

**Análisis filogenético de la relación entre el patrón de coloración y la toxicidad en la familia de ranas venenosas (Dendrobatidae)**

Rafael Felipe Guerrero Farías

Trabajo realizado como requisito parcial para optar al título de Biólogo

Director:

Adolfo Amézquita, Ph.D.

Codirectores:

Orlando Martínez, Ph.D.

Oscar Ramos, B.Sc.

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
GRUPO DE ECOFISIOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO Y HERPETOLOGÍA  
BOGOTÁ, COLOMBIA

AGOSTO DE 2003

## TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
OBJETIVOS.....	8
METODOS.....	9
RESULTADOS.....	15
DISCUSIÓN.....	18
REFERENCIAS.....	22
TABLAS Y FIGURAS.....	24
ANEXO: TABLAS DE DATOS.....	33

# **Análisis filogenético de la relación entre el patrón de coloración y la toxicidad en la familia de ranas venenosas (Dendrobatidae)**

Rafael F. Guerrero F.\*

Universidad de Los Andes  
Departamento de Ciencias Biológicas  
Grupo de Ecofisiología del Comportamiento y Herpetología - GECHO

## RESUMEN

En la familia de ranas venenosas (Dendrobatidae) se presenta un amplio rango de variación tanto en los patrones de coloración como en la toxicidad de las especies, representando un buen modelo para el estudio de la evolución del aposematismo. Existen evidencias de relación entre el contraste de la coloración dorsal y la toxicidad de las ranas de esta familia. Por considerar que el patrón de coloración también puede cumplir un papel como señal aposemática, se evaluó la relación entre un conjunto de variables que cuantifican el patrón de coloración y la toxicidad de las especies. La variable que cuantifica la toxicidad usada en este estudio es la derivada por Summers & Clough (2001). Dado que la forma artificial en la que dicha variable está construida podría haber tenido un efecto sobre la conclusión de correlación entre la toxicidad y el patrón de coloración, se verificó el posible efecto de la ponderación de los factores en esta variable haciendo múltiples combinaciones en la ponderación. Posteriormente la variable toxicidad fue sometida a un análisis filogenético, junto con cuatro componentes principales extraídos de un conjunto de 12 variables del patrón de coloración. La toxicidad estuvo relacionada significativamente con el contraste y tamaño del área conspicua, y presentó una tendencia de relación inversa con la forma y variabilidad de la porción oscura del dorso. Esto sugiere que el tamaño y la simplicidad de la forma de las partículas son importantes en este sistema de comunicación interespecífica, haciendo que la señal sea detectable y memorable.

---

\* Correo electrónico: guerrerofarias@yahoo.com

## INTRODUCCIÓN

El patrón de coloración puede cumplir funciones en la comunicación intraespecífica, sirviendo como señales honestas en procesos de selección sexual o durante encuentros agonísticos (Saetre *et al.*, 1995). En otros escenarios la coloración de la piel juega un papel importante en la termorregulación del animal, como es el caso de algunos reptiles y anfibios (Cole, 1943). Con mayor frecuencia, el patrón y la coloración son moldeados por presiones de depredación (Waldbauer, 1988). Una estrategia antidepredatoria común entre los animales es igualar en diseño, textura y color al fondo en el que habitan, siendo difíciles de localizar por parte de los depredadores (Norris & Lowe, 1964). Otras especies, por el contrario, buscan el mayor contraste con el ambiente para evitar ser depredados. La coloración conspicua de algunas especies ha sido relacionada con características que vuelven al organismo perjudicial para el potencial depredador (e.g., sabor desagradable) (Servedio, 2000). El uso de señales, como la coloración conspicua, que advierten sobre el poco provecho del animal como presa para los depredadores, es conocido como aposematismo (Waldbauer, 1988).

El aposematismo ocurre en especies en las que el mal sabor ha evolucionado con anterioridad (Mallet & Joron, 1999). Para que el mal sabor sea una característica adaptativa en un escenario en el que sólo se considera la selección individual, los individuos de sabor desagradable deben sobrevivir a los ataques de los depredadores, luego de ser probados y rechazados (Mallet & Joron, 1999). Este rechazo por parte del depredador y posterior supervivencia de la presa ha sido demostrado en varias ocasiones (Calvert *et al.*, 1979; Wiklund & Järvi, 1982; Wiklund & Sillén-Tullberg, 1985). Los depredadores pueden aprender a evitar presas que tienen mal sabor independientemente de su coloración. Sin

embargo, se ha demostrado que la coloración contrastante facilita el aprendizaje y la memorización (Gittleman & Harvey, 1980), representando un beneficio para las presas que la tienen. El aposematismo puede ser interpretado como una adaptación de las presas con sabor desagradable para explotar la habilidad del depredador de aprender a evitar las presas conspicuas (Servedio, 2000).

Para comprobar el fenómeno del aposematismo y su existencia en la naturaleza, la mayor parte de las investigaciones se han llevado a cabo alrededor de cuatro aspectos principales (Waldbauer, 1988). Primero, la búsqueda y descripción de sustancias tóxicas en especies probablemente aposemáticas (Myers, *et al.*, 1978; Daly, *et al.*, 1987). Se debe suponer una correlación entre toxicidad y mal sabor, que es plausible si se asume que el sentido del gusto del depredador evolucionó de manera que protege al organismo de la ingestión de tóxicos (Mallet & Joron, 1999). Segundo, determinar la naturaleza de las señales de advertencia y su percepción por parte de los depredadores (Terrick *et al.*, 1995). Tercero, la demostración de la eficacia del aposematismo, a través de la comprobación del aprendizaje, memorización y rechazo por parte de depredadores (Wiklund & Järvi, 1982). Cuarto, el desarrollo de teorías y modelos que expliquen la evolución del aposematismo (Yachi & Higashi, 1998; Lindström *et al.*, 1999; Rowe & Guilford, 2000; Servedio, 2000). Los modelos teóricos predicen una correlación entre mal sabor - o toxicidad - y coloración, o de otra forma, que las especies más tóxicas presenten coloraciones más fáciles de detectar, discriminar y memorizar (Guilford & Dawkins, 1991). Sin embargo, pocas pruebas directas de esta relación han sido encontradas.

En la familia de ranas venenosas (Dendrobatidae) se presenta un amplio rango de variación tanto en los patrones de coloración como en la toxicidad de las especies, representando un

buen modelo para el estudio de la evolución del aposematismo. Estas ranas se encuentran distribuidas en Centroamérica y el norte de Suramérica, son activas solamente durante el día, ponen huevos en sitios húmedos en tierra y los cuidan hasta el momento de la eclosión. En general son especies altamente territoriales y agresivas, en algunas especies incluso las hembras pueden defender un territorio propio (Summers, 1989; Roithmair, 1994). Los dendrobátidos invierten altas cantidades de energía en despliegues en su territorio y en llamadas de apareamiento. La coloración parece determinante en la escogencia de pareja por parte de la hembra en algunas especies de dendrobátidos (Summers *et al.*, 1999). Las señales visuales pueden tener un papel importante en la comunicación de esta familia, que al parecer presenta la mayor diversidad de despliegues visuales entre los anuros (Hödl & Amézquita, 2001).

La alta toxicidad de los venenos de estas ranas ha sido demostrada experimentalmente (Myers *et al.*, 1978; Daly *et al.*, 1987). En las secreciones de sus glándulas granulares se han descubierto decenas de alcaloides que no habían sido reportados con anterioridad en ningún otro organismo (Daly *et al.*, 1987). La procedencia de las toxinas, así como el proceso de síntesis y acumulación, no está del todo clara (Daly *et al.*, 1992). Sin embargo, existe evidencia de que la dieta, basada en artrópodos, es fuente importante en la adquisición de los alcaloides (Daly *et al.*, 1994, Daly *et al.*, 2002). Son cuatro los géneros que se consideran especialmente venenosos: *Minyobates*, *Dendrobates*, *Phyllobates*, y *Epipedobates*. Aunque en menor medida y diversidad, en el género *Colostethus* también se encuentran toxinas (Daly *et al.*, 1987).

Desde estudios anteriores se creía que la coloración brillante que presentaban estas ranas tenía una función aposemática (Myers & Daly, 1983). Usando una filogenia recientemente reportada, obtenida a partir de secuencias de ADN mitocondrial (Clough & Summers, 2000), Summers & Clough (2001) aportaron la primera prueba de correlación entre toxicidad y coloración con métodos comparativos filogenéticos modernos (Martins, 1996; Purvis & Rambaut, 1995). El experimento se diseñó asumiendo que son las aves los principales depredadores de los dendrobátidos, y que estos animales tienen capacidades visuales similares a las de los humanos (Summers & Clough, 2001). Los investigadores cuantificaron el contraste de la coloración con el ambiente, tomando en cuenta la proporción del cuerpo cubierta por coloración llamativa, y analizaron la correlación de esta característica con la toxicidad de la especie. Esta última variable fue derivada a partir de información sobre la cantidad, diversidad y letalidad de los alcaloides de cada especie, disponible en Daly *et al.* (1987).

No se puede descartar que en las aves sean depredadores importantes de los dendrobátidos, ni tampoco que existan otros depredadores aún sin reportar. Sin embargo, es una serpiente, *Leimadophis epinephelus*, la reportada como el mayor depredador de las ranas venenosas (Myers *et al.*, 1978). La percepción del color no ha sido demostrada experimentalmente en las serpientes, y sin embargo se ha encontrado que tienen la capacidad de aprender a evitar presas que presentan coloraciones aposemáticas (Terrick *et al.*, 1995).

En el trabajo de Summers & Clough (2001) se calculó la toxicidad de manera artificial, sumando tres factores indicadores de la toxicidad de las especies y usando un coeficiente para reducir el peso de uno de ellos. Esta decisión parece arbitraria, podría afectar el resultado del

análisis y por lo tanto la conclusión biológica. El uso de otra combinación de coeficientes de los factores, igualmente artificial, habría podido llevar a la conclusión biológica de no correlación entre contraste de coloración y toxicidad. Por otra parte, en ese estudio se consideraron únicamente el contraste de la coloración con el ambiente y la proporción del cuerpo cubierta con la coloración conspicua como variables para cuantificar el aposematismo. Sin embargo, el diseño total de una señal aposemática puede depender de su efectividad combinada contra múltiple depredadores (Rowe & Guilford, 2000). Teniendo en cuenta que algunos depredadores pueden tener limitaciones para detectar el color, la información de advertencia sobre el mal sabor puede estar codificada en otras características del patrón de coloración. Así, es posible que la forma del patrón de la coloración, y no sólo el color, juegue un papel determinante como señal aposemática. Por esta razón es necesario realizar estudios que aporten evidencias sobre la posible función aposemática que cumple el patrón de coloración en los dendrobátidos.



## OBJETIVOS

Verificar, por medio de modificaciones en la ponderación, el posible efecto de la composición de la variable de toxicidad de las especies derivada por Summers & Clough (2001) sobre la conclusión biológica de los análisis en los que ha sido usada.

Probar la hipótesis de una relación entre la toxicidad y el patrón de coloración en especies de la familia Dendrobatidae, mediante el uso de un análisis de contrastes independientes.

## MÉTODOS

### **Especies de estudio**

Las especies de estudio son 20 de los géneros *Colostethus* (*C. marchesianus*, *C. talamancae*), *Allobates* (*A. femoralis*), *Dendrobates* (*D. auratus*, *D. granuliferus*, *D. histrionicus*, *D. leucomelas*, *D. pumilio*, *D. speciosus*, *D. tinctorius*, *D. ventrimaculatus*), *Epipedobates* (*E. anthonyi*, *E. bilinguis*, *E. hahneli*, *E. tricolor*, *E. trivittatus*), *Minyobates* (*M. minutus*) y *Phyllobates* (*P. bicolor*, *P. lugubris*, *P. vittatus*). Estas son las mismas especies que Summers & Clough (2001) usaron en su análisis, y fueron escogidas para este trabajo por tener la disponibilidad de información sobre la coloración y por la existencia de una hipótesis sobre sus relaciones filogenéticas. La especie *E. boulengeri* no fue tomada en cuenta por considerarse que la información sobre la coloración no era clara. Tras observar que la inclusión de varias poblaciones de especies polimórficas en su coloración o de un solo valor promedio por especie llevaban a resultados similares en un análisis de factores, A. Amézquita, O. Ramos y S. Flechas (com. pers.) decidieron usar este último valor para posteriores análisis. De esta manera, en este estudio se tomaron los promedios de 5 poblaciones de *D. auratus*, 11 de *D. histrionicus*, 4 de *D. pumilio*, 9 de *D. tinctorius*, 13 de *E. ventrimaculatus* y 6 de *E. trivittatus*.

### **Estimación de la toxicidad**

La información disponible sobre la toxicidad de los dendrobátidos es incompleta, haciendo difícil la derivación de una variable que la cuantifique. Summers & Clough (2001) cuantificaron la toxicidad de las especies como la suma de tres factores: cantidad, letalidad y diversidad de alcaloides. El primero, calificado en una escala de 0 a 3, refleja el rango de cantidad de alcaloides presentes en 100mg de piel de las ranas reportado por Daly *et al.*

(1987): 3 = >150µg/mg; 2 = 50 – 150µg/mg; 1 = 1-50µg/mg; y 0 = no detectados (ausentes).

El segundo factor pretende cuantificar las diferencias en la letalidad de las toxinas presentes en los diferentes géneros. Se sabe que las batracotoxinas son las más letales (presentes únicamente en el género *Phyllobates*), seguidas por las pumiliotoxinas A y B (presentes en *Dendrobates* y en menor medida en *Epipedobates*). Según esto, se construyó una escala de cuatro puntos, con *Phyllobates* recibiendo el máximo (3), luego *Dendrobates* (2), seguido por *Epipedobates* y *Allobates* (1). *Colostethus* recibió el menor puntaje (0). Para el tercer factor, diversidad, se tomó el número total de alcaloides reportados para cada especie. Notando que la diversidad se expresaba en una escala que era aproximadamente 10 veces mayor que la de los otros dos factores (de 1 – 20 aprox.), se multiplicó la diversidad por un coeficiente de 0.1, quedando la ecuación: Toxicidad = (0.1) (Diversidad) + (Letalidad) + (Cantidad). La variable resultante fue sometida a un análisis filogenético de correlación con el contraste de la coloración de las ranas. Para cuantificar el contraste de la coloración, Summers & Clough (2001) fotografiaron el dorso y lado de un individuo tipo de cada especie. Las imágenes fueron digitalizadas para ser medidos el brillo en RGB (inglés para rojo, verde, azul) de las partículas de colores llamativos y la proporción del cuerpo coloreada llamativamente. Un análisis del brillo similar se realizó en imágenes de hojarasca, para ser tomadas como fondo. La coloración fue definida como el contraste entre el brillo del individuo y el fondo, multiplicado por la proporción del cuerpo coloreada llamativamente.

La variable toxicidad fue definida artificialmente por Summers & Clough (2001) al sumar tres factores. Aceptando que esta suma puede ser indicador de la toxicidad de una especie, pero sin tener información sobre cómo deben ser integrados los factores, se decidió realizar una serie

de combinaciones de coeficientes para los tres factores de la ecuación de toxicidad. Se usaron seis posibles coeficientes (0.1, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8, y 1.0) para generar  $6^3 = 216$  combinaciones que, multiplicando a cada uno de los tres factores, llevaban a 216 valores de toxicidad para cada una de las especies. Este procedimiento fue realizado en un PC, usando el programa Microsoft Excel 2000 para Windows.

Usando la misma filogenia, derivada de ADN mitocondrial (congruente con Clough & Summers, 2000), se generaron 17 contrastes filogenéticamente independientes para cada una de las variables. Simulando lo más fielmente posible el procedimiento de Summers & Clough (2001), se introdujeron los datos de coloración (tomados tal como aparecen en la tabla 1 de Summers & Clough, 2001) y las 216 combinaciones de toxicidad de 21 especies de dendrobátidos en el programa para Macintosh CAIC 2.6.9 (Purvis & Rambaut, 1991). Usando el programa SPSS 10.0, se calculó el coeficiente de correlación de Pearson, y su significancia, entre los contrastes de coloración y los contrastes de toxicidad para cada una de las 216 combinaciones.

### **Estimación de los patrones de coloración**

Para incluir información sobre los patrones de coloración en el estudio, el primer paso fue la derivación de variables a partir de múltiples características cuantificables del patrón de coloración de las especies de estudio. A. Amézquita, O. Ramos y S. Flechas (com. pers.) han derivado doce variables sobre los patrones de coloración dorsal de las ranas por medio del programa Scion Image (desarrollado por el Instituto Nacional de Salud de EE.UU. y disponible en Internet en: <http://www.scionimage.com/>). El programa permite el análisis de partículas negras sobre un fondo blanco. Los dibujos de aspectos dorsales representan, por lo

general, la coloración conspicua en blanco y el fondo en negro. Para tener en cuenta tanto las especies que presentan manchas oscuras sobre un fondo llamativo, como las que presentan manchas llamativas sobre un fondo oscuro, las variables se calculan dos veces: una en la imagen tal como aparece reportada (positivo) y otra invirtiendo los colores de la imagen (negativo). Las variables que han sido derivadas pretenden cuantificar tres propiedades de los patrones. El *tamaño relativo de partícula* (TRP) y su *cobertura*, miden el área de la coloración conspicua. La relación *longitud / área de partícula* (L/A) y la *redondez*, cuantifican la forma de las partículas. Por último, el *coeficiente de variación* del tamaño de las partículas (CV) y el *número de partículas*, reflejan la variabilidad de las manchas. A la fecha se han analizado aspectos dorsales de al menos 90 poblaciones de dendrobátidos, usando diagramas reportados por Silverstone (1975, 1976).

El conjunto de variables de forma del patrón de coloración, agregando la variable de coloración de Summers & Clough (2001), fue reducido por medio de un análisis de componentes principales (PCA). En este procedimiento, se transforma la matriz de variables originales que inicialmente están correlacionadas entre sí en un conjunto de nuevas variables independientes. De estas variables, llamadas componentes principales (CP), se tomaron aquellas que explicaban el mayor porcentaje de varianza en la matriz de correlación de los datos. Para esta decisión se tomaron como guía los valores propios (*Eigenvalues*) de los componentes. Sólo los valores propios mayores que 1 fueron tenidos en cuenta para posteriores análisis. Para tener mayor claridad sobre las cargas de los componentes, se decidió tomar la solución del análisis rotada con el método Varimax.

## **Análisis filogenético y de correlación**

Se realizó un análisis de contrastes independientes usando la filogenia reportada en Summers & Clough (2001) (figura 1). Luego de calcular los componentes principales, éstos y los datos de toxicidad fueron introducidos en el programa CAIC 2.6.9 (Purvis & Rambaut, 1995), asumiendo un modelo de evolución puntuada (longitud de las ramas = 0). Los contrastes de los componentes principales y la toxicidad fueron sometidos a una prueba de regresión múltiple por el origen. En este análisis se buscan relaciones entre variables considerando simultáneamente el efecto de cada uno de los componentes sobre la toxicidad. El uso de esta técnica permite jerarquizar los componentes principales según la magnitud de su efecto. La relación puede ser confirmada al probar la hipótesis nula de independencia entre variables ( $H_0: \beta_1 = \beta_2 = \dots = \beta_m = 0$ , con  $m$  componentes principales como variables independientes, y donde  $\beta_i$  son los coeficientes parciales de regresión). El rechazo de la  $H_0$  fue interpretado como la existencia de correlación en los datos. Se realizaron pruebas  $t$  para saber si cada uno de los coeficientes parciales era significativamente diferente de cero. Tanto el análisis de factores como la regresión múltiple fueron realizados en el programa SPSS 10.0 para Windows.

Por otra parte, para averiguar la importancia que tiene la topología del árbol sobre los resultados obtenidos, se realizó una aleatorización de la filogenia. La reconstrucción de filogenias se hace con la información disponible para los investigadores, que en la mayoría de los casos es escasa e incompleta (Cunningham, 1998). Adicionalmente estos procesos pueden tener varias fuentes de error (Clough & Summers, 2000), y la hipótesis formulada puede no ser verdadera. Por medio del método propuesto por Martins (1996) se puede obtener una muestra de todos los árboles posibles generados según un modelo de evolución escogido. Los datos comparativos son analizados en cada uno de los posibles árboles, para generar una

distribución estadística de los resultados. La media de esta distribución se puede tomar como un buen estimado del valor verdadero de la correlación, sin necesidad de asumir una filogenia como verdadera. Esta aleatorización se hizo con el programa COMPARE (Martins, 2001).

## RESULTADOS

La variable de toxicidad estuvo correlacionada positivamente con la coloración en todas las combinaciones realizadas ( $0.47 < r < 0.53$ ;  $p < 0.05$  en todos los casos). Llama la atención que sólo dos combinaciones presentaron coeficientes de correlación superiores al de la variable de toxicidad usada por Summers & Clough (2001) (figura 2). Sin embargo, la conclusión biológica de correlación entre coloración y toxicidad permanece en cualquier caso. Dado este resultado, se procedió a usar en posteriores análisis la misma ecuación usada por Summers & Clough (2001) para cuantificar toxicidad.

Las trece variables que describen el patrón de coloración están correlacionadas entre sí (prueba de esfericidad de Bartlett,  $\chi^2 = 274.9$ , g.l. = 78,  $p < 0.001$ ), justificando el uso del análisis de componentes principales. El PCA redujo el conjunto a 4 componentes principales, que explicaban el 84.8% de la matriz de intercorrelación (tabla 1). El primer componente principal (CP1) está relacionado con la coloración y con las variables que cuantifican la proporción de área cubierta con coloración conspicua (excepto el TRP positivo). El segundo componente principal (CP2) está relacionado principalmente con características del diseño del dorso oscuro (forma y variabilidad), aunque también se relaciona con el área de éste. El tercer componente (CP3) describe características de forma y variabilidad de las partículas conspicuas. El cuarto componente (CP4) sólo parece tener una carga fuerte sobre la redondez, describiendo entonces la elongación de las partículas. El PCA fue parcialmente congruente con los datos preliminares de A. Amézquita, O. Ramos y S. Flechas (com. pers.). Al hacer el análisis con un mayor número de especies y sin incluir información sobre la coloración, ellos



extrajeron cuatro componentes principales del patrón de coloración. Los tres primeros podrían ser descritos como la conspicuidad, la variabilidad del tamaño y la forma de las partículas, en ese orden.

Al ordenar las especies según sus valores de los componentes 1 y 2 (figura 3), se observa que el rango de valores del contraste y área conspicua (CP1) es muy limitado. Hay un alto número de especies que tienen mayor proporción de dorso oscuro que llamativo, y relativamente pocas con valores altos en CP1 (sólo 3 especies tienen valores superiores a 1.0). Por eso al trazarse, por ejemplo, franjas o manchas sobre el dorso oscuro, se alcanzan a percibir variaciones sobre el tamaño relativo de las partículas oscuras. Como resultado, hay una tendencia de covariación inversa entre las características del diseño del dorso y el tamaño relativo de las partículas oscuras.

Considerando el efecto conjunto de todas las características del patrón de coloración (CP1-4) sobre la toxicidad en un modelo de regresión múltiple por el origen, se encuentra que hay una asociación fuerte entre las variables ( $F = 5.217$ , g.l.= 4,  $p = 0.01$ ,  $r = 0.785$ ). Al observar las correlaciones parciales para evaluar el efecto particular de cada componente (figuras 4-7), sólo la variable contraste y área conspicua (CP1) tiene relación significativa con la toxicidad ( $\beta = 0.730$ ,  $t = 4.191$ ,  $p = 0.001$ ). Los contrastes del diseño del dorso oscuro (CP2) presentan una correlación marginalmente significativa con los de la toxicidad ( $\beta = -0.30$ ,  $t = -1.719$ ,  $p = 0.093$ ).

Durante el análisis de correlación múltiple se observó que un contraste presentaba valores extremos (figuras 4-7). Se trata del valor del nodo cbab, entre *E. bilinguis* y el ancestro de *E.*

*hahneli* y *E. trivittatus*. Hubo aumento en la toxicidad, sin cambios sensibles en el contraste y área conspicua (CP1), pero sí un aumento tanto en el diseño de la porción oscura, como en el de las partículas aposemáticas. A pesar de no haber sido diagnosticado como un valor atípico estadísticamente, se realizó un segundo análisis de correlación múltiple por el origen excluyendo este contraste. Como resultado, se obtuvo un mejor ajuste general del modelo ( $F = 7.776$ , g.l. = 4,  $p = 0.002$ ,  $r = 0.849$ ), y se mantuvo la relación entre el contraste y área conspicua (CP1) y la toxicidad ( $\beta = 0.692$ ,  $t = 4.443$ ,  $p = 0.01$ ). También se confirma la tendencia en la correlación entre toxicidad y el diseño de la porción oscura ( $\beta = -0.347$ ,  $t = -2.274$ ,  $p = 0.042$ ). La forma y variabilidad de las partículas conspicuas no muestra correlación significativa con la toxicidad ( $\beta = 0.176$ ,  $t = 1.117$ ,  $p = 0.126$ ), como tampoco lo hace la elongación de las partículas. En observaciones a posteriori, se determinó que el valor atípico del nodo cbab había sido probablemente producto de un error en la medición de *E. bilinguis*, y no un verdadero hecho biológico.

La distribución de los valores de correlación en la aleatorización de la filogenia (figura 8), para la cual se generaron 1000 árboles, confirma que el único componente que guarda correlación con la toxicidad, incluso independientemente de la filogenia, es el contraste y área conspicua (PC1) ( $r = 0.61 \pm 0.17$ ). Las características del diseño del dorso oscuro ( $r = -0.25 \pm 0.33$ ) y la elongación de las partículas ( $r = 0.39 \pm 0.30$ ) presentan una tendencia tenue de correlación con la toxicidad.

## DISCUSIÓN

La generación de variaciones sobre la ecuación de toxicidad usada por Summers & Clough (2001) permitió hacer un diagnóstico del efecto que tiene la decisión arbitraria de usar determinados coeficientes sobre la conclusión biológica de correlación entre dos características. La construcción de esta variable de toxicidad es una aproximación gruesa y da pie a posibles objeciones sobre su rigurosidad y validez, en especial sobre la forma de cuantificar los factores (cantidad, letalidad y diversidad) e integrarlos en un solo valor. En el análisis realizado se confirma que, asumiendo que la suma de diversidad, letalidad y cantidad puede representar la toxicidad de una especie, no importa el peso asignado a cada factor en la suma, ésta funciona como variable indicadora de la característica.

La correlación positiva entre coloración conspicua y toxicidad es coherente con los resultados de Summers & Clough (2001). Hay una fuerte covariación entre el área que ocupan las partículas conspicuas y la coloración. Dado que la variable de coloración ya incluía información sobre el área cubierta, no se puede hablar del papel individual del contraste *per se* como señal aposemática, ni tampoco determinar si el tamaño de la mancha complementa y amplifica la señal de la coloración, o viceversa. La tendencia de relación inversa entre la toxicidad de la especie y el diseño de la porción oscura del dorso representa un primer indicio de que no sólo el color sino también características de la forma del patrón de coloración pueden estar dando información sobre el sabor desagradable del animal.

Las conclusiones de que la toxicidad guarda relación con los componentes de contraste y área conspicua (CP1) y diseño de la porción oscura (CP2), y no con la variabilidad y forma de las

partículas conspicuas (CP3) permanecen al aleatorizar la filogenia. Al evaluar las correlaciones en una muestra de todas las relaciones posibles entre las especies, se descarta que las incertidumbres y errores de la filogenia puedan tener influencia sobre las conclusiones biológicas del estudio. Sin embargo, llama la atención que el componente 4 muestra una tendencia de correlación positiva. Para este componente, en caso de que la filogenia usada no sea verdadera la interpretación biológica del fenómeno puede cambiar notoriamente, pues sí se le atribuiría función aposemática a la elongación de las partículas oscuras en el dorso de las ranas.

En la comunicación animal, tres aspectos derivados de la psicología del receptor son fuerzas poderosas en la evolución de las señales producidas por los animales, moldeando sus características: la detectabilidad, la discriminabilidad y la memorabilidad de la señal (Guilford & Dawkins, 1991). La detectabilidad de una señal (qué tan fácil se percibe como diferente del fondo) aumenta con el tamaño y la intensidad. La discriminabilidad (qué tan fácil se puede separar de otros estímulos) se logra mediante el contraste máximo con otras señales. Por ejemplo, las coloraciones de las presas de sabor desagradable deben verse muy diferentes a aquellas de las presas comestibles. La memorabilidad (qué tan fácil es recordada o asociada a otro estímulo) es determinada por diversos factores, y las reglas por las que se rige dependen de las capacidades sensoriales y cognitivas del depredador. Sin embargo, hay algunas características de las señales que han sido relacionadas con la facilidad de aprendizaje, como la simplicidad de la señal (Guilford & Dawkins, 1991). En el caso del aposematismo, es conveniente para el emisor (presa) y el receptor (depredador) que la señal logre el máximo de estos tres aspectos (Speed, 2000).

El patrón de coloración, en color y diseño, estaría cumpliendo los requisitos de una buena señal aposemática, y puede estar siendo usado por los dendrobátidos como señal de advertencia de su condición de presa de mal sabor. El tamaño de las partículas aposemáticas y la intensidad del contraste de la coloración aumentan con la toxicidad, aumentando la detectabilidad. Hay indicios de que los aumentos en la toxicidad tienen relación con disminuciones en la variabilidad de la porción oscura del dorso, así que puede pensarse que también los patrones de coloración están aumentando la detectabilidad de la señal aposemática. Las formas simples contrastan con los diseños intrincados de la hojarasca, ambiente en el que habitan los dendrobátidos, y adicionalmente facilitan la permanencia de la señal en la memoria del depredador. Por otra parte, la ausencia de correlación entre la elongación de las partículas y la toxicidad podría sugerir que tanto bandas como círculos son igualmente memorables para el depredador.

Los animales suelen emitir señales “multi-modales”, es decir, simultáneamente emiten señales de diferentes tipos, y los depredadores toman decisiones a partir de la evaluación de un conjunto de señales (Joron, 2002). Es probable que los depredadores de los dendrobátidos estén usando otras señales, además de las visuales, para la identificación y retención de presas con mal sabor. Por ejemplo, Terrick *et al.* (1995) llegaron a la conclusión de que la serpiente *Thamnophis radix* usa la coloración aposemática como complemento en el reconocimiento quimiosensorial de las presas nocivas, y no viceversa. Del mismo modo, es probable que existan sustancias en las secreciones de las ranas que estén diseñadas específicamente para advertir su condición de defensa. La búsqueda de señales aposemáticas químicas en los dendrobátidos es recomendable, y complementaría la información existente sobre esta posible comunicación interespecífica.

Debe señalarse que, dado que la correlación evolutiva entre la toxicidad y el patrón de coloración no implica una relación de causalidad, los resultados presentados en este estudio son sólo pruebas indirectas de la hipótesis de aposematismo en los dendrobátidos. Es necesario realizar experimentos que aporten otras pruebas, como la manipulación experimental de la toxicidad y coloración para valorar su efecto en poblaciones naturales. Hasta un mejor estudio del caso, se debe mantener abierta la posibilidad de otra hipótesis que explique los variados y llamativos patrones de coloración en la familia Dendrobatidae y que sea consistente con las correlaciones presentadas en este trabajo.

#### AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a Adolfo Amézquita, director de este estudio, por darme la oportunidad de participar en el proyecto y por ser consejero personal además de un excelente tutor. A Oscar Ramos, codirector, por sus aportes fundamentales. A Orlando Martínez, codirector, por confiar ciegamente en mi labor. A Sandra V. Flechas por su asesoría y asistencia. Al GECHOH, por permitirme hacer parte de un gran grupo de trabajo. A Rafael Guerrero-Lozano y Nubia Farías, además de que son mis padres, por tomarme en serio y darle tanta importancia a mis cosas. A María Lucía Guerrero, por la disponibilidad 24 horas y por decirme tanto que me quiere. A Margarita Ma. López, por asumir el trabajo como propio, por aguantar tanto, y por ayudarme incluso a escribir los agradecimientos.

## REFERENCIAS

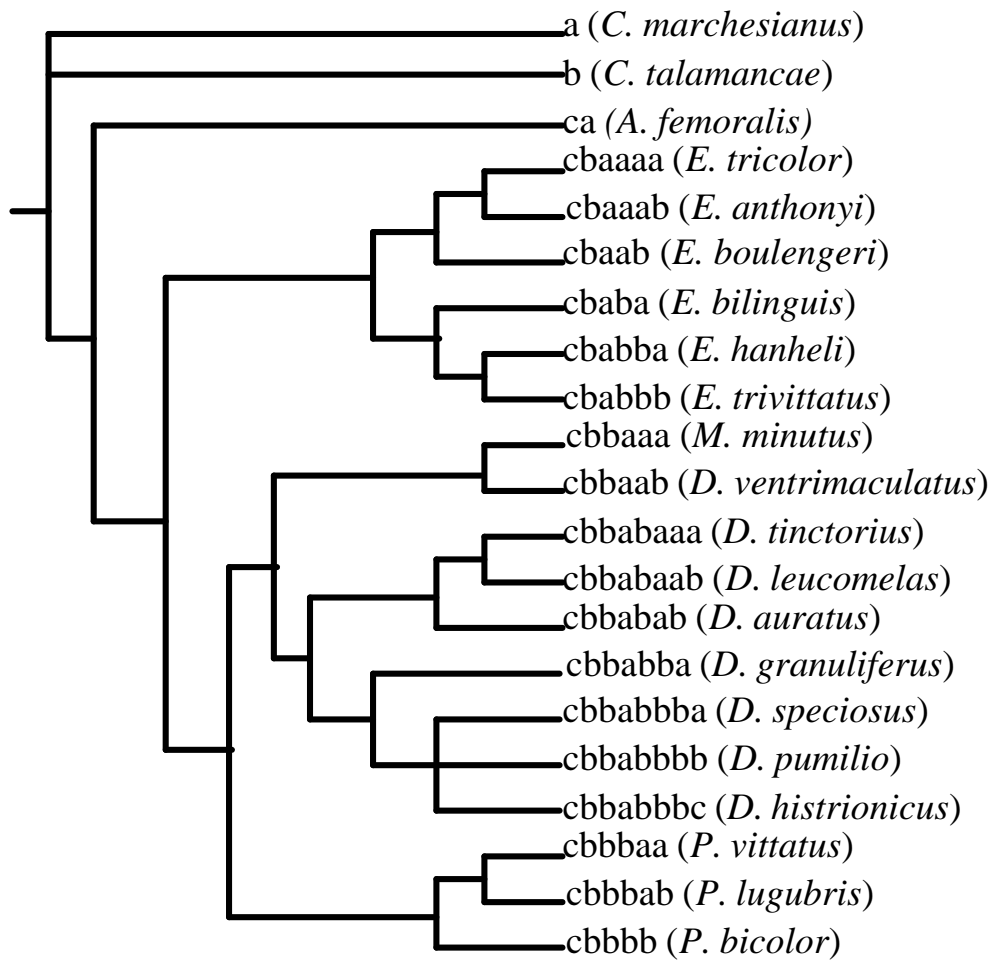
- Calvert, W. H., L. E. Hedrick, and L. P. Brower. 1979. Mortality of the monarch butterfly (*Danaus plexippus* L.): avian predation at five overwintering sites in Mexico. *Science* 204: 847-851.
- Clough, M., and K. Summers. 2000. Phylogenetic systematics and biogeography of the poison frogs: evidence from mitochondrial DNA sequence. *Biological Journal of the Linnean Society* 70: 515-540.
- Cole, L. C. 1943. Experiments and toleration of high temperature in lizards with reference to adaptative coloration. *Journal of Animal Ecology* 64: 21-30.
- Cunningham, C. W., K. E. Omland, and T. H. Oakley. 1998. Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 361-366.
- Daly, J. W., C.W. Myers, and N. Whittaker. 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.
- Gittleman J. L., and P. H. Harvey. 1980. Why are distasteful prey not cryptic? *Nature* 286: 149-150
- Guilford, T., and M. S. Dawkins. 1991. Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Animal Behaviour* 42: 1-14.
- Hödl, W. and A. Amézquita. 2001. Visual signaling in anuran amphibians. pp. 493-529. in: Ryan, M.J., Ed. *Anuran Communication*. Smithsonian Institution Press. Washington.
- Joron, M. 2002. Aposematic coloration. pp. 39-45. in: Cardé, R. T., and V.H. Resh, Eds. *Encyclopedia of Insects*. Academic Press. New York.
- Lindström, L., R. V. Alatalo, J. Mappes, M. Riipi, and L. Vertainen. 1999. Can aposematic signals evolve by gradual change? *Nature* 397: 249-251.
- Mallet, J., and M. Joron. 1999. Evolution of diversity in warning color and mimicry: polymorphisms, shifting balance and speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 201-233.
- Martins, E. P. 1996. Conducting phylogenetic comparative studies when the phylogeny is not known. *Evolution* 50: 12-22.
- Martins, E. P. 2001. COMPARE, version 4.4. Computer programs for the statistical analysis of comparative data. Distributed by the author via the WWW at <http://compare.bio.indiana.edu/>. Department of Biology, Indiana University, Bloomington IN.
- Myers, C. W., J.W. Daly, and B. Malkin. 1978. A dangerously toxic new frog (*Phyllobates*) used by emberá indians on western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 161: 311-363.
- Norris, K. S., and C. H. Lowe. 1964. An analysis of background color-matching in amphibians and reptiles. *Ecology* 45: 565-580.

- Purvis, A., and A. Rambaut. 1995. Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): an Apple Macintosh application for analysing comparative data. *Computer Applied Bioscience* 11: 247-251.
- Roithmair, M. E. 1994. Male territoriality and female mate selection in the dart-poison frog *Epipedobates trivittatus* (Dendrobatidae, Anura). *Copeia* 1994: 107-115.
- Rowe, C., and T. Guilford. 2000. Aposematism: to be red or dead. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 261-262.
- Saetre, G-P., T. Fossnes, and T. Slagsvold. 1995. Food provisioning in the pied flycatcher: do females gain direct benefits from choosing bright-colored males? *Journal of Animal Ecology* 64: 21-30.
- Servedio, M. R. 2000. The effects of predator learning, forgetting, and recognition errors on the evolution of warning coloration. *Evolution* 54: 751-763.
- Silverstone, P. A. 1975. A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Dendrobates* Wagler. *Los Angeles Museum of Natural History Bulletin* 21: 1-55.
- Silverstone, P. A. 1976. A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Phyllobates* Bibron in sagra (family Dendrobatidae). *Los Angeles Natural History Museum Bulletin* 27: 1-53.
- Speed, M. P. 2000. Warning signals, receiver psychology and predator memory. *Animal Behaviour* 60: 269-278
- Summers, K. 1989. Sexual selection and intra-female competition in the green poison-dart frog, *Dendrobates auratus*. *Animal Behavior* 37: 797-805.
- Summers, K., and M.E. Clough. 2001. The evolution of coloration and toxicity in the poison frog family (Dendrobatidae). *Proceedings of the National Academy of Science* 98: 6227-6232.
- Summers, K., R. Symula, M. Clough & T. Cronin. 1999. Visual mate choice in poison frogs. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 2141-2145.
- Terrick, T. D., R. L. Numme, and G. M. Burghardt. 1995. Aposematic coloration enhances chemosensory recognition of noxious prey in garter snake *Thamnophis radix*. *Animal Behaviour* 49: 857-866.
- Waldbauer, G. P. 1988. Aposematism and batesian mimicry. *Evolutionary Biology* 22: 227-59.
- Wiklund, C., and T. Järvi. 1982. Survival of distasteful insects after being attacked by naive birds: a reappraisal of the theory of aposematic coloration evolving through individual selection. *Evolution* 36: 998-1002.
- Wiklund, C., H. Sillén-Tullberg. 1985. Why distasteful butterflies have aposematic larvae and adults but cryptic pupae: evidence from predation experiments on the monarch and the European swallowtail. *Evolution* 39: 1155-1158
- Yachi, S., and M. Higashi. 1998. The evolution of warning signals. *Nature* 394: 882-884.

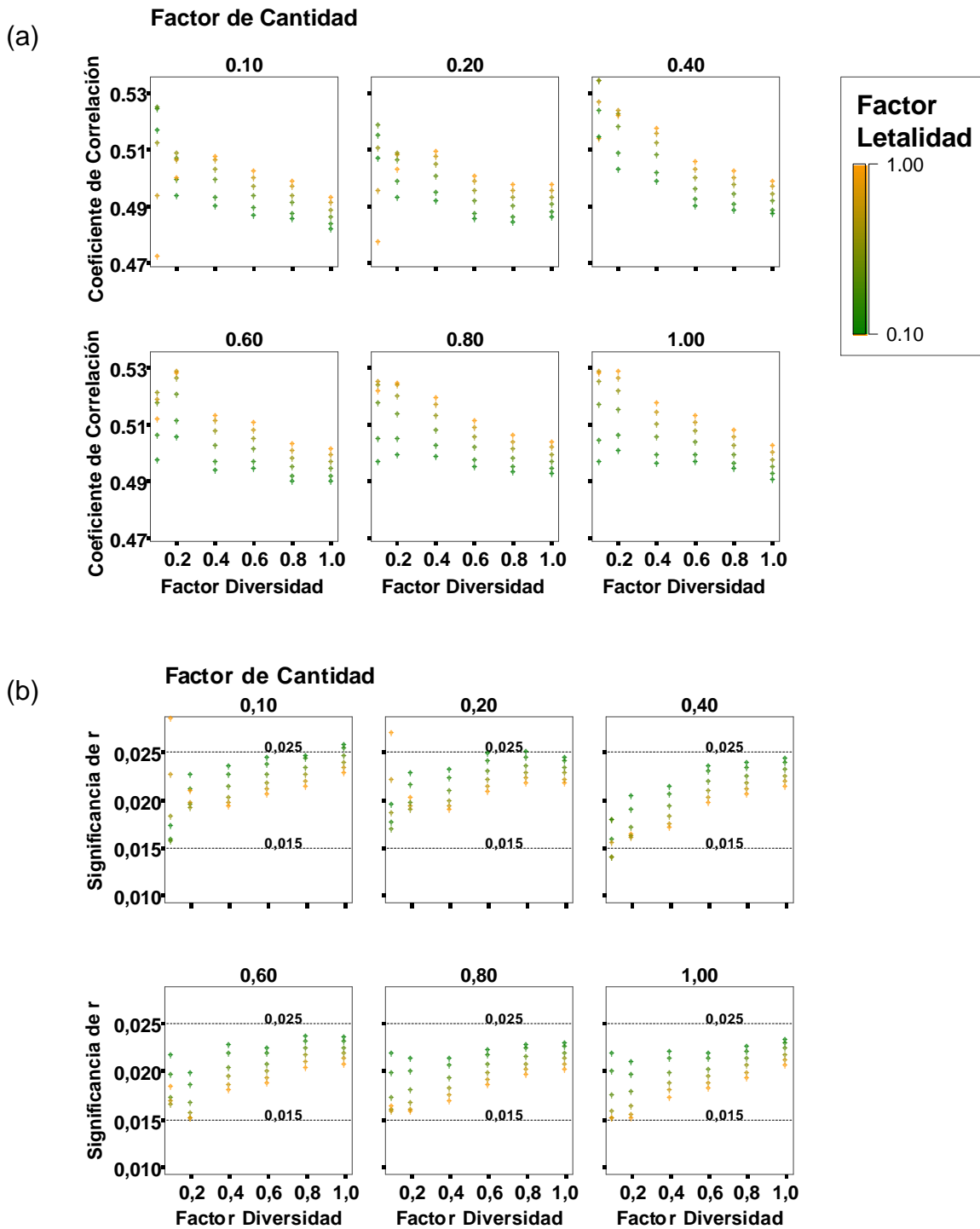


**Tabla 1.** Matriz de cargas de los componentes principales (variables extraídas por un análisis factorial PCA) de las características del patrón de coloración dorsal de 20 especies de dendrobátidos. Las variables se refieren a propiedades de partículas brillantes (negativo) y oscuras (positivo). Los valores reflejan el grado de relación que guardan las variables originales (en la primera columna) con los componentes principales. Los valores más altos (en negrilla) indican a las variables que están más relacionadas con el correspondiente componente. El primer componente (CP1) se relaciona con variables del contraste y tamaño del área conspicua. El segundo (CP2) se carga con las características del diseño de la porción oscura del dorso. El tercer componente (CP3) describe la forma y variabilidad de las partículas conspicuas. El cuarto componente (CP4) refleja la redondez de las partículas. En la parte inferior se muestra el porcentaje de la varianza de los datos que es explicada por cada componente principal, así como los valores propios de los componentes (valores algebraicos relacionados con la varianza de los datos explicada).

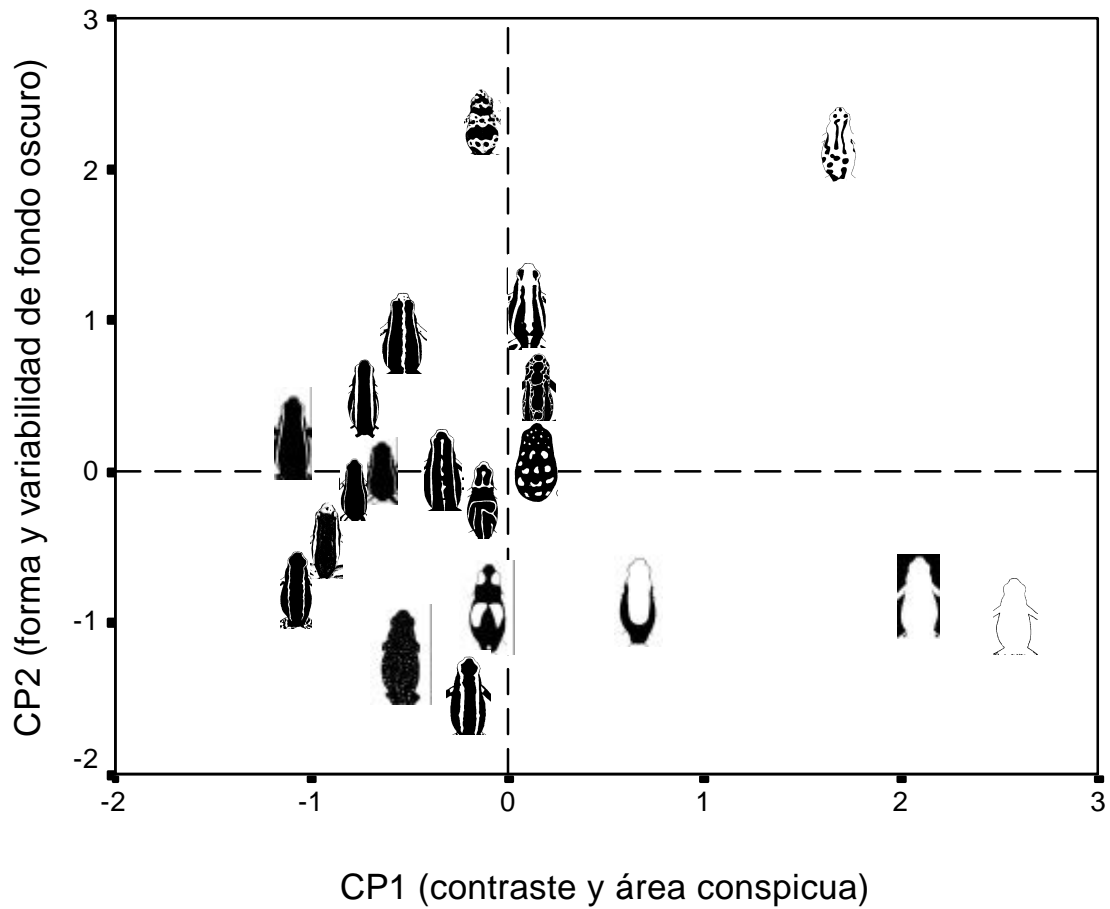
	Componente			
	1	2	3	4
Cobertura Positivo	<b>-.957</b>	.032	.110	.132
TRP negativo	<b>.954</b>	.187	-.100	.019
Cobertura Negativo	<b>.951</b>	-.041	-.177	-.045
Coloración	<b>.814</b>	-.185	-.141	.236
CV positivo	.153	<b>.897</b>	.013	.329
L/A positivo	.031	<b>.877</b>	-.083	.129
Número de partículas positivo	-.350	<b>.874</b>	-.032	-.106
TRP positivo	-.441	<b>-.604</b>	.284	.540
Número de partículas negativo	-.131	-.287	<b>.836</b>	.236
L/A negativo	-.459	-.217	<b>.802</b>	-.003
CV negativo	-.161	.305	<b>.612</b>	-.078
Redondez negativo	.294	-.047	.565	<b>.550</b>
Redondez positivo	-.025	.328	.025	<b>.891</b>
Valores Propios ( <i>Eigenvalues</i> )	4.075	3.107	2.198	1.660
% de varianza explicada	31.346	23.903	16.907	12.771
Porcentaje acumulado	31.346	55.249	72.56	84.927



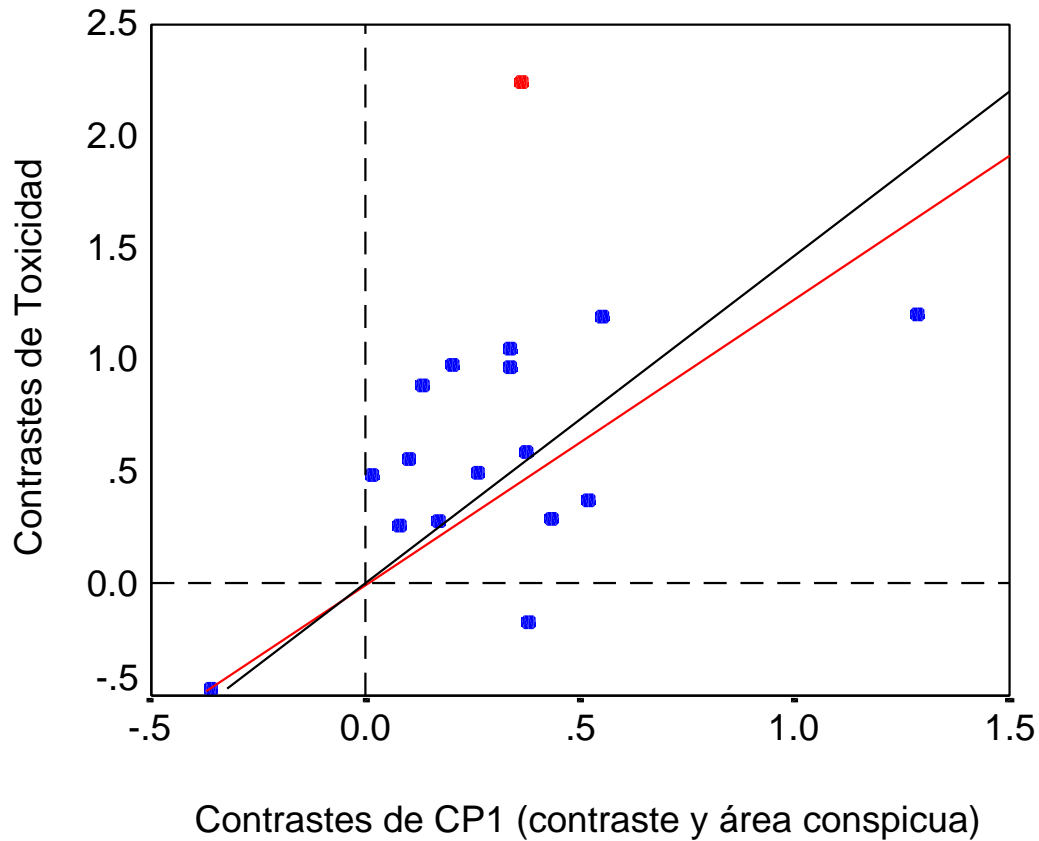
**Figura 1.** Relaciones filogenéticas entre 21 especies de ranas de la familia Dendrobatidae, basada en secuencias de mtDNA (Summers & Clough, 2001; Clough & Summers, 2000). Las letras que anteceden al nombre de la especie codifican la topología del árbol, para ser introducido en el programa para el análisis de contrastes independientes CAIC 2.6.9 (Purvis & Rambaut, 1995).



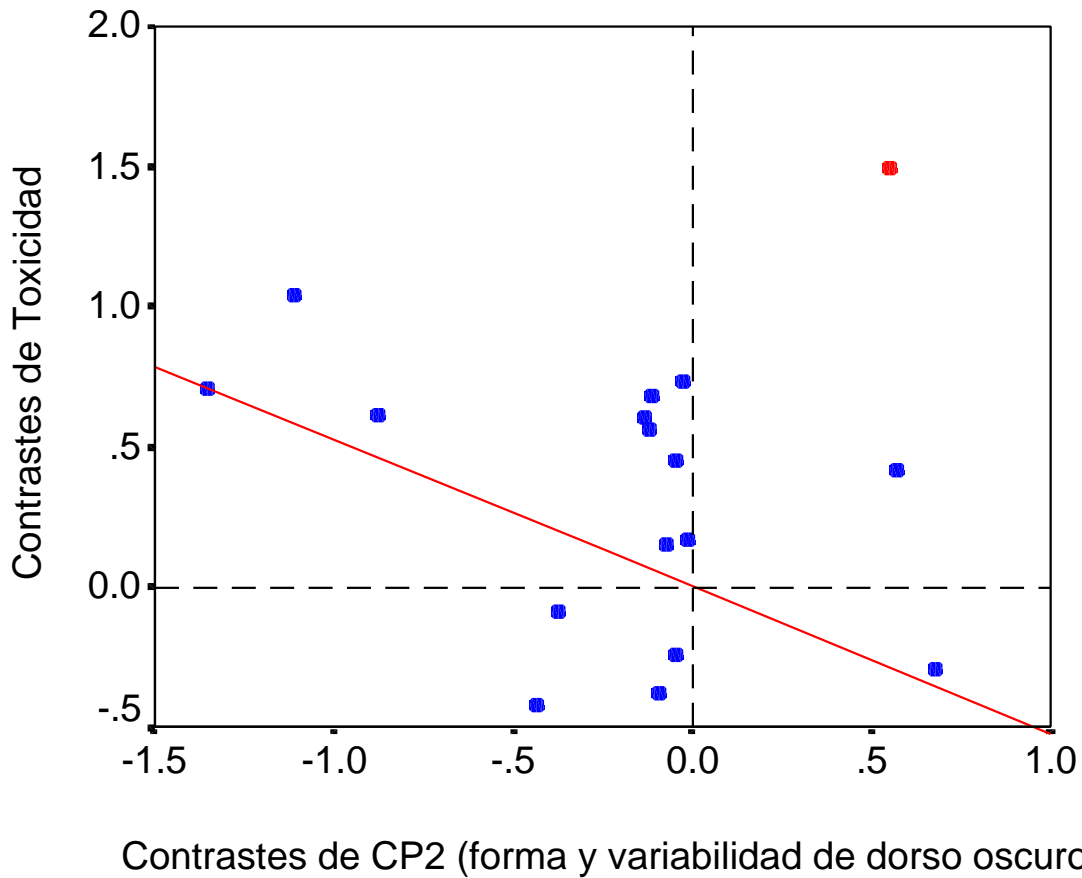
**Figura 2.** Resultados de los análisis de correlación entre combinaciones para el cálculo de la toxicidad y la coloración de las especies de la familia Dendrobatidae (según Summers & Clough, 2001). Se construyeron 216 ecuaciones sobre la toxicidad de especies de la familia Dendrobatidae, modificando la ponderación (variando de 0.1 a 1.0) que cada uno de los tres factores (Letalidad, Diversidad, Cantidad) recibe en la suma que pretende cuantificar qué tan tóxicas son las ranas (derivada por Summers & Clough, 2001). Se presentan: **a)** los coeficientes de correlación ( $r$ ) de los 216 análisis, y **b)** la significancia de  $r$  (página siguiente). Todas las variaciones realizadas estuvieron correlacionadas significativamente con la coloración.



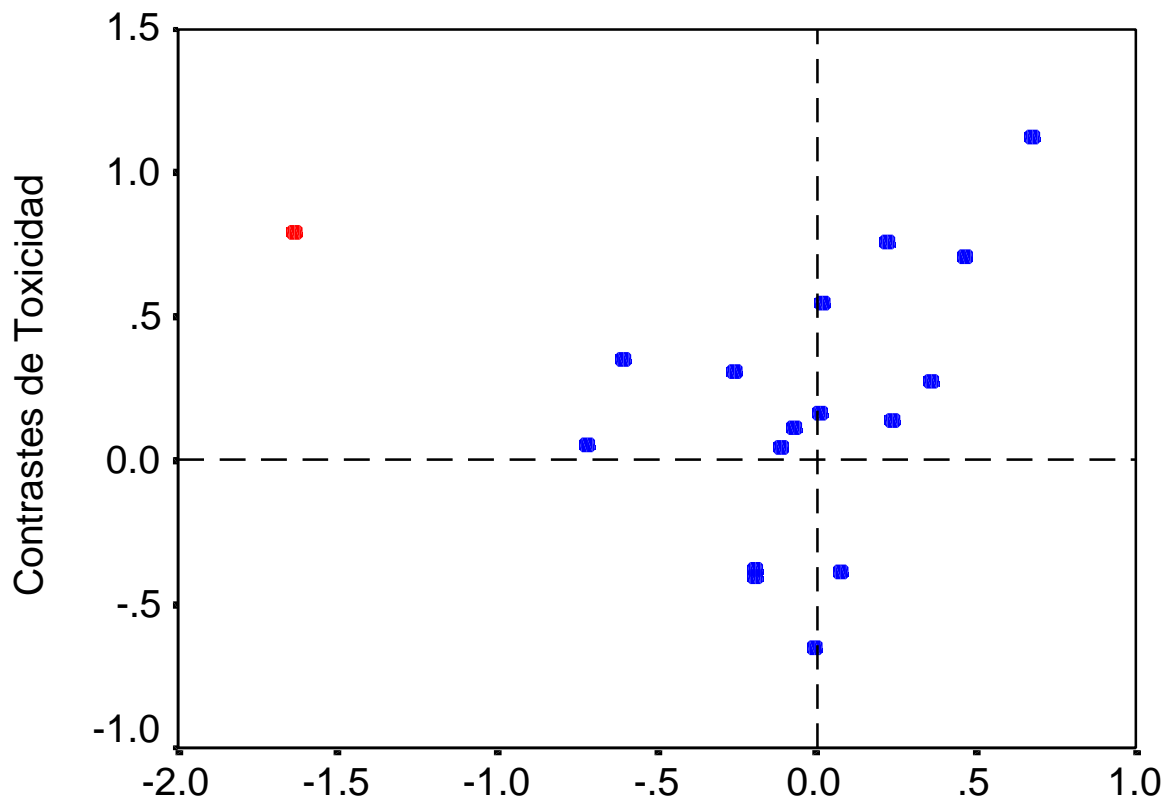
**Figura 3.** Organización de las especies de dendrobátidos según el contraste y área cubierta llamativamente (CP1), y el diseño de la porción oscura del dorso, como homogeneidad de forma y número de partículas (CP2). Las especies con mayor porción del dorso cubierta llamativamente se ubican a la derecha. Las especies con dorsos heterogéneos y fragmentados se ubican en la parte superior.



**Figura 4.** Gráfica de regresión parcial ( $n=17$ ), ajustada por el origen, de los contrastes independientes de Toxicidad y el contraste y área conspicua (CP1) (controlando el efecto de CP2, CP3 y CP4). La línea de regresión (en negro) tiene un buen ajuste ( $R^2 = 0.537$ ). Existe relación significativa entre las variables ( $\beta = 0.730$ ;  $t = 4.191$ ;  $p = 0.001$ ), sugiriendo que en la familia de las ranas venenosas los cambios en la toxicidad de las especies tienden a estar acompañados por cambios en el contraste y la porción conspicua del dorso. Se realizó un segundo análisis de correlación excluyendo el valor extremo (en rojo) correspondiente al contraste cbab (ver figura 1), ajustando una segunda línea (roja) ( $R^2 = 0.622$ ). Se confirma la correlación entre las variables ( $\beta = 0.692$ ;  $t = 4.443$ ;  $p = 0.001$ ).

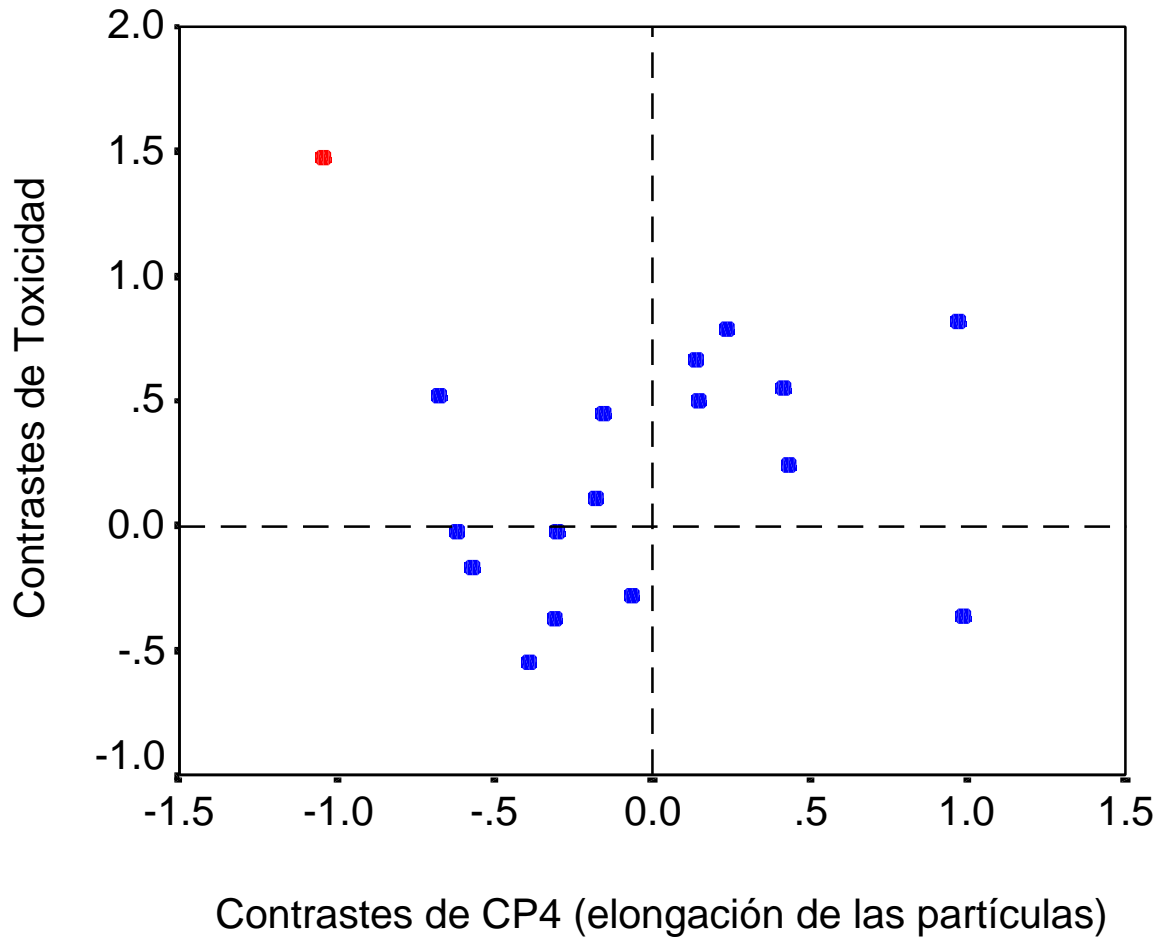


**Figura 5.** Gráfica de regresión parcial (n=17), ajustada por el origen, de los contrastes independientes de Toxicidad y la forma y variabilidad de la porción oscura del dorso (CP2) (controlando el efecto de CP1, CP3 y CP4). La relación marginalmente significativa entre las variables ( $\beta = -0.300$ ;  $t = -1.719$ ;  $p = 0.093$ ), podría estar sugiriendo que en la familia Dendrobatidae los cambios en la toxicidad de las especies tienden a estar acompañados por cambios que reducen la heterogeneidad del dorso. Se realizó un segundo análisis de correlación excluyendo el valor extremo (en rojo) correspondiente al contraste cbab (ver figura 1), apareciendo una relación más clara ( $\beta = -0.347$ ;  $t = -2.274$ ;  $p = 0.042$ ). Se presenta la línea de regresión del segundo análisis (en rojo;  $R^2 = 0.301$ ).



Contrastes de CP3 (forma y variabilidad de partículas conspicuas)

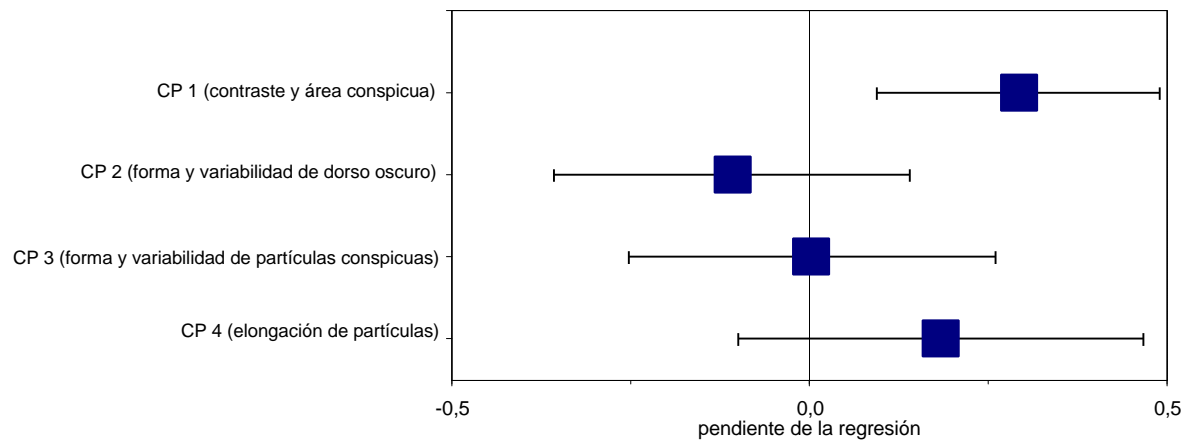
**Figura 6.** Gráfica de los contrastes independientes (n=17) de Toxicidad y la variabilidad de las partículas conspicuas (CP3) (controlando el efecto de CP1, CP2 y CP4). No parece existir correlación entre las variables ( $\beta = 0.005$ ;  $t = 0.027$ ;  $p = 0.979$ ). Se realizó un segundo análisis de correlación excluyendo el valor extremo (en rojo), correspondiente al contraste cbab (ver figura 1), sin obtener correlación significativa ( $\beta = 0.263$ ;  $t = 1.644$ ;  $p = 0.126$ ).



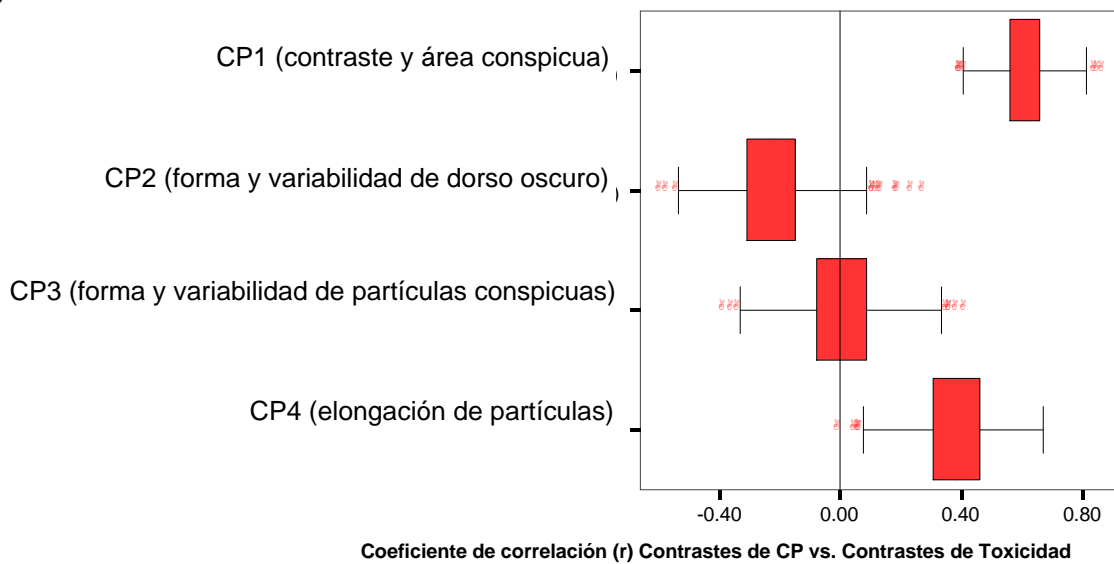
**Figura 7.** Gráfica de los contrastes independientes (n=17) de Toxicidad y la elongación de las partículas (CP4) (controlando el efecto de CP1, CP2 y CP3). No parece existir correlación entre las variables ( $\beta = 0.063$ ;  $t = 0.362$ ;  $p = 0.723$ ). Se realizó un segundo análisis de correlación excluyendo el valor extremo (en rojo), correspondiente al contraste cbab (ver figura 1), sin obtener correlación significativa ( $\beta = 0.176$ ;  $t = 1.117$ ;  $p = 0.286$ ).



(a)



(b)



**Figura 8.** Se generaron 1000 árboles aleatorios usando COMPARE 4.4 (Martins, 2001), y se calcularon contrastes filogenéticamente independientes en cada uno de ellos para generar una distribución de los posibles resultados de la correlación entre los contrastes de toxicidad y los de los componentes principales del patrón de coloración dorsal. Se presentan: (a) promedios (con Intervalo de Confianza de 95%) del coeficiente de correlación y (b) diagramas de caja de la pendiente de la regresión de contrastes de toxicidad vs. componentes principales. Sólo el CP1 muestra correlación fuerte con la toxicidad independientemente de la filogenia.

## ANEXO: TABLAS DE DATOS

Género	Especie	Cobertura Positivo	CV Positivo	Redondez Positivo	Número de Partículas Positivo	TRP Positivo	L/A Positivo
<i>Allobates</i>	<i>femoralis</i>	0,92	130,79	0,18	3,00	0,31	1,79
<i>Colostethus</i>	<i>marchesianus</i>	0,79	82,91	0,14	3,00	0,26	2,09
<i>Colostethus</i>	<i>talamancae</i>	0,92	139,24	0,18	3,00	0,31	2,61
<i>Dendrobates</i>	<i>auratus</i>	0,76	13,56	0,44	1,20	0,70	0,42
<i>Dendrobates</i>	<i>granuliferus</i>	0,42	0,00	0,68	1,00	0,42	1,17
<i>Dendrobates</i>	<i>histrionicus</i>	0,64	66,50	0,49	9,45	0,47	2,04
<i>Dendrobates</i>	<i>leucomelas</i>	0,98	270,18	0,72	20,00	0,05	5,26
<i>Dendrobates</i>	<i>pumilio</i>	0,12	132,87	0,54	24,25	0,01	9,81
<i>Dendrobates</i>	<i>speciosus</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Dendrobates</i>	<i>tinctorius</i>	0,61	120,25	0,38	9,11	0,30	2,67
<i>Dendrobates</i>	<i>ventrimaculatus</i>	0,74	79,22	0,52	3,85	0,32	2,18
<i>Epipedobates</i>	<i>anthonyi</i>	0,81	139,34	0,13	7,00	0,12	4,82
<i>Epipedobates</i>	<i>bilinguis</i>	0,96	0,00	0,38	1,00	0,96	0,52
<i>Epipedobates</i>	<i>hahneli</i>	0,94	130,88	0,18	3,00	0,31	2,26
<i>Epipedobates</i>	<i>tricolor</i>	0,60	139,52	0,25	5,00	0,12	2,37
<i>Epipedobates</i>	<i>trivittatus</i>	0,78	105,06	0,18	3,00	0,26	1,07
<i>Myniobates</i>	<i>minutus</i>	0,78	98,55	0,14	3,00	0,26	3,63
<i>Phyllobates</i>	<i>bicolor</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
<i>Phyllobates</i>	<i>lugubris</i>	0,88	75,79	0,16	3,00	0,29	1,39
<i>Phyllobates</i>	<i>vittatus</i>	0,79	0,00	0,37	1,00	0,79	0,97

Género	Especie	Cobertura Negativo	CV Negativo	Redondez Negativo	Número de partículas Negativo	TRP Negativo	L/A Negativo	Coloración
<i>Allobates</i>	<i>femoralis</i>	0,06	0,00	0,49	1,00	0,06	8,14	0.3
<i>Colostethus</i>	<i>marchesianus</i>	0,21	2,35	0,07	2,00	0,11	3,64	0.2
<i>Colostethus</i>	<i>talamancae</i>	0,09	5,96	0,04	2,00	0,04	5,50	0.7
<i>Dendrobates</i>	<i>auratus</i>	0,26	62,60	0,41	7,80	0,05	2,12	4.8
<i>Dendrobates</i>	<i>granuliferus</i>	0,60	0,00	0,33	1,00	0,60	0,53	3.4
<i>Dendrobates</i>	<i>histrionicus</i>	0,37	111,54	0,50	28,45	0,15	5,49	2.9
<i>Dendrobates</i>	<i>leucomelas</i>	0,61	80,73	0,52	5,00	0,12	1,95	2.6
<i>Dendrobates</i>	<i>pumilio</i>	0,85	0,00	0,39	1,00	0,85	0,57	4.4
<i>Dendrobates</i>	<i>speciosus</i>	0,99	0,00	0,41	1,00	0,99	0,29	4.0
<i>Dendrobates</i>	<i>tinctorius</i>	0,38	137,25	0,30	3,89	0,19	4,06	3.7
<i>Dendrobates</i>	<i>ventrimaculatus</i>	0,26	58,65	0,44	3,92	0,17	5,35	3.2
<i>Epipedobates</i>	<i>anthonyi</i>	0,19	97,91	0,13	2,00	0,09	4,06	1.7
<i>Epipedobates</i>	<i>bilinguis</i>	0,05	106,79	0,68	222,00	0,00	26,98	1.3
<i>Epipedobates</i>	<i>hahneli</i>	0,06	0,00	0,50	1,00	0,06	10,32	1.1
<i>Epipedobates</i>	<i>tricolor</i>	0,40	213,58	0,38	5,00	0,08	8,53	2.0
<i>Epipedobates</i>	<i>trivittatus</i>	0,22	95,64	0,32	3,80	0,16	3,40	2.9
<i>Myniobates</i>	<i>minutus</i>	0,20	85,92	0,06	4,00	0,05	8,86	1.0
<i>Phyllobates</i>	<i>bicolor</i>	1,00	0,00	0,39	1,00	1,00	0,28	8.5
<i>Phyllobates</i>	<i>lugubris</i>	0,08	4,42	0,04	2,00	0,04	7,05	1.7

<i>Phyllobates</i>	<i>vittatus</i>	0,21	0,00	0,35	1,00	0,21	2,56	4.5
--------------------	-----------------	------	------	------	------	------	------	-----

<b>Género</b>	<b>Especie</b>	<b>Toxicidad</b>	<b>CP1</b>	<b>CP2</b>	<b>CP3</b>	<b>CP4</b>
<i>Allobates</i>	<i>femorialis</i>	1,2	-0,834	-0,086	-0,103	-0,220
<i>Colostethus</i>	<i>marchesianus</i>	0	-0,785	-0,206	-0,872	-0,831
<i>Colostethus</i>	<i>talamancae</i>	0	-1,113	0,037	-0,857	-0,725
<i>Dendrobates</i>	<i>auratus</i>	6,2	-0,188	-1,072	-0,554	1,293
<i>Dendrobates</i>	<i>granuliferus</i>	5,7	0,621	-0,819	-1,026	1,387
<i>Dendrobates</i>	<i>histrionicus</i>	6,4	0,096	0,146	0,538	0,906
<i>Dendrobates</i>	<i>leucomelas</i>	3,7	-0,123	2,298	0,044	1,318
<i>Dendrobates</i>	<i>pumilio</i>	5,9	1,623	2,171	-0,251	0,972
<i>Dendrobates</i>	<i>speciosus</i>	6,6	2,080	-0,803	0,019	-1,286
<i>Dendrobates</i>	<i>tinctorius</i>	5	0,125	0,590	0,301	0,026
<i>Dendrobates</i>	<i>ventrimaculatus</i>	5,3	-0,150	-0,072	-0,179	0,799
<i>Epipedobates</i>	<i>anthonyi</i>	2,2	-0,531	0,869	-0,058	-1,133
<i>Epipedobates</i>	<i>bilinquis</i>	3,1	-0,530	-1,265	3,462	0,867
<i>Epipedobates</i>	<i>hahneli</i>	3,6	-0,775	-0,065	0,026	-0,183
<i>Epipedobates</i>	<i>tricolor</i>	5,3	0,090	0,859	1,390	-1,156
<i>Epipedobates</i>	<i>trivittatus</i>	4,5	-0,237	-0,077	0,023	-0,557
<i>Myniobates</i>	<i>minutus</i>	2,9	-0,707	0,249	0,027	-1,191
<i>Phyllobates</i>	<i>bicolor</i>	7,2	2,526	-0,989	-0,088	-0,939
<i>Phyllobates</i>	<i>lugubris</i>	3,8	-0,902	-0,425	-0,792	-0,703
<i>Phyllobates</i>	<i>vittatus</i>	4,2	-0,285	-1,340	-1,049	1,355