proporciones de sexos (*F*2,15 = 0,11, *P* = 0,89), por lo que se excluyó de nuestro modelo. En un sitio de crianza agregado en agosto de 2009, no se encontraron ranas, lo que hizo imposible calcular la proporción de sexos. Como la función ezANOVA requiere un experimento equilibrado (es decir, todas las parcelas deben tener el mismo número de muestras), analizamos los datos de dos maneras: utilizamos la proporción promedio general de machos para todo el estudio y el promedio solo de agosto de 2009 para esa parcela. Ninguna de las manipulaciones tuvo impacto en la proporción de sexos.

**DISCUSIÓN**

Las poblaciones de ranas en Isla Colón mostraron fuertes respuestas a la limitación de la manipulación de recursos, particularmente la disponibilidad de sitios de crianza. Como se predijo, la adición de sitios de cría artificiales permitió que los parches de hábitat sustentaran densidades significativamente mayores de ranas, duplicando en promedio la población después de la manipulación. Si bien las cifras generales aumentaron, no detectamos ninguna diferencia en la proporción general de machos y hembras en nuestro estudio, contrariamente a trabajos anteriores (Donnelly, 1989a) que encontraron aumentos significativos en las hembras en algunas parcelas. Los resultados respaldan que las áreas con sitios de crianza adicionales pueden albergar mayores densidades de ranas, ya sea que los aumentos sean resultado del reclutamiento o la inmigración, ninguno de los cuales fue evaluado para este estudio. La adición de estos sitios de crianza también podría sugerir que será más probable que las ranas defiendan su territorio en el transcurso de un año, en lugar de emigrar fuera del área en busca de mejores territorios, ya que la tasa de persistencia aumentó después de que se realizaron manipulaciones en los sitios de crianza. Si bien es posible que la persistencia sea una función del creciente número de individuos “marcados” debido a estudios posteriores, los resultados sugieren que las ranas encontradas dentro de las parcelas tienen menos probabilidades de abandonar las parcelas de sitios de crianza artificiales que las parcelas de sitios de crianza no artificiales. Estas reacciones a las manipulaciones de recursos ofrecen evidencia sólida de que la disponibilidad de sitios de cría adecuados para las poblaciones de *O. pumilio* parece ser el principal recurso limitante para determinar el tamaño y la demografía de la población, en concordancia con investigaciones previas (Donnelly, 1989a).

No se encontraron diferencias entre las parcelas de manipulación de hojarasca, lo que sugiere que las presas de invertebrados no son un recurso limitante para las poblaciones de *O. pumilio*. Si bien la disponibilidad de hojarasca impacta potencialmente la densidad de las poblaciones (Toft, 1980; Guyer, 1988), no se observó ninguna variación en los niveles que probamos. Es posible que con mayores niveles de adición de hojarasca (por ejemplo, diez veces), se puedan observar efectos a nivel de población. Sin embargo, como estas manipulaciones ocurrieron al comienzo de la estación húmeda, la profundidad de la hojarasca debe ser máxima. Parece plausible, según los resultados de este estudio, que un mayor número de sitios de crianza deba complementarse con una mayor disponibilidad de alimentos para sustentar mayores densidades.

Dado el aumento en la densidad de estas ranas, hemos demostrado que la disponibilidad de sitios de crianza para estas ranas es un recurso limitante importante, consistente con estudios previos (Donnelly, 1989b; Poelman y Dicke, 2007). Si los sitios de crianza son limitantes, las posibilidades para el manejo activo de esta especie pueden mejorar, ya que es más fácil agregar sitios de crianza a los parches de hábitat que alimentos o hojarasca. Esta especie parece flexible con respecto a la selección de sitios de cría, ya que se sabe que deposita renacuajos en axilas de bromelias y *Heliconia*, huecos de árboles y estructuras artificiales (Maple, 2002; Stynoski et al., 2014a; Khazan et al., 2019) y, en consecuencia, la manipulación de los sitios de crianza como herramienta de conservación es una posibilidad muy real.

Investigaciones futuras podrían proporcionar datos sobre si el aumento de los sitios de crianza podría mejorar la detección y conservación de otras especies de anfibios semiarbóreos y que habitan en el dosel, incluidas otras especies del género *Oophaga*. El dosel es la última frontera en la comprensión de la ecología tropical debido a su inaccesibilidad general (Perry, 1978; Lowman y Moffett, 1993). Muchas especies de invertebrados (Ellwood y Foster, 2004) y anfibios (Good y Wake, 1993) han sido descritas recientemente después de estudios del dosel. Sin embargo, es probable que la detección de especies arbóreas siga siendo baja debido al problema de accesibilidad. Dado que muchas especies de anfibios arbóreos, incluidas las salamandras *Bolitoglossa* (Jiménez, 1994), utilizarán bromelias y otras estructuras similares como refugio y deposición de óvulos/larvas (Wake, 1987; Galindo-Leal et al., 2003), el uso de sitios decrianza artificial para la detección de estas especies podrían resultar exitosos. Quizás el uso de sitios de crianzas artificiales, como pajillas para beber de diámetro grueso, sería útil para comprender, detectar y conservar mejor estas especies tan sigilosas.

Esta investigación demuestra que, en ausencia de una fuerte depredación, las limitaciones del hábitat son un factor importante para determinar la densidad local de las ranas dendrobátidas. Si bien hay una serie de factores ambientales que podrían afectar la densidad (es decir, precipitación, variación de la comunidad de presas de invertebrados, prevalencia de enfermedades/parasitismo, etc.), investigamos dos factores que, según la literatura, influyen fuertemente en la densidad local y la demografía en las zonas de ranas venenosas (Donnelly, 1989a, 1989b; Saporito et al., 2007b). Nuestros resultados indican que la limitación del sitio de crianza es un factor importante para determinar la demografía de la población de una especie común de rana venenosa. La flexibilidad en el uso de los sitios de crianza podría explicar por qué *O. pumilio* es una de las especies de vertebrados más abundantes en las zonas en las que se encuentra y plantea la cuestión de por qué otras especies de dendrobátidos tienen distribuciones irregulares pero amplias (es decir, no están amenazadas por pérdida de hábitat). En especies con distribución tan irregular como *Dendrobates tinctorius*, es posible que los sitios de cría (en este caso, árboles caídos; Rojas y Endler, 2013) puedan explicar en gran medida estas distribuciones aparentemente aleatorias y/o densidades locales. Estas limitaciones de hábitat probablemente sean importantes para determinar la densidad local y, en última instancia, pueden arrojar luz sobre la diversificación en este grupo.

**ACCESIBILIDAD DE DATOS**

A menos que en el título de la figura se indique un copyright alternativo o una declaración que indique que una figura es una reimpresión de una fuente anterior, las imágenes e ilustraciones publicadas en este artículo tienen licencia de la Sociedad Estadounidense de Ictiólogos y Herpetólogos para su uso si el uso incluye una cita a la fuente original (Sociedad Estadounidense de Ictiólogos y Herpetólogos, el DOI del artículo de Ictiología y Herpetología y cualquier crédito de imagen individual enumerado en el título de la figura) de acuerdo con la licencia Creative Commons Attribution CC BY.

**EXPRESIONES DE GRATITUD**

Nos gustaría agradecer a Kelly Millenbah y Jim Harding por sus comentarios constructivos en la preparación de este manuscrito. También nos gustaría agradecer a los estudiantes graduados del Departamento de Biología de la Universidad de Mississippi por ofrecer comentarios y sugerencias para este manuscrito. Nos gustaría agradecer a Tim Muhich, Isaac Standish, Keith Erickson y Craig Erickson por su invaluable ayuda en la recopilación de datos a lo largo del estudio. Nos gustaría agradecer a Rachel Collins, Plinio Gondola, Gabriel Jacome, Marlon Smith y a todos los de la Estación de Investigación de Bocas del Toro del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales por ayudar con la logística, y especialmente a Christian Harris por mantener las parcelas mientras estábamos fuera. Agradecemos a Armando Dans por proporcionar la traducción al español. Esta investigación se realizó con el apoyo de la Escuela de Graduados de la Universidad Estatal de Michigan y se realizó bajo MSU IACUC 07/09-122-00 y STRI SE/A-67-09.

**LITERATURA CITADA**

**Brown, J. L., V. Morales, and K. Summers**. 2010. A key ecological trait drove the evolution of biparental care and monogamy in an amphibian. The American Naturalist 175:436–446.

**Brown, J. L., E. Twomey, V. Morales, and K. Summers**. 2008. Phytotelm size in relation to parental care and mating strategies in two species of Peruvian poison frogs. Behaviour 145:1139–1165.

**Brust, D.** 1993. Maternal brood care by *Dendrobates pumilio*: a frog that feeds its young. Journal of Herpetology 27:96–98.

**Burghouts, T., G. Ernsting, G. Korthals, T. De Vries, A. G. Marshall, and M. D. Swaine**. 1997. Litterfall, leaf litter decomposition and litter invertebrates in primary and selectively logged dipterocarp forest in Sabah, Malaysia. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences 335:407–416.

**Caldwell, J. P., and D. B. Shepard**. 2007. Calling site fidelity and call structure of a Neotropical toad, *Rhinella ocellata* (Anura: Bufonidae). Journal of Herpetology 41:611–621.

**Comeault, A. A., and B. P. Noonan**. 2011. Spatial variation in the fitness of divergent aposematic phenotypes of the poison frog, *Dendrobates tinctorius*. Journal of Evolutionary Biology 24:1374–1379.

**Donnelly, M. A.** 1989a. Demographic effects of reproductive resource supplementation in a territorial frog, *Dendrobates pumilio*. Ecological Monographs 59:207–221.

**Donnelly, M. A.** 1989b. Effects of reproductive resource supplementation on space-use patterns in *Dendrobates pumilio*. Oecologia 81:212–218.

**Dugas, M. B., M. P. Moore, R. A. Martin, C. L. Richards-Zawacki, and C. G. Sprehn**. 2016a. The pay-offs of maternal care increase as offspring develop, favouring extended provisioning in an egg-feeding frog. Journal of Evolutionary Biology 29:1977–1985.

**Dugas, M. B., C. N. Wamelink, A. M. Killius, and C. L. Richards-Zawacki**. 2016b. Parental care is beneficial for offspring, costly for mothers, and limited by family size in an egg-feeding frog. Behavioral Ecology 27:476–483.

**Ellwood, M. D. F., and W. A. Foster**. 2004. Doubling the estimate of invertebrate biomass in a rainforest canopy. Nature 429:549–551.

**Facelli, J.** 1994. Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. Ecology 75:1727–1735.

**Galindo-Leal, C., J. R. Cedeño-Vázquez, R. Calderón, and J. Augustine**. 2003. Arboreal frogs, tank bromeliads and disturbed seasonal tropical forest. Contemporary Herpetology 2003:1–8.

**Good, D. A., and D. B. Wake**. 1993. Systematic studies of the Costa Rican moss salamanders, genus *Nototriton*, with descriptions of three new species. Herpetological Monographs 7:131–159.

**Guyer, C.** 1988. Food supplementation in a tropical mainland anole, *Norops humilis*: demographic effects. Ecology 69:350–361.

**Haddad, C. F. B., and C. P. A. Prado**. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. BioScience 55:207–217.

**Jimenez, C. E.** 1994. Utilization of *Puya dasylirioides* (Bromeliaceae, Pitcairnoidea) as foraging site by *Bolitaglossa subpalmata* (Plethodontidae, Bolitoglossinii). Revista De Biologia Tropical 42:703–710.

**Khazan, E. S., T. Verstraten, M. P. Moore, and M. B. Dugas**. 2019. Nursery crowding does not influence offspring, but might influence parental, fitness in a phytotelm-breeding frog. Behavioral Ecology and Sociobiology 73:33.

**Lin, L., and C. Xu**. 2020. Arcsine-based transformations for meta-analysis of proportions: pros, cons, and alternatives. Health Science Reports 3:e178.

**Lötters, S., K. H. Jungfer, F. W. Henkel, and W. Schmidt**. 2007. Poison Frogs: Biology, Species, and Captive Husbandry. Serpent’s Tale Natural History Book Distributors, Frankfurt, Germany.

**Lowman, M. D., and M. Moffett**. 1993. The ecology of tropical rain-forest canopies. Trends in Ecology & Evolution 8:104–107.

**Maple, M. M.** 2002. Maternal effects on offspring fitness in *Dendrobates pumilio*, the strawberry poison frog. Unpubl. Ph.D. diss., University of Kentucky, Lexington, Kentucky.

**Mappes, J., N. Marples, and J. A. Endler**. 2005. The complex business of survival by aposematism. Trends in Ecology & Evolution 20:598–603.

**McVey, M. E., R. G. Zahary, D. Perry, and J. MacDougal**. 1981. Territoriality and homing behavior in the poison dart frog (*Dendrobates pumilio*). Copeia 1981:1–8.

**Newton, I.** 1994. The role of nest sites in limiting the numbers of hole-nesting birds—a review. Biological Conservation 70:265–276.

**Noonan, B. P., and P. Gaucher**. 2006. Refugial isolation and secondary contact in the dyeing poison frog *Dendrobates tinctorius*. Molecular Ecology 15:4425–4435.

**Oliveira, J. C. F., E. Pralon, L. Coco, R. V. Pagotto, and C. F. D. Rocha**. 2013. Environmental humidity and leaf-litter depth affecting ecological parameters of a leaf-litter frog community in an Atlantic Rainforest area. Journal of Natural History 47:2115–2124.

**Perry, D. R.** 1978. Method of access into crowns of emergent and canopy trees. Biotropica 10:155–157.

**Poelman, E. H., and M. Dicke**. 2007. Offering offspring as food to cannibals: oviposition strategies of Amazonian poison frogs (*Dendrobates ventrimaculatus*). Evolutionary Ecology 21:215–227.

**R Core Team**. 2016. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org

**Richards-Zawacki, C. L., J. Yeager, and H. P. S. Bart**. 2013. No evidence for differential survival or predation between sympatric color morphs of an aposematic poison frog. Evolutionary Ecology 27:783–795.

**Ringler, E., A. Pašukonis, W. Hödl, and M. Ringler**. 2013. Tadpole transport logistics in a Neotropical poison frog: indications for strategic planning and adaptive plasticity in anuran parental care. Frontiers in Zoology 10:67.

**Rojas, B., and J. A. Endler**. 2013. Sexual dimorphism and intra-populational colour pattern variation in the aposematic frog *Dendrobates tinctorius*. Evolutionary Ecology 27:739–753.

**Santos, J. C., and D. C. Cannatella**. 2011. Phenotypic integration emerges from aposematism and scale in poison frogs. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 108:6175–6180.

**Santos, J. C., L. A. Coloma, and D. C. Cannatella**. 2003. Multiple, recurring origins of aposematism and diet specialization in poison frogs. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 100:12792–12797.

**Saporito, R. A., M. A. Donnelly, R. A. Norton, H. M. Garraffo, T. F. Spande, and J. W. Daly**. 2007b. Oribatid mites as a major dietary source for alkaloids in poison frogs. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 104:8885–8890.

**Saporito, R. A., H. M. Garraffo, M. A. Donnelly, A. L. Edwards, J. T. Longino, and J. W. Daly**. 2004. Formicine ants: an arthropod source for the pumiliotoxin alkaloids of dendrobatid poison frogs. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 101:8045–8050.

**Saporito, R. A., R. Zuercher, M. Roberts, G. Kenneth, and M. A. Donnelly**. 2007a. Experimental evidence for aposematism in the dendrobatid poison frog *Oophaga pumilio*. Copeia 2007:1006–1011.

**Schulte, L. M., E. Ringler, B. Rojas, and J. L. Stynoski**. 2020. Developments in amphibian parental care research: history, present advances, and future perspectives. Herpetological Monographs 34:71–97.

**Siddiqi, A., T. W. Cronin, E. R. Loew, M. Vorobyev, and K. Summers**. 2004. Interspecific and intraspecific views of color signals in the strawberry poison frog *Dendrobates pumilio*. Journal of Experimental Biology 207:2471–2485.

**Stynoski, J. L., G. Shelton, and P. Stynoski**. 2014a. Maternally derived chemical defences are an effective deterrent against some predators of poison frog tadpoles (*Oophaga pumilio*). Biology Letters 10:20140187.

**Stynoski, J. L., Y. Torres-Mendoza, M. Sasa, and R. A. Saporito**. 2014b. Evidence of maternal provisioning of alkaloid-based chemical defenses in the strawberry poison frog *Oophaga pumilio*. Ecology 95:587–593.

**Summers, K., C. S. McKeon, H. Heying, J. Hall, and W. Patrick**. 2007. Social and environmental influences on egg size evolution in frogs. Journal of Zoology 271:225–232.

**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.

**Wake, D. B.** 1987. Adaptive radiation of salamanders in Middle American cloud forests. Annals of the Missouri Botanical Garden 74:242–264.

**Yeager, J., and J. B. Barnett**. 2020. Ultraviolet components offer minimal contrast enhancement to an aposematic signal. Ecology and Evolution 10:13576–13582.

**Fig. 1.** Configuración experimental de cuadrantes. Se instalaron tres conjuntos de cuadrantes en la Isla Colón en Bocas del Toro, Panamá. Cada conjunto tenía seis cuadrantes de 10 m x 10 m que incluían un control, hojarasca agregada (LLA), hojarasca eliminada (LLR), sitios de crianza agregados (RSA), LLA + RSA y LLR + RSA. Las parcelas se mantuvieron a lo largo de un año y el muestreo se realizó en junio, julio y agosto de 2009 y, mayo y junio de 2010.

**Fig. 2.** Efectos de la adición de un sitio de crianza (pajillas) para *Oophaga pumilio*. (A) La abundancia media para cada período de captura se representó con ±1 SE. (B) Persistencia media, definida como la proporción de ranas recapturadas con respecto al total capturado.

**Tabla 1.** Número de capturas y recapturas de ranas (con % de recaptura del total en ese período) durante el transcurso del estudio. El acumulado es el número total de individuos marcados hasta ese período.