UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

FENOLOGÍA REPRODUCTIVA Y CARACTERÍSTICAS DE HISTORIAS DE VIDA DE *PRISTIMANTIS UNISTRIGATUS* (ANURA: CRAUGASTORIDAE) EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE LOS ANDES DEL SUROCCIDENTE DE COLOMBIA

Belisario Cepeda Quilindo

Universidad Nacional de Colombia
Instituto de Ciencias Naturales
Facultad de Ciencias
Bogotá D.C., Colombia
2021

FENOLOGÍA REPRODUCTIVA Y CARACTERÍSTICAS DE HISTORIAS DE VIDA DE *PRISTIMANTIS UNISTRIGATUS* (ANURA: CRAUGASTORIDAE) EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL DE LOS ANDES DEL SUROCCIDENTE DE COLOMBIA

Belisario Cepeda Quilindo

Tesis de investigación presentada como requisito parcial para optar al título de:
Doctor en Ciencias - Biología

Director:
PhD. John Douglas Lynch

Línea de Investigación:
Línea de investigación en Biodiversidad y Conservación

Laboratorio de Anfibios, Grupo de Cladística Profunda y Biogeografía Histórica

Universidad Nacional de Colombia
Instituto de Ciencias Naturales
Facultad de Ciencias
Bogotá D.C., Colombia
2021

Dedicatoria

A María Elena, Juan David y Camilo José

Mis padres María Concepción y Pablo Guillermo

Agradecimientos

En primer lugar, quiero expresar mi profunda gratitud a mi director John Douglas Lynch, quien, con su sabiduría y su larga trayectoria en el conocimiento de la fauna anfibia del neotrópico, me orientó en la selección de este interesante tema y dedico muchas horas de discusión.

Mi gratitud a la profesora Martha Patricia Ramírez Pinilla, del Laboratorio de Biología Reproductiva de Vertebrados Universidad Industrial de Santander por su colaboración en los análisis histológicos y sus aportes en la interpretación de los resultados las características reproductivas.
A Rafael Moreno Arias por su constante apoyo y asesoría en los análisis de captura y recaptura y el manejo del programa Mark.

Al Profesor Orlando Rangel, director de la línea de investigación del doctorado, por su respaldo en los momentos difíciles.

A la Universidad de Nariño por el soporte económico y la comisión de estudios para realizar mis estudios de doctorado y mis colegas del departamento de Biología que respaldaron esta comisión.

Al Programa de Estímulos a la Investigación Thomas van der Hammen JARDÍN BOTÁNICO JOSÉ CELESTINO MUTIS, Alcaldía Mayor de Bogotá por el apoyo financiero a través de la Beca que fue fundamental para completar la fase de campo.

A los propietarios los predios o representantes de las Instituciones donde fue realizado este estudio: Señor Roberto Mora de la Reserva el Morar, Corponariño – Centro Ambiental Chimayoy, familia Mora del Km23 y la Universidad de Nariño Granja Experimental Botana.

Mi gratitud con los estudiantes que me apoyaron en el trabajo de Campo: Rodrigo Muñoz Arcos, Juan Alejandro Guerrero, Nathaly Portillo, María Helena Zuñiga, Javier Villareal, Edwin Beltrán, Juan David Benavides, y Javier Tamayo. Miguel Ramírez fue mi apoyo en toda la fase de muestreo. Agradecimiento enorme a Gloria Rivas Duarte por su apoyo moral y acogida en su hogar durante mis viajes a Pasto.

A mis compañeros de Laboratorio de anfibios del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá, especialmente a Marvin Anganoy, David Sánchez, Gustavo González, Raúl Pedroza, Carolina Amorocho, Teddy Angarita, Gustavo Ballen y Rances Caicedo. Víctor Manuel Solarte, amigo y compañero en este reto.

Gratitud a mi familia, especialmente a mi esposa María Elena, quien con profundo amor y apoyo incondicional me permitió culminar está tan importante de mi vida. A mis hijos Juan David y Camilo José por su paciencia y comprensión en los momentos que no fue posible compartir tiempo juntos. Igualmente, a mis padres Pablo Guillermo y Conchita, hermanos, hermanas y sobrinos y a la familia Solarte Cruz por su constante motivación, especialmente a Miguel Ángel.

Resumen

El propósito de este trabajo fue establecer si algunas características de historia de vida de la rana de desarrollo directo andina *Pristimantis unistrigatus* cambian en diferentes alturas dentro de su intervalo de distribución altitudinal, para tratar de entender el papel de los bordes inferior y superior como factores que limitan la distribución altitudinal de la especie. Las características evaluadas fueron: tamaño mínimo de la madurez sexual, tamaño de la postura, el patrón fenológico, las tasas de sobrevivencia y el tamaño poblacional. El tamaño mínimo de la madurez sexual estimado a partir de análisis macroscópico y microscópico de las gónadas de ejemplares de colección fue de 25.6 mm de LRC para las hembras y de 16.6 mm para los machos. El tamaño medio de la postura fue de 37.5 folículos yemados por hembra. El patrón reproductivo, las tasas de sobrevivencias y el tamaño poblacional se evaluó en once eventos bimensuales de muestreo en cuatro localidades con alturas diferentes sobre un trayecto altitudinal del Nudo de los Pastos, sur de Colombia, entre noviembre de 2012 y noviembre del 2014 en dos parcelas de 20 x 20 m. Se encontró machos y hembras reproductivas durante todos periodos de muestreo, sin embargo, el mayor número de jóvenes se registró entre febrero y mayo indicando la época de reclutamiento y un patrón de reproducción estacional. El patrón reproductivo presentó una tendencia similar en las cuatro localidades, sin embargo, en la localidad de menor altitud, las abundancias fueron bajas en todas las clases de estado. Los modelos que más se ajustaron a los historiales de captura permitieron establecer que en todas las localidades las tasas de sobrevivencia fueron diferentes entre clases de estado y a través del tiempo, excepto en la localidad de mayor altitud donde la sobrevivencia solo dependió de las clases. El tamaño poblacional fue diferente entre las localidades, con un menor tamaño en el borde de menor altitud. Estos resultados permitieron identificar cambios en las características reproductivas y en los parámetros demográficos en los bordes de distribución altitudinal, sugiriendo una respuesta de *Pristimantis unistrigatus* a las condiciones ambientales locales.

Palabras clave: (Fenología, intervalo altitudinal, sobrevivencia, *Pristimantis*, madurez sexual, características de historia de vida).

Abstract

The purpose of this work was to establish whether some of the life history characteristics of the Andean direct development frog *Pristimantis unistrigatus* change at different elevations within its range of altitudinal distribution, to try to understand the role of the lower and upper boundaries in the altitudinal distribution of the species. The characteristics examined were, minimum size at sexual maturity, clutch size, reproduction phenology, survival rates and population size. The minimum body size (SVL) at of sexual maturity estimated from macroscopic and microscopic analysis of the gonads of collection specimens was 25.6 mm for females and 16.6 mm for males. The average clutch size was 37.5 yolking follicles per female. The reproduction pattern, survival rates and population size were evaluated in eleven bimonthly sampling events in four localities with different elevations over an Andean transect (include the range) at the Nudo de los Pastos in southern of Colombia, between November 2012 and November 2014, in two plots of 20 x 20 m. Breeding male and females were found during all sampling periods, however, the largest number of juveniles was recorded between February and May indicating the time of recruitment and a pattern of seasonal reproduction. The reproductive pattern was similar in the four localities, however in the lower altitude locality, the abundances were low in all stage classes. The best fitted models showed that in all the localities the survival rates were different between stage classes and varied over time, except in the highest elevation site where survival was associated only to stage class. Population size was different between the localities, with a smaller size on the edge of lower altitude. These results allowed to identify changes in the reproductive characteristics and in the demographic parameters at the edges of altitudinal distribution, suggesting a response of *Pristimantis unistrigatus* to local environmental conditions.

Keywords: (Phenology, altitudinal range, survival, *Pristimantis*, sexual maturity, characteristics of life history)

Contenido

Pág.

Lista de figuras X

Lista de tablas XII

Introducción 1

1. Capítulo 1 Marco Teórico 9

1.1 Características de Historia de vida de los anfibios 9

1.2 Fenología reproductiva 11

1.3 Ecología reproductiva: tamaño de la puesta y de los huevos de las hembras 12

1.4 Tamaño poblacional, tasa de sobrevivencia y probabilidad de captura 13

1.5 Antecedentes de la biología reproductiva de los *Eleutherodactylinidos* 14

1.6 Referencias 16

2. Capítulo 2 Madurez reproductiva, dimorfismo sexual y tamaño de la postura en la rana andina *Pristimantis unistrigatus* (Anura: Craugastoridae) 21

2.1 Resumen 21

2.2 Abstract 22

2.3 Introducción 22

2.4 Materiales y métodos 26

2.4.1 Análisis de datos 27

2.5 Resultados 28

2.6 Discusión 32

2.7 Referencias 35

3. Capítulo 3 Fenología reproductiva de la rana andina *Pristimantis unistrigatus* 41

3.1 Resumen 41

3.2 Abstract 42

3.3 Introducción 42

3.4 Metodología 44

3.4.1 Diseño de muestreo 44

3.4.2 Análisis estadísticos 47

3.5 Resultados 48
3.5.1 Características climáticas de la zona de estudio 48
3.5.2 Fenología reproductiva de *Pristimantis unistrigatus* 49
3.5.3 Estructura de clases por tamaño 50
3.5.4 Variación temporal de clases de tamaño-sexo en *Pristimantis unistrigatus* 55
3.5.5 Variación altitudinal de las clases de sexo - tamaño de *P. unistrigatus* 56
3.6 Discusión 58
3.7 Referencias 64
3.8 Anexos 69
4. Capítulo 4 Supervivencia y tamaño poblacional de la rana Andina de desarrollo directo *Pristimantis unistrigatus* en su intervalo de distribución altitudinal 75
4.1 Resumen 75
4.2 Abstract 76
4.3 Introducción 77
4.4 Materiales y métodos 80
4.4.1 Especie y área de estudio 80
4.4.2 Estimación de las tasas de supervivencia y el tamaño de la población. 83
4.5 Resultados 84
4.5.1 Número de capturas 84
4.5.2 Parámetros poblacionales derivados del análisis de captura y recaptura 85
4.6 Discusión 90
4.6.1 Probabilidades de sobrevivencia, emigración y migración entre clases de estado a lo largo del intervalo altitudinal y el tiempo 91
4.6.2 Variación temporal de abundancia entre clases de tamaño y localidades. 93
4.7 Referencias 95
5. Conclusiones y recomendaciones 103
5.1 Conclusiones 103
5.2 Recomendaciones 104
6. Anexos generales 105
7. Información complementaria 109

Lista de figuras

Pág.

Figura 2-1. Etapas reproductivas de machos de *Pristimantis unistrigatus*. 29
Figura 2-2. Aparato reproductor de una hembra de *Pristimantis unistrigatus* 30
Figura 2-3. Distribución mensual de la LRC y sexo de los individuos colectados de *Pristimantis unistrigatus* 30
Figura 2-4. Diferencias en el tamaño del cuerpo (LRC) entre los sexos de *Pristimantis unistrigatus* (Anura: Craugatoridea) en el Nudo de los Pastos, sur de Colombia..... 31
Figura 2-5. Relación entre el tamaño del cuerpo (LRC) de las hembras con el número de huevos yemados, el diámetro de los huevos y el diámetro del oviducto de las hembras de *Pristimantis unistrigatus* 32
Figura 3-1. Localidades de muestreo y estaciones climáticas (IDEAM) en la evaluación del patrón reproductivo de *Pristimantis unistrigatus*. Mapa elaborado por Joao Rivera. . 47
Figura 3-2. Valores de temperatura media y precipitación total en tres estaciones de la zona de estudio entre los años 2012-2014..... 49
Figura 3-3. Presencia y numero de machos, hembras y jóvenes de *Pristimantis unistrigatus* registrados en cada muestreo bimensual..... 50
Figura 3-4. Estructura clases por tamaño de *Pristimatis unistrigatus*..... 53
Figura 3-5. Comparación de la distribución de tallas corporales entre poblaciones de *Pristimantis unistrigatus*. 54
Figura 3-6. Variación en la talla corporal entre las épocas climáticas para cada una de las poblaciones de *Pristimantis unistrigatus* estudiadas. 55
Figura 3-7. Distribución temporal de la talla corporal de *Pristimantis unistrigatus* discriminada por sexo y estado de desarrollo. Cuadrados rojos machos reproductivos .. 57

Figura 3-8. Gráfico de cajas y bigotes que describe la variación en la talla corporal observada en las poblaciones de *Pristimatis unistrigatus* a lo largo de un gradiente altitudinal (2300-2900 m.s.n.m). 57
Figura 4-1. Valores de temperatura media y precipitación total en tres estaciones de la zona de estudio entre los años 2012-2014. 82
Figura 4-2. Variación de la tasa de supervivencia por clase de tamaño y sexo de cuatro poblaciones de *P. unistrigatus* del Nudo de los Pastos durante el periodo de estudio. 88
Figura 4-3. Comparación de la probabilidad de captura de hembras machos y jóvenes de *P unistrigatus* en el intervalo altitudinal durante el periodo de estudio. ....**¡Error! Marcador no definido.**
Figura 4-4. Tamaño estimado de la población de *Pristimantis unistrigatus* por ocasión de muestreo en las localidades del Km23 (2300 m), El Morar (2500 m), Chimayoy (2700 m) y Botana (2900 m) entre los años 2013 y 2014. 90

Lista de tablas

Pág.

Tabla 2-1. Tamaño medio (mm) y desviación estándar (DE) de distintas clases de edad separados por sexo de *Pristimantis unistrigatus*, en el Nudo de los Pastos, sur de Colombia..... 29

Tabla 3-1. Localidades de muestreo en la evaluación del patrón reproductivo de *Pristimantis unistrigatus* 45

Tabla 3-2. Variables ambientales por localidad monitoreadas a lo largo del gradiente altitudinal entre los 2300 m a 2900 m de altitud durante el periodo 2012-2014. 69

Tabla 3-3. Abundancia y talla corporal en las clases de tamaño y sexo de *Pristimantis unistrigatus*. 70

Tabla 3-4. Contraste de homogeneidad de las clases de tamaño sexo de *Pristimantis unistrigatus* dentro de un gradiente altitudinal entre los 2300 m a 2900 m. 72

Tabla 3-5. Contraste de homogeneidad de las clases de tamaño y sexo observadas en *Pristimantis unistrigatus* considerando la estacionalidad climática bimodal de la zona de estudio. 73

Tabla 3-6. Modelos de regresión múltiple empleando el criterio de información de (AIC) para la selección del mejor modelo que explique la relación entre la abundancia de *Pristimantis unistrigatus* y las variables ambientales registradas en cada población estudiada. 74

Tabla 4-1. Número de individuos capturados en cuatro poblaciones de *P. unistrigatus* del Nudo de los Pastos. 85

Tabla 4-2. Modelos utilizados para la estimación de las tasas de supervivencia y tamaño de la población de cuatro poblaciones de *P. unistrigatus* del Nudo de los Pastos. 86

Introducción

Un patrón general bien conocido en ecología y biogeografía es la tendencia que existe en muchos grupos de organismos a tener más especies en las regiones tropicales que en las zonas templadas (Gaston, 2000; Ghalambor et al., 2006). Una hipótesis sugiere que las especies de las regiones tropicales tienen hábitats muy específicos con intervalos de tolerancia térmica más estrecha en comparación con las zonas templadas, debido a la relativa uniformidad de las condiciones ambientales locales (Janzen, 1967; Ghalambor et al., 2006). Esta misma tendencia se presenta en la fauna anfibia, la cual es mucho más diversa en las regiones tropicales, particularmente en la región de los Andes donde se observa una marcada tendencia a tener distribuciones altitudinales reducidas (Lynch 1999; Navas, 2003, Navas, 2006, Berrnal y Lynch, 2013). La estratificación en las montañas tropicales podría contribuir a seleccionar organismos con tolerancia climática y fisiológica estrecha, porque la altitud genera filtros ecológicos, fisiológicos y comportamentales que impiden el ascenso de los anuros a mayores elevaciones (Ghalambor et al., 2006, Catenazzi, 2017).

En el caso de las ranas andinas en Colombia la mayoría de las especies muestran distribuciones altitudinales de menos de 500 m de elevación, mientras que unas pocas especies de tierras bajas tienen mayor amplitud (Bernal y Lynch, 2008). La distribución en bandas altitudinales estrechas es un patrón reportado para las ranas andinas y probablemente se debe al grado de tolerancia térmica de los embriones (Lynch, 1998, 1999; Bernal y Lynch 2008), hecho que fue sometido a prueba en doce especies de ranas andinas con diferentes modos reproductivos y cuya sobrevivencia fue correlacionada con la tolerancia térmica superior e inferior del microhábitat (Bernal y Lynch, 2013). La disminución o ausencia de individuos por fuera de los límites inferior y superior de la distribución altitudinal podría estar relacionado con la ley de la tolerancia de Shelford (1931), la cual establece que la supervivencia de un organismo depende de la integridad de un complejo de condiciones. De acuerdo a esta ley, existen un intervalo de condiciones

ecofisiológicas optimas donde la sobrevivencia, el desarrollo y reproducción de la especie es máxima, mientras que en los extremos la especie está ausente debido a que se enfrenta a las zonas de intolerancia.

El patrón de distribución en bandas altitudinales de la mayoría de las especies de ranas en los Andes, sugiere la existencia de límites superiores e inferiores que restringen la dispersión y establecimiento de individuos por fuera de este intervalo (Lynch, 1999), seguramente porque en estos lugares no existen las condiciones ambientales adecuadas para el crecimiento, desarrollo, reproducción y sobrevivencia de los individuos (Begon et al., 2006). La viabilidad de una población en el tiempo y en el espacio está determinada por la capacidad de la especie para reproducirse y producir progenie que asegure el reclutamiento de los jóvenes. Considerando la complejidad del ciclo de vida de los anfibios, la regulación de la población puede ocurrir en múltiples estados (Grafe et al., 2004), que afectan la supervivencia de los huevos, las larvas y los estados postmetamorficos y en gran medida determinan la estructura y la densidad poblacional de la especie.

La influencia de la altitud sobre las características de historia de vida es un fenómeno bien documentado para los anfibios de las regiones templadas, especialmente para especies con reproducción estacional, amplia distribución y ligadas al cuerpo de agua (Morrison y Hero, 2003). Sin embargo, la información relacionada con los efectos de la altitud sobre las historias de vida de los anfibios tropicales es escaza, en particular para los Andes Tropicales, resultados que podrían contribuir a entender la dinámica de las poblaciones en los bordes de la distribución altitudinal y el impacto del cambio climático global. Un patrón común en estos estudios es la tendencia en altas elevaciones a tener madurez sexual tardía, mayor tamaño en la madurez, tasas de crecimiento más lentas y una desviación de la proporción sexual hacia las hembras o a los machos (Lu et al., 2006; Morrison y Hero, 2004). Las temperaturas ambientales bajas asociadas con las altas latitudes y altitudes limitan el tiempo disponible para la acumulación de recursos y energía, lo cual resulta en una disminución de la temporada de actividad de los anfibios (Elmberg 1991; Ryser 1996). De esta manera, las poblaciones de áreas con temperaturas ambientales estacionalmente muy bajas como en las altas elevaciones y regiones latitudinales extremas tienden a tener actividad y época reproductiva más corta que aquellas áreas de tierras bajas más tropicales (Berven 1981, Howard y Wallace 1985, Elmberg 1991, Ryser 1996).

Aproximadamente la mitad de todas las especies de anfibios se distribuyen en los trópicos del nuevo mundo, los cuales incluyen Centro y Suramérica y las Indias Occidentales (Heinicke et al., 2007). De estas, 1138 especies pertenecen al gran ensamble de los brachicephalidos (Frost 2019), que presentan desarrollo directo y reproducción terrestre (Hedges et al., 2008; Lynch y Duellman, 1997). Con el nuevo arreglo taxonómico las ranas de este ensamble distribuidas en Suramérica fueron asignadas al género *Pristimantis*, con aproximadamente 533 especies (Frost, 2019) con intervalo altitudinal que vas desde el nivel del mar hasta los 4000 m en los Andes de Suramérica. En los Andes la mayoría de las especies presentan un patrón de distribución en bandas altitudinales sugiriendo la existencia de límites inferiores y superiores (Lynch 1999). La reproducción terrestre les ha permitido ocupar una diversidad de nichos ecológicos y cubrir un amplio intervalo altitudinal y por esta razón ha sido considerado un grupo modelo para estudios biogeográficos y evolutivos en el Neotropico (Heinicke et al., 2007).

Una especie de rana común en los Andes es *Pristimantis unistrigatus* (antes *Eleutherodactylus unistrigatus*), distribuida desde El Nudo de los Pastos en el sur de Colombia hasta Riobamba en el Ecuador a través de los valles interandinos entre los 2200 a los 3000m de altitud (Lynch, 1980; 1981). La reproducción de esta especie ocurre en la temporada lluviosa de diciembre a marzo, aunque en las poblaciones de los bosques nublados la actividad reproductiva puede ser más larga con la misma tendencia estacional (Lynch 1981). Según Mueses -Cisneros (2005), en el Valle del Sibundoy, Sur de Colombia, la reproducción de *P. unistrigatus* es relativamente continua ya que es posible encontrar individuos jóvenes, hembras grávidas y machos cantando durante la mayor parte del año. El tamaño de la postura de la hembra consiste alrededor de 32 huevos que son depositados en tierra húmeda recubiertos por capas gruesas de gelatina que después de aproximadamente 39 días de desarrollo embrionario eclosionan en pequeñas ranas Nina y Pino (1977).

Por las características antes mencionadas *P. unistrigatus*, es un buen modelo para evaluar posibles cambios en las características de historia de vida y los parámetros demográficos que permitan entender la dinámica de las poblaciones cerca de los márgenes superior e inferior de su distribución altitudinal, como una forma de soportar la idea que el cruce de las barreras ecológicas y fisiológicas en las montañas tropicales es más difícil. Para *P. unistrigatus* se conoce que los limites altitudinales pueden estar entre los 2200 y 3000m,

según los registros de la Colecciones de anfibios de la Universidad Nacional ICN y la Universidad de Nariño PSO-CZ. Sobre el flanco Noroccidental del Volcán Galeras, municipio de Pasto, el registro más alto llega hasta los 3200 m, y por arriba de esta altura solo se reportan otras especies como *P. buckleyi*, *P. curtipes* y *P. myersi* (Lynch 1980 y 1981). El registro más bajo sobre este mismo flanco se encuentra entre los 2200 y 2400m en el municipio de Chachagüí, departamento de Nariño.

En este estudio se evalúa si las características de historia de vida asociadas con la reproducción y la sobrevivencia de *P. unistrigatus* varían en su intervalo de distribución altitudinal con valores más altos de los parámetros demográficos como la sobrevivencia, el tamaño poblacional y el patrón reproductivo en la región donde las condiciones ambientales son óptimas, en contraste con los extremos inferior y superior donde se presenta las zonas de intolerancia. Esta investigación busco evidencia que explique el patrón de distribución de los anuros tropicales en bandas altitudinales, para lo cual se plantearon las siguientes preguntas de investigación:

Preguntas de investigación

¿Existen cambios en los parámetros demográficos, tales como tasas de sobrevivencia, patrón reproductivo y tamaño poblacional dentro del intervalo de distribución altitudinal en *P. unistrigatus* especialmente hacia los límites de distribución altitudinal?

¿Cuáles y cómo varían los parámetros demográficos de *P. unistrigatus* en diferentes alturas del intervalo altitudinal y si es posible detectar cambios hacia los límites?

Hipótesis de investigación

Dado que la gran mayoría de los anuros en los Andes tropicales presentan distribuciones altitudinales estrechas como consecuencia de una menor tolerancia térmica, entonces se espera que algunas características de historia de vida de *Pristimantis unistrigatus* sean diferentes en el límite inferior y superior de su distribución.

Objetivos

General

Evaluar la variación altitudinal de las características de historia de vida de la rana Andina de desarrollo directo *P. unistrigatus* en el flanco noroccidental del Volcán Galeras, Nudo de los Pastos, Departamento de Nariño.

Específicos

1. Describir las características reproductivas de *P. unistrigatus* enfocado a a determinar el tamaño mínimo de la madurez sexual y la existencia de dimorfismo sexual con base en el análisis de la relación tamaño del cuerpo y el desarrollo de las gónadas

2. Determinar el patrón reproductivo de *P. unistrigatus* con base en la actividad de machos y hembras adultos y la aparición de individuos jóvenes en diferentes localidades del intervalo altitudinal.

3. Estimar las tasas de supervivencia y tamaño poblacional de *P. unistrigatus* en diferentes alturas del intervalo de distribución altitudinal.

Referencias

Begon, M.; C. R. Townsend y J.L. Harper. 2006. Ecology from individuals to Ecosystems. Four ed. Blackwell. Australia.

Bernal, M. H. y J. D. Lynch. 2008. Review and analysis distribution of the Andes anurans in Colombia. Zootaxa. 1826 1-25.

Bernal, M., Lynch, J. (2013). Thermal Tolerance in Anuran Embryos with Different Reproductive Modes: Relationship to Altitude. The ScientificWorld Journal. Volume 2013, Article ID 183212, 7 pages.

Berven, K.A. (1981) Mate choice in the wood frog, Rana sylvatica. Evolution, 35, 707–722.

Brown, J. H. y M. V Lomolino. 1998. Biogeography. 2nd ed. Sinauer. Suderland. MA.

Catenazzi, A. Ranas en las cumbres: Ecología y conservación de la diversidad altoandina. Asociación Colombiana de Herpetología 2017. Libro de resúmenes. I Congreso Colombiano de Herpetología: Conocer para conservar en un país biodiverso. www.acherpetologia.org. Pp 353

Elmberg, J. (1991). Ovarian cyclicity and fecundity in boreal common frogs Rana temporaria L. along a climatic gradient. Functional Ecology, 340-350.

Frost, Darrel R. 2019. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0 (Date of access). Electronic Database accessible at http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html. American Museum of Natural History, New York, USA.

Gaston, K. J. (2000). Global patterns in biodiversity. Nature, 405(6783), 220-227.

Ghalambor, C. K.; R. B. Huey; P. R. Martin; J. J. Tewkbury y G. Wang. 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Integrative and Comparative Biology. 46 (1) 5-17.

Grafe, T. kaminsky, SK, Bitz JH, Lussow H, Linsenmair, KE. 2004. Demographic dynamics of the afro-tropical pig-nosed frog, Hemisus marmoratus: effect of climate and predation on survival and recruitment. Oecologia. 141:40-46.

Hedges, S. B., Duellman, W. E., & Heinicke, M. P. (2008). New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. Zootaxa, 1737(1), 1-182.

Heinicke, M. P., Duellman WE, Hedges SB. 2007. Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 104: 10092-10097.

Howard, J. H., & Wallace, R. L. (1985). Life history characteristics of populations of the long-toed salamander (Ambystoma macrodactylum) from different altitudes. American Midland Naturalist, 361-373.

Janzen, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. The American Naturalist. 101. (919). 233-249

Lu, X.; B. Li and J. J. Liang. 2006. Comparative demography of a temperate anuran, Rana chensinensis, along a relatively fine elevational gradient. Can. J. Zool. 84: 1795-1795.

Lynch, J. D. 1981. Leptodactylid frogs of the genus *Eleutherodactylus* in the Andes of northern Ecuador and adjacent Colombia. Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 72: 1-46.

Lynch, J. D. 1998. New species of *Eleutherodactylus* from tne Cordillera Occidental de Colombia with synopsis of the distributions of species in wester Colombia. Revista de

la Academia Colombiana de la Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 22(82): 117-148.

Lynch, J. D. 1999. Ranas pequeñas, la geometría de la evolución, y la especiación en los Andes colombianos. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 23 (86) 143-149.

Lynch, J.D., y W. E. Duellman. 1980. Eleutherodactylus of the Amazonian Slopes of The Ecuadorian Andes (Anura: Leptodactylidae). Uni. Kansas Nat. Hist. 69: 1-85.

Lynch, J.D., y W. E. Duellman. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* in western Ecuador. Systematics, Ecology, and biogeography. Uni. Kansas Nat. Hist. 23: 1-236

Morrison, C., Hero, J. (2003). Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. Journal of Animal Ecology (2003) 72, 270–279.

Morrison, C. y J. Marc Hero. 2004. Altitudinal variation in the age at maturity, longevity, and reproductive lifespan of anurans in subtropical Queensland. Herpetologica. 60 (1): 34-44.

Mueses-Cisneros, J.J. 2005. Fauna anfibia del Valle del Sibundoy Putumayo-Colombia. Caldasia. 27(2): 229-242.

Navas, C. 2003. Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology. Comparative Biochemistry and Physiology Part A. 133: 469-485.

Navas, C. 2006. Patterns of ditributuion of anurans in high Andean tropical elavation: insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. Integrative and Comparative Biology 46 (1). 82-91.

Nina, H., L., Pino V., E. M. Del. 1977. Estructura histológica del ovario del sapo Eleutherodactylus unistrigatus y observaciones sobre el desarrollo embrionario. Revista Universidad Catolica 5(16):31-41.

Ryser, J. (1996). Comparative life histories of a low-and a high-elevation population of the common frog Rana temporaria. Amphibia-Reptilia, 17(3), 183-195.

Shelford, V. E. (1931). Some concepts of bioecology. *Ecology*, *12*(3), 455-467.

1. Capítulo 1 Marco Teórico

1.1 Características de Historia de vida de los anfibios

Las historias de vida que describen el patrón esencial de crecimiento, maduración, reproducción y sobrevivencia de un organismo, muestran una enorme variación entre individuos, poblaciones, especies y ambientes (Braendle et al., 2011; Begon et al., 2006). El marco de la teoría de la historia de vida se enfoca en la variación e interacción de diferentes rasgos claves de maduración, reproducción y otros rasgos demográficos, dado que la selección natural actúa para maximizar la aptitud de la historia de la vida en su conjunto (Roff 1992, Stearns 1992). Sin embargo, la inversión en rasgos de historia de vida alternativos, y por lo tanto el posible conjunto de combinaciones de rasgos, está restringida por límites genéticos, de desarrollo, fisiológicos y filogenéticos (Braendle et al., 2011). Un número creciente de estudios sugiere que los fenotipos adaptados localmente se originaron como variantes inducidas por el medio ambiente (Ehrenreich y Pfennig, 2016; Kelly, 2019; Schlichting y Wund, 2014; Schneider y Meyer, 2017; West-Eberhard, 2003). Desde la perspectiva de las normas de reacción, las variaciones fenotípicas en diferentes ambientes dentro de los límites fijados por el genotipo representan la plasticidad fenotípica (Uller et al., 2019). La fuente de variación en las características de historias de vida de un organismo con amplia distribución incluye factores próximos como la temperatura, precipitación, disponibilidad de comida, depredación, competencia y los factores genéticos (Berven, 1982; Sorci et al., 1996; Morrison, 2003).

Los componentes de la historia de vida de cualquier organismo pueden ser vistos como una serie de adaptaciones que producen las mejores tácticas para sobrevivir en un ambiente en particular (Morrison, 2003). Sin embargo, las combinaciones de los rasgos de la historia de la vida están limitados por factores internos del organismo, como las compensaciones (trade-off) y las limitaciones (Braendle et al., 2011). Estos factores intrínsecos en última instancia limitan y dirigen la respuesta evolutiva a la

fuerza externa de selección. La compensación se produce cuando una inversión mayor en un componente, producen una reducción en la inversión de otro, es decir un beneficio en la aptitud biológica en un rasgo exige un costo en otro. Algunos ejemplos que pueden ilustrar estas compensaciones clásicas de la historia de vida son supervivencia y reproducción, número y tamaño de la descendencia (Stearns 1992).

Las especies con amplia distribución pueden estar expuestas a limitaciones ambientales y presentar variación en las características de historia de vida entre las cuales se pueden mencionar la edad de la madurez sexual, tasa de crecimiento, fecundidad, tamaño y calendario de la edad especifica de la fecundidad y la sobrevivencia (Miaud et al., 2000). Con base en la revisión de Morrison et al. (2003) se dieron pautas para identificar los patrones de las características de historias de vida de poblaciones de anfibios de diferentes altitudes. Las tendencias en estas características se pueden usar para evaluar si los anfibios de mayores altitudes son menos resilientes y por lo tanto más susceptible a procesos de extinción (Morrison y Hero, 2003). De la misma manera, las características de historia de vida pueden ser útiles en la determinación de los cambios que posiblemente ocurren cuando una población se aproxima a los limites altitudinal, pues las condiciones ambientales se constituyen en barreras fisiológicas que afectan el crecimiento, desarrollo y reproducción de los individuos.

Por otra parte, se conoce que en regiones de menor latitud el periodo de actividad de los ectotermos tanto anfibios y reptiles se incrementa (Purves et al., 1992; Ryser, 1996) y en consecuencia la época reproductiva es más larga (Morrison y Hero, 2003). En las áreas tropicales húmedas no estacionales, los individuos de ambos sexos en muchas especies de anfibios tienen la capacidad de reproducirse durante todo el año (Crump, 1974), y la actividad reproductiva de las especies que viven en regiones tropicales y subtropicales se inicia generalmente con las lluvias (Waldez 2011; Duellman y Trueb 1994; Fong, 2010; Ovaska, 1991; Canedo 2006). El incremento de la latitud y la altitud producen una reducción en la duración de la época reproductiva de los anuros (Ryser, 1996).

1.2 Fenología reproductiva

Los ciclos reproductivos de los anfibios están sujetos al control hormonal, los cuales responden a las variables ambientales y dentro de las limitaciones genéticas producen determinados patrones (Duellman y Trueb, 1994). Entre los patrones generales más evidentes se conoce que las cecilias se reproducen bianualmente, las salamandras anual o bianual y los anuros pueden tener reproducción continua con varias posturas por año en los trópicos húmedos, mientras que las especies de las regiones estacionales secas o frías solo producen una postura por año o cada dos años (Duellman y Trueb, 1994). La temperatura y la precipitación son los principales determinantes del periodo reproductivo de muchos anfibios; sin embargo, la falta de sincronía en la reproducción entre las especies que conviven en una misma localidad confirma que estos factores no son los únicos determinantes (Vitt y Caldwell, 2009). La duración del periodo de actividad y de la época reproductiva depende de los factores climáticos y de la disponibilidad de sitios para la reproducción (Wells, 1977), por ejemplo, en las zonas templadas algunos anfibios se reproducen al final del invierno y en primavera, mientras que en los ambientes tropicales estacionales ocurre principalmente en la época húmeda. Por otra parte, las especies de regiones tropicales no estacionales se reproducen durante casi todo el año o presentan periodos reproductivos prolongados.

Por su condición de ectotermos, los anfibios son altamente sensibles a la temperatura ambiente, especialmente a las bajas temperaturas que limitan o disminuyen la actividad (Salvador y Carrascal, 1990; Hodgkisony Hero 2001). Una reducción en la actividad y en la temporada reproductiva se ha reportado en las altas elevaciones y latitudes extremas donde se presenta una disminución sistemática de la temperatura con estos factores (Berven, 1981; Ryser, 1996), en estas zonas las bajas temperaturas afectan la capacidad de forrajeo y también la velocidad de las reacciones metabólicas para transformar el alimento en vitelo o en energía necesaria para la reproducción (Morrison y Hero, 2003).

El número de noches de actividad de los individuos durante la temporada reproductiva es ecológicamente importante. Para las poblaciones con época reproductiva corta se esperaría que presenten menos noches de actividad durante el año, y consecuentemente menos tiempo para reproducirse. Sin embargo, estas poblaciones no están en desventaja cuando se comparan con las que tienen temporadas reproductivas más largas, si los individuos dentro de ambas poblaciones están activos por aproximadamente el mismo

número de noches (Morrison y Hero 2003). Existen diferencias en la duración de la actividad y la época reproductiva entre machos y hembras (Duellman y Trueb, 1994), y en general los machos tienden a tener una temporada reproductiva más larga. Estas diferencias se atribuyen generalmente a la mayor cantidad de energía invertida por las hembras en cada episodio reproductivo (Duellman y Trueb, 1994).

La temperatura, conjuntamente con la precipitación, es uno de los principales factores que influyen en la actividad y el comportamiento reproductivo de los anfibios durante las épocas de actividad y reproducción (Donnelly y Guyer, 1994). Sin embargo, todavía no es claro si el clima juega un papel directo o indirecto en la determinación de los patrones de actividad reproductiva, especialmente en especies con épocas reproductivas prolongadas o permanentes durante todo el año como algunos *Eleutherodactylus* en las montañas andinas tropicales.

1.3 Ecología reproductiva: tamaño de la puesta y de los huevos de las hembras

El tamaño de la puesta o camada se considera como un atributo que ha evolucionado en las poblaciones a través del tiempo como una adaptación al ambiente general y dentro de su nicho ecológico (Fitch, 1985). Una limitación fundamental sobre el tamaño de la puesta está relacionada con factores mecánicos, ya que las hembras únicamente tienen una cierta cantidad de espacio en su cuerpo disponible para guardar los huevos (volumen). El volumen de la puesta de una hembra está limitado generalmente por el tamaño del cuerpo, de esta manera las hembras más grandes tienden a tener mayor volumen de la puesta (Salthe y Duellman, 1973; Morrison y Hero, 2003). El volumen del complemento ovárico, es decir el número de folículos vitelogénicos puede ser una medida indirecta del tamaño de la puesta de los huevos, y en algunas ocasiones las hembras individualmente pueden establecer cierta compensación produciendo pocos huevos, pero más grandes o muchos, pero pequeños (Duellman yTrueb, 1986). Esta compensación no solo determina el número de descendientes producidos sino también su éxito reproductivo y el cuidado parental por parte de la hembra (Prado y Haddad 2005; Salthe y Duellman, 1973). Algunos estudios muestran que las hembras de altas altitudes y latitudes extremas tienden a ser más grandes que sus contrapartes de tierras bajas o latitudes menores y por lo tanto tienen un mayor volumen de la puesta (Morrison y Hero, 2003; Morrison et al., 2004).

1.4 Tamaño poblacional, tasa de sobrevivencia y probabilidad de captura

Una población de cualquier especie está constituida por un conjunto de individuos que ocupan un espacio en un tiempo determinado. Las poblaciones son dinámicas y varios parámetros como la natalidad, mortalidad, inmigración y emigración pueden explicar los cambios en la abundancia y o en la distribución de las especies. En las últimas décadas se han reportado numerosas declinaciones en los anfibios y uno de los principales obstáculos para prevenir o reversar esta tendencia es que hay pocos datos a largo plazo (Blaustein 1994; Pechamann y Wilbur, 1994). La única manera de conseguir esta información es a través de la implementación de programas de monitoreo bien diseñados (Funk et al.,2003), que involucran la estimación de parámetros poblacionales de interés en el tiempo y luego usar análisis de regresión para probar la significancia de las declinaciones o incrementos los parámetros. Los parámetros de interés en los programas de monitoreo son generalmente la abundancia (el número absoluto de individuos) o la densidad (el número de individuos por área) y un aspecto clave para entender la dinámica de la población es la estimación de las tasas de crecimiento y de sobrevivencia de la población (tasas de nacimiento y mortalidad).

La probabilidad de sobrevivencia (probabilidad de que un individuo sobreviva del tiempo t a la t+1) es un parámetro critico de las historias de vida para entender la persistencia y crecimiento de una población y se relaciona directamente con el éxito reproductivo (Guimarães et al., 2014). En general, se conoce muy poco sobre la sobrevivencia de los efectos de la depredación sobre el reclutamiento local y otros factores que influyen en la dinámica de la población y las historias de vida de los anuros (Grafe et al., 2004). Las evidencias teóricas y empíricas sugieren que la probabilidad de sobrevivencia es el principal determinante de la evolución de las historias de vida (Reznick et al., 1990, Forsman, 1993), ya que la estabilidad de la población reproductiva en gran parte depende de la sobrevivencia y la longevidad de los animales adultos. Los muestreos por captura-recaptura se usan como un método de muestreo general y análisis para evaluar las sobrevivencias, estatus y tendencias de muchas poblaciones biológicas (Fong et al., 2010; Funk et al., 2003). Estos métodos son útiles para predecir las tasas de sobrevivencia de las poblaciones y por lo tanto proporcionan una medida indirecta de su estabilidad y vulnerabilidad, aunque están influenciados por el género, y en alguna medida los machos

son usualmente más conspicuos que las hembras debido a la vocalización asociada con el apareamiento.

1.5 Antecedentes de la biología reproductiva de los *Eleutherodactylinidos*

Los anuros muestran un amplio espectro de estrategias reproductivas que van desde las especies que abandonan grandes nidadas de pequeños huevos en hábitats acuáticos hasta las que proporcionan un extenso cuidado parental de pequeñas nidadas con pocos huevos en hábitats terrestres (Duellman y Trueb, 1994). La mayor diversidad de los patrones reproductivos se presenta en las ranas tropicales (Crump, 1974); sin embargo, la mayoría de los estudios detallados sobre las estrategias reproductivas se han realizado en ranas con reproducción acuática de zonas templadas (Morrison y Hero, 2004). Las estrategias reproductivas de los anuros tropicales permanecieron por mucho tiempo sin estudiar con algunas excepciones (Crump, 1974; Ovaska, 1991; Townsend y Stewart, 1994), no obstante, en los últimos años se ha despertado un gran interés por el conocimiento de la fenología reproductiva, la estructura poblacional y su relación con el uso del hábitat y la influencia de las condiciones climáticas (Watling y Donnelly, 2002, Fong et al., 2010, Waldez et al., 2011).

Como ya se mencionó arriba, cerca de la mitad de todas las especies de anfibios se distribuyen en los trópicos del nuevo mundo, los cuales incluyen Centro y Suramérica y las Indias Occidentales (Heinicke et al., 2007). De estas, 1138 especies pertenecen al gran ensamble de los brachicephalidos (Frost 2019), que presentan reproducción terrestre y desarrollo directo (Hedges *et al*., 2008; Lynch y Duellman, 1997). El ensamble distribuido en Suramérica fue asignado al género *Pristimantis*, con aproximadamente 533 especies (Heinicke et al., 2007; Frost, 2019) y ocupan hábitats desde el nivel del mar hasta los 4000 m en los Andes de Suramérica, grupo de ranas considerado como modelos para estudios comparativos de las estrategias reproductivas (Townsed y Stewart, 1994). La información sobre la fenología reproductiva y las características de historia de vida en diferentes ambientes, solo está disponible para unas pocas especies, principalmente de las Antillas y Centro América (Donnelly, 1999; Ovaska, 1991; Townsend y Stewart, 1994; Fong et al., 2010), en los Andes (Ortega et al., 2005) y la Amazonia (Waldez et al., 2011).

En las especies estudiadas se puede observar algún grado de estacionalidad en la reproducción. La actividad reproductiva de *Eleutherodactylus johnstonei* fue mayor al comienzo de la época húmeda en Barbados, pero los machos pueden seguir cantando hasta un mes después (Ovaska 1991). Para *E. coqui* la actividad reproductiva (cantos y ovoposición) ocurre en todos los meses del año, aunque es distintivamente estacional, con actividad más baja durante la época seca y más alta durante la época húmeda en la Isla de Puerto Rico (Townsend y Stewart, 1994). Para el caso de *Eleutherodactylus bransfordii* en Costa Rica, Donnelly (1999) registró todas las clases sexo-edad durante el estudio sugiriendo una reproducción continúa, la presencia de un alto número de juveniles en la época seca podría indicar algún grado de estacionalidad. De igual forma, para *E. cuneatus* en Cuba se observaron individuos jóvenes durante todos los periodos de estudio con una mayor abundancia en marzo, mientras que un mayor número de adultos fue observado entre mayo-julio asociado con la duración del día, temperaturas más calidas y el comienzo de la temporada de lluvias (Fong et al., 2010). En la Amazonia Central de Brasil, se encontró que la actividad del canto de los machos de *Pristimantis aff. fenestratus* es mayor al comienzo de la temporada de lluvias y las hembras grávidas fueron observadas en todos los muestreos, pero un número mayor de jóvenes se encontró al final de la temporada de lluvias, indicando una marcada estacionalidad en la reproducción que ocurre con la temporada de lluvias (Waldez et al., 2011).

Por otra parte, existen reportes de la abundancia de algunas especies de ranas de desarrollo directo. Por ejemplo, la densidad de *E. coqui* en Hawaii fue estimada en 62/100m^2 de ranas adultas y en Puerto Rico de 33/100 m^2 adultos (Beard et al., 2008). La densidad de *E. cuneatus* en Cuba estuvo en el intervalo reportado para estas especies (Fong et al., 2010). En un estudio que puso a prueba diferentes métodos de muestreo para estimar la abundancia de varias especies de *Pristimantis* en el Ecuador, Funk et al., (2003) estimó con la técnica de captura y recaptura una densidad para *E. simonbolivari* de 564±112 ranas/ha, para *E. eriphus* de 154±42ranas/ha, para *E. lanthanites* de 129±27ha y para *E. martiae* de 99±30/ha, valores que fueron más bajos utilizando el método de distancias.

Con base en los estudios de Donnelly (1999) se conoce que los machos y las hembras de *E. bransfordii* en Costa Rica, maduran en un tamaño corporal de 17.0 y 20.0 mm, respectivamente, datos útiles para estimar la edad relativa de las ranas en el campo

considerando los adultos y juveniles de esta especie. Los machos y las hembras con tallas mayores a 20.0 mm pueden ser diferenciados por la presencia o ausencia de cojinete nupcial (solo en machos) y en las hembras grandes los huevos se pueden ver a través de la piel del abdomen. Esta metodología permitió establecer que tanto las hembras como los machos adultos fueron observados durante todo el año, igual que una gran proporción de juveniles.

1.6 Referencias

Acosta-Galvis, A. R. (2017). Lista de los Anfibios de Colombia: Referencia en línea V. 07.2017. 0. Página web accesible en http://www. batrachia. com.

Beard, K. H., R. Al-Chokhachy, N. C. Tuttle y E. M. O' Neill. 2008. Population density estimate and growth rates of *Eleutherodactylus coqui* in Hawaii. J. Herpetol. 42: 626-636.

Begon, M.; C. R. Townsend y J.L. Harper. 2006. Ecology from individuals to Ecosystems. Four ed. Blackwell. Australia.

Berven, K. A. 1981. Mate choice in the wood frog, Rana sylvatica. Evolution. 35. 707-722.

Berven, K.A. 1982. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog Rana sylvatica.I. An Experimental analysis of life history traits. Evolution. 36(5):962-938.

Blaustein, A. R. 1994. Chicken little or Nero's fiddle? A perspective on declining amphibian populations. Herpetologica 50:85–97.

Braendle, C., Heyland, A., & Flatt, T. (2011). Integrating mechanistic and evolutionary analysis of life history variation. Mechanisms of life history evolution. The genetics and physiology of life history traits and trade-offs, 3-10.

Canedo, C. y E. Rickli. 2006. Female reproductive aspects and seasonlity in the reproduction *Eleutherodactylus binotatus* (Spix, 1824) (Amphibia:Leptoctylidae) in an Atlantic rainforest fragment, Southeastern Brazil. Herpetological Review. 37(2): 149-151.

Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneus Publications 61: 1-68.

Donnelly, M. 1999. Reproductive phenology of *Eleutherodactylus bransfordii* in Northeastern Costa Rica. Journal of Herpetology. Vol 33 (4). 624-631.

Donnelly, M. A., & Guyer, C. (1994). Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of Neotropical hylid frogs. Oecologia, 98(3-4), 291-302.

Duellman, W. E. y Trueb, L. (1986). Biology of Amphibians. New York: McGraw-Hill.

Lynch, J.D., y W. E. Duellman. 1997. Frogs of the genus Eleutherodactylus in western Ecuador. Systematics, Ecology, and biogeography. Uni. Kansas Nat. Hist. 23: 1-236

Ehrenreich, I. M., & Pfennig, D. W. (2016). Genetic assimilation: a review of its potential proximate causes and evolutionary consequences. Annals of botany, 117(5), 769-779.

Elmberg, J.1991. Ovarian cyclicity and fecundity in boreal common frogs Rana temporaria L. along a climatic gradient. Functional Ecology. 5:340-350.

Fitch, H. S. 1985. Variation in clutch and litter size in New World reptiles. University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications. 76: 1-70.

Fong, A., J.-M. Hero, R. Viña y I. Bignotte-Giro. 2010. Population ecology of the riparian frog *Eleutherodactylus cuneatus* in Cuba. Biotropica. 42(3): 348-354.

Forsman, A. 1993. Survival in relation to body and growth rate in the adder, Vipera beruhhs. Journal of Aminal Ecology. 62: 647-655.

Frost, Darrel R. 2019. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0 (Date of access). Electronic Database accessible at http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html. American Museum of Natural History, New York, USA.

Funk, C. W., D. Almeida-Reinoso, F. Nogaes-Sornosa y M. R. Bustamante. 2003. Monitoring population trends of *Eleutherodactylus* frogs. Journal of Herpetology. Vol. 37 (2). 245-256.

Grafe, T. U., Kaminsky, S. K., Bitz, J. H., Lüssow, H., & Linsenmair, K. E. (2004). Demographic dynamics of the afro-tropical pig-nosed frog, Hemisus marmoratus: effects of climate and predation on survival and recruitment. Oecologia, 141(1), 40-46.

Guimarães, M., Doherty, P. F., & Munguía-Steyer, R. (2014). Strengthening population inference in herpetofaunal studies by addressing detection probability. South American Journal of Herpetology, 9(1), 1-8.

Hedges, S. B., Duellman, W. E., & Heinicke, M. P. (2008). New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. Zootaxa, 1737(1), 1-182.

Heinicke, M. P., Duellman WE, Hedges SB. 2007. Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 104: 10092-10097.

Kelly, M. (2019). Adaptation to climate change through genetic accommodation and assimilation of plastic phenotypes. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 374(1768), 20180176.

Heinicke, M. P., Duellman WE, Hedges SB. 2007. Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 104: 10092-10097.

Hodgkisons, S. Hero, J-M. 2001. Daily behaviuor and microhabitat use of the Waterfall frog, Litoria nannotis in Tully Gorge, eastern Australia. Journal of Herpetology. 35(1): 116-120.

Howard, J.H. y Wallace, R. L. 1985. Life History characteristics of populations of the long-toed salamander (Ambystoma macrodatylum) from different altitudes. American Midland Naturalist 113(2):361-372.

Jorgensen, C. B. (1992). Growth and reproduction In: Environmental Physiology of the Amphibians (Eds) ME Feder and WW Burggren.

Miaud, C., Guyetant R., Faber H. 2000. Age, size, and growth of the alpine newt, Triturus alpestris (Urodela: Salamdridae), at high altitude and a review of life-history trait variation throughout its range. Herpetologica. 56:135-144.

Morrison, C., Hero, J. (2003). Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. Journal of Animal Ecology (2003) 72, 270–279.

Morrison, C., Hero, J. M., & Browning, J. (2004). Altitudinal variation in the age at maturity, longevity, and reproductive lifespan of anurans in subtropical Queensland. Herpetologica, 60(1), 34-44.

Ortega, J.Serrano, V.Ramirez, M. (2005). Reproduction of an Introduced Population of, *2005*(3), 642–648.

Ovaska, K. 1991. Reproductive phenology, population structure, and habitat use of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* in Barbados, West Indies. Journal of Herpetology. 25 (4) 424-430.

Padial, J. M., Grant, T., Frost, D. R. 2014. Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. Zootaxa 3825:1-132.

Pechaman, J. H. K., AND H. M. Wilbur 1994. Putting declining amphibian populations in perspecitve: natural fluctuations and human impacts. Herpetologica 50:65–84.

Prado, C., Uetanabaro, M., y Haddad, C. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. Amphibia-reptilia, 26(2), 211-221.

Purves, W. K. Orians, G. H. y Heller, H. C. 1992. The science of Biology. Sinauer Associates, Inc. Utah.

Reznick, D. A., Bryga, H. y Endler, J. A. 1990. Experimentally induced life-histroy evolution in a natural population. Nature 346: 356-359.

Roff, D. A. (1992). The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman and Hall, New York, 535 p.

Ron, S. R., Merino-Viteri, A. Ortiz, D. A. 2019. Anfibios del Ecuador. Versión 2019.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Versión PDF descargada de: https://bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb.

Ryser, J. 1996. Comparative life histories of a low-and a high-elevation population of the common frog Rana temporaria. Amphibia-Reptilia. 17:183-195.

Salthe, S. N. y Duellman, W. E. 1973. Quantitative constrains associated with reproductive mode in Anurans In: Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on mayor problems. (ed. J. L. Vial), University of Missouri Press, Columbia.

Salvador, A. y Carrascal, L M. 1990. Reproductive phenology and temporal pattern of mate acces in Mediterranean anurans. Journal of Herpetology. 24(4) 438-441.

Schneider, R. F., & Meyer, A. (2017). How plasticity, genetic assimilation and cryptic genetic variation may contribute to adaptive radiations. Molecular ecology, 26(1), 330-350.

Sorci, G. Clobert, J., y Belichon, S. 1996. Phenotypic plasticity of growth and survival in the common lizard Lacerta vivípara. Journal of Animal Ecology 65:781-790.

Stearns, S. C. (1992). he Evolution of Life Histories. Oxford University Press,
New York.

Uller, T., Feiner, N., Radersma, R., Jackson, I. S., & Rago, A. (2020). Developmental plasticity and evolutionary explanations. Evolution & Development, 22(1-2), 47-55.

Townsend, D. S., & Stewart, M. M. (1994). Reproductive ecology of the Puerto Rican frog Eleutherodactylus coqui. Journal of Herpetology, 34-40.

Vitt L.J., Caldwell J.P. 2009. Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Academic Press, San Diego.

Watling, J. I. and M. A. Donnelly. 2002. Seasonal patterns of reproduction and abundance of leaf litter frogs in a Central American rainforest. Journal of Zoology, 258:269-276.

Waldez, F. 2011. Population structure and reproductive pattern of *Pristimantis* AFF. *fenestratus* (Anura: Strabomantidae) in two non-flooded forest of Central Amazonia, Brazil. South American Journal of Herpetology. 6(2) 2011.

Wells, K. D. 1977. The social behavior of anuran amphibians. Animal Behaviour. 25: 666-762.

West-Eberhard, M. J. (2003). Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press.

2. Capítulo 2 Madurez reproductiva, dimorfismo sexual y tamaño de la postura en la rana andina *Pristimantis unistrigatus* (Anura: Craugastoridae)

2.1 Resumen

El tamaño de la madurez, el tamaño de la postura y el dimorfismo sexual son características de historia de vida claves para entender la dinámica poblacional de cualquier especie. En este estudio se describen las características reproductivas de la rana Andina de desarrollo directo *Pristimantis unistrigatus* mediante la observación macroscópica y microscópica de las gónadas de ejemplares depositados en la Colección Zoológica PSO de la Universidad de Nariño. Las hembras se clasificaron en jóvenes, subadultas y maduras de acuerdo al tamaño y estado de desarrollo de los folículos y la forma del oviducto. Los machos fueron agrupados en las categorías de jóvenes y maduros reproductivamente activos de acuerdo a la condición de la hendidura vocal y la presencia o no de espermatozoides libres en los túbulos seminíferos. Las hembras alcanzan la madurez sexual (presencia de folículos yemados y oviducto ensanchado y convoluto) a partir de los 24,5 mm de Longitud-Rostro Cloaca (LRC) y los machos desde los 17.0 mm de LRC, con cistos con todos los estados de la espermatogénesis y espematozoides libres en el lumen de los túbulos seminíferos. El tamaño del cuerpo de las hembras fue significativamente más grande que el de los machos, exhibiendo un marcado dimorfismo sexual que representa una diferencia de aproximadamente un 25.0 % entre los sexos. Las hembras maduras y reproductivas tienen en promedio 37,5 huevos yemados que corresponde al tamaño de la postura. El tamaño del cuerpo de las hembras maduras fue positivamente correlacionado con el número de folículos vitelogénicos. La postura de las hembras maduras fue significativamente diferente entre localidades.

2.2 Abstract

The size at maturity, the size clutch and the sexual dimorphism are key characteristics of life history to understand the population dynamics of any species. In this study the reproductive characteristics of the Andean frog of direct development *Pristimantis unistrigatus* are described by macroscopic and microscopic observation of the gonads of specimens deposited in the PSO Zoological Collection of the University of Nariño. The females were classified as juvenile, subadult and mature according to the size and development stage of the follicles and the shape of the oviduct. The males were grouped in two the categories: juveniles and mature according to the condition of the vocal sac and the presence or not of free sperm in the seminiferous tubules. The females reach sexual maturity (presence of yolk follicles and enlarged and convoluted oviducts) at 24.5 mm SVL (snout-vent-length) and the males from the 17.0 mm of SVL, with cysts with all the states of spermatogenesis and free spermatozoa in the lumen of the seminiferous tubules. The body size of the females was significantly larger than that of the males, exhibiting a marked sexual dimorphism that represents a difference of approximately 25.0% between the sexes. The mature and reproductive females have on average 37.5 yolk eggs that corresponds to the size clutch. The body size of the mature females was positively correlated with the number of vitellogenic follicles. The clutch size was significantly different between locations.

2.3 Introducción

Las características reproductivas forman parte de los rasgos de historia de vida de un organismo y tienen importantes implicaciones en la dinámica poblacional de cualquier especie (Morrison y Hero, 2003; Watling y Donnelly, 2002). Un componente clave de las historias de vida es la edad de la madurez sexual, definida como el tiempo en el cual un individuo adquiere todas las condiciones morfológicas y fisiológicas para reproducirse (Morrison y Hero, 2003; Morrison et al., 2004). La edad de la primera reproducción es determinada por la tasa de crecimiento de los jóvenes y por el tamaño del cuerpo de los individuos maduros (Ryser, 1996), que a su vez son influenciados por factores como la duración de la temporada de crecimiento y el nivel de metabolismo (Fitch, 1970). La edad de madurez sexual generalmente se asocia con el tamaño del cuerpo del individuo y muchas veces uno de los sexos desarrolla la capacidad para reproducirse en un tamaño más pequeño que el otro (Lovich et al., 2014). En este sentido, se ha sugerido que las especies o individuos con tasas de crecimiento más rápidas alcanzarán el tamaño mínimo

requerido para la reproducción más pronto que aquellas con crecimiento lento y de esta manera tendrán la capacidad para comenzar a reproducirse en una edad más jóvenes (Morrison y Hero, 2003).

Además, otros autores han sugerido que las diferencias en el tiempo para alcanzar la madurez sexual podrían estar relacionadas con los niveles de dimorfismo sexual exhibido por una especie, planteando la hipótesis que el sexo que madura más temprano permanecerá más pequeño (en promedio) a diferencia de los que maduran más tarde (Lovich et al., 2014). En *Hoplobatrachus tigerinus* la tasa de crecimiento de las hembras y machos es muy rápida en el primero y segundo año de edad, especialmente en verano y una vez alcanzan la madurez sexual, la tasa de crecimiento disminuye en ambos sexos (Gramapurohit et al., 2004). También en esta especie algunos machos maduran antes del año, mientras el resto de machos y todas las hembras maduran en el segundo año. En poblaciones reproductivas en la naturaleza, los machos tienden a ser más pequeños que las hembras debido posiblemente a la presencia de machos y hembras en diferentes grupos de edad más que a las tasas de crecimiento temprano. Una explicación del tamaño pequeño de los machos en los anuros está relacionada con una serie de restricciones energéticas (Woolbright 1983). La evidencia de la presencia de selección sexual en anuros sugiere que los machos grandes deberían ser favorecidos en muchas especies y, sin embargo, en la gran mayoría de las especies, las hembras son más grandes que los machos. Esto se explica en parte, por el hecho bien documentado que las hembras más grandes tienen mayor fecundidad que las pequeñas. Las restricciones energéticas en los machos reproductivos causados por la inversión en los llamados de advertencia, defensa del territorio y el bajo consumo de alimento pueden afectar el tamaño del cuerpo en especies con periodos reproductivos prolongados. En el caso de los machos, las tasas de crecimiento rápido y la madurez sexual temprana reportada en *Leptodatylus latrans* permitiría una tasa elevada de renovación de la población (López et al., 2017).

El dimorfismo sexual en tamaño se define como una diferencia en la longitud o en la masa del cuerpo de organismos sexualmente maduros presente en una gran variedad de animales y es un aspecto calve para entender la evolución de los rasgos de historia de vida y los sistemas de apareamiento (Kupfer, 2007). Se ha propuesto que la existencia de dimorfismo sexual en tamaño es el resultado de una variedad de fuerzas selectivas que debe tener en cuenta los efectos de la historia de vida y la edad, ya que los anfibios tienen

crecimiento indeterminado (Verrell et al., 1986). Por ejemplo, se han planteado que las diferencias en el tiempo para alcanzar la madurez reproductiva entre los sexos están estrechamente relacionadas con las diferencias en el tamaño del cuerpo de las hembras y machos adultos (Lovich y Gibbons 1992; Lovich et al., 2014). Varias hipótesis se han propuesto para explicar la dirección y el grado de dimorfismo sexual en los anuros como resultado de la selección sexual (Woolbright 1983; Shine 1979; Lovich et al., 2014). Una de estas explicaciones señala que existe una relación directamente proporcional entre el tamaño del cuerpo de la hembra con la fecundidad (Prado y Haddad 2005; Shine 1979; Woolbright 1983), y en los machos con las restricciones energéticas, debido a que gran parte de la energía se destina para la defensa del territorio, comportamiento de advertencia y muy poca al crecimiento (Woolbright 1983). También se ha señalado que el tamaño más pequeño de los machos podría estar relacionado con altas tasas de mortalidad que no permitiría vivir lo suficiente como para alcanzar mayores tamaños (Shine, 1979).

En el 90% de las especies de anuros se ha encontrado un marcado dimorfismo sexual en tamaño, en el cual las hembras son más grandes en comparación con los machos (Shine 1979) y por lo tanto se podría esperar que las hembras adquieren la madurez sexual en tamaños más grandes (Woolbright 1983). Sin embargo, en algunos casos los machos son más grandes que las hembras y estas diferencias podrían estar relacionadas con la existencia de combates físicos durante el apareamiento, ya que los machos más grandes tendrían mayor probabilidad de ganar la confrontación (Shine, 1979; Wells, 1978). Al considerar la relación entre el tamaño del cuerpo de la hembra y el tamaño de la postura se ha planteado que las especies de mayor tamaño corporal y modo reproductivo generalizado producen más huevos que las pequeñas con modo especializado (Prado y Haddad, 2005). Además, varios estudios han reportado una correlación positiva entre el tamaño del cuerpo de la hembra y el tamaño de postura (Salthe y Duellman, 1973; Crump, 1974; Prado y Haddad, 2005), mientras que entre el tamaño de la postura y el tamaño del huevo existe una correlación negativa (Duellman, 1989). El tamaño de la postura puede variar interespecíficamente como resultado del modo reproductivo (Salthe y Duellman, 1973) o intraespecíficamente de acuerdo con las diferencias en las propiedades de la hembra o las condiciones ambientales (Berven, 1988; Luddecke, 2002).

Los anuros presentan una gran diversidad de patrones reproductivos (Crump, 1974; Duelllman y Trueb, 1994), con especies que se reproducen en tierra y en cuerpos de agua.

En la región neotropical aproximadamente la tercera parte de las especies, presentan reproducción terrestre y desarrollo directo (Heinicke, 2007) y un marcado dimorfismo sexual en relación al tamaño (Lynch y Duellman, 1997). Para algunas especies de este grupo se han descrito las características reproductivas especialmente para el Caribe y Centro América (Donnelly, 1989, Alfonso *et al.,* 2017, Rodríguez- Gómez, *et al.,* 2010, Iturriaga et al., 2012) y para la Cuenca alta del Amazonas en el Ecuador (Crump, 1974). Sin embargo, los estudios comparativos sobre el tamaño mínimo de la madurez sexual y el tamaño de la postura son escasos para la mayoría de las especies de los Andes, incluidas ahora dentro del género *Pristimanits* (Henike et al., 2007).

Las ranas del género *Pristimantis* se distribuyen principalmente en el Norte de Sur América y ocupan bosques lluviosos de tierras bajas hasta los ecosistemas de alta montaña de los Andes. Como en las regiones de alta montaña, el clima es estacional con picos de lluvia en algunos meses y periodos intensos de sequía en otros, la reproducción podría ser marcadamente estacional y por lo tanto el tamaño de la postura podría ser más grande con relación a las especies que se reproducen durante todo el año.

Pristimantis unistrigatus (♀ 22.5–38.5 y ♂ 14.9–28.8 mm) se distribuye desde los Valles interandinos del sur de Colombia hasta el centro de Ecuador (Lynch, 1981; Frost, 2019). En Colombia se encuentra en los Departamentos de Nariño y Putumayo entre los 2200 y 3230 msnm (Lynch, 1981; Acosta Galvis, 2017), además se tiene registros en el noroccidente del Ecuador en tres provincias: Cotopaxi, Imbabura y Pichincha entre los 2200 a 3400 msnm (Ron *et al*., 2019). Esta especie habita en pastizales, áreas cultivadas pastos, bordes forestales y áreas urbanas, con actividad nocturna principalmente (Lynch, 1981; Mueses Cisneros, 2005). *P. unistrigatus* hace parte de las 193 especies asignadas al grupo *unistrigatus* Padial *et al*., (2014).

En este capítulo se describen algunos aspectos de la biología reproductiva de *P. unistrigatus* con el propósito de: 1) determinar el tamaño mínimo de la madurez sexual de machos y hembras, 2) determinar el tamaño de la postura y 3) establecer si este parámetro reproductivo esta correlacionado con el tamaño del cuerpo de la hembra y 4) evaluar si el tamaño de la postura varia en diferentes altitudes dentro del intervalo de distribución altitudinal. Teniendo en cuenta la tendencia general de las características de historia de vida reportadas para los anuros, se predice que las hembras podrían alcanzar el tamaño

mínimo de la madurez sexual en tamaños más grandes que los machos. También se espera que esta especie presente dimorfismo sexual en tamaño con las hembras de mayor tamaño que los machos.

2.4 Materiales y métodos

En este estudio se examinaron especímenes preservados de *Pristimantis unistrigatus* depositados en las Colecciones de Anfibios y Reptiles PSO-CZ de la Universidad de Nariño y del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia. Para este propósito se trabajó con un gran número de ejemplares de diferentes tamaños, pero debido a que la mayor parte de los registros estaban representados por ranas adultas se realizó una fase de campo para colectar individuos de tallas pequeñas e intermedias que fueron depositados en la Colección PSO de la Universidad de Nariño. La recolección de los ejemplares contó con la aprobación de la Corporación Ambiental de Nariño, Corponariño (Resolución 911 de 2015).

El sexo y la condición reproductiva se determinó mediante la revisión de las gónadas, observadas a través de una incisión hecha en la parte lateral del vientre de las ranas y con la ayuda de un estereomicroscopio Zeiss Stemi 508. Se registró la presencia de ovarios, testículos, tipo de folículos y forma del oviducto. Para cada ejemplar se registró la longitud rostro cloaca (LRC) como una medida del tamaño del cuerpo, utilizando un calibrador de 0.05 mm de precisión. La condición reproductiva de las hembras se determinó a partir de la observación de la forma y ancho del oviducto y por la presencia o no de folículos vitelogénicos en el ovario (Lynch y Duellman 1997, Donnelly 1989; Ortega et al., 2005). Los estados del ciclo ovárico fueron definidos de acuerdo a Oliveira y Santos (2004), y para establecer la condición del oviducto se registró el ancho en aproximadamente la mitad de su longitud (Donnelly, 1999) utilizando un calibrador de 0.05 mm de precisión. De acuerdo con estas características las hembras se clasificaron como jóvenes si presentaron oviducto delgado y recto con folículos ováricos no vitelogénicos < 0.3 mm de diámetro; subadultas con el oviducto delgado ligeramente convoluto y con folículos no vitelogénicos con diámetro entre 0.4 – 1.0 mm; y adultas con oviducto ensanchado y fuertemente contorneado con folículos vitelogénicos o huevos ováricos grandes con diámetro > 1.2 mm. Las hembras con folículos vitelogénicos y oviducto ensanchado y convoluto se consideraron maduras y reproductivamente activas.

En los machos se registró el estado de las hendiduras vocales (abiertas o cerradas) y/o la presencia de un pliegue de piel en la garganta (rastro del saco vocal), parámetros que se utilizaron para clasificarlos como maduros y reproductivamente activos. Además, para confirmar el estado reproductivo, se realizó un análisis histológico de los testículos de 49 individuos de diferentes tamaños para evaluar las diferentes etapas de la espermatogénesis (Ortega *et al.,* 2005, Caldart *et al.,* 2019). El testículo izquierdo de cada individuo fue extraído y luego fijado en solución de Bouin, embebidos en parafina, seccionado en cortes de 6 µm, posteriormente teñido con eosina- hematoxilina (Ortega *et al.,* 2005). Los cortes fueron observados bajo un microscopio en aumento de 40X para determinar las etapas de la espermatogénesis tomando como referencia la clasificación propuesta por Oliveira et al. (2002): etapa 1, con espermatocitos primarios y secundarios; etapa 2, con espermátidas tempranas al borde luminal; etapa 3 con espermátidas tardías al borde luminal; etapa 4 con presencia de haces de esperma en el borde luminal del túbulo seminífero y la etapa 5 con esperma maduro en la luz del túbulo seminífero. La presencia de cistos de espermatozoides libres en la luz de los túbulos seminíferos indica actividad reproductiva de los machos. Para todos los machos se registró el color del testículo y la condición de las hendiduras vocales (abiertas o no) (Donnelly 1989; Ovaska 1991). Los machos con espermatozoides libres en los túbulos seminíferos y con las hendiduras vocales abiertas fueron considerados maduros y reproductivamente activos (Ortega et al. 2005).

Para determinar el tamaño de la postura y el tamaño de los folículos se extrajo el ovario de una muestra de las hembras, el cual fue depositado en una caja Petri con una solución de etanol al 70% en donde los folículos fueron separados y fotografiados utilizando un estereoscopio Zeiss Stemi 508 adaptado con una cámara Zeiss Axiocam ERc 5s. El número de los folículos y el diámetro de cada uno fue registrado desde la fotografía con una escala de precisión de 0.05 mm.

2.4.1 Análisis de datos

Los resultados de la evaluación macroscópica y microscópica de las gónadas permitieron establecer clases de tamaño o categorías reproductivas. Para todas estas categorías se calculó el promedio y la desviación estándar (DE). El tamaño de la madurez fue definido como el tamaño mínimo de longitud rostro cloaca (LRC), en la cual machos presentaron

espermazoides libres en los túbulos seminíferos y hendiduras abiertas, y para las hembras por la presencia de folículos yemados y oviducto ensanchado y convoluto (Tolosa *et al.,* 2014, Caldart *et al.,* 2019).

Para probar la existencia de dimorfismo sexual en tamaño se aplicó una prueba t con un nivel de significancia de 0.05. El tamaño medio de la postura fue calculado mediante el conteo del número de folículos vitelogénicos presentes en cada hembra. Los supuestos de normalidad, autocorrelación y homocedasticidad se evaluaron mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov, de Durbin-Watson y la de Breusch-Pagan, respectivamente. Para establecer la relación entre el tamaño del cuerpo (LRC) y el tamaño de la postura de las hembras y el tamaño del cuerpo (LRC) y el largo y ancho del testículo se utilizó una correlación de Pearson teniendo en cuenta que los datos fueron normales. Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa Rwizard 2.3 (Guisande-Gonzáles, et al., 2014), utilizando los siguientes paquetes del software R: hier.part (Walsh y MacNally, 2015), nortest (Gross, 2015), lmtest (Hothron, et al., 2017) y usdm (Naimi, 2015).

2.5 Resultados

En total se examinaron 260 ranas (137 machos; 123 hembras) y con base en la observación externa de las gónadas, la evaluación histológica de los testículos y caracteres sexuales secundarios como presencia de hendidura vocal, los individuos se clasificaron en 74 hembras y 114 machos maduros reproductivos, 38 hembras subadultas, 14 machos jóvenes, 11 hembras jóvenes y 9 machos adultos no reproductivos (Tabla 2-1). La LRC mínima en la madurez sexual para los machos fue de 16.6 mm y para las hembras de 24,9 mm. Los machos con LRC mayor a 17.0 mm presentaron hendiduras abiertas y espermatozoides libres en los túbulos seminíferos (Fig. 2.1A, 2.1B), excepto seis (4.3 %) machos cuyas hendiduras todavía estaban cerradas. Los machos jóvenes con LRC promedio de 14.4 ± 1.91 mm tenían las hendiduras vocales cerradas y en los cortes histológicos solo observaron gonias y células de Sertoli o etapas muy tempranas de la espermatogénesis (Fig 1C). Por otra parte, se observó en las diferentes clases de tamaños de los machos testículos blanco crema, gris o café oscuro.

Tabla 2-1. Tamaño medio (mm) y desviación estándar (DE) de distintas clases de edad separados por sexo de *Pristimantis unistrigatus*, en el Nudo de los Pastos, sur de Colombia.

Sexo	Clase de estado	N	Mínimo	Máximo	Media	DE
Machos	Jóvenes	17	10,2	16,9	14,41	1,91
	Adulto – No-reproductivo	6	17,9	22,4	18,82	1,55
	Adulto – Reproductivo	114	16,6	27,8	23,03	2,22
Hembras	Jóvenes	11	9,4	17	14,24	2,34
	Subadulto - No-reproductivo	38	17,2	26,5	21,52	2,69
	Adulto – Reproductivo	74	24,9	34,6	30,62	2,1

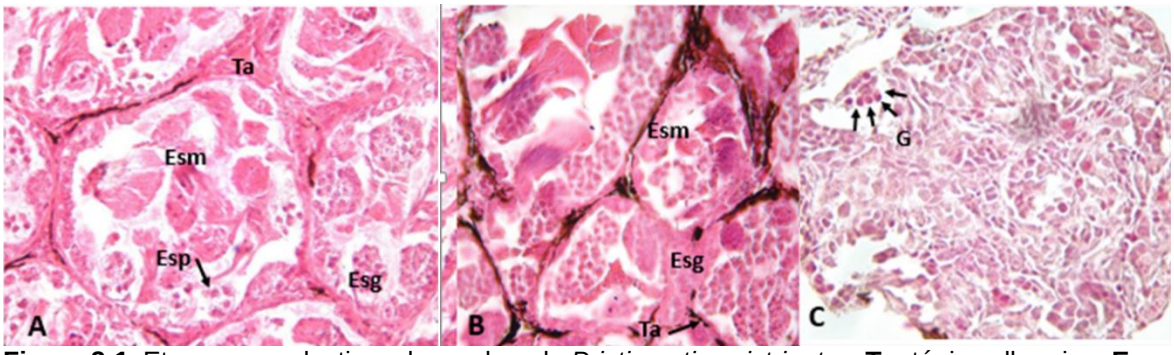

Figura 2-1. Etapas reproductivas de machos de *Pristimantis unistrigatus*. **Ta**- túnica albumina, **Epg**- Espermatogonia, **Esp**- espermatocitos, **Esm**- espermátidas, **G-** gonias. Las imágenes **A** y **B**, corresponden a machos adultos en actividad reproductiva y la imagen **C**, corresponde a un macho jóven en actividad no reproductiva.

Las hembras sexualmente maduras con LRC mayor a 25.0 mm presentaron oviducto ensanchado y contorneado, ovarios de mayor tamaño y folículos vitelogénicos amarillos con diámetro mayor a 1mm (Fig. 2.2A). Las inmaduras y clasificadas como subadultas tenían el oviducto ligeramente convoluto y folículos diminutos blanco o crema con diámetro entre 0.5 y 1.0 mm (Fig. 2.2B). Las hembras jóvenes con LRC promedio 14.4 mm presentaron oviducto delgado y recto y folículos pequeños (<0.2 mm) (Fig. 2C).

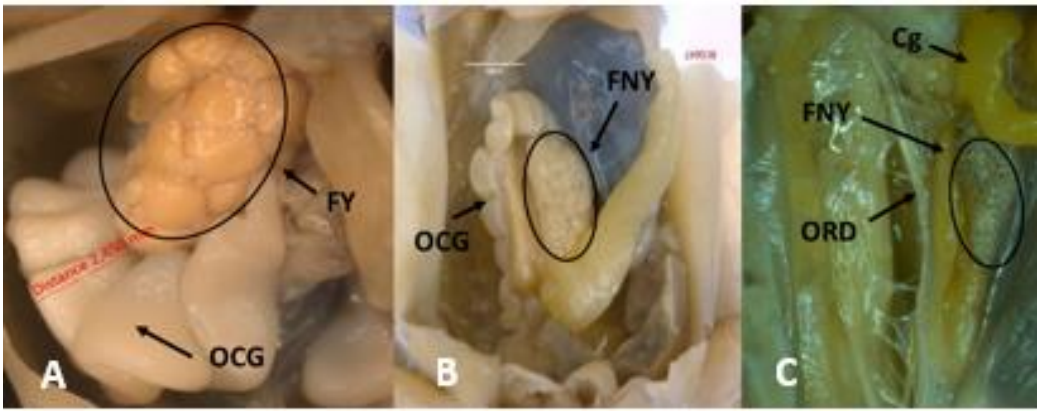

Figura 2-2. Aparato reproductor de una hembra de *Pristimantis unistrigatus*. **Cg**: cuerpos grasos, **OCG**: oviducto convoluto grueso, **ORD**: oviducto recto delgado **FNY**: folículos no yemados y **FY**: folículos yemados. La imagen **A** corresponde a una hembra madura y las imágenes **B** y **C representan** a hembras inmaduras.

Al organizar los ejemplares de acuerdo con las fechas de recolección que aparecía en las notas de campo se observó una tendencia de los machos a ser reproductivos durante todo el año una vez alcanzan el tamaño mínimo de la madurez sexual y en noviembre es cuando aparecen los machos más pequeños que ya son reproductivos, en cambio la presencia mensual de hembras maduras fue variable (Fig. 2-3).

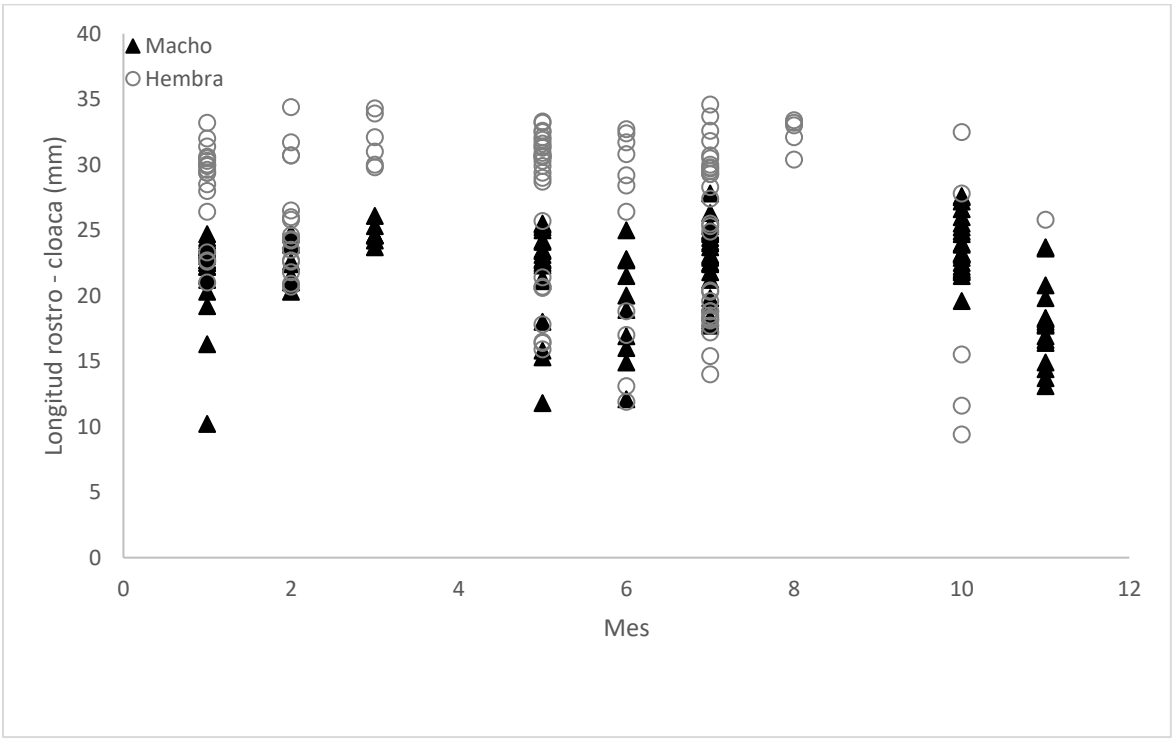

Figura 2-3. Distribución mensual de la LRC y sexo de los individuos colectados de *Pristimantis unistrigatus* en cuatro localidades del intervalo altitudinal en el Nudo de los Pastos. Machos reproductivos (triangulo solido) con longitud mayor a 17.00 mm y hembras reproductivas (círculos sin relleno) a partir de 25.00 mm.

Las hembras maduras y reproductivamente activas fueron significativamente más grandes que los machos adultos en la LRC (t = 22.166, gl = 105.77, P < 0.001) (Fig. 2.4). Además de las diferencias de tamaño los machos adultos tienen la garganta y el vientre amarillo mientras que las hembras la garganta es café claro a rosado. No se encontró diferencias significativas en el tamaño (LRC) entre machos y hembras juveniles (t = - 0.185, gl 19,08; P =0.85).

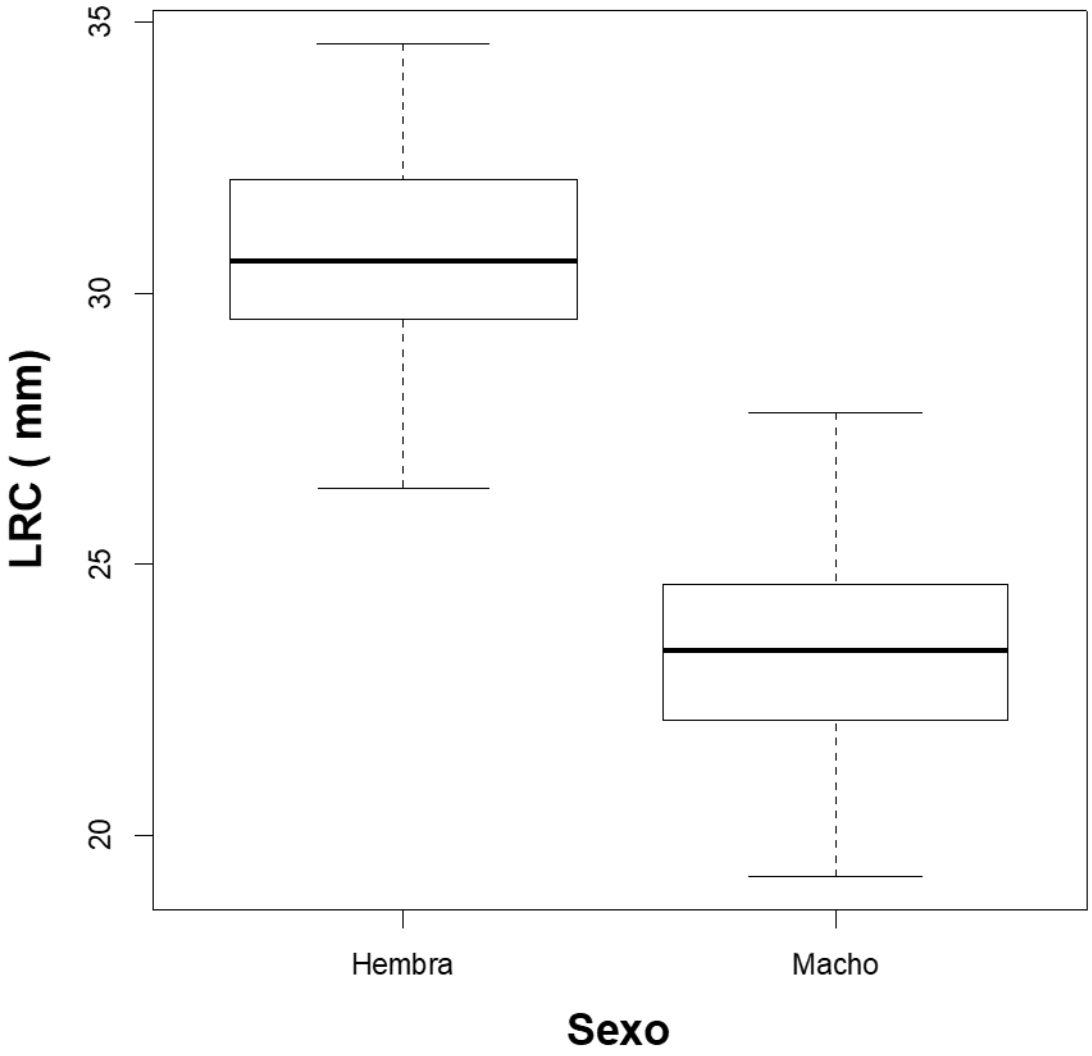

Figura 2-4. Diferencias en el tamaño del cuerpo (LRC) entre los sexos de *Pristimantis unistrigatus* (Anura: Craugatoridea) en el Nudo de los Pastos, sur de Colombia.

Las hembras maduras de *P. unistrigatus* con tamaño corporal de 30.21 ± 2.57 mm (LRC) (21.4 - 34.6, N = 61) tenía en promedio 37.5 ± 9.2 folículos vitelogénicos. El tamaño promedio de los folículos yemados fue de 1.56 ± 0.49 mm diámetro y del ancho del oviducto de 1.13 ± 0.40 mm. En ninguna hembra se observó huevos en el oviducto. El tamaño del

cuerpo de la hembra fue positivamente correlacionado con el tamaño de la postura (r = 0.33; <0.05; N=61), con el ancho del oviducto (r = 0.34; <0.05; N=61), pero no el diámetro de los folículos yemados (r = 0.18; > 0.05; N=61) (Fig. 2. 5)

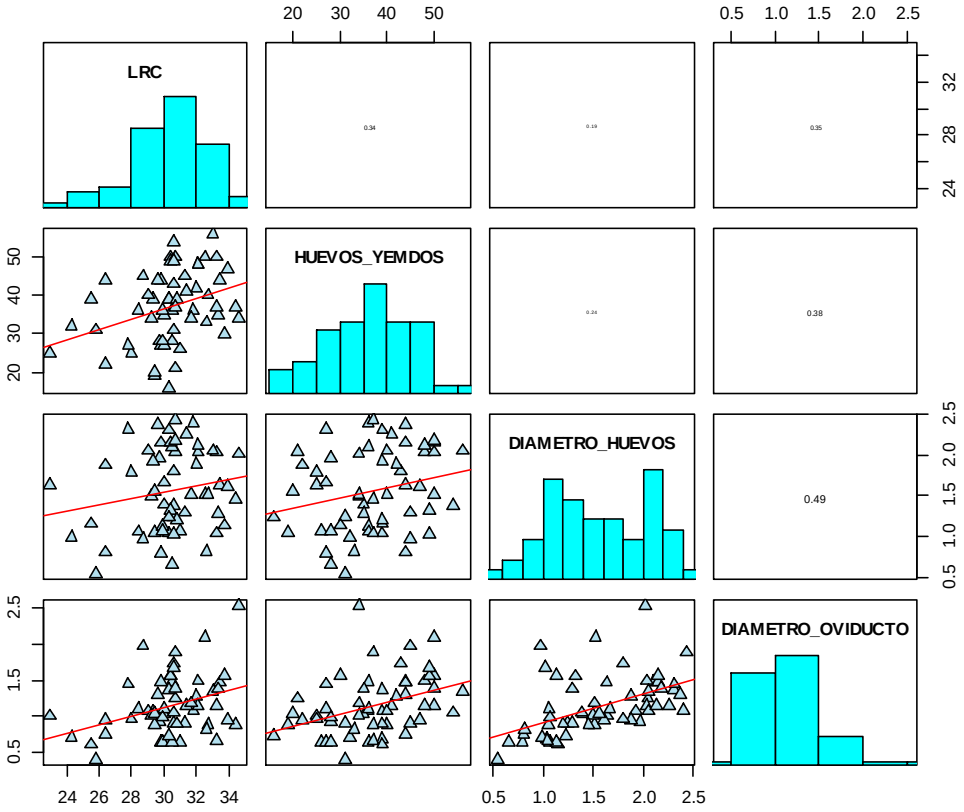

Figura 2-5. Relación entre el tamaño del cuerpo (LRC) de las hembras con el número de huevos yemados, el diámetro de los huevos y el diámetro del oviducto de las hembras de *Pristimantis unistrigatus*

2.6 Discusión

En este estudio se reporta por primera vez información detallada sobre la biología reproductiva de la rana Andina *P. unistrigatus*, especie que hace parte del gran ensamble de ranas con reproducción terrestre y desarrollo directo, anteriormente referidas como Eleutherodactilinidos. La reproducción terrestre les ha permitido ocupar una diversidad de nichos ecológicos y cubrir un amplio intervalo altitudinal y por esta razón ha sido considerado un grupo modelo para estudios biogeográficos y evolutivos en el Neotrópico (Heinicke et al., 2007). El conocimiento sobre la biología reproductiva y algunas características de historia de vida de este grupo de ranas se deriva principalmente de los

estudios realizados en especies del género *Electuerodactylus* distribuidas en Centro América y el Caribe, pero poca información se tiene para las especies de Suramérica, ahora incluidas en el género *Pristimatis* (Hedges et al., 2008).

Los resultados muestran que las hembras y los machos de *P. unistrigatus* difieren en el tamaño mínimo la reproducción sexual. Las hembras alcanzan la madurez sexual alrededor de los 25,0 mm de LRC, mientras que en los machos es de aproximadamente 16.6 mm. Resultados similares se han encontrado en otras especies de desarrollo directo, *Eleutherodctylus bransfordii* (Donnelly, 1999), *Eleutherodactylus johnstonei* (Ortega et al., 2005), en los cuales las hembras alcanzan la madurez en un tamaño más grande que los machos. En otras ranas neotropicales, como en el caso de *Colostethus aff. fraterdanieli*, el tamaño mínimo de la madurez sexual de las hembras es mayor que los machos (Tolosa *et al.,* 2014), esta misma tendencia se ha encontrado en la rana europea *Rana Dalmatina* (Sarasola-Puente *et al.,* 2011). Las diferencias observadas entre los sexos en el tamaño mínimo de la madurez sexual, pueden estar relacionadas con las estrategias reproductiva de los sexos (Woolbright 1983; Morrison y Hero, 2003), ya que por su papel en la reproducción, las hembras deberían producir y almacenar el mayor número de huevos posibles, lo cual favorece que adquieran un tamaño más grande (Howard 1978, 1981; Woolbright, 1983), mientras que el éxito de los machos no necesariamente está relacionado con el tamaño corporal (Shine, 1979). Estas diferencias también se pueden atribuir a los recursos que las hembras asignan a la reproducción durante el tiempo que ellas alcanzan la madurez sexual (Sarasola-Puente et al*.,* 2011), porque las hembras dedican más recursos para la reproducción que los machos debido a que la producción de huevos requiere más energía que la producción de espermatozoides (Hartel et al., 2007, Zarnoza y Hoyos, 2016).

Al igual que para el 90 % de las especies de los anuros (Shine 1979), *Pristimantis unistrigatus* presenta dimorfismo sexual en tamaño, donde las hembras son de mayor tamaño que los machos. Este resultado sigue el mismo patrón encontrado en las ranas del género *Eleutherodactylus* (sensu Lynch y Duellman, 1997), la cuales presentan un marcado dimorfismo sexual observado principalmente en las parejas en amplexus porque el tamaño del cuerpo de los machos es aproximadamente las dos terceras partes de la hembra. El dimorfismo sexual en tamaño puede ser el resultado las presiones selectivas entre los sexos que promueven diferencias morfológicas y comportamentales (Howard,

1981). Estas diferencias en el tamaño, también pueden corresponder un trade - off o compensación de las historias de vida que implican que una vez alcanzada la madurez sexual podría presentarse una disminución en el tamaño del cuerpo de los adultos (Roff, 2000).

Con base en la observación de ejemplares preservados, se estimó el tamaño medio de la postura de *Pristimantis unistrigatus* en 37.5 huevos, un valor bastante cercano al reportado por Nina y del Pino (1977), quienes reportaron 32 huevos encontrados en un nido de la misma especie. Un tamaño de postura similar fue reportado para *Eleutherodactylus coqui* con un promedio de 28 huevos (SD = 4.9; intervalo 16-41, N = 58) (Townsend y Stewart 1985). El tamaño de la postura para otras especies de *Pristimantis* es variable ya que oscila entre 5 a 93 huevos maduros dependiendo del tamaño del cuerpo de la especie (Crump, 1974). Los anuros tropicales presentan una gran diversidad de patrones reproductivos (Duellman y Trueb, 1996), que posiblemente se refleja en la alta diversidad del complemento ovárico (Salthe y Duellman, 1973), generalmente las especies grandes con modo reproductivo generalizado producen más huevos que las pequeñas y con modo especializado (Prado y Haddad, 2005).

Como posibles explicaciones del dimorfismo sexual en tamaño se ha sugerido que la selección natural favorece a las hembras más grandes en los anuros debido a la relación positiva entre el tamaño del cuerpo y el tamaño de la postura (Crump, 1974, Salthe y Duellman, 1973). En *Prisitmantis unistrigatus* también se encontró una relación positiva entre el tamaño de cuerpo de las hembras (LRC) y el número de huevos o folículos yemados, esto significa que las hembras de mayor tamaño producen posturas más grandes. Esta misma tendencia se ha reportado en una revisión reciente sobre las relaciones entre el tamaño del huevo y de la postura en los anuros de australianos realiza por Gould et al. (2020), donde se encontró una clara relación inversa entre el tamaño del huevo y la postura, mientras que la relación de estas dos variables fue positiva con el cuerpo de la hembra. Además, señalan de manera general que las posturas pequeñas y con huevos grandes tienden a ser producidas por especies que tienen ovoposición terrestre, desarrollo directo con altos niveles de cuidado parental, categoría en la cual pueden incluirse las ranas del género *Pristimantis.*

El tamaño mínimo de la madurez sexual es un parámetro crítico para entender la dinámica de cualquier población (Morrison y Hero, 2003) y su conocimiento es esencial para hacer inferencias sobre la historia evolutiva, tendencias poblacionales y estatus de conservación (Tolosa et al., 2016). Los datos sobre el tamaño de la madurez sexual, el reconocimiento de las categorías de machos y hembras y el tamaño de la postura reportados aquí para *P. unistrigatus*, se constituyen en un referente para la estimación de parámetros demográficos o tasas vitales claves para el monitoreo de especies de desarrollo directo gravemente amenazadas en los Andes Tropicales, donde las ranas del género *Pristimantis* son el componente más común de las comunidades.

El diámetro del oviducto de *P. unistrigatus* se correlacionó positivamente con el tamaño del cuerpo y también estuvo asociado con cambios en la morfología del oviducto de los estados de madurez reproductiva. También en *Eleutherodactylus coqui* se observó que los oviductos son altamente convolutos y ensanchados durante las últimas fases de la vitelogénesis, con diámetros de 2 mm en la parte anterior y 5 mm en la posterior (Wake y Dickie, 1998), condición que presentan las hembras maduras de *P. unistrigatus* a diferencia de las pequeñas que tienen oviductos delgados y rectos tal como lo señalan Lynch y Duellman (1997). También la LRC fue correlacionada positivamente con el número de huevos yemados como equivalente al tamaño de la postura; esta misma relación ha sido reportada para otras especies de anuros (Prado y Haddad, 2005). Aunque para algunas especies de anuros se ha encontrado una relación positiva entre el tamaño del cuerpo LRC y el tamaño del huevo (Prado y Haddad 2005), el diámetro de los folículos como una medida del tamaño del huevo no se correlacionó con el tamaño del cuerpo LRC *P. unistrigatus*. En el análisis del tamaño de la postura y el tamaño del huevo Duellman (1989), reporta una correlación negativa.

2.7 Referencias

Acosta-Galvis, A. R. (2017). Lista de los Anfibios de Colombia: Referencia en línea V. 07.2017. 0. Página web accesible en http://www. batrachia. com.

Alfonso, Y.U., Rodríguez-Gómez, Y., Charruau, P., SanzOchotorena, A., Krysko, K.L. (2017): Oviposition and Gonadal Ultrastructure in the Cuban Groin-spot Frog, Eleutherodactylus atkinsi Dunn, 1925 (Anura: Eleutherodactylidae). Copeia 105: 781-790.

Berven, K. A. (1988). Factors Affecting Variation in Reproductive Traits within a Population of Wood Frogs (Rana sylvatica), *1988*(3), 605–615.

Caldart, V.Loebens, L.Carvalho, A.Bataioli, L.Zanini, S. (2019). Reproductive Cycle , Size and Age at Sexual Maturity , and Sexual Dimorphism in the Stream-Breeding Frog Crossodactylus schmidti (Hylodidae) Reproductive Cycle , Size and Age at Sexual Maturity , and Sexual Dimorphism in the Stream-Breeding Frog Crossod, (April). https://doi.org/10.2994/SAJH-D-17-00060.1

Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical community. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 61:1-68.

Donnelly, M. (1989). Reproductive Phenology and Age Structure of Dendrobates pumilio in Northeastern Costa Rica, 362–367.

Donnelly, M. A. (1999). Society for the Study of Amphibians and Reptiles Reproductive Phenology of Eleutherodactylus bransfordii in Northeastern Costa Rica Reproductive Phenology of Eleutherodactylus bransfordii in, *33*(4), 624–631.

Duellman, W. E. and L. Trueb. 1994. Biology of Amphibians.The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 670 pp.

Duellman, W. E. (1989). Alternative life-history styles in anuran amphibians : evolutionary and ecological implications, 101–126.

Guillama, L. C., Rodríguez, Y., Sanz, A., Lara, R., Segura, M. D. L., y Jiménez, F. (2014). Descripción morfológica de gónadas y células sexuales de dos especies de ranas cubanas del género Eleutherodactylus (Anura : Eleutherodactylidae) Cuban frogs of genus Eleutherodactylus (Anura : Eleutherodactylidae), *3*, 38–47.

Gould, J., Beranek, C., Valdez, J., y Mahony, M. (2020). Quality versus quantity: The balance between egg and clutch size among Australian amphibians is related to life history and environmental conditions. bioRxiv.

Gramapurohit, N. P., Shanbhag, B. A., y Saidapur, S. K. (2004). Growth, sexual maturation and body size dimorphism in the Indian bullfrog, Hoplobatrachus Tigerinus (Daud). Herpetologica, 60(4), 414-419.

Guisande-Gonzáles, C., Vaamonde-Liste, A. y Barreiro-Felpeto, A., 2014. RWizard Software. Spain: University of Vigo.

Fitch, Henry Sheldon y Fitch, Henry S (1970). Reproductive cycles of lizards and snakes. Museum of Natural History, University of Kansas, [Lawrence]

Frost, Darrel R. 2019. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0 (Date of access). Electronic Database accessible at

http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html. American Museum of Natural History, New York, USA.

Hartel, T., Sas, I., Pernetta, A. P., & Geltsch, I. C. (2007). The reproductive dynamics of temperate amphibians: a review. North-Western Journal of Zoology, 3(1), 127-145.

Hedges, S. B., Duellman, W. E., Heinicke, M. P., World, N., y Molecular, T. (2008). *Zootaxa, New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana)...*

Heinicke, M. P., Duellman, W. E., y Hedges, S. B. (2007). Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal.

Howard, R. D. (1981). Sexual Dimorphism in Bullfrogs Author (s): Richard D . Howard Published by : Ecological Society of America Stable URL : http://www.jstor.org/stable/1936704 . SEXUAL DIMORPHISM IN BULLFROGS1, *62*(2), 303–310.

Iturriaga, M., Rodríguez, Y., y Sanz, A. (2012). Structural and ultrastructural description of the gonads of Eleutherodactylus planirostris (Anura : Eleutherodactylidae), *5*(August), 281–290.

Kupfer, A. (2007). Sexual size dimorphism in amphibians: an overview. Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism, 5, 50-60.

López, J. A., Antoniazzi, C. E., Llanes, R. E., y Ghirardi, R. (2017). Age structure, growth pattern, sexual maturity, and longevity of Leptodactylus latrans (Anura: Leptodactylidae) in temperate wetlands. Amphibia-Reptilia, 38(3), 371-379.

Lovich, J. E., & Gibbons, J. W. (1992). A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. Growth Development and Aging, 56, 269-269.

Lovich, J., Gibbons, W. y Agha, M. (2014). Does the timing of attainment of maturity influence sexual size dimorphism and adult sex ratio in turtles?. Biological Journal of the Linnean Society. 112, 142–149.

Lüddecke, H. (2002). Variation in mating pattern in a population of the Andean frog Hyla labialis.

Lynch, J. D. 1981. Leptodactylid frogs of the genus *Eleutherodactylus* in the Andes of Northern Ecuador and adjacent Colombia. The University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publications 72:1-46.

Lynch, J.D., y W. E. Duellman. 1997. Frogs of the genus Eleutherodactylus in western Ecuador. Systematics, Ecology, and biogeography. Uni. Kansas Nat. Hist. 23: 1-236.

Morrison, C., y Hero, J. M. (2003). Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. Journal of Animal Ecology, 72(2), 270-279.

Morrison, C., Hero, M., Browning, J. (2004). Altitudinal Variation in the Age at Maturity, Longevity, and Reproductive Lifespan of Anurans in Subtropical Queensland. Herpetologica, 60(1), 34–44.

Mueses-Cisneros, J.J. 2005. Fauna anfibia del Valle del Sibundoy Putumayo-Colombia. Caldasia. 27(2): 229-242.

Nina, L., Del Pino, E. M. (1977). Estructura histologica del ovario del sapo Eleutherodactylus unistrigatus y observaciones sobre el desarrollo embrionario. Revista de la Universidad Católica, Quito. 5 (16), 31–41.

Oliveira, C., Zanetoni, C., & Zieri, R. (2002). Morphological observations on the testes of Physalaemus cuvieri (Amphibia, Anura). Rev. Chil. Anat, 20(3), 263-268.

Oliveira, C. De, Raquel, L., y Santos, D. S. (2004). Histological char acter ization of cellular types dur ing character acterization during Scinax fusco varius oogenesis (Lutz) (An ur a , Hylidae) (Anur, *21*(4), 919–923.

Orrison, C. L. M., Ero, J. E. A. N. A. R. C. H., y Rowning, J. A. Y. B. (2004). ALTITUDINAL VARIATION IN THE AGE AT MATURITY , LONGEVITY , AND REPRODUCTIVE LIFESPAN OF ANURANS IN SUBTROPICAL QUEENSLAND, *60*(1), 34–44.

Ortega, J.Serrano, V.Ramirez, M. (2005). Reproduction of an Introduced Population of, *2005*(3), 642–648.

Bridges, A. S., y Dorcas, M. E. (2000). Temporal variation in anuran calling behavior: implications for surveys and monitoring programs. Copeia, 2000(2), 587-592.

Ovaska, K. 1991. Reproductive phenology, population structure, and habitat use of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* in Barbados, West Indies. Journal of Herpetology. 25 (4) 424-430.

Padial, J. M., Grant, T., Frost, D. R. 2014. Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. Zootaxa 3825:1-132.

Prado, C. P. D. A., Abdalla, F. C., Silva, A. P. Z., y Zina, J. (2004). LATE GAMETOGENESIS IN Leptodactylus labyrinthicus (Amphibia , Anura , Leptodactylidae) AND SOME ECOLOGICAL CONSIDERATIONS Gametogenesis in ectothermic vertebrates has been divided into many stages or phases according to the nuclear and cytoplasmatic cha, *21*, 177–184.

Prado, C. P. D. A., Uetanabaro, M., y Haddad, C. F. B. (2005). Breeding activity patterns , reproductive modes , and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal , Brazil, *26*, 211–221.

Rodríguez-Gómez, Y., Sanz-Ochotorena, A., Segura-valdés, M. D. L., y Lara-martínez, R. (2010).Morfologia del ovario en ranas del genero Eleutherodactylus (Anura: Leptodactylidae). Acta Microscopica, *19*(3), 271–278.

Roff, D. A. (2000). Trade-offs between growth and reproduction: an analysis of the quantitative genetic evidence. Journal of Evolutionary Biology, 13(3), 434-445.

Ron, S. R., Frenkel, C., Varela-Jaramillo, A. y Guayasamín, J. M. 2018. *Pristimantis unistrigatus* En: Ron, S. R., Merino-Viteri, A. Ortiz, D. A. (Eds). Anfibios del Ecuador. Version 2019.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. https://bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb/FichaEspecie/Pristimantis%20unistrigatus, acceso lunes, 15 de Julio de 2019

Ryser, J., y Bern, U. (1996). Comparative Life Histories of a Low-and a High-Elevation Population of the Common Frog Rana temporaraia. Amphibia-Reptilia 17:183–195.

Salthe, S. N. y Duellman, W. E. 1973. Quantitative constrains associated with reproductive mode in Anurans In: Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on mayor problems. (ed. J. L. Vial), University of Missouri Press, Columbia.

Sarasola-puente, V., Gosá, A., Oromí, N., José, M., y Lizana, M. (2011). Growth , size and age at maturity of the agile frog (Rana dalmatina) in an Iberian Peninsula population. *Zoology*, *114*(3), 150–154. https://doi.org/10.1016/j.zool.2010.11.009

Shine, R., y Shine, R. (1979). Sexual Selection and Sexual Dimorphism in the Amphibia Sexual Selection and Sexual Dimorphism in the Amphibia, *1979*(2), 297–306.

Staub, N. L., Sever, D. M., y Staub, N. L. (2015). Hormones , Sex Accessory Structures , and Secondary Sexual Characteristics in Amphibians Hormones , Sex Accessory Structures , and Secondary Sexual Characteristics in Amphibians, (August).

Tolosa, Y., Molina, c., Restrepo, A, M Daza, J. (2014). Sexual maturity and sexual dimorphism in a population of the rocket-frog Colostethus aff. Fraterdanieli (Anura: Dendrobatidae) on the northeastern Cordillera Central of Colombia. Actual Biol Volumen 37 / Número 102.

Towsend, D. S. and M. M. Stewart. 1994. Reproductive ecology of the Puerto Rican frog *Eleutherodactylus coqui. Journal of Herpetology,* 28(1):34-40.

Townsed, D.Stewart, M. (1985). Direct Development in Eleutherodactylus coqui (Anura : Leptodactylidae): A Staging Table Author (s): Daniel S . Townsend and Margaret M . Stewart Reviewed work (s): Direct Development in Eleutherodactylus coqui Table (Anura : Leptodactylidae): Sta, *1985*(2), 423–436.

Valderrama-vernaza, M., Serrano-cardozo, H., y Ramı, M. P. (2010). Reproductive Activity

of the Andean Frog Ranitomeya virolinensis (Anura: Dendrobatidae), (2), 211–217. https://doi.org/10.1643/CE-09-161

Verrell, P. A., Halliday, T. R., & Griffiths, M. L. (1986). The annual reproductive cycle of the smooth newt (Triturus vulgaris) in England. Journal of Zoology, 210(1), 101-119.

Wake, M. H. (1993). Evolution of oviductal gestation in amphibians. Journal of Experimental Zoology, 266(5), 394-413.

Wake MH, Dickie R. 1998. Oviduct structure, function, and reproductive modes in amphibians. The Journal of Experimental Zoology, 282: 477-506.

Watling, J. I., y Donnelly, M. A. (2002). Seasonal patterns of reproduction and abundance of leaf litter frogs in a Central American rainforest, *11*. https://doi.org/10.1017/S0952836902001371

Well, K. D. 1978. Territoriality in the green frog (Rana clamnitans): vocalizations and agonistic behavior. Anim. Behav. 26:1051-106

Wiegmann, R., Kao, Y., Alexander, P. S., Yanq, V. V. C., y Yu, J. Y. (1994). Annual Patterns of Nuptial Pad and Vocal Sac Development in the Male Chinese Bullfrog (Rana rugulosa Wiegmann)1, *33*(387), 153–159.

Woolbright, L. L. (1983). Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibia. The American Naturalist, 121(1), 110-119.

Zornosa-Torres, C. A. M. I. L. A., & Hoyos, J. M. (2016). Relationship between Body Size and Sexual Maturity in Dendropsophus columbianus (Anura, Hylidae) and Description of Their Sexual Apparatus. Herpetological Review, 47(1), 19-23.

3. Capítulo 3 Fenología reproductiva de la rana andina *Pristimantis unistrigatus*

3.1 Resumen

El patrón de actividad reproductiva de la rana Andina *Pristimantis unistrigatus* se evaluó en cuatro localidades dentro del intervalo altitudinal de la especie en el Nudo de los Pastos al sur de Colombia. Los sitios de estudio fueron el km23 (2300 m), Reserva Natural El Morar (2500 m), Centro Ambiental Chimayoy (2700 m) y la Granja Botana (2900 m), ubicados en los municipios de Pasto y Chachagüí, departamento de Nariño. En cada localidad se realizaron 11 muestreos bimensuales entre noviembre de 2012 y diciembre de 2014 con una duración de cuatro noches consecutivas. El muestreo se realizó en dos parcelas de 20 x 20 m separadas por aproximadamente 30 m utilizando la técnica de encuentro visual. Durante todo el estudio se observaron diferencias significativas en la abundancia entre las cuatro localidades (X^2= 621.7, P< 0.0001), siendo Morar (n= 1074, 42.3%) y Botana (n= 786, 30.9%) las localidades que presentaron las mayores abundancias. Asimismo, la proporción de individuos por sexo presentó diferencias significativas entre las localidades (X^2= 71.5, P< 0.0001), en las cuales los machos fueron el sexo dominante, siendo significativo su aporte al tamaño poblacional observado en cada localidad (X^2= 805.4, P< 0.0001). La abundancia de las categorías de sexo tamaño varió significativamente entre los periodos de muestreo en las cuatro localidades, y aunque los individuos adultos se observaron durante todo el año, los juveniles de tamaño < 15.0 mm únicamente se registraron entre marzo y mayo en todas las localidades, indicando que el periodo de reclutamiento ocurre durante esta época que corresponde a la primera temporada de lluvias. Aunque que se ha planteado que la reproducción de los anfibios neotropicales debería ser continúa por la estabilidad climática, en otras especies de desarrollo directo también se ha reportado reproducción estacional, probablemente debido a la disponibilidad de humedad que garantiza la supervivencia de los jóvenes.

3.2 Abstract

The reproductive pattern of the Andean frog *Pristimantis unistrigatus* was evaluated in four localities within the altitudinal range of the species in the Nudo de los Pastos in southern Colombia. The study was carried out in the localities known as: km23 (2300m), El Morar Nature Reserve (2500m), Chimayoy Environmental Center (2700m) and Botana Farm (2900m), located in the municipalities of Pasto and Chachagüí, Nariño Department. In each locality two parcels of 20 x 20 m separated by approximately 30 m were established, in which two people searched the frogs for four consecutive nights using the visual encounter technique. In each locality 11 bimonthly samplings were carried out between November 2012 and December 2014 and for each captured frog, the snout-vent length (SVL) was recorded. The females have a pink belly, a pearly throat, eggs visible through the belly in the gravid ones, unlike males that have a bright yellow throat or vocal sac. A total of 2541 individuals were recorded throughout the study and significant differences were observed in abundance among the four populations ($X2 = 621.7$, $P < 0.0001$), with Morar (n = 1074, 42.3%) and Botana (n = 786, 30.9 %) the localities that presented the greatest abundances. Likewise, the proportion of individuals by sex showed significant differences between the populations ($X2 = 71.5$, $P < 0.0001$), in which the males were the dominant sex in all the populations, being significant their contribution to the population size observed in each locality ($X2 = 805.4$, $P < 0.0001$). The abundance of age sex categories varied significantly between the sampling periods in the four populations, and although adult individuals were observed throughout the year, juveniles of size <15.0 mm were recorded only between March and May in all locations, indicating that the recruitment period occurs during this time corresponding to the first rainy season. Differences in abundance and population structure were found among the localities, especially notorious in the lower altitude locality, with low abundances in relation to other localities. Although it has been suggested that the reproduction of Neotropical amphibians should be continued due to climatic stability, in other species of direct development, seasonal reproduction has also been reported, probably due to the availability of moisture that guarantees the survival of the juveniles.

3.3 Introducción

La actividad reproductiva de los anfibios depende en gran medida de controles hormonales, que, dentro de las limitaciones genéticas, responden a variables ambientales

y producen determinados patrones (Duellman y Trueb 1994). Estos patrones son el resultado de factores bióticos y/o abióticos que incluye estrategias tales como evadir la depredación o la competencia y el seguimiento de ciertos recursos estacionales como el agua, la luz o nutrientes (Donnelly y Guyer, 1994). Por su condición de ectotermos, la actividad de los anfibios está fuertemente influenciada por la temperatura y la precipitación debido a la permeabilidad de su piel y a la dependencia del agua para la reproducción (Duellman y Trueb 1994; Hartel et al. 2007).

En los ambientes tropicales y subtropicales, la reproducción generalmente ocurre durante todo el año y la lluvia es el factor extrínseco que controla el tiempo de actividad y la duración de la época reproductiva, mientras que en las especies de zonas templadas la actividad reproductiva es cíclica y dependiente de la combinación de la lluvia y la temperatura (Duellman y Trueb 1994). En varias regiones se ha reportado que los anuros tienen periodos reproductivos más largos en los ambientes tropicales húmedos comparados con especies de las regiones templadas, pero su influencia relativa varía según la especie (Bridges y Dorcas 2000; Oseen y Wassersug 2002; Steen *et al.,* 2013) y el modo reproductivo (Duellman y Trueb 1994). Los datos indican que muchas especies tropicales programan su reproducción para que coincida con los picos en los recursos alimenticios que generalmente ocurren durante la temporada de lluvias. En algunas áreas con clima estacional, el canto de los machos y las hembras grávidas se presenta generalmente durante la temporada de lluvias (Aichinger, 1987) debido a la presencia de cuerpos de agua para la reproducción.

Un componente común de las comunidades de anuros neotropicales es el grupo de ranas del género *Pristimantis*, que se caracteriza por presentar postura en tierra y desarrollo directo y sin embargo, para la mayoría se desconoce el patrón reproductivo, la estructura y dinámica poblacional (Waldez *et al.,* 2011), aspectos claves para entender los procesos ecológicos y evolutivos. Por su independencia de cuerpos de agua para reproducción se espera que este grupo de ranas presente reproducción continua, sin embargo, varios estudios indican que el reclutamiento y la ocurrencia de jóvenes es variable. Algunos estudios han encontrado que el reclutamiento o aparición de jóvenes se presenta durante la época de lluvia (Ovaska, 1991; Waldez et al., 2011), en la época seca (Forgarty y Vilella, 2002; Watling y Donnelly, 2002) o a través de todo el año (Crump, 1974; Towsend y Stuart, 1994; Bourne, 1997; Donnelly, 1999; Ortega et al., 2005, Arroyo et al., 2008, Fong et al.,

2010). Estos aspectos son importantes para entender la organización de las poblaciones y comunidades como también la distribución temporal y espacial (Duellman, 1995; Hödl 1990; Magnusson y Hero, 1991).

Pristimantis unistrigatus, es una rana común en el Nudo de los Pastos y valles interandinos del sur de Colombia y norte del Ecuador con distribución altitudinal entre los 2200 a los 3000 m (Lynch, 1981). De acuerdo con las observaciones de Lynch (1981), la época reproductiva de *P. unistrigatus* ocurre entre diciembre y marzo en las laderas de los valles interandinos que corresponde a la temporada de lluvias, mientras que las poblaciones de los bosques nublados, la actividad reproductiva puede ser más prolongada manteniendo la estacionalidad. Debido a que la mayor actividad del canto de los machos ocurre entre noviembre y enero y diminuye entre junio y agosto se sugiere que la reproducción es marcadamente estacional, aun en áreas cercanas a bosques nublados donde la humedad es constante durante el año (Lynch, 1981). Las posturas en el campo son difíciles de observar, ya que al parecer las hembras depositan los huevos en pequeñas cavidades en el suelo, información que se deriva de una masa de huevos encontrada en enero de 1978 con embriones en estado de desarrollo avanzado (con cola en forma de abanico y miembros bien desarrollados) (Lynch, 1981), que sería una evidencia del inicio las primeras fases de desarrollo de los embriones.

Las observaciones previas sugieren que *Pristimantis unistrigatus* es una especie con reproducción estacional, sin embargo, datos sobre la estructura de la población y el patrón reproductivo no están disponibles para esta especie. Además, es posible que existan diferencias en la duración de época reproductiva, en la estructura de la población y la abundancia en relación a la altura de la localidad estudiada. De acuerdo con el anterior planteamiento el objetivo de este capítulo fue describir la fenología reproductiva de *P. unistrigatus* y establecer si hay un patrón que cambia en diferentes alturas del intervalo altitudinal de la especie.

3.4 Metodología

3.4.1 Diseño de muestreo

El área de estudio se localiza entre los 2200 y 3000 m sobre el flanco occidental del volcán Galeras, en donde se establecieron los cuatro sitios de muestreo denominados Km 23,

Reserva Natural el Morar, Centro Ambiental Chimayoy y la Granja Experimental Botona de la Universidad de Nariño (Tabla 3.1, Fig. 3.1). El área de estudio hace parte del Nudo de los Pastos, la región donde se originan las cordilleras Occidental y Central de Colombia, con una estructura tectónica compleja y dinámica, relieve quebrado y alta actividad volcánica. Presenta una variabilidad climática y bioclimática significativa, influenciada por la zona de convergencia intertropical, caracterizada por un régimen de precipitación bimodal con dos periodos lluviosos y dos secos durante el año (Delgado et al., 2007). Las cuatro localidades corresponden a la zona de vida bosque húmedo montano bajo y ha sido fuertemente transformada quedando algunos relictos de bosques donde predominan robles inmersos en una matriz de arbustos, cultivo y pastizales especialmente en el municipio de Chachagüí.

Tabla 3-1. Localidades de muestreo en la evaluación del patrón reproductivo de *Pristimantis unistrigatus*

Localidad	Altura (msnm)	Coordenadas	Características del Hábitat
Km23	2300	1° 17' 58'' N, 77° 16' 8'' W	Potrero con arbustos y charca temporal
Reserva el Morar	2500	1° 17' 58'' N, 77° 16' 8,03'' W	Potrero con arbustos y charca permanente
Centro Ambiental Chimayoy	2700	01° 15' 53,5'' N, 77° 17' 19,3'' W	Pasto alto y arbusto
Granja experimental Botana	2900	01° 09' 12'' N, 77° 18' 31''; W	Potrero, quebrada y arbustos

En cada localidad se establecieron dos parcelas de 20 x 20 m separadas por aproximadamente 30 m que fueron muestreadas por tres o cuatro personas durante cuatro noches consecutivas entre las 18:00 y 24:00 horas utilizando la técnica de encuentro visual. El tamaño y forma de las parcelas, así como el procedimiento de búsqueda de las ranas siguió a Woolbright (2005), método en el cual la parcela se subdivide en cuatro franjas de cinco metros.

En cada localidad se realizaron 11 muestreos bimensuales entre noviembre de 2012 y diciembre de 2014, excepto en Botana en donde se realizaron 10 muestreos iniciando desde de enero del 2013, con un esfuerzo de muestro de aproximadamente 660 horas/

hombre para Km23, Reserva el Morar, Chimayoy y de 600 horas/hombre en Botana. El esfuerzo de muestreo para todas las localidades y durante el periodo de estudio fue de 2580 horas/hombre. Para cada rana encontrada se registró la longitud rostro – cloaca (LRC) como equivalente al tamaño del cuerpo, medido con un calibrador digital con precisión de 0.05 mm. La clasificación de los individuos en categorías de sexo y tamaños se realizó de la misma manera que se describe en el capítulo 2.

La temperatura ambiental y la humedad relativa se registraron durante los cuatro días muestreo en cada localidad utilizando un datalogger CEM DT-171 ubicado un metro de altura desde el suelo, pero para estandarizar las comparaciones solo se tuvo en cuenta los datos registrados entre las 19:00 y las 20:00 horas. Adicionalmente se realizó un análisis bimensual de las condiciones climáticas de los años 2012 a 2014, con datos de tres estaciones cercanas a las zonas de muestreo: Estación Aeropuerto Antonio Nariño a una altura de 1850 msnm (cercana a la zona de muestreo Km23 y El Morar), Estación Obonuco a 2580 (Cercano a Centro Ambiental Chimayoy) y Estación Botana a 2950 msnm (en la granja de Botana de la Universidad de Nariño), datos suministrados por el IDEAM (Fig. 3.1). En cada muestreo se determinó la frecuencia relativa de las clases de edad con base en la presencia de jóvenes, hembras y machos adultos en todas las localidades.

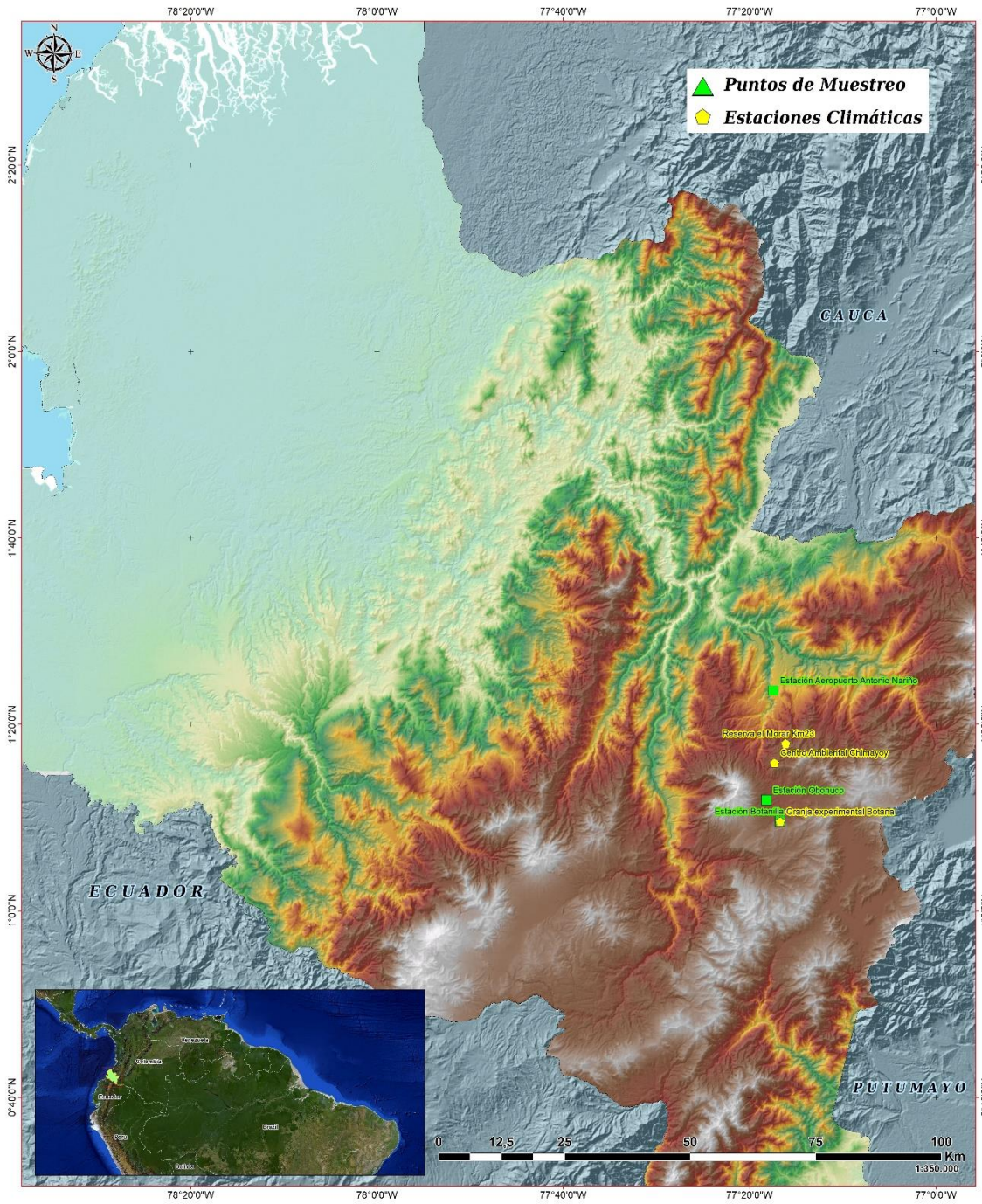

Figura 3-1. Localidades de muestreo y estaciones climáticas (IDEAM) en la evaluación del patrón reproductivo de *Pristimantis unistrigatus*. Mapa elaborado por Joao Rivera.

3.4.2 Análisis estadísticos

Las diferencias de las abundancias de *P. unistrigatus* entre localidades se evaluaron a través de una prueba Ji-cuadrado (X^2), con una prueba G con corrección de William para

casos politómicos. Se probaron las hipótesis estadísticas, si los dos sexos tienen el mismo tamaño corporal, y si las ranas de todas las localidades tenían el mismo tamaño corporal, (LRC= Longitud rostro-cloaca) a través de una prueba de Kruskal-Wallis. Para probar si las clases de tamaño fueron similares o no entre localidades se aplicó una prueba de intervalos de Wilcoxon (1945) con las variables tamaño del cuerpo (LRC, longitud-rostro-cloaca) y la clase de tamaño (juvenil, macho y hembra adulta).

Para evaluar cómo los determinantes ambientales, temperatura y humedad influyen en la abundancia *P. unistrigatus* en las localidades estudiadas, se realizó una regresión múltiple con los siguientes pasos. Primero, se consideraron las siguientes variables como determinantes ambientales: LNT= Logaritmo natural de temperatura ambiental. LNTmin= Logaritmo natural de la temperatura ambiental mínima. LNTmx= Logaritmo natural de la temperatura ambiental máxima. LNHumedad= Logaritmo natural de la humedad relativa ambiental. LNTnocturna= Logaritmo natural de la temperatura micro-ambiental nocturna. H nocturna= humedad relativa micro-ambiental nocturna. LNPPT= Logaritmo natural de la precipitación. Segundo los supuestos de normalidad, autocorrelación y homocedasticidad se evaluaron mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov, la prueba de Durbin-Watson y la prueba de Breusch-Pagan, respectivamente. Cuarto, la multicolinealidad entre las variables previamente nombradas se probó utilizando la técnica estadística de factor de inflación de la varianza (VIF) con un umbral de 10. Quinto, para seleccionar el mejor modelo de regresión basado en las variables evaluadas se empleó el criterio de información de Akaike (Akaike, 1973). Finalmente, para estimar la contribución de todas las variables independientes al modelo de regresión, se realizó una evaluación utilizando el método de partición jerárquica (Chevan y Sutherland, 1991). Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa Rwizard 2.3 (Guisande-Gonzáles, et al., 2014), empleando los siguientes paquetes del software R: hier.part (Walsh y MacNally, 2015), nortest (Gross, 2015), lmtest (Hothron, et al., 2017) y usdm (Naimi, 2015).

3.5 Resultados

3.5.1 Características climáticas de la zona de estudio

El régimen de precipitación es bimodal con dos periodos húmedos entre marzo-mayo y octubre-noviembre y periodos secos entre los meses de junio-septiembre y enero-febrero.

En las épocas húmedas se encontró una precipitación mayor en la estación aeropuerto, seguida por Botana y Obonuco y en épocas secas la menor precipitación se presentó en la estación aeropuerto y Obonuco. La temperatura media mensual fue más alta durante todo el periodo de estudio en la estación aeropuerto con temperaturas que oscilaron entre 18 y 19ºC, por otra parte, la temperatura media más baja se registró en Botana con temperaturas que oscilan entre 11.5 y 12.5ºC (Fig. 3-2; Tabla 3-2).

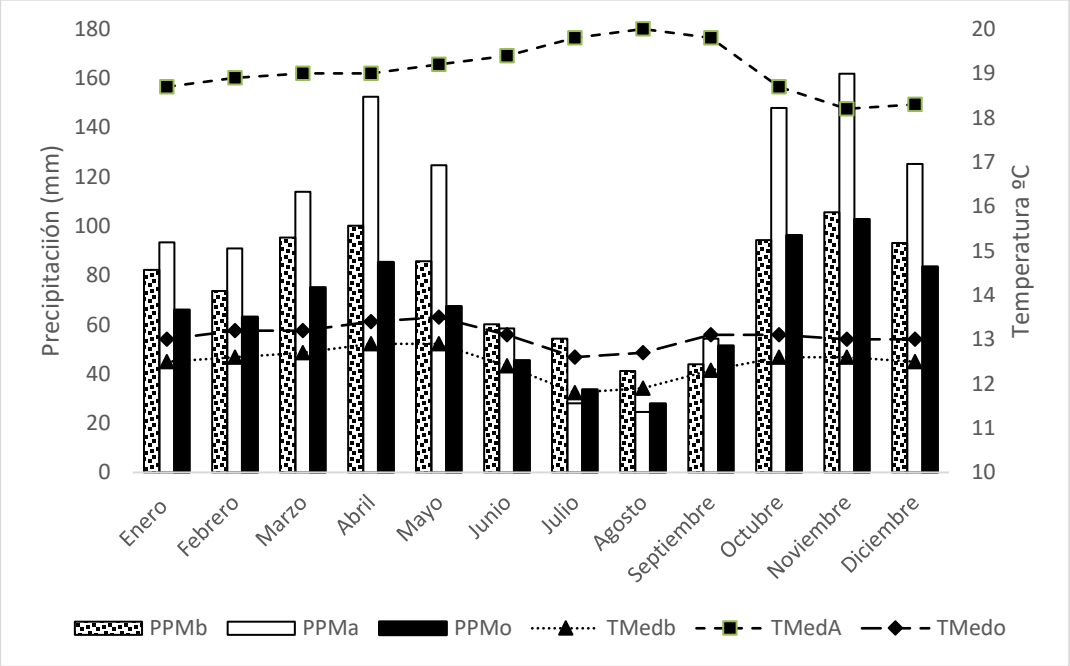

Figura 3-2. Valores de temperatura media y precipitación total en tres estaciones de la zona de estudio entre los años 2012-2014. PPMb precipitación Botana, PPMa Precipitación mensual aeropuerto, PPMo Precipitación Obonuco, TMedb, Temperatura medio Botana, TMedA Temperatura media aeropuerto, y TMedo, Temperatura media de Obonuco.

3.5.2 Fenología reproductiva de *Pristimantis unistrigatus*

El registro de fenología nos permitió establecer algunos parámetros de la población de *P. unistrigatus*. En total se registraron 2541 individuos en las cuatro localidades estudiadas. Se observaron diferencias significativas en la abundancia entre las cuatro localidades (X^2= 621.7, P< 0.0001), siendo Morar (n= 1074, 42.3%) y Botana (n= 786, 30.9%) las localidades que presentaron las mayores abundancias (Tabla 3.3). Asimismo, la proporción de individuos por clase de tamaño y sexo presentó diferencias significativas entre las localidades (X^2= 71.5, P < 0.0001). Particularmente, el número de hembras observadas en Botana fue significativamente alto, mientras que el observado en Chimayoy

fue significativamente bajo. En contraste, el número de machos registrados fue significantemente alto en Chimayoy y bajo en Botana, mientras que la abundancia de los jóvenes no presentó diferencias significativas entre las poblaciones (Fig. 3.3). A pesar de estas notorias diferencias entre machos y hembras, los machos fueron el sexo dominante en todas las poblaciones, siendo significativo su aporte al tamaño poblacional observado en cada localidad (X^2= 805.4, P< 0.0001).

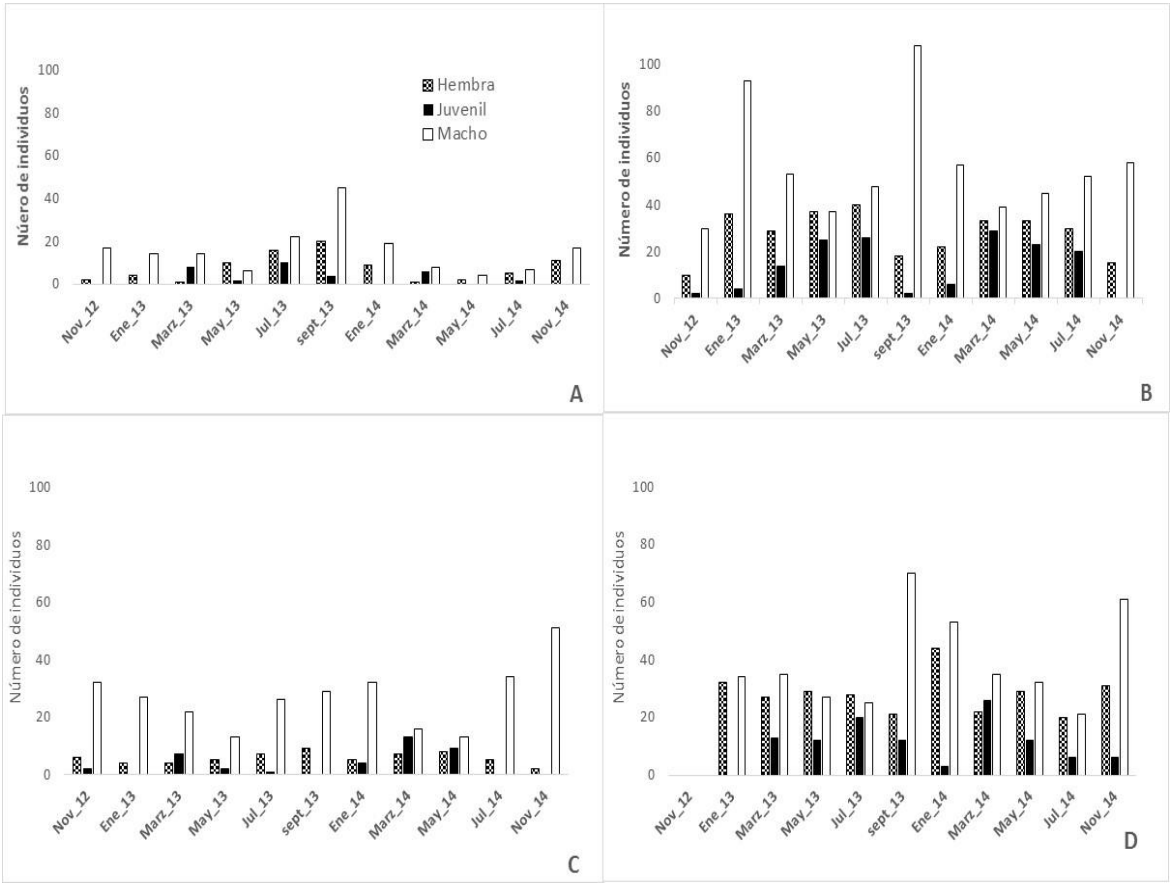

Figura 3-3. Presencia y numero de machos, hembras y jóvenes de *Pristimantis unistrigatus* registrados en cada muestreo bimensual en: A) Km23 a 2300 m; B) Reserva el Morar a 2500 m; C) Chimayoy a 2700 m y D) Granja Botana a 2900 m.

3.5.3 Estructura de clases por tamaño

En general, las poblaciones de *P. unistrigatus* estudiadas están dominadas por machos y hembras adultas con LRC entre 20 mm a 25 mm. No obstante, la distribución de tallas entre poblaciones presentó diferencias significativas (Fig. 3.4; Tabla 3.4). Las clases de tamaño y sexo de Botana ubicada en el extremo superior del gradiente altitudinal se diferencia significativamente de las observadas en Morar y Chimayoy, pero no con la

estructura poblacional del Km 23. Esto se debe a que las poblaciones de Morar y Chimayoy presenta distribuciones simétricas y letpocúrticas, mientras las poblaciones de Botana y Km 23 presentan distribuciones con una simetría negativa y mesocúrtica (Fig. 3-5).

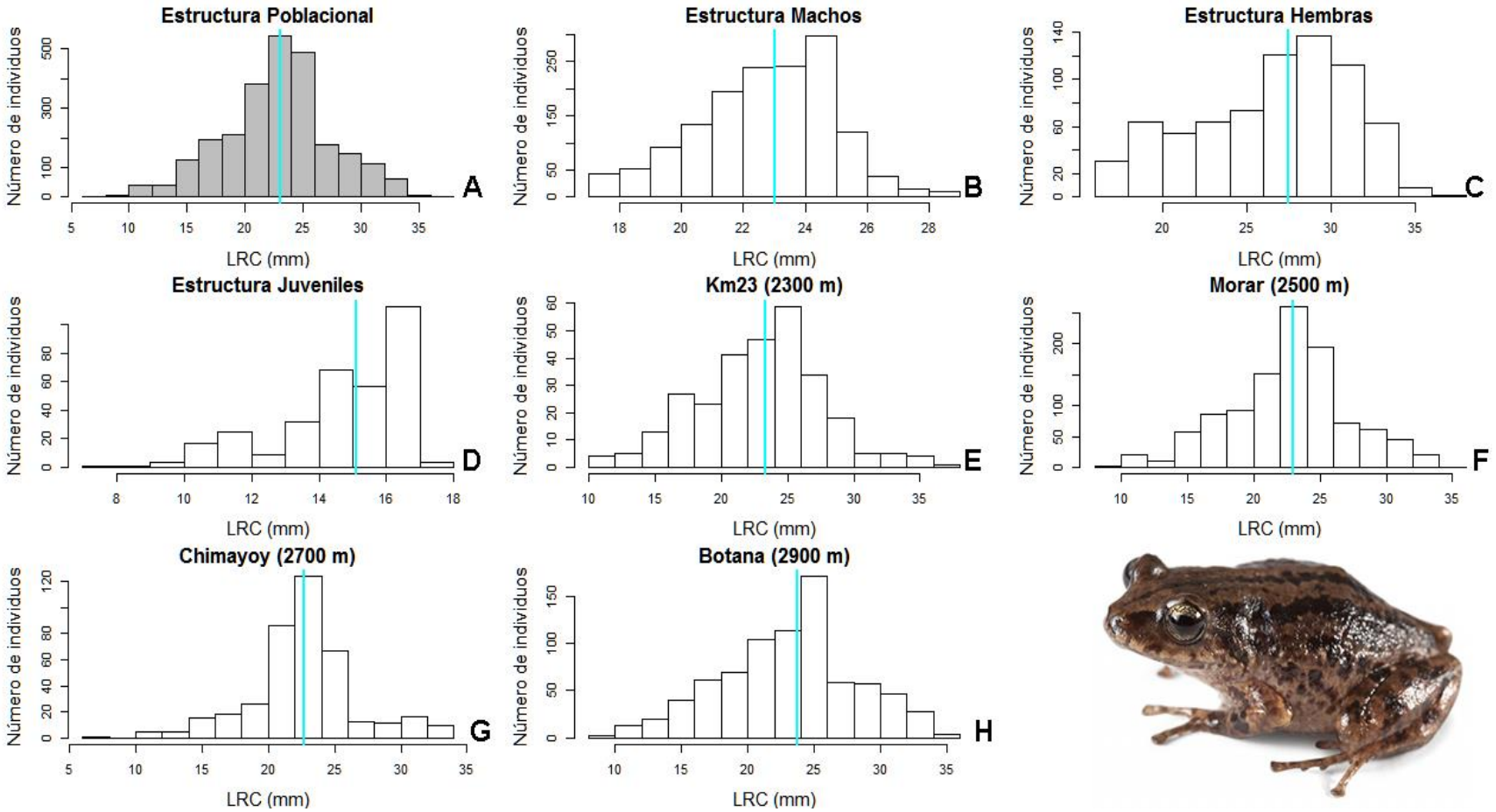

Figura 3-4. Estructura clases por tamaño de *Pristimatis unistrigatus* a lo largo del gradiente altitudinal comprendido entre los 2300m a 2900 m de altitud. A) Distribución de tallas observada en todas las poblaciones evaluadas. B) Distribución de tallas de los machos observados en todas las poblaciones evaluadas. C) Distribución de tallas de las hembras observadas en todas las poblaciones evaluadas. D) Distribución de tallas de los juveniles observados en todas las poblaciones evaluadas. E) Estructura poblacional observada en la localidad Km 23. F) Estructura poblacional observada en la localidad Morar. G) Estructura poblacional observada en la localidad Chimayoy. H) Estructura poblacional observada en la localidad Botana. Línea cyan denota la mediana. LRC= Longitud rostro-cloaca.

De forma similar las clases de tamaño-sexo de las cuatro localidades presentaron fuertes variaciones estacionales en su distribución de tallas corporales. El mayor contraste se observó durante la primera de época de sequía. Durante esta temporada climática todas las poblaciones de *P. unistrigatus* presentaron diferencias significativas entre su distribución de talla corporal en clases de tamaño, con excepción de la comparación entre Morar y Chimayoy (Tabla 3.5). Particularmente, la población del Km 23 mostró una fuerte división entre las tallas corporales de machos y hembras adultas, así como una marcada ausencia de jóvenes. En contraste, las poblaciones de Botana y Chimayoy durante la época de sequía presentaron diferencias significativas entre sus estructuras poblacionales (W = 18019, P= 0.01), siendo contrastante la distribución platicúrtica en Botana con la distribución mesocútica de Chimayoy (Figura 3-5).

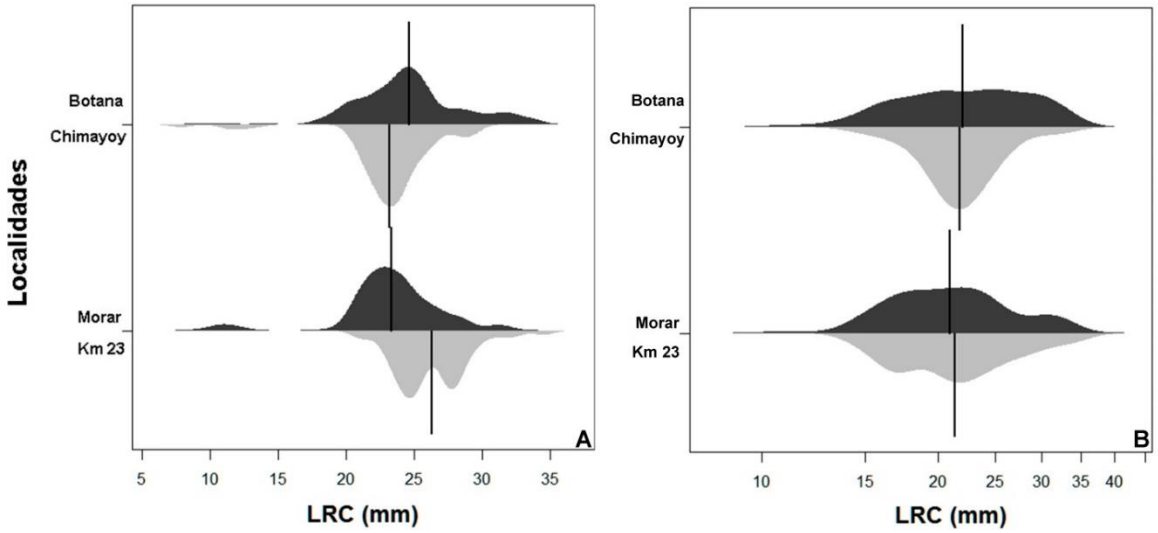

Figura 3-5. Comparación de la distribución de tallas corporales entre poblaciones de *Pristimantis unistrigatus*. A) Distribución de tallas durante la primera de época de sequía. B). Distribución de tallas durante la segunda época de sequía. Línea vertical negra denota la mediana.

La distribución de tallas por sexos presentó diferencias significativas durante las cuatro épocas climáticas (Figura 3.6). Las hembras adultas presentaron su mayor talla durante la primera época de lluvias, mantuvieron en promedio tallas similares durante la primera y segunda época de sequía y presentaron tallas bajas durante la segunda época de lluvias (KW=9.11, P= 0.02). De forma similar, los machos exhibieron las menores tallas durante la época de sequía y mantuvieron en promedio tallas similares durante las restantes épocas climáticas (KW=51.11, P< 0.001). Particularmente, los jóvenes presentan una conspicua variación en la talla corporal entre las épocas climáticas (KW= 58.66, P< 0.001), en la cual las menores tallas se registraron durante la primera época de sequía, y las

mayores tallas se observaron durante la segunda época de lluvias, así como durante la primera de época de lluvias (Fig. 3-6).

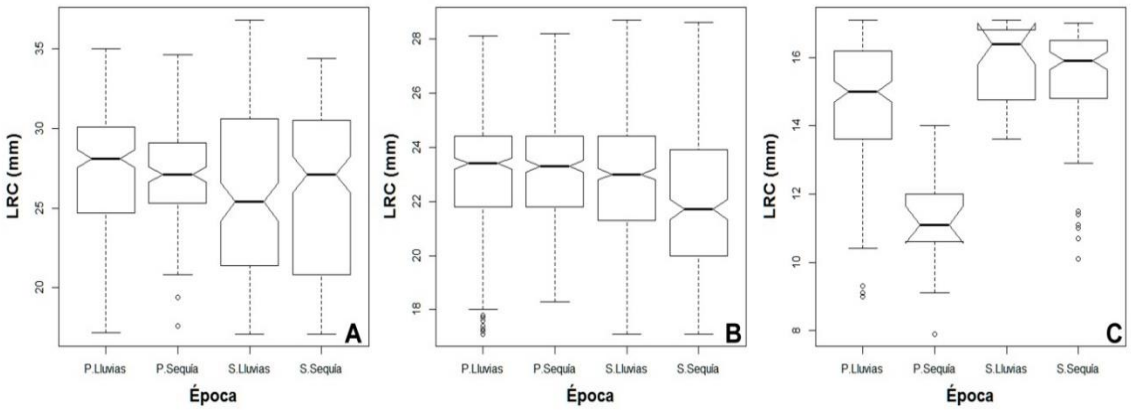

Figura 3-6. Variación en la talla corporal entre las épocas climáticas para cada una de las poblaciones de *Pristimantis unistrigatus* estudiadas. A) Hembras. B) Machos. C) Juveniles.

3.5.4 Variación temporal de clases de tamaño-sexo en *Pristimantis unistrigatus*

Entre los meses de marzo hasta julio se presentó el mayor número de jóvenes en las cuatro localidades, estos meses coinciden con el inicio y el final de la primera época de lluvias del año (Figura 3.3 y 3.6), con variaciones en la abundancia aparente de individuos por clases de tamaño y sexo en cada localidad, como se había indicado El Morar y Botana fueron las localidades con mayor número de individuos jóvenes a lo largo del tiempo de muestreo (Tabla 3.4). La abundancia aparente de jóvenes disminuye entre los meses de septiembre a enero donde se produce la segunda época de lluvias (octubre y noviembre) y la segunda época seca (diciembre y enero) del año. Los machos presentaron mayor abundancia aparente en todas las localidades durante el año con unos picos más representativos en las épocas de enero, julio, septiembre y noviembre de los dos años estudiados, que coinciden con las épocas de disminución de lluvias o épocas más secas (Figura 3.3 y 3.6).

Las hembras presentaron abundancias más variables o erráticas a lo largo del tiempo y difieren por localidad en km 23 y El Morar, una mayor abundancia se presenta entre marzo y julio, que corresponde a la primera época de lluvias del año e inicio de la temporada seca, en Chimayoy este comportamiento de la fenología es similar al Morar en el año 2014 pero en el 2013 fue constante a lo largo del año con un leve incremento en julio y septiembre, épocas de menor precipitación o transiciones a épocas secas. En Botana fue

relativamente alta a lo largo del año con picos en enero y noviembre donde la precipitación es menor.

3.5.5 Variación altitudinal de las clases de sexo - tamaño de *P. unistrigatus*

Con el fin de establecer la variación del tamaño corporal de esta rana en el gradiente altitudinal y especialmente en los límites de distribución a través de la talla en cada una de las clases sexo-tamaño, como se esperaba, la distribución de tallas entre hembras adultas, (n= 729, $\bar{x}$ = 26.5 ±4.6, 17.1—36.8), machos adultos (n= 1481, $\bar{x}$ = 22.7 ±2.2, 17.1—28.7) y jóvenes (n= 331, $\bar{x}$ = 14.8 ±1.9, 7.9—17.1), se presentaron diferencias significativas (KW= 1157.8, P<0.001) claramente apreciables durante el tiempo de muestreo (Fig. 3.7; Tabla 3.6), mostrando así mismo un marcado dimorfismo sexual en el cual las hembras son mucho más grandes que los machos (Figura 3.7A). Este patrón se mantuvo a lo largo del gradiente altitudinal estudiado (Tabla 3.6). Sin embargo, se observaron diferencias significativas entre la talla corporal de las hembras en cada localidad ($KW_{Hembras}$= 19.1, P= 0.0002), así como una correlación positiva entre la altitud y el tamaño corporal de las hembras adultas ($R_{sperman}$= 0.14, P< 0.001) (Fig. 3.7B. De forma similar, los machos adultos mostraron diferencias significativas en la talla corporal observada en cada localidad (KW_{Machos}= 25.2, P<0.0001) (Figura 3.7C), pero contrario a las hembras presentan una correlación negativa entre altitud y el tamaño corporal ($R_{sperman}$= -0.09, P= 0.001). Finalmente, los jóvenes (Fig. 3.7D) no mostraron diferencias significativas en la talla corporal (KW_{Machos}= 2.6, P= 0.44) ni una asociación entre la talla corporal y la altitud ($R_{sperman}$= -0.067, P= 0.22).

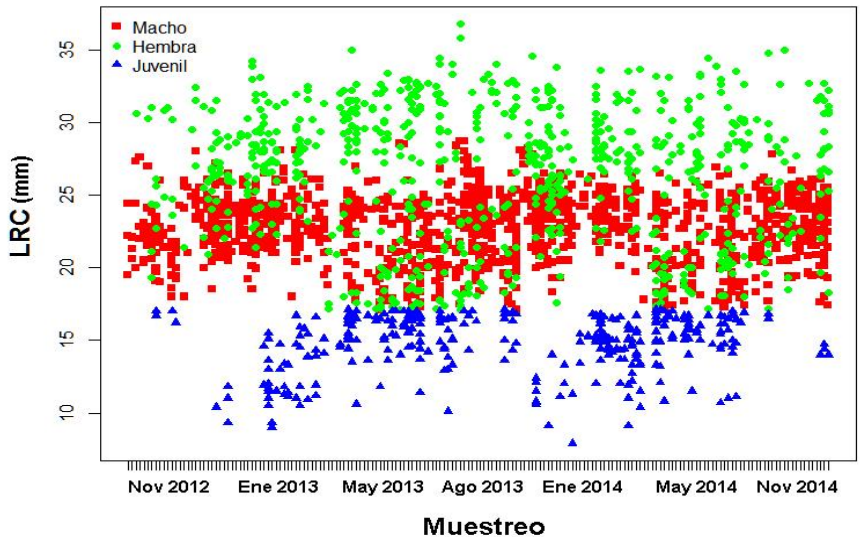

Figura 3-7. Distribución temporal de la talla corporal de *Pristimantis unistrigatus* discriminada por sexo y estado de desarrollo. Cuadrados rojos machos reproductivos. Puntos verdes hembras reproductivas. Triángulos azules juveniles.

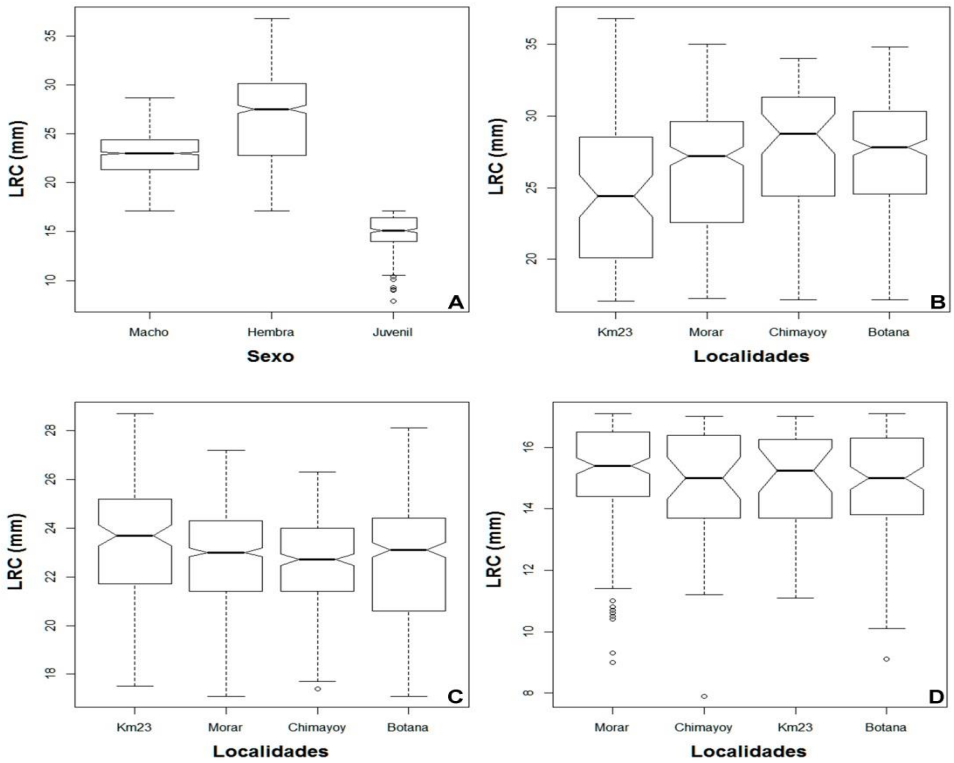

Figura 3-8. Gráfico de cajas y bigotes que describe la variación en la talla corporal observada en las poblaciones de *Pristimatis unistrigatus* a lo largo de un gradiente altitudinal (2300-2900 m.s.n.m). A) Variación de la talla corporal observada en la totalidad hembra, macho y juveniles registrados. B) Variación de la talla corporal observada en las hembras por localidad. C) Variación de la talla corporal observada en los machos por localidad. D) Variación de la talla corporal observada en los juveniles por localidad. LRC= Longitud Rostro Cloaca.

3.6 Discusión

Estructura de tamaño de la población: Durante todo el periodo de estudio, que incluyó épocas secas y lluviosas, se registraron hembras y machos adultos de *Pristimantis unistrigatus* en las cuatro localidades, pero la abundancia de los machos fue mayor entre septiembre y noviembre, que coincide con la segunda temporada de lluvia, época donde fue más intensa la actividad de los cantos. También en *Eleutherodactylus cuneatus* el mayor número de adultos estuvo asociado a la mayor actividad de cantos, pero entre los meses de mayo y julio, periodo que corresponde con la mayor duración del día, meses más cálidos y el inicio de la temporada de lluvias (Fong et al., 2010).

En nuestro estudio, sin embargo, los jóvenes de talla pequeña (LRC < 10.0 mm) únicamente se encontraron en el muestreo de marzo en el 2013 y 2014, que corresponde a la primera temporada de lluvias, sugiriendo que la reproducción de esta especie es marcadamente estacional. La abundancia de los juveniles fue menor que la abundancia de los adultos. Estos resultados coinciden con lo reportado por Lynch (1981), quien encontró que las ranas jóvenes de *P. unistrigatus* fueron más abundantes en junio y únicamente encontró adultos en diciembre. Lynch (1981) señala que la reproducción ocurre entre diciembre y febrero, con base en las observaciones de la actividad del canto de los machos, la cual fue más intensa en enero tanto en los valles interandinos relativamente áridos como en los pastizales contiguos a bosques de niebla.

Los datos de la variación del tamaño del cuerpo indican que el reclutamiento de juveniles ocurrió en la primera época húmeda o lluviosa del año en las cuatro localidades. El incremento mensual en el tamaño del cuerpo LRC se ha interpretado como el crecimiento de los individuos recién metamorfoseados de las ranas de hojarasca de la Amazonia Brasilera (Moreria y Lima 1991). En este mismo sentido, Watling y Donnnelly (2002) señalan que el incremento en tamaño de los juveniles pequeños encontrados en la época seca, unos meses después, representaron la emergencia y el crecimiento de la cohorte de juveniles de cuatro especies de anuros de la Selva, en Costa Rica.

En este estudio, los juveniles de menor tamaño se encontraron únicamente entre febrero y marzo, que corresponde al periodo de lluvias, en los meses siguientes se observó un incrementó en la LRC indicando que la reproducción de *P. unistrigatus* ocurre al final al final del año, o en los primeros meses del año. El patrón reproductivo de *P. unistrgatus*,

contrasta con la reproducción continúa reportada en varias especies de *Eleutherodactylus* incluidas *E. portoricensis* (Gitlin 1944), *Pristimatis croceoinguinis*, *P. lanthanites, P. variabilis* (Crump 1974), *E. psephosypharus* en Guatemala y Belice (Campbell, Savage y Meyer, 1994), *E. johnstonei* en Guyana (Bourne 1997). Pero coincide con la reproducción estacional de *E. johnstonei* en Barbados, que ocurre en la época húmeda (Ovaska 1991). La presencia de juveniles durante todo el año fue reportada por (Fong et al., 2010), en la rana riparía de las montañas de Cuba, *E. cuneatus*, pero con un pico abundancia en el mes de marzo. Borges *et al*., (2016) encontraron los individuos más pequeños de Adenomera en la mitad de la temporada de lluvias y la abundancia más de los juveniles en esta época pudo estar relacionado con el reclutamiento en el Nororiente de Brasil.

La primera temporada de lluvias del año puede ser clave para el reclutamiento de los juveniles de las ranas de desarrollo directo, pues garantiza la humedad suficiente y reducen el riesgo de desecación de las ranas pequeñas y además estas condiciones pueden favorecer la oferta de recursos para el crecimiento hasta llegar la temporada seca. Las hembras posiblemente depositan los huevos en época de intersequía que corresponde a los meses de diciembre y enero, dos meses más tarde emergen los juveniles, lo cual es coherente con el hallazgo de los individuos más pequeños en febrero y marzo. Este planteamiento podría ser consistente con las observaciones hechas por Nina y del Pino (1977), quien reporta que el tiempo transcurrido desde la puesta de los huevos hasta la eclosión fue de 39 días y por otra parte del hallazgo en campo de una postura en campo en el mes de enero (Lynch, 1981)

El reclutamiento de los juveniles durante la época seca en Centro América, fue relacionado con la fenología de los artrópodos que son las presas principales de las ranas de hojarasca. Para muchas de las ranas de hojarasca de la Selva, en Costa Rica, se ha sugerido que la emergencia de los juveniles ocurre durante el pico más alto de la abundancia de los artrópodos (Watling y Donnelly 2002). Varios estudios han señalado que la abundancia de artrópodos de hojarasca es más alta durante la época seca y la transición entre época seca y húmeda (Toft, 1980; Lieberman y Dock, 1982; Levings y Windsor, 1984), mientras que en otras regiones del Neotropico, por ejemplo en la Amazonia, la mayor abundancia de artrópodos ocurre en la época húmeda (Pearson y Derr, 1986), lo cual podría explicar el pico de la actividad reproductiva y la presencia de los juveniles reportados en estas áreas (Aichinger, 1987; Gascon 1991b; Moreira y Lima, 1991, Ovaska, 1991). El mayor número

de juveniles de *P. unistrigatus* se observó en la primera temporada de lluvias entre febrero y mayo, hecho que podría apoyar el planteamiento de la existencia de un estrecho vínculo entre la disponibilidad de la comida y el tiempo de la reproducción de las ranas neotropicales (Watling y Donnelly, 2002).

Las hembras con oviducto recto y delgado de *P. unistrigatus* se encontraron en el intervalo de 17.0 a 24.0 mm que corresponden a la categoría de subadultas. Estos resultados están de acuerdo con las observaciones hechas por Donnelly (1999) en *E. bransfordii*, donde las hembras con oviducto tipo I no tenían huevos grandes ni folículos yemados, pero en las siguientes categorías fueron observados cambios en el tamaño del complemento ovárico probablemente relacionados con época de lluvias y con la disponibilidad de la comida. Aunque las poblaciones de anuros tropicales pueden ser capaces fisiológicamente de reproducirse durante todo el año, la variación anual de las condiciones ambientales podría establecer ciclos reproductivos (Jorgensen, et al., 1986). La presencia de óvulos en varios estados de desarrollo sugiere que las hembras de *Pristimantis unistrigatus* no oviposita todos los huevos en un solo evento anual. Las hembras de *P. unistrigatus* probablemente ovipositan varias veces durante su ciclo de vida reproductivo, una característica reportada para *E. coqui* (Townsend y Stewart 1994) y *E. johnstonei* (Bourne, 1997).

El patrón reproductivo *de P. unistrigatus* es similar en las cuatro localidades, con presencia de machos y hembras adultos durante todo el año y con la aparición de juveniles en los primeros meses de año. Sin embargo, las cuatro localidades difieren en la abundancia y la proporción de las clases de sexo edad, siendo críticamente bajos en el borde inferior del intervalo altitudinal (Km23). En esta zona, el ciclo diario de temperaturas ambiente es mucho más alto y las condiciones de suelo seco en los meses de menor precipitación a diferencia del borde superior (Botana) con humedad relativa mayor y temperatura más baja.

En otros estudios que exploraron los factores ecológicos asociados con los límites de distribución de dos especies de tritones en España y Portugal, Arntzen y Espregueira (2008) encontraron que *Triturus marmoratus* y *T. pygmaeus* comparten un borde parapatrico desde la costa de Portugal hasta el Centro de España. Esto sugiere la existencia de variación espacial para los parámetros que determinan los límites de la distribución de las especies. La precipitación, la temperatura, la altitud y la permeabilidad

del suelo fueron los principales determinantes de esta distribución. La selección de parámetros, las observaciones de campo y el conocimiento de la historia natural permitieron identificar, en términos de estrategia reproductiva, una especie estable con reclutamiento anual regular, pero bajo (*T. marmoratus*) versus una especie oportunista con reclutamiento anual fluctuante 'todo o nada'. (*T. pygmaeus*).

Por otra parte, las diferencias en las proporciones de sexo - edad encontradas en los extremos de la distribución altitudinal de *P. unistrigatus*, podría ser explicado desde el punto de vista de la tolerancia térmica de los embriones y que es más sensible para ranas de desarrollo directo (Bernal y Lynch, 2013), y que para el caso de *P. unistrigatus* un leve incremento en las temperaturas del ambiente significaría menor sobrevivencia. Por otra parte, se ha señalado que la capacidad de las poblaciones periféricas para enfrentar los desafíos ambientales encontrados a través de una región geográfica donde no existen barreras obvias para dispersión determinará el tamaño, la forma y el grado de fragmentación del intervalo de la especie (Díaz et al., 2007). Además, este autor plantea que si hay poca variación en la historia de vida, la dispersión desde el área núcleo evitará una colonización exitosa porque los inmigrantes estarán mal adaptados y persistirán únicamente como sumideros demográficos. Igualmente señala que si la variación es amplia (debido a diferencias genéticas o plasticidad fenotípica), la selección en el borde del intervalo puede favorecer la adaptación local de las poblaciones periféricas, y este puedes ser el caso para la población de mayor altitud (Botana), donde las hembras presentaron mayor tamaño del cuerpo indicando una variación en sus características de historias de vida.

Variación en el tamaño del cuerpo*:* el tamaño del cuerpo de los machos y hembras varió temporalmente. La disminución en el tamaño promedio de las ranas adultas en los primeros meses del año (Fig. 3.4 y 3.6) puede representar el reclutamiento de los jóvenes adultos de la población (Donnelly, 1989). Los machos jóvenes de *P. unistrigatus* con tamaño del cuerpo menor a 17 mm no presentan saco ni hendidura vocal. El incremento en el tamaño de cuerpo desde febrero a julio indica maduración de las ranas jóvenes, mientras la disminución refleja el reclutamiento de individuos recientemente eclosionados.

Patrón reproductivo de los adultos: Las hembras grávidas de *P. unistrigatus* tienen en promedio 37,6 huevos grandes y vitelogénicos, comparado con 32 reportados para la

misma especie de una postura encontrada en un terrario (Nina y del Pino, 1977). Además, en el estudio histológico del ovario de *P. unistrigatus*, Nina y del Pino (1977) encontraron que los ovarios tenían ovocitos plenamente vitelogénicos junto con otros de tamaño medio y pequeños. La presencia de folículos en varias fases de desarrollo sugiere que las hembras *de P. unistrigatus* no ovipositan todos los huevos en un solo evento anual, un patrón similar fue reportado en *E. bransfordii* en Costa Rica (Donnelly, 1999) y en *E. coqui* (Townsend y Stewart 1994). En el análisis macroscópico preliminar de las gónadas *de P. unistrigatus* se encontró una relación positiva entre el tamaño del cuerpo y el tamaño de la postura en *P. unistrigatus*, lo cual sigue una tendencia general entre los anuros (Slathe y Duellman 1973; Crump, 1974; Wake, 1981; Donnelly 1994). Sin embargo, al igual que en *Eleutherodactylus coqui*, la variación en el tamaño del cuerpo de la hembra solo explico la tercera parte del tamaño de la postura ($r^2 = 0.338$). La variación en el tamaño de la postura también estuvo relacionada con la época. Los tamaños de las posturas ajustadas al tamaño del cuerpo de la hembra fueron más pequeños en la época seca (enero a mayo) porque la época de reclutamiento de los juveniles es en esta temporada, en este sentido la presencia de los juveniles influye sobre el tamaño de la población en general hacia tamaños más pequeños que progresivamente va aumentado con el transcurso del año.

***Variación altitudinal de la actividad reproductiva*.** Una temporada de actividad y época reproductiva más corta ha sido reportada para algunas especies de anfibios como resultado de la disminución de la temperatura ambiental asociada con el aumento de la altitud (Berven, 1981; Howard y Wallace, 1985; Elmberg, 1991; Ryser, 1996). En este estudio se encontró que la actividad reproductiva ocurre en la misma temporada (presencia de juveniles) en las cuatro localidades, sin embargo, se encontró una diferencia en la abundancia de juveniles, mayor en Morar y Botana y baja en el Km23 y Chimayoy, lo cual sugiere que la intensidad de la reproducción es mayor en las alturas media y alta. Una menor intensidad en la altura más baja puede estar relacionada con la sensibilidad de los embriones a temperaturas más altas y menor humedad relativa del hábitat (Bernal y Lynch, 2013). Bernal y Lynch (2013) encontraron una relación significativa entre la tolerancia térmica máxima y mínima de los embriones de anuros y la temperatura del microhábitat y la distribución altitudinal. Estos autores también encontraron que los embriones de las ranas con reproducción terrestre y desarrollo directo son más sensibles a la temperatura por lo tanto tienen tolerancia térmica más estrecha que las ranas con reproducción acuática.

Las condiciones ambientales pueden tener un efecto sobre las noches del muestreo en el que las ranas son activas. Sin embargo, Morrison y Hero (2003) no encontró ningún efecto entre los factores ambientales y las noches de muestreo en que cuatro especies de ranas en Australia estuvieron activas, sugiriendo que aunque las poblaciones de zonas altas tiene aproximadamente el mismo número de noches de actividad que las poblaciones de zonas bajas, algunas noches puede ser menos adecuadas para la reproducción potencial, lo cual puede resultar en menos tiempo invertido para la reproducción o en un incremento en la mortalidad de los huevos o renacuajos en condiciones poco favorables. De manera similar, en las cuatro alturas se registraron ranas adultas en todos los muestreos, sin embargo, se observó mayor actividad medida en la abundancia en la zona de altura media (El Morar) y alta (Botona), posiblemente porque estas dos localidades son más húmedas y con menor temperatura, comparada con zona más baja (Km23) donde la disponibilidad de humedad es menor, particularmente durante la temporada seca (julio- agosto). Una menor abundancia de adultos y juveniles en la altura de 2300 m, puede estar relacionada con el incremento en la mortalidad de los huevos, embriones o juveniles por la disponibilidad de humedad en el suelo y el ambiente.

En resumen, el borde inferior de distribución de *P. unistrigatus* fue más limitante para el desarrollo reproductivo, pero no el límite superior lo que sugiere que esta especie podría tener la capacidad de colonizar zonas más altas y esto es importante en los escenarios del cambio climático, en contraste con otros autores que ha planteado que las poblaciones de altas altitudes son menos resilientes (Morrison y Hero 2003)

Influencia de las variables ambientales sobre los niveles de actividad dentro de las estaciones. Durante todos los periodos de muestreo se observaron machos y hembras adultas de *Pristimantis unistrigatus* en las cuatro localidades con algunas variaciones temporales en la abundancia y el tamaño corporal. Este patrón es similar al encontrado en otras especies de ranas neotropicales de desarrollo directo de grupo Terrarana que tienen actividad durante todo el año (Gitlin, 1944; Donnelly, 1999; Crump, 1974; Campbell et al., 1994; Bourne, 1997; Ovaska, 1991, Fong, et al., 2010). Sin embargo, la actividad reproductiva depende altamente de los factores climáticos, en particular de la temporada de lluvias, pero también de las condiciones climáticas locales. Como la mayoría de los eleutherodactylinidos, *P. unistrigatus* tiene actividad nocturna, la cual es mayor entre las 7:00 a las 11:00 de la noche, un patrón similar al encontrado en *E. cuneatus* cuyo pico de

actividad diaria se encontró entre las 20:00 y las 22:00, pero también se observaron individuos durante toda la noche con una reducida actividad, lo mismo ocurrió durante el día. En este estudio únicamente se observaron individuos durante la noche, aunque en algunos días lluviosos se escucharon machos cantando. La actividad nocturna reduce los riesgos de deshidratación, mientras que durante el día las altas temperaturas aumentan la perdida de agua. Durante el día, también aumentan el riesgo de depredación por aves o lagartos, así que la actividad nocturna favorece el éxito para alimentarse y buscar pareja.

3.7 Referencias

Aichinger, M. (1987). Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. Oecologia. 71:583 592.

Akaike, H. (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. En: Second International Symposium on Information Theory. Princeton: Princeton University Press, pp. 267-281.

Arroyo, S. B., Serrano-Cardozo, V. H., y Ramírez-Pinilla, M. P. (2008). Diet, microhabitat and time of activity in a Pristimantis (Anura, Strabomantidae) assemblage. Phyllomedusa: Journal of Herpetology, 7(2), 109-119.

Bernal, M., Lynch, J. (2013). Thermal Tolerance in Anuran Embryos with Different Reproductive Modes: Relationship to Altitude. The ScientificWorld Journal. Volume 2013, Article ID 183212, 7 pages.

Bernal, M., Lynch, J. (2008). Review and analysis of altitudinal distribution of the Andean anurans in Colombia. Zootaxa 1826: 1–25.

Bertoluci, J. (1998). Annual Patterns of Breeding Activity in Atlantic Rainforest Anurans. *Journal of Herpetology*, Vol. 32, No. 4, 607-611.

Bertoluci, J. Rodriguez, M. (2002). Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic Rainforest anurans at Boracéia, Southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 23: 161-167.

Berven, K. (1981). Mate Choice in the Wood Frog, Rana sylvatica. Evolution, Vol. 35, No. 4. 707-722.

Borges, M., Mota, J., Menezes, P., Borges, D. (2016). Population structure and activity pattern of one species of Adenomera Steindachner, 1867 (Anura: Leptodactylidae) in northeastern Brazil. Acta Herpetologica 11(1): 47-52.

Bourne, G. (1997). Reproductive Behavior of Terrestrial Breeding Frogs Eleutherodactylus johnstonei in Guyana. Journal of Herpetology, Vol. 31, No. 2, pp. 221-229.

Bridges, A. S., M. E. Dorcas. 2000. Temporal variation in anuran calling behaviour: implications for surveys and monitoring programs. Copeia 2002:587–592

Cambell, J., Savage, J., Meyer, J. (1994). A New Species of Eleutherodactylus (Anura: Leptodactylidae) of the rugulosus Group from Guatemala and Belize. Herpetologica, Vol. 50, No. 4, 412-419.

Chevan, A. y Sutherland, M., 1991. Hierarchical partitioning. The American Statistician, Volumen 45, pp. 90-96.

Crump, M. (1974). Reproductive strategies in a tropical anuran community. Lawrence. Miscellaneous publication.

Delgado, A., Ruiz S., Arévalo L., Castillo G., Viles N., Calderón J., Cañizales J., Muñoz, U. y Ramos R. (Eds.). (2007). Plan de Acción en Biodiversidad del departamento de Nariño 2006 - 2030. Propuesta Técnica. Coorponariño, Gobernación de Nariño (Secretaria de Agricultura), Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales (UAESPNN, Territorial Surandina). Pasto, Colombia: Universidad de Nariño, Universidad Mariana y Asociación para el Desarrollo Campesino. 525 p

Diaz, J. A., Perez-Tris, J., Bauwens, D., Perez-Aranda, D., Carbonell, R., Santos, T., & Telleria, J. L. (2007). Reproductive performance of a lacertid lizard at the core and the periphery of the species' range. Biological Journal of the Linnean Society, 92(1), 87-96. Nina y del Pino, 1977, E. (1977). Núcleos múltiples en el oocito de algunos sapos marsupiales (Hylidae). Revista de la Universidad Católica, 21-31.

Donnelly, M. (1989). Reproductive Phenology and Age Structure of *Dendrobates pumilio* in Northeastern Costa Rica. Journal of Herpetology, Vol. 23, No. 4, pp. 362-367.

Donnelly, A. (1999). Reproductive Phenology of *Eleutherodactylus bransfordii* in Northeastern Costa Rica. Journal of Herpetology. Vol 33, No. 4, 624-631.

Donnelly, M. A., C. Guyer. 1994. Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of Neotropical hylid frogs. Oecologia 98: 291–302.

Duellman, W. E. and L. Trueb, 1994. Biology of Amphibians.The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 670 pp.

Duellman, W. (1995). Temporal Fluctuations in Abundances of Anuran Amphibians in a Seasonal Amazonian Rainforest. *Journal of Herpetology*, Vol. 29, No. 1, 13-21.

Elmberg, J. (1991). Ovarian Cyclicity and Fecundity in Boreal Common Frogs *Rana temporaria* L. along a Climatic Gradient. Functional Ecology, Vol. 5, No. 3. 340-350.

Fogarty, J. H., & Vilella, F. J. (2002). Population dynamics of Eleutherodactylus coqui in Cordillera forest reserves of Puerto Rico. Journal of Herpetology, 36(2), 193-201.

Fong, A., Hero, J., Viña, R., Bignotte, I. (2010). Population Ecology of the Riparian Frog leutherodactylus cuneatus in Cuba. BIOTROPICA 42(3): 348–354

Gascon, C. (1991). Population- and community-level analyses of species occurrences of central amazonian rainforest tadpoles. *Ecology*, 72(5), 1731-1746.

Gitlin, D. (1944). The development of Eleutherodactylus ricordii planirostris. Copeia 1944:91-98.

Gross, J., 2015. Nortest R package. http://CRAN.R-project.org. [En línea] Available at: http://CRAN.R-project.org/package=nortest [Último acceso: 16 04 2017].

Guisande-Gonzáles, C., Vaamonde-Liste, A. y Barreiro-Felpeto, A., 2014. RWizard Software. Spain: University of Vigo.

Hartel, T., Sas, I., Pernetta, A. P., & Geltsch, I. C. (2007). The reproductive dynamics of temperate amphibians: a review. North-Western Journal of Zoology, 3(1), 127-145

Hero, J. (1989). ARTIFICIAL HIBERNATION OF GARTER (Thamnophis sp.) ANO CORN (Elaphe guttata guttata) SNAKES. Herp Review 20(3), 1989.

Hodgkison, S., Hero, J. (2001). ReptilesDaily Behavior and Microhabitat Use of the Waterfall Frog, Litoria nannotis in Tully Gorge,Eastern Australia. Journal of Herpetology, Vol. 35, No. 1. 116-12.

Hödl, W. (1990). An analysis of foam nest construction in the neotropical frog Physalaemus ephippifer (Leptodactylidae). Copeia, 547-554.

Howard, J., Wallace, R. (1985). Life History Characteristics of Populations of the Long-toed Salamander (Ambystoma macrodactylum) from Different Altitudes. American Midland Naturalist, Vol. 113, No. 2. 361-373.

Jorgensen, B., Shakuntala, K., Vijayakumar, S. (1986). Body Size, Reproduction and Growth in a Tropical Toad, Bufo melanostictus, with aComparison of Ovarian Cycles in Tropical and Temperate Zone Anurans. Oikos, Vol. 46, Fasc. 3, pp. 379-389.

Levings, S., Windsor, D. (1984). Litter moisture content as a determinant of litter arthropos distribution and abundance during the dry season on Barro Colorado Island, Panama. Biotropica 16 (2), 125-131.

Lieberman, S., Dock, C. (1982). Analysis of the leaf litter arthropod fauna of a lowland tropical evergreen forest site (La Selva, Costa Rica). Rev.Biol.Trop., 30.(1) : 27-34.

Lynch, J. (1999). Ranas pequeñas, la geometría de evolución, y la especiación en los andes colombianos. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 23(86). 143-159.

Lynch, J. (1981). Leptodactylid Frogs of the Genus Eleiitherodactylus in the Andes of Northern Ecuador and Adjacent Colombia. Lawrence, Kansas: Miscellaneous Publication.

Lynch, J.D. y Duellman, W.E. (1997) Frogs of the genus Eleutherodactylus (Leptodactylidae) in western Ecuador, systematics, ecology, and biogeography.

University of Kansas Natural History Museum Special Publications, 23, 1–236. http://dx.doi.org/10.2307/1447320

Magnusson, W. E., y Hero, J. M. (1991). Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. Oecologia, 86(3), 310-318.

Moreira, G., Lima, A. (1991). Seasonal patterns of juvenile recruitment and reproduction in four species of leaf litter frogs in central Amazonia. *Herpetologica,* 47(3), 295-300.

Morrison, C., Hero, J. (2003). Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. Journal of Animal Ecology (2003) 72, 270–279.

Morrison, F. (2001). Altitudinal variation in the life history of anurans in southeast Queensland. (Tesis de doctorado). Griffith University Gold Coast. Australia.

Nina, L., Del Pino, E. M. (1977). Estructura histológica del ovario del sapo *Eleutherodactylus unistrigatus* y observaciones sobre el desarrollo embrionario. Revista de la Universidad Católica, Quito. 5 (16), 31–41.

Ortega, J. E., Serrano, V. H., y Ramírez-Pinilla, M. P. (2005). Reproduction of an introduced population of Eleutherodactylus johnstonei at Bucaramanga, Colombia. Copeia, 2005(3), 642-648.

Oseen, K. L. And R. J. Wassersug. 2002. Environmental factors influencing calling in sympatric anurans. Oecologia, 133:616–625.

Ovaska, K. (1991). ReptilesReproductive Phenology, Population Structure, and Habitat Use of the Frog Eleutherodactylusjohnstonei in Barbados, West Indies. Journal of Herpetology, Vol. 25, No. 4 (Dec., 1991), pp. 424-430.

Pearson, D., Derr, J. (1986). Seasonal patterns of lowland forest floor arthropod abundance in southeastern Peru. Biotropica 18(3): 244-256.

Ryser, J. (1996). Comparative life histories of a low- and a high-elevation population of the common frog Rana temporaria. Amphibia – Reptilia 17:183-195.

Salthe, S. N. y Duellman, W. E. 1973. Quantitative constrains associated with reproductive mode in Anurans In: Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on mayor problems. (ed. J. L. Vial), University of Missouri Press, Columbia.

Salvador, A., Carrascal, L. (1990). Reproductive Phenology and Temporal Patterns of Mate Access in Mediterranean Anurans. Journal Herpetology, Vol. 24, No. 4, 438-441.

Steen, D. A., McClure, C. J., y Graham, S. P. (2013). Relative influence of weather and season on anuran calling activity. Canadian journal of zoology, 91(7), 462-467.

Toft, C. (1980). Seasonal Variation in Populations of Panamanian Litter Frogs and Their Prey: A Comparison of Wetter and Drier Sites. Oecologia (Berl.) 47, 34-38.

Townsend, D., Stewart, M. (1994). Reproductive ecology of the Puerto Rican frog leutherodactylus coqui. Journal of herpetology. Vol 28. No.1.34-40.

Townsend, D., Stewart, M. (1986). The Effect of Temperature on Direct Development in a Terrestrial-Breeding, Neotropical Frog. Copeia, Vol. 2. 520-523.

Waldez, F., Menin, M., Rojas, D., Lima, A. (2011). Population structure and reproductive pattern of Pristimantis aff. fenestratus (Anura: Strabomantidae) in two non-flooded forests of Central Amazonia, Brazil. South American Journal of Herpetology, 6(2), 2011, 119-126.

Watling, J., Donnelly, M. (2002). Seasonal patterns of reproduction and abundance of leaf litter frogs in a Central American rainforest. J. Zool., Lond. 258, 269±276.

Walsh, C. y MacNally, R., 2015. http://CRAN.R-project.org. [En línea] Available at: http://CRAN.R-project.org/package=hier.part. [Último acceso: 16 04 2017].

Wake, M. (1978). The Reproductive Biology of Eleutherodactylus jasperi (Amphibia, Anura, Leptodactylidae), with Comments on the Evolution of Live-Bearing Systems. Journal of Herpetology, Vol. 12, No. 2.pp. 121-133.

Well, K. (1977). The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav*. 25, 666-693.

Wilcoxon, F. (1945) "Individual Comparisons by Ranking Methods". Biometrics 1, 80-83.

Woolbright, L. (2005). A Plot-based System of Collecting Population Information on Terrestrial Breeding Frogs. Herpetological Review. 16(2), 139-142.

Woolbright, L., Stewart, M. (1987). Foraging Success of the Tropical Frog, *Eleutherodactylus coqui*: The Cost of Calling. Copeia, Vol.1. 69-75.

3.8 Anexos

Tabla 3-2. Variables ambientales por localidad monitoreadas a lo largo del gradiente altitudinal entre los 2300 m a 2900 m de altitud durante el periodo 2012-2014.

Población	Precipitación (mm)	T °C ambiental	T °C max	T °C min	Humedad relativa	T °C Local	Humedad relativa local
Km 23 2350 m (n= 286)	x̄= 71.6 ±67.7 (8—196)	x̄= 19.5 ±0.88 (18.3—21)	x̄= 28 6 ±1.73 (25.7—31,2)	x̄= 13 ±0.6 (12—14,2)	x̄= 72,2 ±11.5 (55—88)	x̄=14.5 ±1.18 (13,1—17,2)	x̄= 82.6 ±6.7 (70,6—94,2)
Morar 2500 m (n= 1074)	x̄= 122.35 ±49.0 (46—237)	x̄= 13.8 ±0.98 (12.7—18.3)	x̄= 14.0 ±2.37 (12.7—25.7)	x̄= 13.5 ±0.40 (12.7—13.9)	x̄= 81.4 ±2.6 (75—85)	x̄= 13.8±0.75 (12—14.5)	x̄= 87.2 ±7.0 (75.2—9.1)
Chimayoy 2700 m (n= 395)	x̄= 145.5 ±69.6 (46—275)	x̄= 13.6 ±0.36 (12.7—13.9)	x̄= 13.6 ±0.36 (12.7—13.9)	x̄= 13.6 ±0.36 (12.7—13.9)	x̄=81.1 ±2.3 (75—84)	x̄=13.1 ±1.8 (10.2—15.2)	x̄=87.6 ±3.3 (80.3—90.5)
Botana 2900 m (n= 786)	x̄= 95.2 ±45.8 (30.8—170)	x̄= 13.2 ±0.32 (12.2—13.6)	x̄= 21.2 ±0.7 (18.6—22)	x̄= 5.8 ±1.1 (3.7—7.6)	x̄=79.1 ±3.2 (72—84)	x̄=11.4 ±0.96 (9.9—13.5)	x̄=87.6 ±3.3 (80.3—90.5)

Tabla 3-3. Abundancia y talla corporal en las clases de tamaño y sexo de *Pristimantis unistrigatus* a lo largo del gradiente altitudinal (2300 m a 2900 m de altitud) durante el periodo 2012-2014. Entre paréntesis se reporta los intervalos máximos y mínimos. x̄= media ± desviación estándar.

Población	**N**	**LRC (mm)**
Km 23 (2300 m)		
Total	286	x̄= 23 ±4.6 (11,1—36,8)
Hembras	81	x̄= 23 ±4.6 (11,1—36,8)
Machos	173	x̄= 23 ±4.7 (7.9—36,8)
Juveniles	32	x̄= 23 ±4.7 (11.1—36,8)
Morar (2500 m)		
Total	1074	x̄= 22.6 ±4.5 (9—35)
Hembras	303	x̄= 26.2 ±4.4 (17.3—35)
Machos	620	x̄= 22.7 ±2.1 (17.1—27.2)
Juveniles	151	x̄= 26.2 ±4.4 (17.3—35)
Chimayoy (2700 m)		
Total	395	x̄= 22.6 ±4.0 (7.9—34)
Hembras	62	x̄= 22.6 ±1.8 (17.4—26.3)
Machos	295	x̄= 27.6 ±4.5 (17.2—34.0)
Juveniles	32	x̄= 14.9 ±2.0 (9.0—17.1)

Continuación tabla 3-3.

Población	N	LRC (mm)
Botana (2900 m)		
Total	786	$\bar{x}$= 23.1 ±5.1 (9.1—34.8)
Hembras	283	$\bar{x}$= 27.1 ±4.3 (17.2—34.8)
Machos	393	$\bar{x}$= 22.5 ±2.3 (17.1—28.1)
Juveniles	110	$\bar{x}$= 14.7 ±1.9 (9.1—17.1)

Tabla 3-4. Contraste de homogeneidad de las clases de tamaño sexo de *Pristimantis unistrigatus* dentro de un gradiente altitudinal entre los 2300 m a 2900 m. W= Prueba de intervalos de Wilcoxon. P= nivel de significancia del 95%. En negrilla se resaltan las poblaciones que presentaron diferencias significativas entre las clases de tamaño sexo. La longitud rostro cloaca (LRC) se empleó como variable descriptora de las clases tamaño y sexo.

Población	**Km 23 (2300 m)**	**Morar (2500 m)**	**Chimayoy (2700 m)**
Km 23 (2300 m)	–	–	–
Morar (2500 m)	W= 161460, P= 0.18	–	–
Chimayoy (2700 m)	W= 60826, P= 0.08	W = 217790, P= 0.43	–
Botana (2900 m)	W= 110800, P= 0.72	**W = 394750, P= 0.01**	**W= 141970, P= 0.01**

Tabla 3-5. Contraste de homogeneidad de las clases de tamaño y sexo observadas en *Pristimantis unistrigatus* considerando la estacionalidad climática bimodal de la zona de estudio. W= Prueba de intervalos de Wilcoxon. P= nivel de significancia del 95%. En negrilla se resaltan las poblaciones que presentaron diferencias significativas entre sus estructuras poblacionales. La longitud rostro cloaca (LRC) se empleó como variable descriptora de la estructura poblacional.

Población	Km 23 (2300 m)	Morar (2500 m)	Chimayoy (2700 m)
Primera época de sequía (Diciembre—Febrero)			
Km 23 (2300 m)	–	–	–
Morar (2500 m)	**W= 7682, P< 0.001**	–	–
Chimayoy (2700 m)	**W= 2621, P< 0.001**	W = 7800, P= 0.94	–
Botana (2900 m)	**W= 4960, P= 0.002**	**W = 14834, P= 0.002**	**W= 4738, P= 0.01**
Primeras época de lluvias (Marzo—Mayo)			
Km 23 (2300 m)	–	–	–
Morar (2500 m)	W= 10462, P= 0.06	–	–
Chimayoy (2700 m)	W= 2899.5, P= 0.37	W = 21540, P= 0.32	–
Botana (2900 m)	W= 5869, P= 0.05	W = 44030, P= 0.70	W= 10582, P= 0.23
Segunda época de sequía (Junio—Agosto)			
Km 23 (2300 m)	–	–	–
Morar (2500 m)	W= 6978, P= 0.61	–	–
Chimayoy (2700 m)	W= 2576, P= 0.42	W = 8394.5, P= 0.06	–
Botana (2900 m)	W= 5388.5, P= 0.24	**W = 18019, P= 0.01**	W= 8247, P= 0.50
Segunda época de lluvias (Septiembre—Noviembre)			
Km 23 (2300 m)	–	–	–
Morar (2500 m)	W= 14076 P= 0.98	–	–
Chimayoy (2700 m)	W= 8066, P= 0.40	W = 17539, P= 0.10	–
Botana (2900 m)	W= 12488, P= 0.29	W = 26412, P= 0.14	W= 13407, P= 0.78

Tabla 3-6. Modelos de regresión múltiple empleando el criterio de información de (AIC) para la selección del mejor modelo que explique la relación entre la abundancia de *Pristimantis unistrigatus* y las variables ambientales registradas en cada población estudiada. LNN= Logaritmo natural de la abundancia observada. LNT= Logaritmo natural de temperatura ambiental. LNTmin= Logaritmo natural de la temperatura ambiental mínima. LNTmx= Logaritmo natural de la temperatura ambiental máxima. LNHumedad= Logaritmo natural de la humedad relativa ambiental. LNHlocal= Logaritmo natural de la humedad relativa micro-ambiental. H local= humedad relativa mirco-ambiental. LNPPT= Logaritmo natural de la precipitación. Nor.test= Prueba de normalidad Kolmogorov–Smirnov's, Hom.test= Prueba de homocedasticidad de Breusch–Pagan. Aut.test= Prueba de autocorrelación de Durbin–Watson. P= Valor de significancia del 95%. R= Valor de ajuste de la del modelo de regresión. dAIC= Diferencia entre el mejor modelo y los modelos evaluados. df= Grados de libertad.

Modelo	AIC	dAIC	df	R^2%	P	Nor.test P-value	Hom.test P-value	Aut.test P-value
Km 23								
LNN~ LNTmin + LNH_local + LNTmx + LNHumedad + T_local	-19.90	0.0	1	32.47	0.006	0.051	0.03	0.72
LNN~ LNTmin + LNH_local + LNPPT + LNTmx + LNHumedad + T_local	-17.96	-1.94	1					
Morar								
LNN ~ LNTmx + H_local + LNTmin + LNPPT	-23.33	0.0	1	32.52	0.001	0.056	0.017	0.79
LNN ~ LNTmx + H_local + LNTmin + LNT + LNPPT	-22.33	-1.0	1					
LNN ~ LNTmx + H_local + LNT_local + LNTmin + LNT + LNPPT	-20.36	-2.97	1					
Chimayoy								
– – – – – – – – – – – – – – –	–	–	–	0.035	0.96	0.18	0.56	0.42
Botana								
LNN ~ LNTmx + LNPPT + LNTmin	-29.61	0.0	1	26.82	0.01	0.51	0.22	0.54
LNN ~ LNTmx + LNPPT + H_local + LNTmin	-27.95	-1.66	1					
LNN ~ LNTmx + LNPPT + H_local + LNTmin + LNT_local	-26.01	-3.60	1					
LNN ~ LNTmx + LNPPT + H_local + LNHumedad + LNTmin + LNT_local	-24.02	-5.59	1					

4. Capítulo 4 Supervivencia y tamaño poblacional de la rana Andina de desarrollo directo *Pristimantis unistrigatus* en su intervalo de distribución altitudinal

4.1 Resumen

Los parámetros demográficos de una especie varían a lo largo de los gradientes latitudinales y altitudinales. En este estudio se aplicó un diseño robusto de captura, marcaje y recaptura para estimar la tasa de supervivencia y el tamaño poblacional de la rana Andina de desarrollo directo *Pristimanitis unistrigatus* en cuatro localidades con diferentes alturas dentro del intervalo altitudinal. En cada localidad se trazaron dos parcelas de 20 X 20 m que fueron muestreadas por tres personas durante cuatro noches consecutivas (ocasiones secundarias), en once muestreos bimensuales (ocasión principal de muestreo) entre noviembre de 2012 y noviembre de 2014. Las ranas capturadas fueron marcadas con un único código mediante la combinación de corte de falanges y liberadas en el mismo lugar de encuentro, previo al registro del sexo y el tamaño (SVL). Después de 172 días de muestreo se capturaron y marcaron en total 1241 individuos que osciló desde 178 a 454 entre las localidades. La población con mayor número de individuos capturados fue la de El Morar (2500 m) seguida por Botana (2900 m), Chimayoy (2700 m) y el Km23 (2300 m). Dentro de las tres categorías de sexo tamaño, los machos se capturaron en mayor proporción, seguido por las hembras y los jóvenes. Para las poblaciones de Chimayoy, Km 23 y El Morar los modelos mejor ajustados indicaron tasas de supervivencia diferentes entre clases y a través del tiempo mientras que para Botana la supervivencia solo fue diferente entre clases. Las tasas de supervivencia de las hembras fueron diferente entre localidades y varió temporalmente entre 0.10 y 0,95 en todas las localidades, excepto en Botana con un valor constante de 0.77. De igual forma, las tasas de supervivencia de los machos fluctuaron en todas las localidades entre 0.34 y 0.95 excepto para Botana con una

tasa constante de 0.75. La supervivencia de los juveniles varía a través del tiempo en el Km23, Morar y Chimayoy con tasas entre 0.20 y 0.88 y en Botana permanece constante pero baja con relación a las otras localidades. No se encontró una relación significativa entre la altitud y el número total de individuos capturados, el número de individuos por clase ni con la proporción sexual. Aunque, la abundancia fue más baja en el Km23 con relación las otras localidades, se observó un mayor número de individuos entre julio y septiembre de 2013 en el Km23, el Morar y Botana. La alta variación en las tasas de supervivencia y en el tamaño poblacional en la localidad de menor altura durante las ocasiones principales de muestreo pueden estar relacionados con la estacionalidad de los valles interandinos, que se caracterizan por temporadas más cálidas y secas comparada con la zona de mayor elevación que presentó menor temperatura y más humedad ambiental y del suelo.

4.2 Abstract

The demographic parameters of a species vary along latitudinal and altitudinal gradients. In this study, a robust Capture-Mark-Recapture analyses was applied to estimate the survival rates and the population size of the Andean frog of direct development *Prisitmanitis unistrigatus* in four localities with different altitudes within the altitudinal range. In each locality two parcels of 20X20 m were established, which were sampled by three people during four consecutive nights, in eleven bimonthly samplings (main sampling occasion) between November 2012 and November 2014. The captured frogs were marked with a unique code through the combination of clipping toes and released in the same place of encounter, prior to the registration of sex and size (SVL). After 172 days of sampling, a total of 1241 individuals were captured and tagged, ranging from 178 to 454 between the localities. The population with the largest number of individuals captured was El Morar (2500 m) followed by Botana (2900 m), Chimayoy (2700 m) and Km23 (2300 m). Within the three age sex categories, males were captured in greater proportion, followed by females and juveniles. For the populations of Chimayoy, Km 23 and El Morar, the more adjusted models indicated different survival rates between classes and over time, while for Botana, survival was only different among classes. The survival rates of the females were different between localities and varied temporally between 0.10 and 0.95 in all the localities, except in Botana with a constant value of 0.77. Similarly, male survival rates fluctuated in all locations between 0.34 and 0.95 except for Botana with a constant rate of 0.75. The

survival of the juveniles varies over time in Km23, Morar and Chimayoy with rates between 0.20 and 0.88 and in Botana remains constant but low in relation to the other locations. No significant relationship was found between the altitude and the total number of individuals captured, the number of individuals per class or the sex ratio. Although, the abundance was lower in the Km23 in relation to the other localities, a greater number of individuals was observed between July and September of 2013 in the Km23, the Morar and Botana. The strong variation in survival rates and in the population size in the location of lower height during the main sampling occasions may be related to the seasonality of the inter-Andean valleys, which are characterized by warmer and drier seasons compared with the area of higher elevation that presented lower temperature and more humidity and soil.

4.3 Introducción

La distribución geográfica de cualquier especie tiene implícito la existencia de límites que definen la amplitud de su distribución altitudinal o latitudinal. En general, la proporción de los sitios ocupados y la densidad promedio de la población decrece desde el centro hacia los bordes de la distribución de una especie, debido principalmente a la disminución de la calidad del hábitat y a las condiciones ambientales adversas (Arntzen y Themudo, 2008). En ausencia de barreras claras para la dispersión, las condiciones ambientales adversas en la periferia del intervalo, como la variación del clima, escasez de recursos alimenticios, presencia de depredadores, parásitos o competidores (Hess y Losos, 1991), pueden reducir la supervivencia o el éxito reproductivo. En consecuencia, la natalidad no logra equilibrar la mortalidad, generando una dinámica de fuente-sumidero como la única forma en que las poblaciones periféricas pueden persistir (Pulliam, 1988, Blem y Blem, 1995). Como las historias de vida son el producto de las presiones selectivas del ambiente local, que actúan sobre el genotipo para producir la estrategia de vida más exitosa, la variación regional de las presiones selectivas resultara en diferencias interpoblacionales en las estrategias y características de historia de vida (Morrison y Hero, 2003).

Por otra parte, se ha señalado que cuando hay poca variación en la historia de vida, la dispersión desde las áreas centrales evitará la colonización exitosa de entornos periférico ya que los inmigrantes de las áreas centrales se adaptarán pobremente a las condiciones locales (Díaz et al., 2007). En estas condiciones, las poblaciones periféricas permanecerán mal adaptadas y solo persistirán como un sumidero demográfico. Sin embargo, si el

potencial de variación en la historia de la vida es amplio (debido a diferencias genéticas o a la plasticidad fenotípica), la selección en el borde del intervalo puede favorecer la adaptación local de poblaciones periféricas (Pérez-Tris, et al., 2000; Carbonell et al., 2003).

En las regiones tropicales es bien conocido que muchas especies presentan hábitats más restringidos y los intervalos de tolerancia térmica más estrechos que las especies de zonas templadas, principalmente por la relativa uniformidad de sus condiciones locales (Janzen, 1967; Huey y Ward, 2005). En consecuencia, se espera que exista un notable recambio de especies a lo largo de los gradientes altitudinales y que además estas especies tengan intervalos altitudinales restringidos (Ghalambor, et al., 2005). La ausencia de individuos de una especie por fuera del intervalo distribución altitudinal en las regiones tropicales podría estar relacionado con cambios en las características de historia de vida que son altamente sensibles a las fluctuaciones ambientales como la supervivencia y que tienen impacto directo sobre el éxito reproductivo (Roff, 1992; Stearns, 1992). La estimación precisa de las tasas de supervivencia y el tamaño de la población, son parámetros claves para entender la dinámica de las poblaciones, en condiciones naturales o en el escenario de cambio climático y alteración del hábitat (Pechmann, et al., 1991; Lebreton, et al., 1992, Williams et al., 2002). Estas estimaciones permitirán identificar la manera como los individuos responden a las fluctuaciones ambientales y los factores que tienen mayor sensibilidad sobre las tasas vitales (Molina - Zuluaga et al., 2013; Bardier et al., 2019).

Asumiendo que un intervalo altitudinal comprende un límite inferior y superior se podría predecir que las poblaciones que viven cerca a los límites deberían mostrar diferentes estrategias de historia de vida en comparación con las áreas centrales (Díaz et al., 2007). La respuesta de los parámetros demográficos con relación a los gradientes climáticos y geográficos ha sido evaluada bajos los supuestos de la hipótesis del continuo rápido-lento, la cual se basa en la mortalidad de las clases adultas que explica en gran medida la variación que tiene lugar en las historias de vida (Blomberg y Shine, 2001, Zúñiga-Vega, et al., 2007, Rojas-González et al., 2008, Zúñiga-Vega et al., 2008, Moreno y Urbina – Cardona, 2013). La hipótesis del continuo rápido-lento señala que las especies con niveles elevados de mortalidad evolucionan a tasas de desarrollo rápidas, presentan fecundidad alta y ciclos de vida cortos. De manera inversa, aquellas con escasa mortalidad muestran una evolución lenta, tienen baja fecundidad y ciclos de vida cortos (Promislow y Harvey, 1990; Stearns, 1992).

Las poblaciones no tienen patrones fijos de supervivencia y aunque se considera que las poblaciones con estructura de edad constante generalmente presentan tasas de supervivencia similares entre años, estos parámetros pueden variar significativamente debido a eventos catastróficos o la intensidad de la mortalidad entre años (Zug et al., 2001).

La mayoría de los estudios que evalúan la variación de las historias de vida en relación con la altitud se han enfocado principalmente en características como tamaño del cuerpo, edad de la madurez sexual, tamaño de la postura, especialmente de especies de reptiles y anfibios de zonas templadas (Morrison y Hero, 2003), pero pocos se han evaluado el cambio de los parámetros demográficos de los adultos a lo largo de intervalo altitudinal. Estimaciones de las tasas supervivencia para anfibios neotropicales solo están disponibles para unas pocas especies y se han centrado principalmente en la respuesta a la fragmentación (Steinicke, et al., 2018), variación temporal y entre clases de edad (Molina–Zuluaga et al., 2014; Loaiza – Piedrahita et al., 2016; Bardier, et al., 2019) o sobre en el efecto de quitridio (Ryan et al., 2008, McCaffery et al., 2013), manejo y conservación (Guimarães et al., 2014).

En este estudio se utilizaron los datos de captura, marcaje y recaptura y un modelo de inferencia múltiple para evaluar las tasas vitales de la rana andina *P. unistrigatus* en cuatro localidades dentro de su intervalo de distribución altitudinal. La captura-marcaje-recaptura (CMR) de individuos es un método ampliamente aplicado para las estimaciones de supervivencia y abundancia (entre otros parámetros demográficos) en varios grupos taxonómicos (Lebreton, et al., 1992; Kendall y Nichols, 1995). Como muchas otras especies del género, *P. unistrigatus* tiene un intervalo de distribución altitudinal entre los 2200 y 3200 m, por fuera del intervalo la densidad es baja o nula y podría estar asociado con las condiciones ambientales desfavorables en la periferia de la distribución, ya sea por escasez de recursos alimenticios, ocurrencia de depredadores, parásitos o competidores que podrían resultar en la reducción la supervivencia o el éxito reproductivo (Gastón, 2009; Díaz et al., 2007).

Con base en lo anterior se plantean las siguientes predicciones: 1) que las tasas de sobrevivencia y la abundancia tienden a disminuir en las localidades de menor y mayor altura, 2) que las tasas de sobrevivencia y abundancia varíen entre jóvenes, hembras y

machos adultos manteniendo proporciones adecuadas en la parte media altitudinal y se invierte en los extremos, y 3) que la época (seca y lluvias) podría tener un gran efecto sobre las tasas de supervivencia y tamaño poblacional porque las diferencias climáticas entre épocas producen cambios en la disponibilidad de los recursos (Zuñiga- Vega, et al., 2007; Molina Zuluaga, et al., 2013).

El capítulo se enfoca en los siguientes objetivos: 1) estimar las probabilidades específicas de estado de sobrevivencia y tamaño poblacional entre clases de estado y 2) comparar las tasas de sobrevivencia entre las cuatro poblaciones que abarcan el intervalo de distribución altitudinal y 3) explorar algunos factores que pueden promover la variación de los parámetros demográficos.

4.4 Materiales y métodos

4.4.1 Especie y área de estudio

Pristimantis unistrigatus es una rana pequeña de hábito nocturno, cuyos machos adultos miden entre 14.9–28.8 mm y sus hembras adultas entre 22.5–38.5 mm. Al igual que el resto de las especies de *Pristimantis*, las hembras depositan sus huevos en tierra y posteriormente tienen un desarrollo directo sin fase de renacuajo (Lynch y Duellman, 1997). Se distribuye en las laderas los valles interandinos del sur de Colombia hasta el centro de Ecuador entre los 2200 a los 3200 m de altitud (Lynch, 1981, Frost 2019). En Colombia se encuentra en los departamentos de Nariño y Putumayo (Lynch, 1981; Mueses Cisneros, 2005) y habita en pastizales, áreas cultivadas, bordes forestales y áreas urbanas (Lynch, 1981). De acuerdo con las observaciones de Lynch (1981), la época reproductiva de *P. unistrigatus* está restringida a la temporada lluviosa de diciembre a marzo, planteamiento que se basa la observación de la actividad de cantos entre noviembre y enero. Con base en la época de encuentro y tiempo desde la puesta de huevos hasta la eclosión de 39 días, se estima que, si los huevos son depositados en los primeros meses, la aparición de juveniles podría ocurrir en los dos primeros meses del año (Nina y Pino, 1977; Lynch, 1981). Actualmente la especie se encuentra clasificada en la categoría de Preocupación Menor (Coloma et al., 2010) pero existen amenazas

como la ampliación de la vía Chachagüí -Pasto- Ipiales, crecimiento periférico de los centros urbanos que reducen áreas verdes y el uso de agroquímicos.

El estudio se llevó acabo en cuatro localidades ubicadas en los municipios de Chachagüí y Pasto, departamento de Nariño, sur de Colombia: 1) El **Km 23** a 2350 m, 2) Reserva **El Morar** a 2550 m, 3) Centro Ambiental **Chimayoy** a 2700 m y 4) Granja **Botana** de la Universidad de Nariño a 2950 m.

La vegetación de la región corresponde a la franja de bosque alto Andino. La matriz de vegetación de las cuatro localidades es similar, compuesta principalmente por gramíneas y arbustos dispersos con predominio de plantas del género *Baccharis*, *Tiboucihina*, *Gunnera*, *Rubus*. Sin embargo, en el Km23 y Chimayoy las parcelas presentaron menor abundancias de arbustos y la humedad de suelo fue muy baja en los meses de julio y agosto, meses de la menor precipitación y fuerte intensidad de los vientos. En el Morar se observó un mayor número de arbustos y a pesar de la baja precipitación y fuertes vientos de mitad de año, el suelo se mantuvo húmedo. En Botona, la temperatura fue relativamente más baja que las otras localidades y tanto el suelo como el ambiente mantuvo condiciones de humedad durante todo el año. En general, el área de estudio presenta un régimen climático bimodal con una precipitación promedio anual de 900 mm y la temperatura ambiente oscila entre los 12 a 18 ºC (Fig. 4-1)

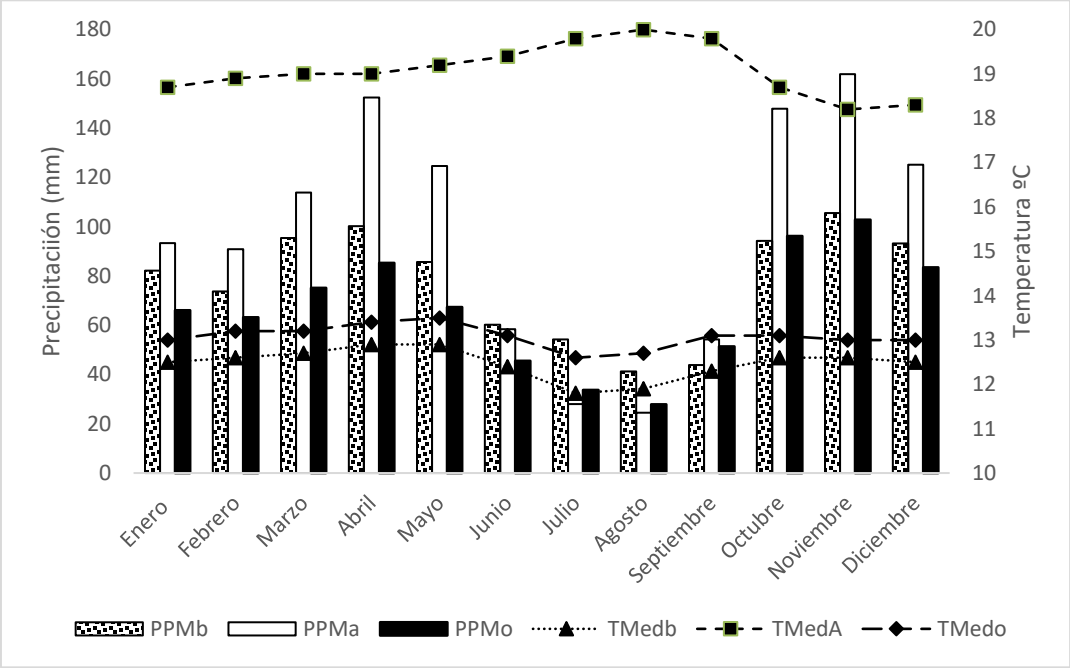

Figura 4-1. Valores de temperatura media y precipitación total en tres estaciones de la zona de estudio entre los años 2012-2014. PPMb precipitación Botana, PPMa Precipitación mensual aeropuerto, PPMo Precipitación Obonuco, TMedb, Temperatura medio Botana, TMedA Temperatura media aeropuerto y TMedo Temperatura media de Obonuco.

La búsqueda de las ranas en cada localidad se realizó en dos parcelas de 20 x 20 m (Woolbright, 2005) que se visitaron bimensualmente once veces entre noviembre de 2012 hasta noviembre de 2014, en cada visita se buscaron las ranas durante cuatro noches consecutivas (18:00 – 24:00). El esfuerzo muestreal fue de 44 días y 11 visitas (ocasiones principales de muestreo) para las poblaciones de km 23, El Morar y Chimayoy mientras que para la población de Botana el esfuerzo correspondió a 40 días distribuidos en 10 ocasiones de muestreo (desde enero de 2013 a noviembre de 2014).

Las ranas capturadas fueron marcadas con cortes de discos digitales usando el código único de Hero (1989) para su reconocimiento en subsecuentes muestreos. Para cada rana capturada se registró la longitud rostro cloaca (LRC mm), el sexo y estado reproductivo. El sexo se determinó con base en las diferencias de color de cuerpo, amarillo brillante en garganta y vientre en los machos y rosada nacarada jaspeada de café y el vientre blanco crema en las hembras (Lynch, 1981) y por la observación de huevos al través del vientre como un indicador de la actividad reproductiva. En el campo, las ranas se asignaron a clases discretas de tamaño del cuerpo, tomamos como referencia las categorías establecidas en el análisis microscópicos y macroscópicos de las gónadas de ejemplares

de museo, que permitió establecer el tamaño mínimo de la madurez sexual en machos y hembras y la categoría de juveniles (Lynch y Duellman, 1997; Woolbright, 1996). De esta manera las ranas fueron clasificadas como: juveniles – individuos con sexo indeterminado y un tamaño menor a 17.0 mm LRC, machos adultos – individuos con garganta y muslos amarillos o con presencia de saco vocal y un tamaño entre 17.1 mm y 26.0 mm LRC, hembras adultas – individuos con garganta rosada, sin saco vocal o presencia de huevos y más de 26.0 mm de LRC.

4.4.2 Estimación de las tasas de supervivencia y el tamaño de la población.

Para determinar las tasas de supervivencia y el tamaño de cada población se utilizaron métodos de máxima verosimilitud implementado en el programa MARK 5.0 (White y Burnham, 1999). Aquí se define la supervivencia como la probabilidad de que un individuo sobreviva y permanezca vivo en el sitio de estudio de una ocasión primaria de muestreo a la siguiente. Las estimaciones se hicieron bajo un modelo robusto que permite estimar las tasas de supervivencia de la población entre múltiples ocasiones principales de muestreo (once visitas, diez para Botana) y el tamaño de la población entre múltiples ocasiones de muestreo secundarias (muestreo de cuatro noches consecutivas), teniendo en cuenta que existe inmigración y emigración entre ocasiones principales y mientras que entre ocasiones secundarias la población es cerrada (Kendall et al., 1997, 1995).

Debido al alto número de parámetros resultantes al analizar las cuatro poblaciones juntas, el historial de captura de cada población fue analizado de manera independiente y en cada una se pusieron a prueba ocho modelos que incluyeron los siguientes parámetros:

- Probabilidad de Supervivencia (**S**). Constante o diferente entre clases y ocasiones principales de muestreo.
- Probabilidad de no observar un individuo que emigró del área de muestreo para la ocasión principal $_{(i + 1)}$ (**ɣ´´**) pero se observó en el área de muestreo en la ocasión principal $_{(i)}$ y la probabilidad de no observar un individuo que emigró del área de muestreo para la ocasión principal $_{(i + 1)}$ (**ɣ´**) pero que no se observó en el área de muestreo en la ocasión principal $_{(i)}$. Constantes o diferentes entre clases y ocasiones principales de muestreo.
- Probabilidad de capturar (**p**) y recapturar (**c**) de un individuo constante para cada ocasión.

- Tamaño de la población (**N**) para cada clase**.**

La estimación de los valores de los parámetros y sus intervalos de confianza se hizo con la distribución posterior de 10000 simulaciones usando el método de Cadenas de Markov Monte Carlo, el cual es aconsejado para estimaciones de modelos con múltiples parámetros, cuyos valores tienden a caer en mínimos locales de la función de verosimilitud (Lebreton y Pradel, 2002; Brown et al., 2006; Cooch y White, 2008). Finalmente, la escogencia del modelo más ajustado al historial de capturas se hizo comparando los modelos con criterio de información Akaike (Burnham y Anderson, 2002). El efecto de la altitud sobre las tasas de supervivencia y recaptura se evaluó usando una regresión lineal simple y debido a que la varianza anual de las tasas de supervivencia y recaptura no son independientes (los muestreos covarián entre años) el patrón general del clima varió entre años, el efecto de la altitud fue evaluado año por año. La relación de las tasas vitales y el tamaño poblacional con la altitud se exploraron con una prueba de correlación de Spearman.

4.5 Resultados

4.5.1 Número de capturas

Después de 172 días de muestreo y un esfuerzo de muestreo de aproximadamente 2450 horas hombre, se capturaron y marcaron en total 1241 individuos. El número de individuos osciló entre 178 a 454 entre las localidades muestreadas; la población con mayor número de individuos capturados fue la de El Morar seguida por Botana, Chimayoy y el Km23 (Tabla 4.1). Dentro de las tres categorías de sexo tamaño, los machos se capturaron en mayor proporción, seguido por las hembras y los jóvenes. Aunque la estructura de clases por ocasión principal estuvo dominada por individuos macho y hembras adultas, en El Morar la población fue diferente ($X^2 = 7.4$, $p = 0.03$, $gl = 3$) y estuvo dominada por machos y juveniles (Tabla 4.1). La proporción sexual por ocasión principal fue dominada por machos en todas las poblaciones (Km23: 4.5, El Morar: 3.8, Chimayoy: 6.3, Botana: 1.7) pero fue diferente entre poblaciones ($F = 3.4$, $p = 0.03$).

El promedio de individuos capturados por ocasión principal de muestreo fue de 73 (DS=33) individuos en El Morar, 63 (DS=17) en Botana, 30 (DS=8) en Chimayoy y 23 (DS=15) individuos en Km23 (Tabla 4-1).

Tabla 4-1. Número de individuos capturados en cuatro poblaciones de *P. unistrigatus* del Nudo de los Pastos.

Clase	Km23	El Morar	Chimayoy	Botana
Capturas	248	801	326	630
Individuos	178	454	219	390
Juveniles	28	65	15	45
Hembras	49	127	39	132
Machos	101	262	165	213

4.5.2 Parámetros poblacionales derivados del análisis de captura y recaptura

Tasa de supervivencia por clase de tamaño

Los modelos que más se ajustaron a los historiales de captura fueron diferentes entre todas las localidades excepto para el Km 23 y El Morar (Tabla 4.2). Para las poblaciones de Chimayoy, Km 23 y El Morar los modelos más ajustados indicaron tasas de supervivencia diferentes entre clases y a través del tiempo mientras que para Botana la supervivencia solo fue diferente entre clases (Tabla 4.2). La tasa de supervivencia de las hembras fue diferente entre localidades y varió temporalmente entre 0.10 y 0,95 en todas las localidades, excepto en Botana con valor constante de 0.77.

Tabla 4-2. Modelos utilizados para la estimación de las tasas de supervivencia y tamaño de la población de cuatro poblaciones de *P. unistrigatus* del Nudo de los Pastos. Para todas las poblaciones y modelos p ocasión (clase) c ocasión (clase) N (clase).

Población	Modelos	AICc	Delta AICc	Peso AICc	Verosimilitud	Desviación
Botana	S(clase) ɣ''(clase) ɣ'(clase*tiempo)	833,7	0,0	0,89	1,00	493,0
	S(clase*tiempo) ɣ''(clase) ɣ'(clase*tiempo)	838,4	4,8	0,08	0,09	464,1
	S(clase*tiempo) ɣ''(clase) ɣ'(clase)	841,8	8,1	0,02	0,02	488,3
	S(clase*tiempo) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase)	843,3	9,6	0,01	0,01	466,4
	S(clase) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase*tiempo)	848,7	15,0	0,00	0,00	469,1
	S(clase*tiempo) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase*tiempo)	861,1	27,4	0,00	0,00	446,4
	S(clase) ɣ''(clase) ɣ'(clase)	863,3	29,6	0,00	0,00	530,2
	S(clase) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase)	873,1	39,4	0,00	0,00	506,7
Chimayoy	S(clase*tiempo) ɣ''(clase) ɣ'(clase*tiempo)	739,0	0,0	1,00	1,00	127,6
	S(clase) ɣ''(clase) ɣ'(clase)	759,1	20,1	0,00	0,00	163,4
	S(clase) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase)	761,6	22,6	0,00	0,00	130,6
	S(clase*tiempo) ɣ''(clase) ɣ'(clase)	766,3	27,3	0,00	0,00	145,3
	S(clase) ɣ''(clase) ɣ'(clase*tiempo)	772,3	33,4	0,00	0,00	141,4
	S(clase*tiempo) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase*tiempo)	777,9	39,0	0,00	0,00	105,5
	S(clase*tiempo) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase)	778,1	39,2	0,00	0,00	116,4
	S(clase) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase*tiempo)	786,8	47,9	0,00	0,00	114,4
Km 23	S(clase*tiempo) ɣ''(clase) ɣ'(clase)	739,2	0,0	1,00	1,00	74,4
	S(clase) ɣ''(clase) ɣ'(clase)	753,7	14,6	0,00	0,00	102,8
	S(clase) ɣ''(clase) ɣ'(clase*tiempo)	755,9	16,7	0,00	0,00	84,0
	S(clase*tiempo) ɣ''(clase) ɣ'(clase*tiempo)	759,9	20,7	0,00	0,00	66,0

	S(clase*tiempo) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase)	764,6	25,4	0,00	0,00	63,1
	S(clase) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase)	769,5	30,4	0,00	0,00	75,6
	S(clase) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase*tiempo)	826,4	87,2	0,00	0,00	58,9
	S(clase*tiempo) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase*tiempo)	855,9	116,7	0,00	0,00	51,6
El Morar	S(clase*tiempo) ɣ''(clase) ɣ'(clase)	895,3	0,0	1,00	1,00	1109,8
	S(clase) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase)	909,0	13,7	0,00	0,00	1138,5
	S(clase*tiempo) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase)	909,5	14,2	0,00	0,00	1085,3
	S(clase) ɣ''(clase) ɣ'(clase*tiempo)	909,7	14,4	0,00	0,00	1136,8
	S(clase) ɣ''(clase) ɣ'(clase)	910,0	14,6	0,00	0,00	1178,8
	S(clase*tiempo) ɣ''(clase) ɣ'(clase*tiempo)	912,3	17,0	0,00	0,00	1088,1
	S(clase) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase*tiempo)	924,2	28,8	0,00	0,00	1102,6
	S(clase*tiempo) ɣ''(clase*tiempo) ɣ'(clase*tiempo)	942,3	47,0	0,00	0,00	1061,8

De igual forma, eblas tasas de supervivencia de los machos fluctuaron en todas las localidades entre 0.34 y 0.95 excepto para Botana con una tasa constante de 0.75. En cuanto a los parámetros relacionados con la emigración los modelos mostraron valores de ɣ'' diferentes entre clases para todas las poblaciones, pero para los valores de ɣ' los valores fueron diferentes por clase y tiempo para Botana y Chimayoy mientras que en las otras poblaciones ɣ' solo fue diferente entre clases (Tabla 4.2). La supervivencia de los juveniles varía a través del tiempo en el Km23, Morar y Chimayoy con tasas entre 0.20 y 0.88 y en Botana permanece constante pero baja con relación a las otras localidades (Fig 4-2).

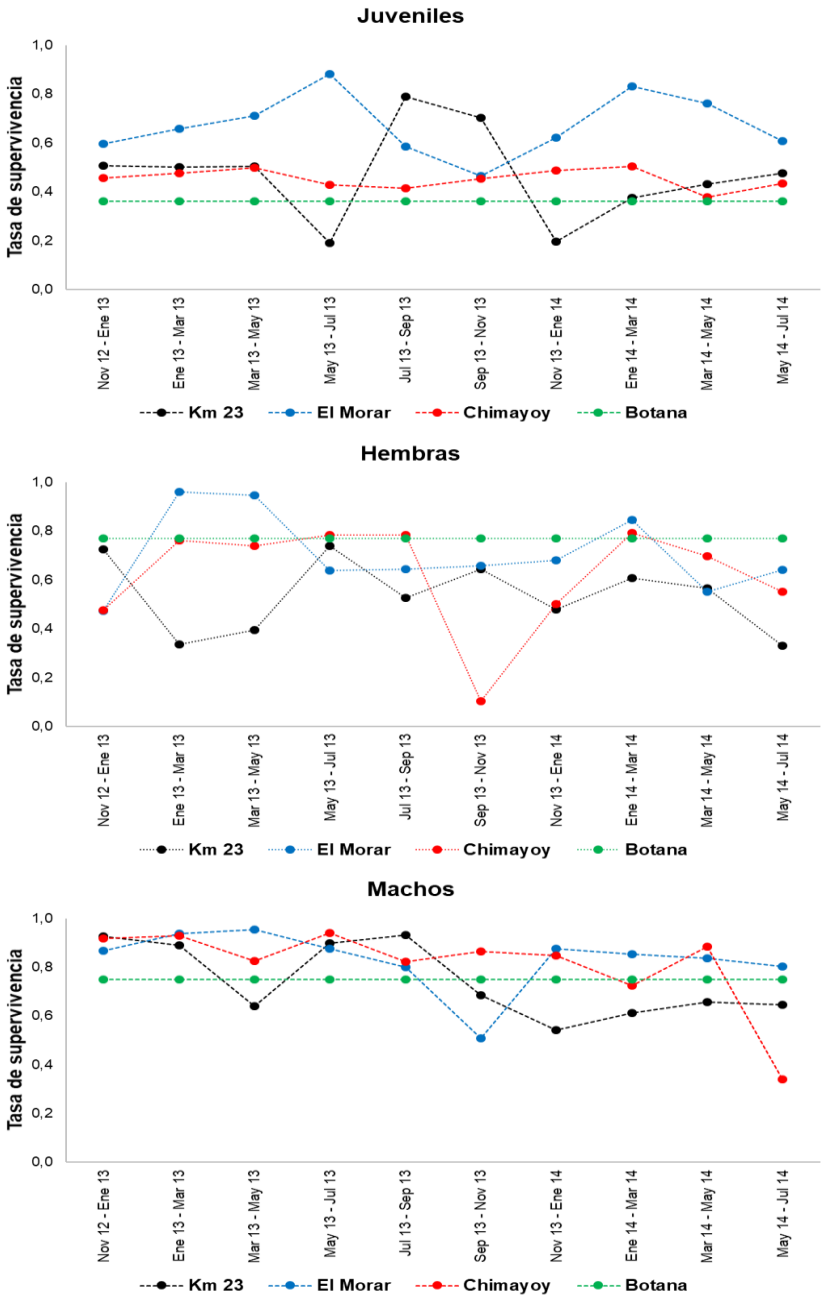

Figura 4-2. Variación de la tasa de supervivencia por clase de tamaño y sexo de cuatro poblaciones de *P. unistrigatus* del Nudo de los Pastos durante el periodo de estudio.

Probabilidad de recaptura

La probabilidad de recaptura varió en las ocasiones de muestreo y entre clases de tamaño en las cuatro poblaciones (Fig 4.3). Las tasas de recapturaron fueron altas para las hembras en los intervalos de mayo y julio de 2013 y en septiembre y

noviembre de 2013 en las poblaciones de Morar y Botona, mientras que en Km23 y Chimayoy las tasas de recapturas estuvieron por debajo de 0.4.

Figura 4-3. Comparación de la probabilidad de captura de hembras machos y jóvenes de *P unistrigatus* en el intervalo altitudinal durante el periodo de estudio

Tamaño estimado de la población

El tamaño estimado de la población para las cuatro poblaciones varió entre ocasiones principales de muestreo (Fig. 4.3). En el Km23 la abundancia oscilo entre 23 y 136 individuos, en el Morar entre 47 y 484 individuos, en Chimayoy entre 30 y 106 y en Botana entre 102 y 225 individuos. La mayor abundancia en el Km23 se presentó en las ocasiones

de muestreo en los meses de julio y septiembre de 2013 y el periodo con menos individuos fue mayo de 2014. En el Morar, las ocasiones con mayor abundancia se presentaron entre julio y septiembre de 2013 (484 y 252 individuos respectivamente) y julio de 2014 tuvo la abundancia más baja. En Chimayoy la abundancia fue mayor en noviembre de 2012 con 106 individuos, mientras que en enero de 2014 fue más baja. En Botana, las ocasiones de muestreo con más individuos fueron enero y septiembre de 2013 y en los demás periodos la abundancia se mantuvo por encima de 100 individuos (Fig. 4-3).

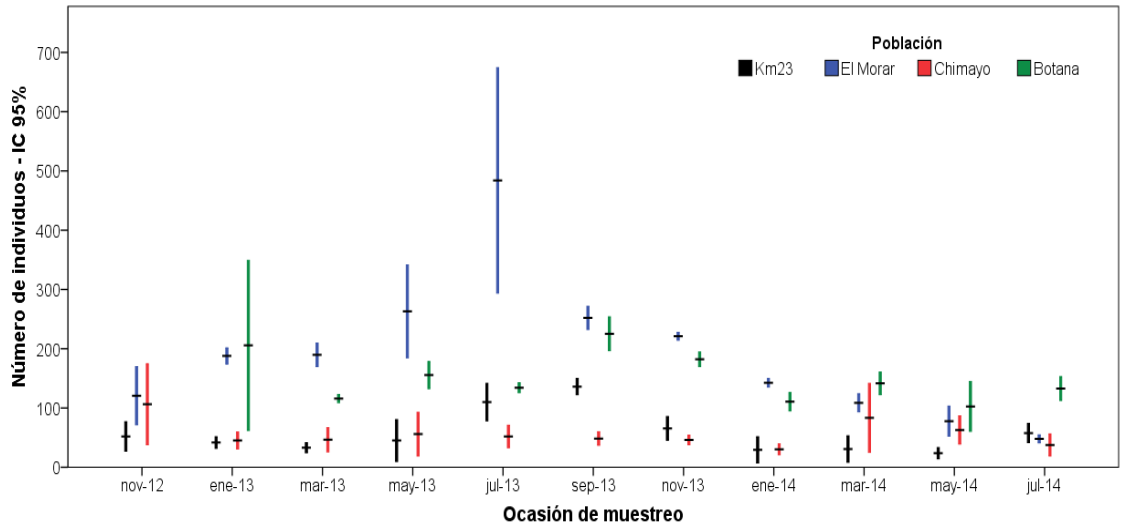

Figura 4-4. Tamaño estimado de la población de *Pristimantis unistrigatus* por ocasión de muestreo en las localidades del Km23 (2300 m), El Morar (2500 m), Chimayoy (2700 m) y Botana (2900 m) entre los años 2013 y 2014.

No se encontró una relación significativa entre la altitud y el número total de individuos capturados (r = 0.38, p = 0.61), el número de individuos por clase (jóvenes: r = -0.18, p = 0.82; hembras: r = 0.77, p = 0.26; machos: r = 0.38, p = 0.23) ni la proporción sexual (r = -0.21, p = 0.18).

4.6 Discusión

Los resultados del uso del método de captura recaptura para estimar los parámetros de la población de la rana Andina *Pristimantis unistrigatus*, muestran un alto número de individuos recapturados (1271 individuos), a diferencia de otros estudios con ranas neotropicales, como por ejemplo para *Hylodes asper* de 220 individuos capturados, 45 fueron recapturados al menos una vez en los tres años de estudio (Guimarães et al., 2014); en estudio realizado por Molina-Zuluaga et al. (2014) obtuvieron 158 recapturas de 114

individuos marcadas de *Pristimanitis jaguensis,* 223 de 178 de *Colostethus aff. fraterdanili* y 176 de 83 de *Dendrobates truncatus*; McCaffery y Lips 2013 (obtuvieron 617 recapturas de 415 individuos marcados de *Espadarrana prosoblepon* en Panamá y en el caso de *Craugastor puntariolus* 230 de 430 marcados (Ryan et al., 2008). En lagartos Farias et al. (2016) encontró 805 para el lagarto *Liolaemus arambarensis*. Adicional al alto número de recapturas, el diseño incluyo 11 muestreos bimensuales que corresponden a las ocasiones principales y cuatro noches consecutivas de muestreo que representan las ocasiones secundarias, este procedimiento permitió estimar la supervivencia real y no aparente, el tamaño de la población en cada localidad a lo largo del tiempo y por clases sexo-tamaño. Es la primera vez que se estima las tasas de supervivencia y la abundancia dentro del intervalo de distribución de una rana de desarrollo directo, en una región de los Andes donde la mayoría de las especies pertenecen al género *Pristimantis* (Lynch 1981; Lynch y Duellman 1997). Otra ventaja de usar este método es que permite estimar las tasas de emigración, lo cual es recomendable porque muchas veces los valores bajos de sobrevivencia aparente podrían indicar altas tasas de inmigración (Howell et al., 2016), aunque no siempre sea posible aplicar este método en todos los estudios (Bailey et al., 2004).

4.6.1 Probabilidades de sobrevivencia, emigración y migración entre clases de estado a lo largo del intervalo altitudinal y el tiempo

Los modelos más ajustados a las historias de captura permitieron establecer que en todas las localidades del intervalo altitudinal la supervivencia varió temporalmente y entre clases excepto en Botana. En Botana, la supervivencia de las tres clases de tamaño fue estable a lo largo del tiempo de estudio, pero con un valor mayor para las hembras, mientras que, en las otras localidades, la supervivencia varió a través de las épocas del año y entre clases de edad (Fig. 4.2). Esto indica que, en Botana, la localidad de mayor altitud evaluada, la supervivencia depende menos de las condiciones ambientales, debido principalmente a que las temperaturas bajas en las zonas de mayor elevación reducen la perdida de agua por evaporación generando condiciones de humedad durante el todo el año indispensable para la reproducción de las ranas de desarrollo directo e independiente de cuerpos de agua, como sucede con las ranas del género *Pristimantis*. Esta misma tendencia ha sido encontrada en otras especies de desarrollo directo del género *Pristimantis* de los bosques de niebla de los Andes ecuatorianos, donde la supervivencia

mensual aparente permaneció constante en casi todas las especies (Cole et al., 2014). También en otras especies de anuros neotropicales con modo reproductivo dependiente de cuerpos de agua se han reportado tasas de supervivencias constantes en el tiempo, tal es el caso del sapo arlequín *Atelopus cruciger* (Lampo et al., 2011), la rana de cristal *Espadarana prosoblepon* en Panamá (McCaffery y Lips, 2013), en los dendrobátidos *C*. aff. *fraterdanieli* y *D*. *truncatus* (Molina Zuluaga et al., 2014).

Las probabilidades de supervivencia estables para jóvenes, hembras y machos en Botana, pueden estar relacionadas con las condiciones ambientales locales o con las características de historia de vida específicas para esta localidad, que podría representar un trade-off entre la fecundidad y la supervivencia (Prado y Haddad, 2005). En Botana, la humedad del suelo, la humedad relativa del ambiente y la temperatura nocturna se mantuvieron constante durante todas las ocasiones de muestreo, a diferencia de las otras localidades, especialmente en el Km23 en donde la precipitación es mucho más baja en la temporada seca y los fuertes vientos reducen la disponibilidad de humedad relativa del ambiente y del suelo. En Botana a pesar de que mantiene la misma tendencia estacional en el régimen de lluvias, las bajas temperaturas en el ciclo diario disminuyen la tasa de evaporación que permite mayor humedad en el ambiente. Muchos estudios que han estimado la probabilidad de supervivencia en otras especies de anfibios se han desarrollado en ecosistemas tropicales no estacionales donde el riesgo de desecación es menor que en los ambientes estacionales (Cole et al., 2014).

En Botana la supervivencia de las hembras y machos adultos fue estable y mayor que los juveniles, esto permitiría suponer que en esta zona las ranas podrían presentar madurez sexual tardía, mayor longevidad, mayor tamaño del cuerpo, tamaño de la postura pequeña pero huevos más grandes (Morrison y Hero, 2003) que daría como resultado una tasa de reclutamiento de juveniles baja. En el contexto de la hipótesis del continuo rápido - lento (Promislow y Harvey 1990; Stearns, 1992), la población de Botana podría indicar un ciclo lento. En nuestro estudio, la alta y estable sobrevivencia de las hembras (baja mortalidad) en las zonas más alta podría estar asociada con tasas de crecimiento lento que favorece alcanzar mayor tamaño corporal, pero que a la vez produce retraso de la madurez sexual, postura con menos huevos de mayor tamaño (Miaud et al., 1999; Morrison et al., 2003).

En contraste con Botana, las tasas de sobrevivencia en las localidades del Morar, Km23 y Chimayoy fluctuaron a través de las ocasiones de muestreo y fue diferente entre clases de edad, y estos cambios en los rasgos de historia de vida pueden ser una respuesta a la variación ambiental en estas localidades. De acuerdo con las observaciones de campo y los datos de precipitación y temperatura de la estación climática aeropuerto Antonio Nariño con influencia en la localidad de menor elevación (Km23) muestran una tendencia marcadamente estacional, con una diferencia entre los valores de mayor y menor precipitación mucho más amplio que en la localidad de mayor elevación. Probabilidades de supervivencia variables a través del tiempo también fueron reportadas para *Pristimantis jaguensis*, cuya reproducción podría asumirse como estacional debido al bajo número de hembras y de parejas en amplexus observadas y la alta frecuencia de machos cantando en la ocasión previa a la disminución de la probabilidad de supervivencia (Molina Zuluaga et al., 2014). Para *P. unistrigatus* se ha sugerido un patrón estacional de la reproducción en los valles interandinos relativamente áridos y también en los bosques nublados por debajo de los 2400 m (Lynch, 1981).

En el km23, la localidad más baja de la distribución muestreada, la tasa supervivencia fue más alta en la época seca para los juveniles y los machos adultos y menor en la época húmeda, mientras que en las hembras ocurrió lo contrario. Un resultado similar se encontró en las tasas de sobrevivencia de *Andinobates opisthomelas*, en la cual los adultos pequeños y los machos reproductivamente activos presentaron mayores detectabilidades en los periodos secos (Loaiza et al., 2016). Es decir que se observa un mayor esfuerzo reproductivo en estas condiciones para mantener un número de individuos que puedan crecer más rápidamente (Pérez y Zuñiga, 2010).

4.6.2 Variación temporal de abundancia entre clases de tamaño y localidades.

Los resultados mostraron que la abundancia de *P. unistrigatus* varió en las ocasiones principales de muestreo y entre clases de edad dentro del intervalo altitudinal estudiado. Un mayor número de individuos se observó durante los meses entre julio y septiembre de 2013 en el Km 23, en el Morar y en Botana, mientras que en Chimayoy la variación en la abundancia fue relativamente baja, con un ligero aumento en noviembre del 2012 y entre marzo y mayo de 2014. La mayor abundancia entre julio y septiembre pudo estar

relacionada con la reproducción estacional de la especie, ya que nuevos individuos se integran a las poblaciones por reclutamiento de juveniles que de acuerdo con (Lynch, 1981) eclosionan entre febrero y marzo. Un pico en la abundancia en la época seca y comienzos de la segunda temporada de lluvias podría estar relacionada con la disponibilidad de alimento y a un incremento en la disponibilidad de recursos en particular en la abundancia en los invertebrados en bosques tropicales también implicaría un aumento en la abundancia en las poblaciones de anfibios (Whitfield y Donnelly, 2006). Una comparación de las densidades estimadas sugiere que la elevación puede contribuir a las diferencias en la densidad poblacional entre especies (McCaffery et al., 2015).

La baja abundancia observada en la altura más baja, Km23 puede significar una mayor sensibilidad a un aumento en la temperatura ambiente, especialmente durante el día, que reduce la humedad relativa del ambiente y del suelo. Es probable que la disminución en la abundancia en esta localidad esté relacionada con una menor sobrevivencia de los embriones, como ha sido encontrado en otras especies de desarrollo directo en los Andes colombianos (Bernal y Lynch, 2013) o por la presencia de competidores (Hess y Lossos, 1991). En el Km23 fue el único lugar donde se encontraron otras especies de rana (*Gatrotheca argenteovirens*, *Pristimantis w-nigrum*), lagartos como *Polidobulos vertebralis*, *Anolis* cf. *heterodemus*) y una serpiente *Liophis epinephelus*) como potenciales depredadores de *P. unistrigatus*. En una ocasión se observó dentro de un terrario a *Gastrotheca argenteovirens* comiéndose a una hembra adulta de *P. unitrigatus* (Cepeda, obs. pers. 2014), que podría ser una evidencia del control que ejercen los depredadores sobre la población en esta localidad.

Los efectos de la altitud sobre la sobrevivencia de las especies son gobernados por cambios en los procesos demográficos. Por ejemplo, Oromi et al., (2012) señala que como no hay evidencia de un aumento en la mortalidad en las poblaciones de las tierras altas, la reducción de la fecundidad durante toda la vida puede ser la razón principal de la incapacidad de *Bufo calamita* para colonizar elevaciones que excedan los 2500 m y expandir su intervalo geográfico más al norte.

Finalmente, los cambios en la demografía pueden ser el resultado de las variaciones que se observaron en las condiciones microclimaticas a lo largo del intervalo altitudinal. Este estudio permitió determinar dos tipos de estrategias: una con sobrevivencia constante a

través del tiempo para las zonas más altas con condiciones ambientales de precipitación y humedad más estables y menor temperatura, que favorece la expresión de rasgos eficientes para el éxito de la población, como mayor longevidad, mayor tamaño del cuerpo, tamaño de la postura pequeña pero huevos más grandes, crías más grandes con mejores recursos para competir, porque de alguna forma son ambientes más seguros. Este mismo modelo de historia de vida ha sido reportado para otras especies de ranas que viven en regiones templadas, como es el caso de las poblaciones altas de *Rana chensinensis* que presentaron madurez sexual tardía, mayor tamaño del cuerpo en la madurez y tasas de crecimiento más lento en comparación con las poblaciones de zonas bajas (Lu et al., 2006).

En otro estudio que utilizó esqueletocronología para evaluar la variación altitudinal de la longevidad, la edad de la madurez y la duración de la época reproductiva de cuatro especies subtropicales de anuros que se distribuyen en sureste de en Queensland, Australia se encontró que en promedio las hembras fueron de mayor edad que los machos en *Litoria chloris*, *L. pearsoniana* y *Mixophyes fleayi*. Además, las ranas de las zonas altas alcanzan la madurez sexual a una edad mayor y presentan una tendencia a ser más longevas comparada con las ranas de las zonas bajas. Sin embargo, no hubo diferencias significativas en la duración de la época reproductiva de las tres especies (Morrison et al. 2004). Por otro lado, la zona más baja de muestreo con condiciones más drásticas y variables producen una fluctuación de la sobrevivencia y a la vez un ciclo de vida más rápido con crías más pequeñas que maduran en menor tamaño, con altas tasas de mortalidad temprana, como se evidenció en el Km23. La estimación de los parámetros demográficos tiene gran significado en la interpretación de los patrones de distribución altitudinal de las ranas del género de *Pristimantis* en la cordillera de los Andes.

4.7 Referencias

Arntzen, J. W., y Espregueira Themudo, G. (2008). Environmental parameters that determine species geographical range limits as a matter of time and space. *Journal of Biogeography*, *35*(7), 1177-1186.

Bailey, L. L., Simons, T. R., y Pollock, K. H. 2004. Spatial and temporal variation in detection probability of plethodon salamanders using the robust capture-recapture design. The Journal of Wildlife Management, 68(1): 14-24.

Ballinger, R. E. 1979. Intraspecific variation in demography and life of the lizard, Sceleoporous jorrovi, along an altitudinal gradient in southeastern Arizona. Ecology.60 (5):901-909.

Bardier, C., Martínez-Latorraca, N., Porley, J. L., Bortolini, S. V., Cabrera Alonzo, N., Maneyro, R., & Toledo, L. F. (2019). Seasonal demography of the threatened Montevideo Redbelly Toad (*Melanophryniscus montevidensis*) in a protected area of Uruguay. Canadian journal of zoology, 97(2), 131-141.

Bernal, M., Lynch, J. (2013). Thermal Tolerance in Anuran Embryos with Different Reproductive Modes: Relationship to Altitude. The Scientific World Journal.

Berven K. A. 1982a. The genetic basis of altitudinal variation in the wood frog Rana sylvatica. I. An experimental analysis of life history traits. Evolution 36 (5)962-983.

Blem, C. R., y Blem, L. B. 1995. The eastern cottonmouth (Agkistrodon piscivorus) at the northern edge of its range. Journal of Herpetology, 391-398.

Blomberg, S. P., y Shine, R. 2001. Modelling life history strategies with capture–recapture data: evolutionary demography of the water skink Eulamprus tympanum. Austral Ecology, 26(4): 349-359.

Brown, J., M. Collopy, E. Gott, P. Juergens, A. Montoya, And G. Hunt. 2006. Wild-reared aplomado falcons survive and recruit at higher rates than hacked falcons in a common environment. Biol. Conserv. 131: 453–458.

Burnham, K. P. White, G. C.y Anderson D. R. 1995. Model selection strategy in the analysis of capture- recapture data. Biometrics.51: 888-898.

Burnham, K. P. y D. R. Anderson. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A practical Information Theoretic Approach. Springer- Science + Business Media, LLC, USA.

Carbonell R, Pérez-Tris J, Tellería JL. 2003. Effects of habitat heterogeneity and local adaptation on the body condition of a forest passerine at the edge of the range. Biological Journal of the Linnean Society 79: 479–488.

Cezilly, F., Viallefont, A. Boy, Boy, V., Johnson, A. R. 1996. Annual variation in survival and breeding probability in greater flamingos. Ecology 77(4): 1143-1150.

Cole, E. M., Bustamante, M. R., Almeida-Reinoso, D., y Funk, W. C. 2014. Spatial and temporal variation in population dynamics of Andean frogs: Effects of forest disturbance and evidence for declines. Global Ecology and Conservation, 1, 60-70.

Cooch, E., And G. White. 2008. Program MARK. A gentle introduction. Available at: http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/ (accessed 5 August 2018).

Clobert, J. 1995. Capture-recapture and evolutionary biology: a difficult wedding? Journalof Applied Statistics 16:24-46.

Diaz, J. A., Perez-Tris, J., Bauwens, D., Perez-Aranda, D., Carbonell, R., Santos, T., & Telleria, J. L. (2007). Reproductive performance of a lacertid lizard at the core and the periphery of the species' range. Biological Journal of the Linnean Society, 92(1), 87-96.

Downes, S. J., y Bauwens, D. 2002. Does reproductive state affect a lizard's behavior toward predator chemical cues? Behavioral Ecology and Sociobiology, 52(6): 444-450.

Dyson, M. L. Henzi,S. P., Halliday, T. R. y Barrett, L. 1998. Success breeds success in mating male reed frogs (Hyperolius marmoratus). Proceedings of the Royal Societty of London B. 265: 1417-1421.

Farias, L.M., Guimarães, M. y L. Verrastro, 2016. Population Estimates for the Sand Lizard, Liolaemus arambarensis: Contributions to the Conservation of an Endemic Species of Southern Brazil. Herpetologica.37.

Forsman, A. 1993. Survival in relation to body size and growth rate in the adder, Viper berus. Journal of Animal Ecology.62: 647-655.

Frost, D. R. 2019. Amphibian Species of the World: An online reference. Version 5.5, American Museum of Natural History, New York. Eletronic database accessible at http://research. amnh.org/vz/herpetology/amphibia (31 January 2018).

Gaston, K. J. 2009. Geographic range limits: achieving synthesis. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 276(1661): 1395-1406.

Ghalambor, C.K., Huey, R.B., Martin, P.R., Tewksbury, J.J. y Wang, G. (2005) Are mountain passes higher in the tropics? Janzen´s hypothesis revisited. Integrative and Comparative Biology, 46, 5–17.

Guimarães, M., Doherty, Jr. P. F., Munguia-Steler, R. 2014. Strengthening Population Inference in Herpetofaunal Studies by Addressing. South American

Hero, J. M. 1989. A simple code for toe clipping anurans. Herpetological Review, 20(3): 66-69

Hess, N. E., y Losos, J. B. 1991. Interspecific aggression between Anolis cristatellus and A. gundlachi: comparison of sympatric and allopatric populations. Journal of Herpetology, 25(2): 256-259.

Howell, P. E., Hossack, B. R., Muths, E., Sigafus, B. H., y Chandler, R. B. 2016. Survival estimates for reintroduced populations of the Chiricahua leopard frog (Lithobates chiricahuensis). Copeia, 104(4): 824-830.

Huey, R. B., y Ward, P. D. 2005. Hypoxia, global warming, and terrestrial Late Permian extinctions. Science, 308(5720): 398-401.

Hemelaar, A. 1988. Age, growth and other population characteristics of Bufo bufo from different latitudes and altitudes. Journal of Herpetology. 22(4):369-388.

Janzen, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. The American Naturalist. 101. (919). 233-249

Jehle, R., Hodl, W. Thonke, A. 1995. Structure and dynamics of central European amphibian populations: A comparison between Triturus dobrogicus (Amphibia, Urodela) and Pelobates fuscus (Amphibia, Anura). Australian Journal of Ecology 20. 362-366.

Kendall, W. y Nichols, J. D. 1995. The use of multistate models to address questions in evolutionary ecology. Journal of Applied Statistics 17:123-135.

Kendall, P. C., Flannery-Schroeder, E., Panichelli-Mindel, S. M., Southam-Gerow, M., Henin, A., y Warman, M. 1997. Therapy for youths with anxiety disorders: A second randomized clincal trial. Journal of consulting and clinical psychology, 65(3): 366.

Lampo, M., Celsa, S.J., Rodríguez-Contreras, A., Rojas-Runjaic, F., García, C.Z., 2011. High turnover rates in remnant populations of the Harlequin Frog Atelopus cruciger (Bufonidae): low risk of extinction? Biotropica 44, 420–426.

Lebreton, J. D., And R. Pradel. 2002. Multistate models: Modeling incomplete individual histories. J. Appl. Stat. 29: 353–369.

Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J., y Anderson, D. R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. Ecological monographs, 62(1), 67-118.

Licht, L.E. 1975. Comparative life history features of the western spotted frog. Rana pretiosa, from low-and- high-elevation population. Canadiann Journal of Zoology. 53: 1254-1258.

Loaiza-Piedrahíta, J. D., Bock, B. C., y Páez, V. P. 2016. Demography of the Andean Dart Frog (Andinobates opisthomelas, Dendrobatidae) in Eastern Antioquia, Colombia. South American Journal of Herpetology, 11(2): 81-88.

Lu, X.; B. Li and J. J. Liang. 2006. Comparative demography of a temperate anuran, *Rana chensinensis*, along a relatively fine elevational gradient. Can. J. Zool. 84: 1795-1795.

Luis A. Coloma, Santiago Ron, Lily Rodríguez, Jorge Luis Martinez, Mario Yánez-Muñoz, Ana Almendáriz. 2010. Pristimantis unistrigatus. La Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN 2010: e.T57024A11569748. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-2.RLTS.T57024A11569748

Lynch, J. (1981). Leptodactylid Frogs of the Genus Eleiitherodactylus in the Andes of Northern Ecuador and Adjacent Colombia. Lawrence, Kansas: Miscellaneous Publication.

Lynch, J. D., y Duellman, W. E. 1997. Frogs of the genus Eleutherodactylus (Leptodactylidae) in western Ecuador: systematic, ecology, and biogeography. Natural History Museum, University of Kansas.

McCaffery, R.M., Lips, K., 2013. Survival and Abundance in Males of the Glass Frog Espadarana (Centrolene) prosoblepon in Central Panama, vol. 47.pp. 162–168.

McCaffery, R., Richards-Zawacki, C. L., & Lips, K. R. (2015). The demography of Atelopus decline: Harlequin frog survival and abundance in central Panama prior to and during a disease outbreak. Global Ecology and Conservation, 4, 232-242.

Miaud, C., Guyétant, R., & Elmberg, J. (1999). Variations in life-history traits in the common frog Rana temporaria (Amphibia: Anura): a literature review and new data from the French Alps. Journal of Zoology, 249(1), 61-73.

Molina-Zuluaga, C., Doherty Jr, P. F., Zúñiga-Vega, J. J., y Zamora-Abrego, J. G. (2013). Survivorship, growth, and detection of a knob-scaled lizard in Queretaro, Mexico. Journal of Herpetology, 47(1), 156-161.

Molina-Zuluaga, C., Restrepo, A., Flechas, S. V., y Daza, J. M. 2014. Short-term population dynamics of three frog species in the Northern Andes, Colombia. South american journal of herpetology, 9(3): 200-207.

Moreno-Arias, R. A., y Urbina-Cardona, J. N. 2013. Population Dynamics of the Andean Lizard Anolis heterodermus: Fast-slow Demographic Strategies in Fragmented Scrubland Landscapes. Biotropica, 45(2): 253-261.

Morrison, C., y Hero, J. M. 2003. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. Journal of Animal Ecology, 72(2): 270-279.

Mueses-Cisneros, J. J. 2005. The Amphibian Fauna of the Valle de Sibundoy, Putumayo-Colombia. Caldasia, 27(2): 229-242.

Nina, L. H., y Nina y del Pino, 1977, E. M. V. 1977. Estructura histológica del ovario del sapo Eleutherodactylus unistrigatus y observaciones sobre el desarrollo embrionario. Rev. de la Pontificia Univ. Católica del Ecuador, 5(16): 31-41.

Oromi, N., Sanuy, D., y Sinsch, U. 2012. Altitudinal variation of demographic life-history traits does not mimic latitudinal variation in natterjack toads (Bufo calamita). Zoology, 115(1): 30-37.

Pechmann, J. H., Scott, D. E., Semlitsch, R. D., Caldwell, J. P., Vitt, L. J., y Gibbons, J. W. 1991. Declining amphibian populations: the problem of separating human impacts from natural fluctuations. Science, 253(5022): 892-895.

Pérez Mendoza, H. A., & Zúñiga Vega, J. J. 2010. Las historias de vida y la teoría del continuo rápido-lento. Ciencias, 99(099).

Pérez-Tris, J., Carbonell, R., y Tellería, J. L. (2000). Abundance distribution, morphological variation and juvenile condition of robins, Erithacus rubecula (L.), in their Mediterranean range boundary. Journal of Biogeography, 27(4), 879-888.

Prado, C., Uetanabaro, M., y Haddad, C. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. Amphibia-reptilia, 26(2), 211-221.

Promislow, D. E., y Harvey, P. H. 1990. Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history variation among mammals. Journal of Zoology, 220(3): 417-437.

Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. The American Naturalist, 132(5): 652-661.

Rojas-González, R. I., Zúñiga-Vega, J. J., y Lemos-Espinal, J. A. 2008. Reproductive variation of the lizard Xenosaurus platyceps: comparing two populations of contrasting environments. Journal of Herpetology, 42(2): 332-337.

Roff, D. A. 1992. The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis.

Chapman and Hall, New York.

Ryan, M. J., Lips, K. R., y Eichholz, M. W. 2008. Decline and extirpation of an endangered Panamanian stream frog population (Craugastor punctariolus) due to an outbreak of chytridiomycosis. Biological Conservation, 141(6): 1636-1647.

Ryser, J. 1996. Comparative life histories of a low and a high elevation population of the common frog Rana temporaria Amphibia-Reptilia 17: 183-195.

Shirose, L. J. y Brooks, R. J. 1997. Fluctuations in abundance and age structure in three species of Ranid frogs in Algonquin Park, Ontario. 1985-1993. In Amphibins in

decline.Canadian studies of a global problem. (ed D. M. Green), pp 16-26. Society for the Study of Amphibian and Reptiles, USA.

Steinicke, H., Pe'er, G., y Henle, K. 2018. Abundance and survival rates of three leaf-litter frog species in fragments and continuous forest of the Mata Atlântica, Brazil. Nature Conservation, 26, 77.

Stearns S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, New York, USA.

Tinkle,D. W. y Ballinger, R. E. 1972. Sceleopus undulates: A study of the intraspecific comparative demography of lizard. Ecology 53: 570-584.

Thomson, D. L., Cooch, E. G., y Conroy, M. J. (Eds.). 2008. Modeling demographic processes in marked populations (Vol. 3). Springer Science y Business Media.

Udevitz, M. S. y Ballachey, B. E. 1998. Estimating survival rates with age-structure data. Journal of Wildlife Management. 62: 779-792.

Williams, B. K., Nichols, J. D., y Conroy, M. J. 2002. Analysis and management of animal populations. Academic Press.

Whitfield, S. M., y Donnelly, M. A. 2006. Ontogenetic and seasonal variation in the diets of a Costa Rican leaf-litter herpetofauna. Journal of Tropical Ecology, 22(4): 409-417.

Withers, P.C. 1992. Comparative Animal Physiology. Sauders College Publishing, Orlando, Florida.

White, G. C. y P. Burnham. 1999. Program MARK: Survival estimation from population of marked animal. Bird Study 46:120-138.

Woolbright, L. L. 1996. Disturbance influences long-term population patterns in the Puerto Rican frog, Eleutherodactylus coqui (Anura: Leptodactylidae). Biotropica: 493-501.

Woolbright, L. L. 2005. A plot-based system of colletting population information on terrestrial breeding frog. Herpetologial Review. 36(2): 139-142.

Wood, K. V., Nichols, J. D., Percival, H. F., y Hines, J.E. 1998. Size-sex variation in survival rates and abundance of pig frogs, Rana grylio, in northern Florida wetlands. Journal of Herpetology 32(4): 527-535.

Zug, G.R., Vitt, L.J. y Cladwell J.P. 2001. Herpetology: Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. 2 Ed. Academy Press San Diego.

Zuñiga-Vega, J.J., T. Valverde, R.I. Rojas-Gonzalez y J. A. Lemos- Espinal. 2007. Analysis of the population dynamics of an endangered lizard (*Xenosaurus grandis*) through the use of projection matrices. Copeia 2007:324–335.

Zúñiga-Vega, J. J., Rojas-González, R. I., Lemos-Espinal, J. A., y Pérez-Trejo, M. E. 2005. Growth ecology of the lizard Xenosaurus grandis in Veracruz, México. Journal of Herpetology, 39(3): 433-444.

Zuñiga-Vega, J.J., F.R. Mendez-De la Cruz y O. Cuellar. 2008. Demography of the lizard *Sceloporus grammicus*: exploring temporal variation in population dynamics. Canadian Journal of Zoology 86: 1397–1409.

5. Conclusiones y recomendaciones

5.1 Conclusiones

Se encontró que las hembras de *P. unistrigatus* alcanzan la madurez reproductiva en un tamaño corporal mayor que el de los machos, además se observó un marcado dimorfismo sexual en tamaño en favor de las hembras debido posiblemente a las presiones selectivas para alcanzar el éxito reproductivo.

Los datos de la variación del tamaño del cuerpo indican que el reclutamiento de jóvenes ocurrió durante la primera temporada de lluvia y permitieron confirmar que la reproducción de esta especie es marcadamente estacional. Igual que lo encontrado para otras especies se sugiere que la abundancia y el reclutamiento de jóvenes de *P. unistrigatus* pueden ser atribuidos a la fluctuación en la abundancia de los artrópodos consumidos por las ranas.

En la mayoría de las localidades aumenta la abundancia entre Julio–septiembre que son meses más cálidos y secos. Un pico en la abundancia de anfibios en la época seca y comienzos de la segunda temporada de lluvias podría estar relacionada con una mayor disponibilidad de alimento.

El patrón reproductivo de *P. unistrigatus* es similar en las todas las localidades estudiadas, sin embargo, la abundancia de las ranas adultas y de los jóvenes fue menor en las localidades bajas respecto a las de mayor altitud, indicando que las puestas y los embriones podrían ser más sensibles a mayor temperatura.

Con respecto a las probabilidades de sobrevivencia y el tamaño poblacional de *P. unistrigatus* se encontró que, aunque varía entre las localidades estudiadas, y especialmente entre la de menor (Km 23) y mayor elevación (Botana), no se encontró una asociación estadísticamente significativa con la altitud. Esto implica que hay otros factores

de índole ecológico o climático, que interactúan con la altitud de forma sinérgica para marcar los bordes inferior y superior de la distribución de esta especie.

En el borde inferior de la distribución altitudinal, las tasas de sobrevivencia fluctúan entre las clases de tamaño y entre los periodos de muestreo. Así mismo el tamaño poblacional fue más bajo en la localidad de menor altitud en comparación con la de mayor altura, sugiriendo que estas zonas que están influidas por valles secos interandinos podrían afectar la viabilidad de las posturas y de los embriones que son más sensibles a temperaturas más altas.

En contraste en la localidad de mayor altura, la sobrevivencia solo dependió de las clases y no de la época del año. Para las ranas terrestres de desarrollo directo, las zonas altas proporcionan humedad permanente del suelo, y la fluctuación diaria de la temperatura ambiente no es tan drástica, como en las zonas de menor altitud.

5.2 Recomendaciones

Con base en la metodología utilizada y los resultados obtenidos en este estudio, se recomienda evaluar un mayor número de especies de *Pristimantis* en las altas elevaciones de la corrillera de los Andes. Estos estudios deben tratar de incluir en la evaluación de los parámetros demográficos, diseños robustos de marcaje y recaptura para estimar la probabilidad de supervivencia, la probabilidad de emigración temporal, probabilidad de captura y recaptura y abundancia. Como estos modelos consideran aspectos de la población cerrada y abierta entre periodos principales y secundarios de muestreo proporcionan información más precisa de las tasas vitales de las poblaciones requeridas para conocer el grado de amenaza y las posibles medidas de conservación de las especies y sus hábitats asociados. Por otra parte, es necesario explorar nuevos métodos para identificar los individuos en los muestreos subsecuentes, debido a las permanentes críticas a los métodos de corte de discos digitales. Es un reto la implementación de foto identificación, para un grupo de ranas cuyo patrón de coloración es críptico. También, se requiere caracterizar de manera fina las variables ambientales a través del intervalo de distribución altitudinal, en particular en los márgenes superior e inferior del intervalo altitudinal.

6. Anexos generales

A. Mueses -Cisneros, J. J., Perdomo-Castillo, I. V., & Cepeda-Quilindo, B. (2013). A new species of the genus Pristimantis (Anura: Craugastoridae) from southwestern Colombia. Herpetotropicos, 9(1-2), 37-45.

B. Muñoz-Arcos, R., Guerrero-Cupacán, J. A., & Cepeda-Quilindo, B. (2016). First record of Pristimantis crucifer Boulenger, 1899 (Anura: Craugastoridae) from Colombia, Nariño Department. Check List, 12(6), 2021.

C. Muñoz, A. R., Cepeda- Quilindo, B, Anganoy -Criollo, M. 2018. Comparación del tamaño mínimo de la madurez sexual y de la postura de Pristimantis myersi y Pristimantis unistrigatus (Anura: strabomantidae) Distribuidas en el suroccidente de Colombia. Trabajo de grado para optar el título de Biólogo, Universidad de Nariño.

D. Cepeda- Quilindo, B y Moreno, A. R. 2017.Estimación del tamaño poblacional y supervivencia de pristimantis unistrigatus (anura: craugastoridae) en su rango de distribución altitudinal. XI Congreso Latinoamericano de Herpetología. Quito, Ecuador. Libro de resumnes. 90-91.

E. Cepeda -Quilindo, B. 2016. Dimorfismo y tamaño de la madurez sexual de la rana andina PRISTIMANTIS Unistrigatus (Anura: craugastoridae). Departamento de Biología, Universidad de Nariño. Grupo de Biología de paramos y ecosistemas Andinos. Laboratorio de Anfibios, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.becequi2000@gmail.com.

El tamaño de la madurez y el dimorfismo sexual son componentes claves de las características de historia de vida importantes para entender la fenología reproductiva de una especie dada. En este estudio, se determinó el tamaño mínimo de la madurez y dimorfismo sexual de la rana Andina *Pristimantis unistrigatus* mediante el análisis de datos morfométricos y por la observación macroscópica y microscópica de las gónadas de ejemplares depositados en las colecciones ICN y PSO de la Universidad de Nariño. Las hembras se clasificaron en tres categorías de acuerdo con la presencia o no de folículos yemados y la forma del oviducto. También los machos se agrupan en tres categorías basados en la presencia o no hendidura y saco vocal. Las hembras con folículos yemados se observaron desde los 24,5 mm de LRC y los machos con hendidura y saco vocal desde los 17mm. En esta especie se presenta un marcado dimorfismo sexual donde las hembras superan en un 23,1% el tamaño de los machos. A partir de las categorías establecidas y mediante un seguimiento de una población durante dos años únicamente se encontraron juveniles entre marzo y mayo, indicando que el reclutamiento ocurre en esta época del año y por lo tanto la reproducción es estacional. Estos resultados son claves para entender la dinámica de las poblaciones de otras ranas del género con distribuciones altitudinales estrechas en la montaña Tropical Andina.

F. Tamayo, R.J y Cepeda- Quilindo. 2014. Evaluación de la capacidad de movilidad a corto plazo de la rana andina Pristimantis unistrigatus (Anura: craugastoridae) Trabajo de grado para optar el título de Biólogo, Escuela de Biología, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.

G. Tamayo, R.J y Cepeda- Quilindo. 2014. Evaluación de la capacidad de movilidad a corto plazo de la rana andina Pristimantis unistrigatus (Anura: craugastoridae. X Congreso Latinoamericano de Herpetología y IV Colombiano de Zoología. Cartagena. Libro de Resúmenes ISSN 2422-5134 (En línea) Asociación Colombiana de Zoología. Bogotá DC – Colombia www.aczcolombia.org

En las altas montañas de los Andes del sur de Colombia existen varias especies de ranas del género *Pristimantis*, sin embargo *P. unistrigatus* es una rana común y con una amplia distribución a nivel altitudinal, que se ofrece como un buen modelo para evaluar la capacidad de movilidad de la especie. En cuatro localidades cercanas a la ciudad de San Juan de Pasto, departamento de Nariño se establecieron parcelas de 20x20 m separadas

una de otra aproximadamente 20 m; las cuales se revisaban durante cuatro noches seguidas, los muestreos se llevaron a cabo en los meses de (Enero, Marzo, Junio y Septiembre de 2013), el seguimiento del desplazamiento se desarrolló bajo el modelo de captura/recaptura individual para esto, los individuos fueron marcados con el sistema “toe clipping”; se tomó en forma lineal del sitio por primera vez capturado un individuo hasta los posteriores sitios de recaptura, no se encontraron diferencias estadísticas significativas entre el comportamiento de movilidad registrado para los machos en comparación con el de las hembras, del mismo modo no se establecieron diferencias entre la movilidad encontrada en las cuatro localidades de muestreo p>0,05. Se reporta comportamiento sedentario por parte de Pristimantis unistrigatus pues las distancias recorridas son cortas y coinciden con los resultados obtenidos anteriormente con otras tres especies del grupo de los Eleutherodactylus. La media de movilidad para los machos reportada en este trabajo es de 5,04 m por su parte para las hembras está en 4,07 m; aunque no se reportaron diferencias estadísticas entre las localidades, si se presenta una variación en las medias de desplazamiento en las cuatro localidades(13.29; 4.60; 4.89 y 5.14m), para los machos el desplazamiento fue mayor en la primer y la cuarta localidad, es decir las ranas se mueven más en las localidades extremas en este trabajo, esta situación no ocurre con las hembras (3.47; 4.50; 2.25 y4.10), pues las medias de movilidad más altas parecieran estar relacionadas con las localidades con mayor humedad coincidiendo y en las localidades dos y cuatro respectivamente. Dada la dificultad y lo dispendioso de marcar juveniles con amputación de falanges, habría que buscar una forma de marcaje para realizar seguimiento a los juveniles en pro de comprender su comportamiento de movilidad, así como el sentido del desplazamiento.

H. Portilla, B. N. y Cepeda, B. 2015. Diversidad de herpetofauna en un gradiente altitudinal en el ecosistema tropical andino del suroccidente del volcán galeras, departamento de Nariño. Libro de Resúmenes ISSN 2422-5134 (En línea) Asociación Colombiana de Zoología. Bogotá DC – Colombia www.aczcolombia.org.

Entre Noviembre de 2012 y Julio de 2013 se evaluó la variación de la riqueza de especies de anfibios y reptiles a lo largo de un gradiente altitudinal (1800-3300m), en el flanco suroccidental del Volcán Galeras, Departamento de Nariño y los resultados se confrontaron con la hipótesis de dominio medio para cada grupo taxonómico. Se estableció siete

estaciones altitudinales separadas por aproximadamente 250 metros, en cada estación se realizó un muestreo diurno y nocturno en ocho cuadrantes de 10X10m, complementado con búsqueda libre. Se realizó un análisis alfa y beta para la herpetofauna en general y un análisis de correlación de Spearman para anfibios y reptiles respecto a temperatura, humedad relativa y altura. Durante el estudio se registró un total de 162 individuos de 15 especies (diez anuros y cinco reptiles). En 2800m se presentó la mayor diversidad de anfibios y reptiles y la diversidad beta basada en la complementariedad fue mayor entre las zonas de 2050m y 3300m. El análisis de correlación de Spearman no mostró relación entre las variables riqueza y abundancia con la altitud, temperatura y humedad relativa para los anuros, sin embargo, para reptiles hubo una fuerte relación entre la humedad relativa y la riqueza de especies. La especie más abundante y encontrada en todo el gradiente altitudinal fue *Pristimantis unistrigatus*. Los anfibios y reptiles no siguieron el modelo nulo del efecto de dominio medio, aunque podría ser una disminución monótona para el caso de los reptiles.

7. Información complementaria

Especímenes de *Pristimantis unistrigatus* examinados en la Colección Herpetológica PSO-CZ de la Universidad de Nariño.

Localidad	PSO_CZ	Sexo	LRC	Categoria	Categoría
Km23	3201	Macho	22,2	SHWB	Adulto
Chimayoy	3383	Hembra	9,4	FNYOR	Juvenil
Chimayoy	3382	Macho	10,2	WB	Juvenil
Chimayoy	3305	Hembra	11,6	FNYOR	Juvenil
km23	3205	Macho	27,6	SHWB	Adulto
km23	3206	Macho	26	SHWB	Adulto
km23	3207	Macho	27,2	SHWB	Adulto
km23	3208	Macho	26,6	SHWB	Adulto
km23	3209	Macho	24,9	SHWB	Adulto
km23	3210	Macho	22	SHWB	Adulto
km23	3211	Macho	27,5	SHWB	Adulto
Botana	3431	Hembra	11,9	FNYOR	Juvenil
Botana	3435	Hembra	13,1	FNYOR	Juvenil
Chimayoy	3214	Macho	23,7	SHWB	Adulto
Km23	3278	Hembra	14	FNYOR	Juvenil
Chimayoy	3216	Macho	25,3	SHWB	Adulto
Chimayoy	3217	Macho	26,1	SHWB	Adulto
Chimayoy	3311	Hembra	15,4	FNYOR	Juvenil
Km23	3202	Hembra	15,5	FNYOR	Juvenil
Morar	3222	Macho	25	SHWB	Adulto
Botana	3253	Macho	11,8	WB	Juvenil
Morar	3224	Macho	22,8	SHWB	Adulto
Botana	3255	Hembra	15,9	FNYOR	Juvenil
Morar	3226	Macho	23,4	SHWB	Adulto
Morar	3228	Hembra	16,4	FNYOR	Juvenil
Morar	3237	Hembra	16,5	FNYOR	Juvenil
Botana	3432	Hembra	17	FNYOR	Juvenil
Morar	3231	Macho	24,1	SHWB	Adulto

Km23	3266	Hembra	17,2	FNYOR	subadulto
Morar	3233	Macho	25,2	SHWB	Adulto
Morar	3234	Macho	21,1	HWB	Adulto
Km23	3276	Hembra	17,7	FNYOR	subadulto
Botana	3437	Macho	12,1	WB	Juvenil
Morar	3229	Hembra	17,8	FNYOR	subadulto
Km23	3271	Hembra	18,1	FNYOR	subadulto
Chimayoy	3289	Hembra	18,2	FNYOR	subadulto
Morar	3240	Macho	23,5	SHWB	Adulto
Chimayoy	3294	Hembra	18,3	FNYOR	subadulto
Morar	3242	Macho	21,3	HWB	Adulto
Morar	3243	Macho	25,5	SHWB	Adulto
Botana	3245	Macho	24,2	HWB	Adulto
Chimayoy	3282	Hembra	18,5	FNYOR	subadulto
Chimayoy	3280	Hembra	18,8	FNYOR	subadulto
Chimayoy	3310	Hembra	18,8	FNYOR	subadulto
Botana	3434	Hembra	18,8	FNYOR	subadulto
Km23	3270	Hembra	19	FNYOR	subadulto
Chimayoy	3297	Hembra	19,6	FNYOR	subadulto
Km23	3275	Hembra	20,3	FNYOR	subadulto
Botana	3454	Macho	13,1	WB	Juvenil
Botana	3460	Macho	13,7	WB	Juvenil
Chimayoy	3320	Hembra	20,4	FNYOR	subadulto
Morar	3225	Hembra	20,6	FNYOR	subadulto
Botana	3257	Macho	22,5	SHWB	Adulto
Morar	3238	Hembra	20,7	FNYOR	subadulto
Galeras	3395	Hembra	20,7	FNYOR	subadulto
Chimayoy	3323	Hembra	24,9	FYOC	Adulto
Galeras	3414	Hembra	20,9	FNYOR	subadulto
Botana	3262	Macho	25,4	SHWB	Adulto
Botana	3263	Macho	22,3	SHWB	Adulto
Botana	3457	Macho	14,4	WB	Juvenil
Botana	3433	Macho	14,9	WB	Juvenil
Chimayoy	3389	Hembra	21	FNYOR	subadulto
Botana	3461	Macho	14,9	WB	Juvenil
Km23	3268	Macho	25,3	HWB	Adulto
Morar	3241	Hembra	21,4	FNYOR	subadulto
Km23	3277	Hembra	21,6	FNYOR	subadulto
Galeras	3399	Hembra	21,8	FNYOR	subadulto
Km23	3272	Macho	27,8	SHWB	Adulto
Chimayoy	3301	Hembra	22,2	FNYOR	subadulto

Chimayoy	3373	Hembra	22,6	FNYOR	subadulto
Galeras	3409	Hembra	22,6	FNYOR	subadulto
Chimayoy	3372	Hembra	22,7	FNYOR	subadulto
Galeras	3417	Hembra	22,7	FNYOR	subadulto
Chimayoy	3306	Hembra	27,4	FYOC	Adulto
Morar	3223	Macho	15,3	WB	Juvenil
Botana	3347	Hembra	23,3	FNYOR	subadulto
Chimayoy	3281	Macho	21,2	SHWB	Adulto
Galeras	3392	Hembra	23,5	FNYOR	subadulto
Chimayoy	3283	Macho	24,1	SHWB	Adulto
Chimayoy	3284	Macho	19,8	HWB	Adulto
Chimayoy	3285	Macho	22,5	HWB	Adulto
Chimayoy	3286	Macho	22,5	SHWB	Adulto
Chimayoy	3287	Macho	24,7	SHWB	Adulto
Botana	3254	Macho	15,8	WB	Juvenil
Galeras	3401	Hembra	24,2	FNYOR	subadulto
Chimayoy	3321	Hembra	25,3	FYOC	Adulto
Galeras	3413	Hembra	24,3	FNYOR	subadulto
Galeras	3411	Hembra	24,6	FNYOR	subadulto
Chimayoy	3309	Hembra	25,2	FNYOR	subadulto
Chimayoy	3304	Hembra	25,5	FYOC	Adulto
Chimayoy	3295	Macho	24,9	SHWB	Adulto
Morar	3220	Hembra	25,7	FNYOR	subadulto
Galeras	3416	Hembra	25,8	FNYOR	subadulto
Chimayoy	3298	Macho	22,9	SHWB	Adulto
Chimayoy	3299	Macho	23,1	SHWB	Adulto
Chimayoy	3300	Macho	26,3	SHWB	Adulto
Botana	3463	Hembra	25,8	FNYOR	subadulto
Galeras	3403	Hembra	26	FNYOR	subadulto
Chimayoy	3303	Macho	24	SHWB	Adulto
Chimayoy	3364	Hembra	26,4	FYOC	Adulto
Botana	3427	Hembra	26,4	FYOC	Adulto
Galeras	3406	Hembra	26,5	FNYOR	subadulto
Morar	3337	Hembra	27,8	FYOC	Adulto
Chimayoy	3308	Macho	21,8	SHWB	Adulto
Chimayoy	3368	Hembra	28	FYOC	Adulto
Chimayoy	3307	Hembra	28,3	FYOC	Adulto
Chimayoy	3312	Macho	23	HWB	Adulto
Chimayoy	3313	Macho	24,8	SHWB	Adulto

Chimayoy	3388	Hembra	28,5	FYOC	Adulto
Botana	3260	Hembra	28,7	FYOC	Adulto
Morar	3239	Hembra	29	FYOC	Adulto
Chimayoy	3317	Macho	25,3	SHWB	Adulto
Chimayoy	3318	Macho	23,7	SHWB	Adulto
Chimayoy	3319	Macho	18,1	SHWB	Adulto
Botana	3441	Hembra	28,4	FYOC	Adulto
Botana	3440	Hembra	29,2	FYOC	Adulto
Chimayoy	3296	Hembra	29,3	FYOC	Adulto
Morar	3221	Hembra	29,4	FYOC	Adulto
Chimayoy	3324	Macho	24,4	SHWB	Adulto
Botana	3352	Hembra	29,4	FYOC	Adulto
Chimayoy	3387	Hembra	29,4	FYOC	Adulto
Chimayoy	3293	Hembra	29,5	FYOC	Adulto
Botana	3345	Hembra	29,6	FYOC	Adulto
Morar	3330	Macho	21,9	SHWB	Adulto
Morar	3331	Macho	21,5	SHWB	Adulto
Morar	3332	Macho	21,8	SHWB	Adulto
Morar	3333	Macho	24,7	SHWB	Adulto
Morar	3334	Macho	25,2	SHWB	Adulto
Morar	3335	Macho	22,5	SHWB	Adulto
Morar	3336	Macho	22,9	SHWB	Adulto
Chimayoy	3322	Hembra	29,7	FYOC	Adulto
Morar	3338	Macho	25,5	SHWB	Adulto
Morar	3339	Macho	24	SHWB	Adulto
Morar	3340	Macho	23,2	SHWB	Adulto
Morar	3341	Macho	23,9	SHWB	Adulto
Morar	3342	Macho	23,1	SHWB	Adulto
Morar	3343	Macho	23,2	SHWB	Adulto
Morar	3344	Macho	19,6	SHWB	Adulto
Chimayoy	3215	Hembra	29,8	FYOC	Adulto
Botana	3346	Macho	23,7	SHWB	Adulto
Chimayoy	3314	Hembra	29,8	FYOC	Adulto
Morar	3232	Hembra	29,9	FYOC	Adulto
Chimayoy	3379	Hembra	29,9	FYOC	Adulto
Chimayoy	3374	Hembra	30	FYOC	Adulto
Chimayoy	3384	Hembra	30	FYOC	Adulto
Galeras	3423	Hembra	30,1	FYOC	Adulto
Botana	3353	Macho	23,8	SHWB	Adulto
Botana	3354	Macho	20,3	SHWB	Adulto
Botana	3355	Macho	23,5	SHWB	Adulto

Botana	3356	Macho	24,7	SHWB	Adulto
Botana	3357	Macho	21,5	SHWB	Adulto
Botana	3358	Macho	19,2	HWB	Adulto
Botana	3359	Macho	24,4	SHWB	Adulto
Botana	3360	Macho	22,5	SHWB	Adulto
Botana	3361	Macho	22,2	SHWB	Adulto
Botana	3430	Macho	16	WB	Juvenil
Chimayoy	3363	Macho	23	SHWB	Adulto
Km23	3269	Hembra	30,2	FYOC	Adulto
Chimayoy	3365	Macho	21,2	SHWB	Adulto
Chimayoy	3366	Macho	21,6	SHWB	Adulto
Chimayoy	3367	Macho	23,7	SHWB	Adulto
Botana	3256	Hembra	30,3	FYOC	Adulto
Chimayoy	3369	Macho	22,5	SHWB	Adulto
Chimayoy	3370	Macho	24,2	SHWB	Adulto
Chimayoy	3371	Macho	23,5	SHWB	Adulto
Chimayoy	3291	Hembra	30,3	FYOC	Adulto
Chimayoy	3385	Hembra	30,3	FYOC	Adulto
Botana	3328	Hembra	30,4	FYOC	Adulto
Chimayoy	3375	Macho	24	SHWB	Adulto
Chimayoy	3376	Macho	23,3	SHWB	Adulto
Chimayoy	3315	Hembra	30,5	FYOC	Adulto
Chimayoy	3378	Macho	22,7	SHWB	Adulto
Botana	3349	Hembra	30,5	FYOC	Adulto
Chimayoy	3380	Macho	22,7	SHWB	Adulto
Chimayoy	3381	Macho	22,2	SHWB	Adulto
Botana	3362	Macho	16,3	WB	Juvenil
Botana	3250	Hembra	30,6	FYOC	Adulto
Botana	3258	Hembra	30,6	FYOC	Adulto
Chimayoy	3377	Hembra	30,6	FYOC	Adulto
Chimayoy	3386	Macho	23,4	SHWB	Adulto
Morar	3230	Hembra	30,7	FYOC	Adulto
Chimayoy	3292	Hembra	30,7	FYOC	Adulto
Galeras	3391	Hembra	30,7	FYOC	Adulto
Chimayoy	3390	Macho	23,7	SHWB	Adulto
Galeras	3397	Hembra	30,7	FYOC	Adulto
Botana	3446	Hembra	30,8	FYOC	Adulto
Galeras	3393	Macho	21	SHWB	Adulto
Galeras	3394	Macho	22,6	SHWB	Adulto

Botana	3249	Hembra	30,9	FYOC	Adulto
Galeras	3396	Macho	20,3	HWB	Adulto
Chimayoy	3213	Hembra	31	FYOC	Adulto
Galeras	3398	Macho	24,7	SHWB	Adulto
Botana	3252	Hembra	31,3	FYOC	Adulto
Galeras	3400	Macho	24,7	SHWB	Adulto
Botana	3248	Hembra	31,4	FYOC	Adulto
Galeras	3402	Macho	22,4	SHWB	Adulto
Botana	3350	Hembra	31,4	FYOC	Adulto
Galeras	3404	Macho	24,7	SHWB	Adulto
Morar	3235	Hembra	31,6	FYOC	Adulto
Galeras	3412	Hembra	31,7	FYOC	Adulto
Galeras	3407	Macho	24,2	SHWB	Adulto
Galeras	3408	Macho	21,5	SHWB	Adulto
Botana	3443	Hembra	31,7	FYOC	Adulto
Chimayoy	3316	Hembra	31,8	FYOC	Adulto
Botana	3259	Hembra	31,9	FYOC	Adulto
Botana	3348	Hembra	32	FYOC	Adulto
Botana	3251	Hembra	32,1	FYOC	Adulto
Botana	3326	Hembra	32,1	FYOC	Adulto
Galeras	3415	Macho	23,9	SHWB	Adulto
Galeras	3421	Hembra	32,1	FYOC	Adulto
Botana	3445	Hembra	32,4	FYOC	Adulto
Km23	3204	Hembra	32,5	FYOC	Adulto
Galeras	3419	Macho	24,2	SHWB	Adulto
Botana	3261	Hembra	32,5	FYOC	Adulto
Km23	3274	Hembra	32,6	FYOC	Adulto
Galeras	3422	Macho	24,6	SHWB	Adulto
Galeras	3422	Macho	24,6	SHWB	Adulto
Galeras	3422	Macho	24,6	SHWB	Adulto
Galeras	3420	Hembra	32,6	FYOC	Adulto
Morar	3424	Macho	22,7	HWB	Adulto
Morar	3425	Macho	23,1	HWB	Adulto
Morar	3426	Macho	22,8	SHWB	Adulto
Botana	3325	Hembra	33	FYOC	Adulto
Morar	3451	Macho	16,4	HWB	Juvenil
Km23	3203	Macho	16,8	WB	Juvenil
Botana	3429	Macho	16,9	WB	Juvenil
Botana	3247	Hembra	33,2	FYOC	Adulto
Km23	3273	Hembra	33,2	FYOC	Adulto
Km23	3265	Macho	17,7	WB	Juvenil

Botana	3351	Hembra	33,2	FYOC	Adulto
Botana	3246	Hembra	33,3	FYOC	Adulto
Km23	3264	Macho	17,9	WB	Adulto
Morar	3236	Macho	18	WB	Juvenil
Botana	3438	Macho	25	SHWB	Adulto
Botana	3439	Macho	21,5	SHWB	Adulto
Botana	3327	Hembra	33,4	FYOC	Adulto
Chimayoy	3290	Hembra	33,7	FYOC	Adulto
Botana	3442	Macho	22,7	WB	Adulto
Botana	3444	Hembra	32,7	FYOC	Adulto
Galeras	3418	Hembra	33,9	FYOC	Adulto
Km23	3212	Hembra	34,3	FYOC	Adulto
Galeras	3410	Hembra	34,4	FYOC	Adulto
Botana	3447	Macho	22,8	WB	Adulto
Morar	3448	Macho	17,8	SHWB	Adulto
Morar	3449	Macho	17,7	SHWB	Adulto
Morar	3450	Macho	18,2	HWB	Adulto
Chimayoy	3288	Macho	18,3	WB	Adulto
Chimayoy	3452	Macho	19,8	SHWB	Adulto
Chimayoy	3453	Macho	20,8	HWB	Adulto
Botana	3428	Macho	18,9	WB	Adulto
Botana	3455	Macho	18	HWB	Adulto
Botana	3456	Macho	16,6	SHWB	Adulto
Km23	3267	Macho	19,4	WB	Adulto
Botana	3458	Macho	18,3	SHWB	Adulto
Botana	3459	Macho	16,9	HWB	Adulto
Botana	3436	Macho	20	WB	Adulto
Chimayoy	3279	Macho	22,4	WB	Adulto
Botana	3462	Macho	23,7	SHWB	Adulto
Chimayoy	3302	Hembra	34,6	FYOC	Adulto
Botana	3464	Macho	23,6	SHWB	Adulto