



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Composición y estructura de ensambles de anuros y su interacción con las características del hábitat en el piedemonte llanero colombiano

Flor Alicia Caro Cruz

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Área Curricular de Biología
Bogotá, Colombia
2014

Composición y estructura de ensambles de anuros y su interacción con las características del hábitat en el piedemonte llanero colombiano

Flor Alicia Caro Cruz

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título
de:

Magíster en Ciencias - Biología

Directora:

Dra. Martha Lucía Calderón Espinosa

Asesor:

Msc. Rafael Moreno Arias

Línea de Biodiversidad y Conservación

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Área Curricular de Biología

Bogotá, Colombia

2014

A Dios, a mis padres, hermanos y amigos por ser parte fundamental de mi vida.

Agradecimientos

En primer lugar, agradezco a Dios por las bendiciones recibidas y a mi familia por su paciencia, comprensión y total apoyo en cada proyecto de mi vida.

A la Universidad Nacional de Colombia, alma máter y segundo hogar.

A la profesora Martha Lucía Calderón, directora de Tesis, que aportó sus conocimientos, su tiempo y oportunas sugerencias para el buen desarrollo de la investigación y el enriquecimiento del documento y por la confianza depositada en mí.

Un agradecimiento especial a Rafael Ángel Moreno, por su asesoría, dedicación desinteresada, por aportar todo su conocimiento y su tiempo en todo el proceso de investigación y el desarrollo del documento y por la confianza que ha puesto en mí.

A la profesora María Cristina Ardila Robayo, directora de la Estación de Biología Tropical “Roberto Franco” – EBTRF, por su constante apoyo, sugerencias y colaboración en lo personal y en mi desarrollo profesional.

Este proyecto fue posible gracias al Convenio interinstitucional número PE.GDE.1.4.7.1.10.017, celebrado entre la Universidad Nacional y Cormacarena, liderado por la Profesora María Cristina Ardila Robayo y el Doctor Mauricio Torres Munevar, a quienes agradezco por la oportunidad de participar en el convenio.

A Willington Martínez, Dario Miramag, Deiby Rodríguez y Esneider Castro por el apoyo en campo y en laboratorio, por su gran apoyo en largas jornadas de trabajo y sin quienes no hubiera sido posible lograr tener la calidad del muestreo y los datos para el desarrollo del presente documento.

Al grupo de estudio herpetológico “Federico Medem” de la Universidad de los Llanos (Unillanos) y a su coordinador Jorge Astwood, quienes bajo la dirección de la profesora María Cristina Ardila, realizaron el estudio de contenidos estomacales.

A la profesora Olga Castaño, por el apoyo y sugerencias y a su grupo de investigadores y amigos del grupo de herpetología del Instituto de Ciencias Naturales, en especial a Gladys Cardenas, Guido Fabian Medina y Juan Carvajal por los valiosos aportes y comentarios que ayudaron a fortalecer el documento y ante todo por el apoyo constante. A Adriana González, Azarys Paternina, Alex Trujillo, Miller Castañeda y Miguel Méndez.

A los investigadores y amigos del laboratorio de Anfibios del Instituto de Ciencias Naturales, Sandy Arroyo, Marvin Anganoy, Raul Pedroza y Gustavo Ballen por su colaboración en la verificación e identificación del material de referencia.

A Dayana Sierra y Jaime Rueda por el apoyo en la digitalización de los datos y la obtención de información de referencia.

Al ingeniero forestal Wilson Sandoval, por su valiosa colaboración en la parte de vegetación.

A Jorge Astwood, quien con su amistad y experiencia profesional me oriento en un momento de oscuridad.

A los dueños y encargados de los predios por los respectivos permisos para desarrollar la investigación en cada sitio de trabajo.

A todas las personas que han aportado de alguna manera al desarrollo de esta investigación y a los amigos del alma que he abandonado para poder dedicarme a mis ranas, por el apoyo y el cariño contante.

Resumen

Se determinó la composición y estructura de cinco ensamblajes de anuros en bosques con diferente grado de alteración antrópica y el uso de los recursos espacial y alimenticio. Se analizó la relación entre atributos de los ensamblajes y el uso de recursos con variables del hábitat a través del tiempo. El estudio fue realizado en las reservas forestales Vanguardia y Buenavista, municipio de Villavicencio - Meta. La técnica de muestreo fue por encuentros visuales (VES) limitada por tiempo. Se registraron 1124 individuos pertenecientes a 28 especies (13 géneros y 7 familias); las familias más ricas en número de géneros y especies fueron Hylidae y Leptodactylidae, y en número de individuos fueron Craugastoridae, Aromobatidae e Hylidae. Los géneros con mayor número de individuos fueron *Pristimantis* y *Allobates*. No se encontraron diferencias significativas en la estructura de ensamblajes entre sitios ni entre épocas pero sí en la composición. Al comparar cada sitio a través del tiempo se encontró diferencias en estructura y composición asociadas al grado de intervención antrópica de los sitios. Se encontró uso diferencial del recurso espacial y alimenticio entre sitios más no tanto entre épocas, mostrando uso preferencial dependiendo de la especie en sitios más o menos degradados. Se encontró correlaciones significativas entre atributos de los ensamblajes y uso de recursos con variables del hábitat observando que los ensamblajes más diversos y estables ocurrieron en los sitios más conservados y en épocas de lluvia donde hay mayor oferta de recursos y mayor estabilidad microambiental. La repartición en el eje del recurso alimenticio fue la que permitió la coexistencia de las especies.

Palabras clave: Composición, estructura, ensamblajes, nicho ecológico, intervención antrópica

Abstract

The composition and structure of five anuran assemblages in forests with different degrees of anthropogenic alteration and use of space and food resources are determined. The relationship between attributes assemblies and resource use with habitat variables over time were analyzed. The study was conducted in forest reserves Vanguardia and Buenavista town of Villavicencio - Meta. The sampling technique was by visual encounters (VES) limited by time. 1124 individuals belonging to 28 species (13 genera and 7 families) were recorded; the richest families in number of genera and species were Hylidae and Leptodactylidae, and number of individuals were Craugastoridae, Aromobatidae and Hylidae. The genera with more individuals were *Pristimantis* and *Allobates*. No significant differences in the structure of assemblages between sites or between seasons, but if the composition is found. By comparing each site over time differences in structure and composition associated with the degree of human intervention sites were found. Differential use of space and food resources between sites but not much between seasons was found, showing preferential use depending on the species more or less degraded sites. Significant correlations between attributes assemblies and resource use with habitat variables noting that the most diverse and stable assemblages occurred in the most conserved sites in the rainy season where there is greater supply of resources and greater stability microenvironmental was found. The distribution on the axis of food resource was what enabled the coexistence of species.

Keywords: Composition, structure, assemblies, ecological niche, human intervention

Contenido

1. Capítulo 1.....	21
1.1 Marco conceptual	21
1.1.1 Ensamble.....	21
1.1.2 Propiedades de los ensambles	21
1.1.3 Factores que determinan diversidad de ensambles de anuros	23
1.1.4 Nicho ecológico	24
1.2 Métodos	26
1.2.1 Área de estudio.....	26
1.2.2 Diseño del muestreo.....	31
2. Capítulo 2. Composición y estructura de ensambles de anuros en áreas de bosques con distinto grado de intervención antrópica.....	35
2.1 Resumen	35
2.2 Introducción	35
2.3 Métodos	38
2.3.1 Caracterización del grado de intervención antrópica en los sitios de estudio .	38
2.3.2 Representatividad del muestreo	38
2.3.3 Diversidad de anuros.....	39
2.3.4 Relación entre la composición y estructura de los ensambles de anuros con las variables del hábitat y la variación estacional	40
2.4 Resultados	40
2.4.1 Caracterización del grado de intervención antrópica en los sitios de estudio .	40
2.4.2 Representatividad del muestreo	43
2.4.3 Diversidad de anuros.....	44
2.4.4 Relación entre la composición y estructura de los ensambles de anuros con las variables del hábitat y la variación estacional	55
2.5 Discusión	56

3. Capítulo 2. Uso de los recursos espacial y alimenticio en ensambles de anuros en áreas de bosques con distinto grado de intervención antrópica y diferentes épocas climáticas	68
3.1 Resumen	68
3.2 Introducción	68
3.3 Métodos	71
3.3.1 Muestreo y toma de datos	71
3.3.2 Uso del recurso espacial y alimenticio	72
3.3.3 Relaciones entre el uso de los recursos y las variables del hábitat en las diferentes épocas climáticas	74
3.4 Resultados	74
3.4.1 Uso del recurso espacial y alimenticio	74
3.4.2 Traslape de nicho espacial y alimenticio	76
3.4.3 Amplitud de nicho	79
3.4.4 Relaciones entre el uso de los recursos de los ensambles de anuros con las variables del hábitat y la variación estacional	81
3.5 Discusión	82
4. Conclusiones y recomendaciones	86
4.1 Conclusiones	86
4.2 Recomendaciones	88

Lista de figuras

Figura 1-1: Área de estudio: Reservas forestales Vanguardia y Buenavista, Villavicencio, Meta-Colombia. 1: Vanguardia (VG), 2: Buenavista (BV), 3: San José Bajo (SJ), 4: Jardín Botánico (JB), 5: El Carmen (EC).....	26
Figura 1-2: Climograma medias mensuales Estación Vanguardia para el 2011. Datos tomados de IDEAM, 2011	27
Figura 2-1: Estructura horizontal y vertical de la vegetación de áreas de bosque. A-B: Vanguardia; C-D: Buenavista; E-F: San José Bajo; G-H: Jardín Botánico; I-J: El Carmen. Clases diamétricas: I = 0 – 10 cm, II =11 – 20 cm, III =21 – 30 cm, IV =31 – 40 cm, V =41 – 50 cm, VI = >50 cm.	41
Figura 2-2. Dendrograma de similaridad entre sitios de muestreo según variables clasificatorias de intervención antrópica.	42
Figura 2-3. Curvas de acumulación de especies de anuros general para todos los sitios	43
Figura 2-4. Curvas de rarefacción de las especies por áreas de bosque (VG: Vanguardia, SJ: San José Bajo, BV: Buenavista, JB: Jardín Botánico y EC: El Carmen).....	44
Figura 2-5. Porcentaje de géneros, especies e individuos registrados por familia.	45
Figura 2-6. Composición general de los ensamblajes de anuros.....	46
Figura 2-7. Curvas rango-abundancia general de los ensamblajes de anuros. VG: Vanguardia, SJ: San José Bajo, BV: Buenavista, JB: Jardín Botánico y EC: El Carmen. Para el nombre de la especie correspondiente a cada letra ver anexo B.....	47
Figura 2-8. Dendrograma de similaridad entre sitios de muestreo.	49
Figura 2-9. Curvas de rarefacción de especies por época climática.	50
Figura 2-10. Curvas rango-abundancia de especies por época climática. Para el nombre de la especie correspondiente a cada letra ver anexo B.....	50
Figura 2-11. Dendrograma de similaridad entre épocas de muestreo.	51
Figura 2-12. Dendrograma de similaridad entre la diversidad alfa para cada sitios de muestreo.	52
Figura 2-13. Curvas rango-abundancia de ensamblajes de anuros entre épocas climáticas. A: época seca, B: transición. C: época de lluvias. VG: Vanguardia, BV: Buenavista, SJ: San José Bajo, JB: Jardín Botánico, EC: El Carmen. Para el nombre de la especie correspondiente a cada letra ver Anexo A.....	53

Figura 2-14. Dendrograma de similaridad entre sitios y por épocas de muestreo.....	55
Figura 3-1. Abundancia general de anuros en las diferentes variables del hábitat y microhábitat.	74
Figura 3-2. Porcentaje de ítems de presas consumidas por anuros	76
Figura 3-3. Similitudes unificadas del traslape de nicho espacial y de la actividad entre especies. Los óvalos agrupan a las especies que ocupan nichos que no fueron identificados como significativamente diferentes mediante la prueba con modelos nulos.	76
Figura 3-4. Similitudes unificadas del traslape de nicho alimenticio entre especies. Los óvalos agrupan especies que ocupan nichos que no fueron identificados como significativamente diferentes mediante la prueba con modelos nulos.	78
Figura 3-5. Valor promedio del traslape de nicho en los sitios y por épocas climáticas. VG: Vanguardia, SJ: San José Bajo, BV: Buenavista, JB: Jardín Botánico y EC: El Carmen.....	79
Figura 3-6. Valor promedio de la amplitud de nicho en los sitios y por épocas climáticas. VG: Vanguardia, SJ: San José Bajo, BV: Buenavista, JB: Jardín Botánico y EC: El Carmen.....	81

Lista de tablas

Tabla 2-1. Valores comparativos de la distribución de las curvas rango-abundancia entre áreas de bosque mediante la prueba Kolmogorov-Smirnov	47
Tabla 2-2. Valores de significancia de la prueba de Bonferroni para evaluar contrastes del ANOSIM.	48
Tabla 2-3. Complementaridad de especies entre áreas de bosque. VG: Vanguardia, SJ: San José Bajo, BV: Buenavista, JB: Jardín Botánico y EC: El Carmen	48
Tabla 2-4. Valores significativos de asociación de la diversidad de anuros y los factores ambientales y del hábitat por áreas de bosque.....	56
Tabla 3-1. Amplitud de nicho estandarizada de Levins para los anuros del piedemonte.	80
Tabla 3-1. Continuación	80
Tabla 3-2. Valores significativos de la asociación del traslape y amplitud de nicho con factores ambientales y del hábitat por sitios de muestreo.....	81

Introducción

Diversos estudios demuestran que la estructura del hábitat juega un papel importante en las interacciones bióticas y abióticas entre especies. Se ha observado que la remoción de la cobertura arbórea provoca alteraciones microclimáticas, como el aumento en la temperatura, disminución en la humedad del suelo y de la atmósfera, mayor velocidad del viento (Saunders *et al.*, 1991; Murcia, 1995); además de la disminución de los recursos alimenticios y espaciales, afectando funciones ecosistémicas (Pérez, 2011).

Los organismos responden diferencialmente a las alteraciones de sus hábitats. Williams & Hero (1998), sugieren que las características ecológicas de las especies (intervalos de distribución, especialización de hábitos, modos reproductivos, demografía) determinan cuáles son las más vulnerables a las amenazas de extinción. Es decir, dependiendo de sus características ecológicas, diferentes especies responden diferencialmente a los mismos efectos antrópicos (Lips *et al.*, 2003; Gutiérrez Cárdenas y Bock, 2005).

El principal factor que interviene en la pérdida de hábitat es la agricultura, seguida de la explotación forestal, la transformación de bosques en pastizales para ganadería y los asentamientos humanos (construcción de vías, urbanización e infraestructura) (Young *et al.*, 2004; Pineda & Halffter, 2005). Dichas intervenciones generan un cambio de las condiciones naturales originales y producen diferentes efectos sobre el ambiente como la simplificación en la estructura espacial del hábitat y con ello la reducción de refugio para la fauna a diversos niveles llegando a afectar la dinámica, abundancia y estructura de las comunidades faunísticas locales y regionales (Otálora-Ardila, 2003; Buskirk & Arioli, 2005; Pineda & Halffter, 2005).

Los anfibios representan un grupo de interés por sus particularidades morfológicas y fisiológicas que los hace dependientes de las condiciones ambientales (Vargas-S &

Castro-H, 1999; Acosta-Galvis, 2000). La mayoría de las especies presenta ciclos de vida bifásicos, una fase larval que se desarrolla en el agua y una etapa adulta por lo general terrestre, en las cuales requieren diferentes hábitats y tipos de alimento. Los anfibios presentan diferentes modos reproductivos que en la mayoría de los casos se encuentran asociados a ambientes naturales (Acosta-Galvis, 2000) que los hacen vulnerables a cambios en su entorno y a la transformación y degradación de sus hábitats (Vargas-S & Castro-H, 1999; Acosta-Galvis, 2000; Lips *et al.*, 2003; Pineda & Halffter, 2005) y pueden llegar a señalar la calidad del hábitat y de las alteraciones ambientales (Lynch & Renjifo, 2001; Páez *et al.*, 2002; Stuart *et al.*, 2004; Pineda & Halffter, 2005).

De hecho, a nivel mundial, los anfibios llaman la atención por la velocidad a la que se están extinguiendo, lo que ha sido interpretado como una señal de alerta a los cambios realizados por el hombre sobre su entorno (Acosta-Galvis, 2000; Lynch & Renjifo, 2001; Young *et al.*, 2004). La pérdida y el deterioro del hábitat causado por actividades antropogénicas son las principales amenazas para la supervivencia de los anfibios, especialmente en las regiones tropicales donde la diversidad biológica es alta y las tasas de deforestación son elevadas (Young *et al.*, 2004; Pineda & Halffter, 2005). Ésta es una situación generalizada que afecta a nueve de cada diez especies (86% de las especies amenazadas en el mundo) causa la disminución gradual y fragmentación de las poblaciones de anfibios (Young *et al.*, 2004; Stuart *et al.*, 2004; Pineda & Halffter, 2005; Urbina-Cardona, 2008).

Cambios en la estructura del hábitat lleva a la alteración de los patrones de actividad de los anuros, modificando su composición, abundancias, distribución y sus estructuras (Rincón-F. & Castro-H., 1998; Vargas-S & Castro-H, 1999; Arroyo, 2002; Arroyo *et al.*, 2003; Herrera *et al.*, 2004; Suárez-Badillo & Ramírez-Pinilla, 2004; García-R *et al.*, 2005; Pineda & Halffter, 2005; Buskirk & Arioli, 2005; García-R *et al.*, 2007; Halffter, 2009; Stelatelli & Vega, 2010; Pérez, 2011), siendo los anfibios que tienen distribución restringida, como los de regiones montañosas y que presentan ciclos de vida terrestres, los que tienen más probabilidad de estar amenazados que las especies con características y requerimientos más amplios y variados (Young *et al.*, 2004).

Para el piedemonte llanero, donde se presentan ecosistemas de transición entre sabanas bien diferenciadas y la cordillera, y por tanto se considera banco genético encargado de proteger y mantener la fauna orinocense y andina (IGAC, 2004), es difícil detener la pérdida de hábitat, aún para especies que viven dentro de áreas protegidas (Young *et al.*, 2004). Tal es el caso de la zona de estudio, en las reservas forestales Vanguardia y Buenavista, ya que en la actualidad el piedemonte experimenta un acelerado proceso de transformación por diferentes actividades humanas, principalmente debido a procesos de urbanización, y el desarrollo de actividades económicas como la agricultura y ganadería (Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona, 2009). Dichas actividades iniciaron con la colonización en los años cincuenta cuando se emplearon áreas de bosque para la producción agrícola y pecuaria lo que generó cambios drásticos en la cobertura vegetal y contaminación de fuentes de agua (Angulo *et al.*, 2006), alterando los ecosistemas naturales y reduciéndolos a pequeños parches aislados de la vegetación original (Saunders *et al.*, 1991; Isaacs, 2011).

Lo anterior, sumado a la creciente preocupación por la pérdida de biodiversidad que pone en manifiesto la necesidad de cuantificar y comprender cambios temporales en los atributos de la diversidad (Dornelas *et al.*, 2013), lleva a la necesidad de conocer y analizar los patrones en la composición y estructura de ensamblajes de anuros del piedemonte, asociados a la transformación de hábitats y la variación de la precipitación, se plantean las siguientes preguntas de investigación:

1. ¿Cuál es la composición y estructura de ensamblajes de anuros en áreas de bosques con distinto grado de intervención antropogénica y en diferentes épocas climáticas?
2. ¿Cuál es el uso de los recursos: espacial (hábitat y microhábitat) y alimenticio, en los ensamblajes de anuros que habitan bosques con distinto grado de intervención antropogénica, en diferentes épocas climáticas?
3. ¿Qué relaciones se presentan entre la composición y estructura de ensamblajes de anuros, las variables del hábitat y la variación estacional del uso de recursos?

4. ¿Cuál de los factores estudiados (cobertura vegetal, recurso espacial, recurso alimenticio) se asocian en mayor medida en la composición y estructura en los ensambles de anuros del piedemonte colombiano?

De todo lo anterior, se resume que realizar estudios ecológicos a nivel de ensambles para conocer la diversidad y la respuesta de los anuros ante la intervención antrópica, son de gran relevancia para la región del piedemonte llanero, porque permiten identificar y evaluar patrones de cambio en la diversidad de anuros asociados con la intervención humana, así mismo, los estudios temporales de la biodiversidad son esenciales para la predicción de los cambios futuros en la estructura de la comunidad y en la función del ecosistema (Dornelas *et al.*, 2013). De aquí que la importancia del estudio de la fauna anura en las reservas forestales Vanguardia y Buenavista radique precisamente en el distinto grado de alteración antrópica que están sufriendo, aun siendo áreas de protección y las cuales deben ser prioritarias a la hora de tomar decisiones sobre la conservación de anfibios. Actualmente no existen programas de monitoreo de anuros para el piedemonte llanero, que asocien variables bióticas y abióticas en el tiempo, por lo cual esta investigación provee una base cuantitativa y contrastable para la implementación de dichos programas.

1. Capítulo 1

1.1 Marco conceptual

1.1.1 Ensamble

La definición de ensamble ha sido un tema ampliamente discutido; las primeras definiciones hablan de especies cercanas taxonómicamente, en lugares particulares, siendo un sinónimo del término comunidad (Istock, 1973; Begon *et al.*, 1990). Brown (1995), argumenta que un ensamble está compuesto por especies relacionadas cercanamente, que coexisten y difieren en ciertos atributos como uso de los recursos tróficos y del microhábitat, entre otros. Siguiendo a Fauth *et al.* (1996), el término ensamble hace referencia a un grupo de especies pertenecientes a un taxón particular (Anuros) y que comparten recursos similares (Insectívoros de bosque) en un mismo espacio geográfico (Piedemonte llanero) y en un tiempo común. Esta última definición fue adoptada para el presente estudio, ya que integra los diferentes componentes a evaluar sobre las especies de anuros y sus hábitats.

1.1.2 Propiedades de los ensambles

Entre las propiedades que presentan los ensambles está la diversidad de especies, evaluada por la composición y estructura que varían según las especies que la conforman, las interacciones entre ellas y con el ambiente (Brown, 1995). La estructura y composición de especies en un ensamble puede cuantificarse mediante el análisis de los patrones de diversidad (diversidad alfa, beta y gama), los cuales pueden variar según la escala de trabajo, ya que en ecología no hay ningún tipo de regla de cómo definir la escala espacial de una comunidad o ensamble (Halffter, 2009). Así, la diversidad total a una escala está determinada por la diversidad de la escala próxima anterior (componente alfa) y la diversidad entre dichas unidades (componente beta) (Loreau, 2000); para el presente estudio la escala local hace referencia a cada sitio muestreado (bosque con diferente grado de intervención antrópica), la diversidad beta a la diversidad entre estas

áreas de bosque y la diversidad total se mostrará para el total de los sitios, todos presentes en el piedemonte llanero.

Whittaker en 1972 propuso por primera vez estimadores de la diversidad descomponiéndola en tres componentes: locales (α), regionales (β) y globales (γ). El uso de los conceptos de diversidad alfa, beta y gama han ido profundizado el entendimiento de los patrones de diversidad biológica (Piñero, 2005; Halffter, 2009).

La *diversidad alfa o local* (α), es la riqueza de especies a nivel local de una comunidad o ensamble que se considera homogéneo (Urbina-Cardona & Reynoso, 2005), es medida como el número de especies de una comunidad (riqueza específica), siendo la forma más sencilla de evaluar la diversidad puntual y provee información suficiente sobre procesos ecológicos e históricos (Halffter *et al.*, 2001).

La *diversidad beta* (β), es la diversidad entre hábitats o grado de cambio (reemplazo) en la composición de especies entre diferentes componentes ambientales, ecosistemas o comunidades (Urbina-Cardona & Reynoso, 2005). También se puede medir como la similitud o sobreposición de especies, permitiendo ver tanto la riqueza local, y las diferencias bióticas como componentes positivos de la diversidad biológica (Colwell & Coddington, 1994).

La *diversidad gamma* (γ), se refiere a la diversidad total o riqueza de especies a nivel regional o a escala del conjunto que integra el paisaje, como resultado de la diversidad alfa y beta (Piñero, 2005; Urbina-Cardona & Reynoso, 2005).

En términos de diversidad de anfibios, América del Sur es el más rico de los continentes en cuanto al número de especies, lo que se debe a la historia geológica, posición tropical, extensas áreas húmedas y diversidad de hábitats (Young *et al.*, 2004). Según Hedges (1996), los linajes de los anfibios se dispersaron por América del Sur antes de la separación de los continentes. La elevación de los Andes, creó diversas barreras que junto con factores climáticos generaron patrones de hábitats húmedos y secos. Las especies más dependientes a sitios húmedos tienen áreas de distribución restringidos, mientras especies de tierras bajas, con pocas barreras de dispersión, presentan intervalos de distribución más amplios (Young *et al.*, 2004).

1.1.3 Factores que determinan diversidad de ensamblajes de anuros

Existen factores que regulan el establecimiento y mantenimiento de los ensamblajes, pueden ser exógenos (factores ambientales, climáticos y topográficos) y/o endógenos (interacciones interespecíficas), los cuales pueden operar conjuntamente o no (Brown, 1995; Lima & Goitein, 2001). Dichos factores determinan la diversidad de anuros a varias escalas: a escala regional, el mayor determinante es el clima, el cual se ve afectado por la latitud y la altitud. La variación latitudinal, aparte de estar correlacionada con la variación en el clima se correlaciona con la riqueza de recursos en el mundo, ya que la temperatura media y la humedad decrecen con el aumento de latitudes. Así por ejemplo, América del Sur es el continente más rico en cuanto al número de especies de anfibios, lo que se debe a su historia geológica, posición tropical, a que presenta extensas áreas húmedas y diversidad de hábitats (Young *et al.*, 2004).

La diversidad de especies es mayor en los trópicos que en las zonas templadas, debido a una vegetación más compleja y humedad más estable (Pianka, 1966; Morales-Castilla & García-Valdés, 2014). Adicionalmente, factores biogeográficos, geológicos y topográficos pueden también cambiar los tipos de vegetación y a las condiciones climáticas a gran escala, por lo tanto afectando la diversidad de anuros son factores de alcance regional como el clima, eventos históricos y patrones biogeográficos (Holt, 1993; Loreau, 2000; Herrera *et al.*, 2004; Halffter & Moreno, 2005).

A escala local, las interacciones interespecíficas son el factor más fuerte en la regulación y constitución de los ensamblajes, mientras que a escala regional son factores de alcance regional como el clima, eventos históricos y patrones biogeográficos (Holt, 1993; Loreau, 2000; Herrera *et al.*, 2004; Halffter & Moreno, 2005). El análisis de la composición y estructura de un ensamblaje ayuda a interpretar como están coexistiendo e interactuando las especies (Rincón-F. & Castro-H., 1998).

Los factores abióticos también afectan la coexistencia de las especies en los ensamblajes; por ejemplo, la temperatura del ambiente y el fotoperíodo que dependen de los periodos de temperaturas y precipitación, afectan los patrones de actividad de los anuros (Canavero *et al.*, 2008; Stellatelli & Vega, 2010). La estabilidad ambiental también puede actuar como un filtro de nicho en ciertos sistemas, promoviendo la regulación de los ensamblajes no sólo como un factor exógeno, sino también a través de la promoción de la

competencia como factor de regulación endógeno; por ejemplo, en ambientes no alterados por el hombre es más probable encontrar especies con características divergentes en el uso de los recursos mientras que, en ambientes alterados, es más probable que las especies converjan en el uso del recurso más abundante y estable (Schoener, 1982).

Los ambientes modificados pueden llegar a ser sitios difíciles para ser recolonizados o para permitir la existencia de algunas especies de anfibios debido a los requerimientos biológicos como la especificidad a hábitat y microhábitats, a la tasa de evapotranspiración, a la presencia de cuerpos de agua y modos reproductivos que necesiten de la humedad relativa (Duellman & Trueb, 1994; Sttebins & Cohen, 1995; Pearman, 1997; Lips, 1998).

La precipitación el principal factor que regula los eventos reproductivos de muchas especies de anfibios, esto los hace los vertebrados más dependientes a la humedad (McDiarmid, 1994). En los Anuros, los modos reproductivos evolucionaron en diferentes linajes en su filogenia y otros lo han hecho en solo uno (Duellman, 1989). Duellman & Trueb (1986) definieron los modos reproductivos en los anfibios como la combinación de factores de ovoposición y desarrollo, incluidos los sitios de ovoposición, características del ovario y las posturas, tasa y duración de desarrollo, estadio y tamaño de eclosión y tipo de cuidado parental si existe. Los anuros tienen dos tipos de patrones reproductivos temporales: explosivos y prolongados. Las especies con reproducción explosiva tienen periodos de actividad reproductiva cortos (horas o días) y las especies con reproducción prolongada la actividad reproductiva puede durar meses (Rodríguez *et al.*, 2004). Dentro de los vertebrados, los anfibios son el grupo con mayor diversidad de modos reproductivos, observándose desde huevos y larvas acuáticas a huevos y larvas independizados del ambiente acuático (Perotti, 1997).

1.1.4 Nicho ecológico

Un concepto importante dentro de la coexistencia de las especies es el de nicho ecológico, que generalmente tiene tres enfoques, el de nicho vacío de Grinnell (1917) que se enfoca en el hábitat, el de Hutchinson (1957), que se enfoca en una especie y describe una sola interacción, luego Chase y Leibold (2003) intentaron integrar el nicho

de Grinnell y Hutchinson teniendo en cuenta la unión del nicho realizado por varias especies, aun cuando el concepto de nicho mejoro, sigue siendo un desafío el cómo medir en la realidad. Por último está el concepto de MarcArthur & Levin (1967), que se enfocan en las especies y en el uso que hacen de recursos, este último es el que se utilizó en este trabajo, porque es un concepto operativo (que es fácilmente aplicable en el mundo real y además trae implícito la interacción con otras especies a partir del uso compartido de los recursos), es cuantitativo y multidimensional (porque permite medir varios aspectos de la historia natural de las especies), por ejemplo el eje de nicho espacial, alimenticio (Schoener, 2009).

La coexistencia y las interacciones interespecíficas, vistas como procesos de competencia y depredación, pueden dar resultado a la partición de los recursos en un ensamble, lo cual está relacionado con el concepto de nicho ecológico, debido a que dicho concepto es inaplicable en la práctica, sobre el papel funcional de las especies se han seleccionado tres dimensiones principales: alimentación, espacio y tiempo de actividad (Pianka, 1973).

Uno de los pasos para entender la organización de un ensamble o comunidad es la medida del traslape de recursos utilizados entre las especies que lo conforman, este traslape mide la similaridad de uso de los recursos (Abrams, 1980). La manera en la cual las especies dentro de una comunidad ecológica se reparten los recursos disponibles entre ellas mismas es la principal determinante de la diversidad de especies coexistentes (Toft, 1980; Parmelee, 1999).

De acuerdo con Pianka (1976), la amplitud del nicho es la suma total de la variedad de recursos diferentes utilizados, lo que puede ser interpretado como una medida de especialización, mientras el traslape ocurre cuando dos o más organismos usan una porción de un mismo recurso simultáneamente y es interpretado como una medida de competencia.

El nicho trófico toma mayor importancia a la hora de determinar patrones que rigen la estructura de los ensambles de anuros. La forma de explotar y dividir el recurso alimenticio permite comprender la distribución, abundancia y diversidad específica (Toft,

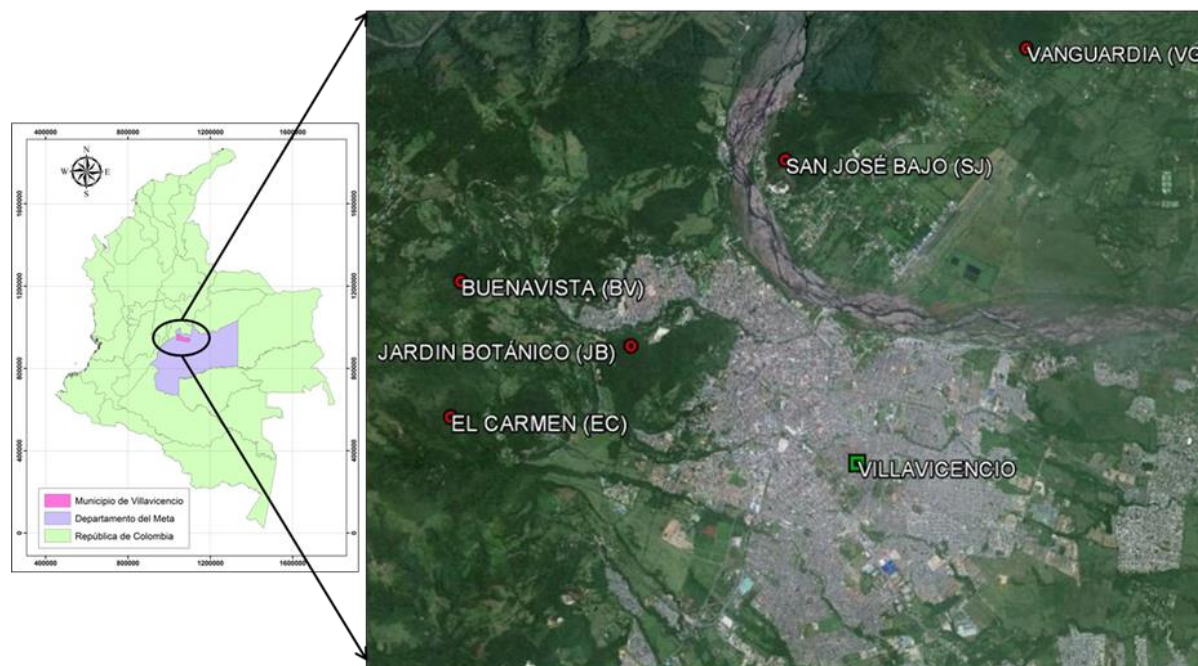
2000). En anuros los cambios en la dieta están relacionados con la selección, tipo y/o tamaño de la presa (Schoener, 1974).

1.2 Métodos

1.2.1 Área de estudio

El estudio fue realizado en el piedemonte de la Orinoquia colombiana, en el departamento del Meta (04°54'25" y 01°36'52" N, 71°4'38" y 74°53'57" W), municipio de Villavicencio (**Figura 1-1; Error! No se encuentra el origen de la referencia.**), en una zona de transición entre la Cordillera Oriental y las formaciones de sabana (Rangel & Velásquez, 1997) entre altitudes de 415 y 1064 m.

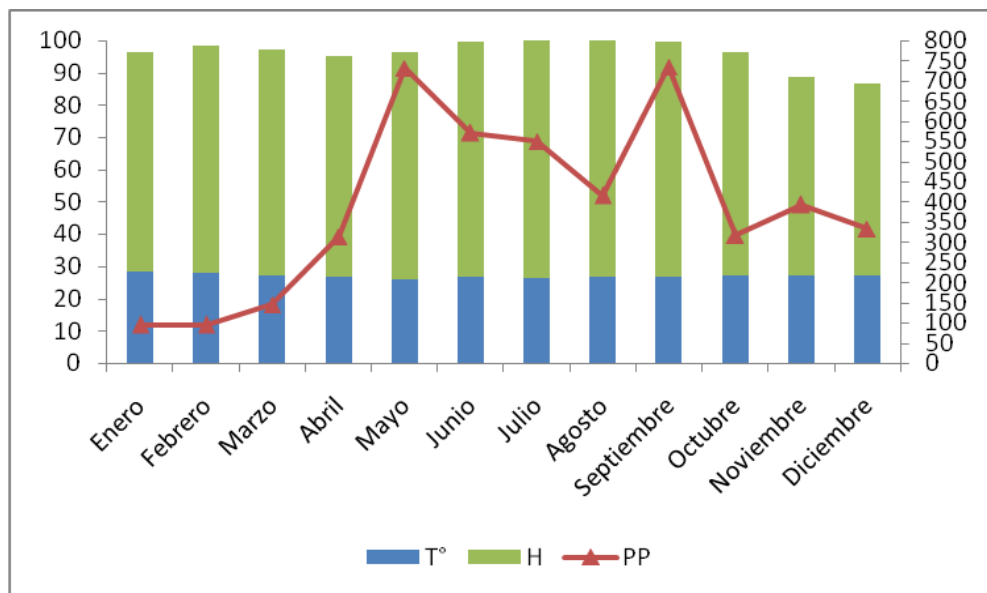
Figura 1-1: Área de estudio: Reservas forestales Vanguardia y Buenavista, Villavicencio, Meta-Colombia. 1: Vanguardia (VG), 2: Buenavista (BV), 3: San José Bajo (SJ), 4: Jardín Botánico (JB), 5: El Carmen (EC).



El clima del área de estudio se caracteriza por una relativa uniformidad de la temperatura a través del año y marcada estacionalidad de la precipitación lo cual determina la presencia de un clima cálido húmedo a muy húmedo tropical (Romero *et al.*, 2004). La temperatura anual promedio es de 25°C, y la precipitación anual entre 2.500 y 3.800 mm

(IDEAM, 1997). Existe un régimen pluviométrico monomodal cuya temporada húmeda inicia en marzo y termina en noviembre, con pico máximo entre mayo y julio; la estación seca por lo general se presenta entre los meses de diciembre a febrero con menos de 200 mm mensuales (IDEAM, 2011), sin embargo, para el año 2011 la época seca se extendió hasta marzo, con inicio de lluvias en abril y pico máximo en septiembre y precipitaciones mayores a 200 mm mensuales; humedad relativa de 59% en la época seca y de 78% en época de lluvias, (Figura 1-2).

Figura 1-2: Climograma medias mensuales Estación Vanguardia para el 2011. Datos tomados de IDEAM, 2011



De acuerdo con Holdridge (1996), la zona hace parte de la formación de Bosque Húmedo Tropical (Bh-T). En el piedemonte llanero aún existen relictos de bosque dentro de los que se encuentran los bosques de terrazas y de altillanuras intervenidos, que poseen una composición florística y una fisionomía similar a los bosques de galería de los Llanos Orientales (IGAC *et al.*, 1984), pero con características de vegetación de transición entre el bosque de la Cordillera Oriental y el de la sabana (Rangel & Velásquez, 1997). Esta zona ha sido muy explotada, presentándose zonas de cultivo y pastizales para ganadería, además de la extracción ilegal de madera y otros productos del bosque.

Las cinco áreas de bosque están separadas entre ellas de 1.3 a 10 km, por una matriz que incluye un mosaico de áreas urbanizadas, pastizales y cuerpos de agua.

▪ Reserva Forestal Vanguardia

La vegetación presente en la Reserva Forestal Vanguardia corresponde, en términos generales a relictos de bosque secundario intermedio con pequeños relictos de bosque primario intervenido, principalmente en las zonas altas con pendientes mayores a 50 grados y en áreas adyacentes a las fuentes de agua. La mayor parte de la vegetación corresponde a una sucesión temprana de potreros abandonados hace más de 15 años. La vegetación de los caños Vanguardia y Aguas Claras, presenta básicamente tres formaciones vegetales, una natural y dos transformadas por el hombre.

Sitio 1. Vereda Vanguardia (VG)

Ubicado en la finca Vanguardia (4°11.2'06''N, 73°36.4'19''W), 415 a 432 m. El muestreo de anuros se realizó en área adyacente al caño Vanguardia, en un recorrido de aproximadamente 300 metros, al inicio del recorrido se presenta predominio de vegetación herbácea continuado por sotobosque de bosque secundario altamente intervenido debido a la construcción de casas, canchas deportivas y corrales. La vegetación predominante está constituida principalmente por especies arbóreas pioneras como: *Mimosa trianae*, *Vismia macrophylla*, *Inga thibaudiana*, *Gnetum leyboldii*, *Jacaranda obtusifolia*, *Terminalia amazonia*, *Alchornea triplinervia* y *Vochysia ferruginea*.

El estrato herbáceo fue dominado por: *Spathiphyllum cannifolium*, *Anthurium formosum*, *Philodendron gloriosum*, *Philodendron barrosoanum*, *Philodendron* sp., y helechos: *Scleria* sp., *Monstera adansonii*, *M. pinnatipartita*, *M. gracilis*, *Mandevilla* sp., *Dalechampia scandens*.

Sitio 2. San José Bajo (SJ)

Ubicado en área adyacente al río Guatiquía (4°10.7'16''N, 73°38.1'31''W), 489 a 579 m. El muestreo se realizó por vegetación propia de sotobosque de bosque secundario con pequeñas áreas de bosque primario moderadamente intervenido. Predomina la vegetación arbórea constituida principalmente por especies como: *Schefflera morototoni*, *Senna sylvestris*, *Senna bacillaris*, *Oenocarpus bataua*, *Euterpe precatoria*, *Cecropia*

sciadophylla, *Vismia macrophylla*, *Inga thibaudiana*, *Jacaranda copaia*, *Terminalia amazonia*, *Alchornea triplinervia*, *Cyathea* sp., *Piper aduncum*, y *Vochysia ferruginea*.

La vegetación herbácea por: *Cyclanthus bipartitus*, *Spathiphyllum cannifolium*, *Anthurium formosum*, *Philodendron gloriosum*, *Philodendron barrosoanum*, *Philodendron* sp., Helechos, *Pitcairnia* sp., *Pepinia* sp., *Scleria* sp., *Monstera adansonii*, *M. pinnatipartita*, *M. gracilis*, *Mandevilla* sp.

▪ Reserva Forestal Buenavista

La vegetación de la Reserva Forestal Buenavista corresponde en general a un bosque secundario joven, con pequeños relictos de bosques secundarios maduros y relictos de bosque primario intervenido en el nacimiento del caño Parrado y en las áreas adyacentes al caño y de otras fuentes de agua. La mayor parte de la vegetación presente corresponde a una sucesión temprana e intermedia proveniente de potreros abandonados o derivados de procesos de reforestación, evidenciándose contaminación de los bosques con especies introducidas y con especies nativas introducidas de diferentes ecosistemas de la región.

Sitio 3. Vereda Buenavista (BV)

El recorrido se realizó por un sendero hacia el caño Parrado (4°9.3'41''N, 73°40.5'04''W), 1132 a 1227 m. La vegetación del sendero corresponde a bosque secundario joven, alternado con potreros de pastos y muchos arbustos, en el sotobosque la vegetación poca herbácea y epífita, constituida principalmente por especies pioneras arbustivas y arbóreas en regeneración: *Lacistema agregatum*, *Passiflora Auriculata*, *Siparuna cf. guianensis*, *Miconia multispicata*, *Renealmiathyrsoides*, *Gurania eriantha*, *Costus scaber*, *Calathea erythrolepis*, *Anthurium formosum*, *Anthurium* sp., *Philodendron ornatum*, *P. barrosoanum*, *P. fragrantissimum*, *Monstera lechleriana*, *M. adansonii*, *Columnea sanguínea*, *Vriesea rubra*, *Drymonia serrulata*, *Drymonia coccinea*, *Lycianthes pauciflora*, *Cissampelos andromorpha*, *Calathea inocephala*, *Heliconia burleana*, *Piper obliquum*, *Piper aduncum*, *Clusia grandiflora* y *Croton palanostigma*.

En los márgenes del caño Parrado, con pendientes superiores a 40 grados se localizan relictos de bosque primario, donde se destaca una presencia moderada de palmas adultas de sotobosque, principalmente; *Geonoma cf. interrupta*, *Chamaedorea pinnatifrons*, *Bactris setulosa*, y *Wettinia praemorsa*, que ha sido objeto de tala selectiva.

Aun cuando en la zona no se observaron viviendas habitadas, si se observó pastoreo a lo largo del recorrido.

Sitio 4. Jardín Botánico (JB)

Ubicado en el barrio La Azotea (4°9.2'38''N, 73°39.2'00''W), 622 a 653 m. El muestreo de anuros se realizó por el sendero central del Jardín llegando al nacimiento del caño Gramalote. La vegetación es propia de sotobosque de bosque secundario maduro con relictos de bosque primario intervenido principalmente en la zona adyacente al nacimiento de caño Gramalote.

La vegetación arbórea predominante está constituida principalmente por especies como: *Pseudolmedia laevis*, *Brosimum guianense*, *Bactris corossilla*, *Euterpe precatoria*, *Wettinia praemorsa*, *Couma macrocarpa*, *Chrysochlamys cf. membranacea*, *Mabea piriri*, *Trattinnickia rhoifolia*, *Couma macrocarpa*, *Socratea exorrhiza*, *Wettinia praemorsa*, *Mouriri cf. peruviana*, *Calophyllum brasiliensis*, *Monotagma secundum*, *Pseudolmedia laevis*, *Pseudolmedia oblicua*, *Iriartea deltoidea*, *Bactris corossilla* y *Bactris maraja*.

Las especies del sotobosque son: *Anthurium clavigerum*, *Anthurium formosum*, *Anthurium gracile*, *Monstera gracilis*, *Monstera adansonii*, *Monstera pinnatipartita*, *Gurania eriantha*, *Duroia hirsuta*, *Geonoma sp.*, *Alibertia cf. hadrantha*, *Joosia umbellifera*, *Monotagma laxum*, *Monotagma secundum*, *Philodendron barrosoanum*.

Sitio 5. Vereda El Carmen (EC)

Ubicado en áreas adyacentes a la quebrada la Esmeralda (4°8.3'40''N, 73°40.5'71''W), 878 a 1064 m. La vegetación corresponde a un bosque secundario joven intermedio, con relictos de bosque primario, principalmente en las áreas adyacentes a las fuentes de agua; muchos de estos relictos se ubican en pendientes mayores a 50 grados. Los relictos de bosque primario se caracterizan por presentar tres estratos bien definidos, compuestos principalmente por: *Iriartea deltoidea*, *Socratea exorrhiza*, *Bathysa bracteosa*, *Pterocarpus rorhii*, *Apuleia leiocarpa*, *Poulsenia armata*, *Guapira sp.*, *inga thibaudiana* y *Ficus insipida*.

La vegetación circundante se caracteriza por presentar arboles dispersos de gran tamaño y muchos arbustos; en el sotobosques y en las riveras de la cañada abunda la vegetación herbácea, epífita y rupícola, constituida principalmente por: *Cissus sp.*,

Gurania eriantha, *Anthurium formosum*, *Anthurium* sp., *Pepinia* sp., *Philodendron ornatum*, *P. barrosoanum*, *P. fragrantissimum*, *Monstera lechleriana*, *M. dubia*, *M. adansonii*, *Columnea sanguínea*, *Vriesea rubra*, *Drymonia serrulata*, *Drymonia coccinea*, *Peperomia ripicola*, *Peperomia pilicaulis*, *Peperomia* sp1, *Peperomia* sp2 y *Lycianthes pauciflora*, *Cissampelos andromorpha*, *Abuta* sp., *Gouania colombiana*, *Dalechampias candens*, *Calathea inocephala* y *Heliconia burleana*.

1.2.2 Diseño del muestreo

- **Caracterización del grado de intervención antrópica en los sitios de estudio –**
En cada sitio la estructura del hábitat correspondió a las características de la vegetación, para ello se utilizaron los datos de clases diamétricas, los porcentajes de cobertura por estrato (rasante, herbáceo, arbustivo y arbóreo) y la descripción florística del estudio de Castro (2009). Con los datos de riqueza y abundancia se calculó el índice de diversidad de Shannon y se hicieron diagramas estructurales de la vegetación para cada una de las áreas. Adicionalmente, hicieron observaciones cualitativas directas en campo sobre la presencia de ganadería, cercanía a asentamientos humanos y cercanía a vías. Con base en la información anterior se clasificaron las áreas según el grado de intervención, siendo la estructura tanto vertical como horizontal de la vegetación, los criterios más relevantes para la definición de los grados de alteración de los sitios.
- **Toma de datos** - El muestreo se realizó en cuatro salidas de campo de 10 días efectivos cada una (dos días para cada sitio). Las salidas se efectuaron en los meses de enero-febrero (época seca), abril (transición), mayo-junio (lluvias) y julio (lluvias) de 2011.
- **Muestreo de anuros** – para cada sitio de muestreo, los anuros se buscaron usando la técnica de muestreo por encuentros visuales (VES), en recorridos diurnos y nocturnos (Crump & Scott, 1994). El muestreo fue realizado por tres personas, con una intensidad de búsqueda de 4 horas/hombre en el día (06:30-10:30 h) y de 4 horas/hombre en la noche (18:30-22:30 h). El esfuerzo total de muestreo fue de 960 horas/hombre. El orden de las áreas a muestrear se escogió de manera aleatoria para cada salida mediante el uso de la función aleatorio en Excel.

En cada recorrido se revisó intensivamente en diferentes microhábitats: suelo, bajo piedras, troncos, vegetación degradada (hojarasca), barrancos, bordes de quebradas y sobre la vegetación hasta 3 m de altura. Cada individuo se atrapó manualmente y se introdujo en una bolsa de plástico numerada para medirlo, identificarlo y hacer registro fotográfico. Posteriormente los individuos fueron liberados en el mismo lugar de captura.

En cada salida se sacrificaron algunos individuos de cada especie con el fin de obtener sus contenidos estomacales y a su vez tener una colección de referencia de las especies observadas. Los ejemplares colectados se prepararon siguiendo el protocolo propuesto por Heyer *et al.* (1994) y fueron depositados en la colección de anfibios del Instituto de Ciencias Naturales (ICN) de la Universidad Nacional de Colombia (permiso de colecta bajo Convenio interinstitucional número PE.GDE.1.4.7.1.10.017, celebrado entre la Universidad Nacional y CORMACARENA).

La identificación de los individuos se realizó en campo y las especies que no se lograron identificar se llevaron al laboratorio de la Estación de Biología Tropical “Roberto Franco” (EBTRF) en la ciudad de Villavicencio. Se siguieron las descripciones y listados de Cochran & Goin (1970), Duellman (1973), Ruiz-Carranza *et al.* (1996), Lynch (1994), Faivovich *et al.* (2005) y Frost *et al.* (2006). Para algunos grupos específicos se contó con la verificación de las identificaciones por expertos del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia.

- **Uso del recurso espacial y alimenticio-** para poder evaluar el uso de recursos se tomaron los datos del lugar donde se encontró cada individuo, siguiendo las propuestas por Heyer *et al.* (1994), Vargas-S & Castro-H (1999) y Cadavid *et al.* (2005), se registraron las siguientes variables: temperatura del microambiente (°C), humedad relativa (%), sustrato, estrato, posición vertical (cm), distancia a cuerpo de agua (m), asociación con el tipo de cuerpo de agua, hábitat, actividad.
- **Uso del recurso alimenticio** – los análisis de contenidos estomacales fueron realizados en la Estación de Biología Tropical “Roberto Franco” – EBTRF. La identificación de los ítems alimenticios fue realizada por el grupo de estudio

herpetológico “Federico Medem”, adscritos a la Universidad de los Llanos (Unillanos). Se tomó la información de abundancia por ítems alimenticios, identificados a nivel de Orden.

2. Capítulo 2. Composición y estructura de ensamblajes de anuros en áreas de bosques con distinto grado de intervención antrópica.

2.1 Resumen

Se determinó la composición y estructura de cinco ensamblajes de anuros en áreas de bosque con diferente grado de alteración antrópica, haciendo comparaciones entre éstos y entre épocas climáticas (seca, transición y lluvias) y entre áreas por épocas. Las áreas de bosque hacen parte de las reservas forestales Vanguardia y Buenavista del municipio de Villavicencio – Meta. El encuentro visual azaroso y búsqueda libre limitada por tiempo fueron las técnicas de muestreo para la captura de individuos durante el día y noche. Se registraron 1124 individuos pertenecientes a 28 especies (13 géneros y 7 familias); las familias más ricas en cuanto a número de géneros y especies fueron Hylidae y Leptodactylidae, y en cuanto a número de individuos fue Craugastoridae seguido de la familia Aromobatidae e Hylidae. El género con mayor número de individuos fue *Pristimantis*, seguido de *Allobates*. Se encontraron diferencias en la riqueza y abundancia de especies en las diferentes áreas de bosque. El sitio con mayor riqueza fue Vanguardia que a su vez presentó el menor número de individuos y es la zona con mayor grado de alteración antrópica. Las especies del género *Pristimantis* se presentaron en todas las áreas de bosque en proporciones diferentes, siendo *P. medemi* la que registró el mayor número de individuos en todas las áreas y en las diferentes épocas climáticas, considerándose como especie generalista e indicadora del grado de alteración antrópica. Se concluye que si hay una relación entre la composición y estructura de los ensamblajes y el grado de intervención antrópica de las áreas de bosque.

2.2 Introducción

La comprensión de los patrones y procesos que influyen en la riqueza y composición de especies es un objetivo continuo en ecología (Baber & Babbitt, 2003; Sánchez *et al.*, 2007). El estudio de la composición y estructura de ensamblajes de anuros tiene una corta historia en Colombia; durante años, varios autores han hecho énfasis en la realización de inventarios y monitoreos en las diferentes regiones del país; sin embargo, se ha visto la

importancia de conocer no sólo el listado de las especies de anfibios presentes, sino también el “dónde, cuándo y cómo se localizan esas especies”, información que sirve como punto de partida para monitorear estados posteriores de las especies y evaluar las causas de posibles fluctuaciones numéricas (Heyer *et al.*, 1994; Stellatelli & Vega, 2010).

A escala local, la distribución espacial, abundancia de especies y la composición de ensambles están limitadas por la interacción entre los requerimientos fisiológicos de los organismos, la disposición de recursos (alimento, refugio, reproducción, sitios para la termorregulación, rutas de escape, entre otros) y factores ambientales tales como los regímenes de humedad y temperatura, la precipitación, la disponibilidad de nutrientes y la estructura física del hábitat (Osorno-Muñoz, 1999; Urbina-Cardona *et al.*, 2006; García *et al.*, 2007; Sánchez *et al.*, 2007; Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona, 2009). La riqueza de especies disminuye a lo largo de gradientes altitudinales con cambios extremos en las condiciones climáticas y físicas (Navas, 1999); sin embargo, en un intervalo de alturas intermedias (500-1900 m) es posible encontrar un pico máximo de riqueza (Lynch & Duellman, 1997), dependiendo de la taxones y su fisiología termal (Navas, 1999).

Los anfibios tienen movimientos reducidos y poseen una alta fidelidad a los sitios de reproducción, determinando un bajo flujo de individuos entre parches y por lo tanto una limitada capacidad de recolonización (da Rosa *et al.*, 2006). Durante la etapa adulta, los individuos se mueven entre sitios terrestres de refugio o forrajeo y sitios acuáticos para la reproducción mientras que los juveniles utilizan ambientes semiacuáticos para dispersarse (Beebee, 1996 en: da Rosa *et al.*, 2006), haciendo del hidropériodo un factor relevante para la presencia de anfibios. Sin embargo, los patrones temporales del uso de hábitat por ensambles de anfibios no han sido usualmente considerados en medidas de manejo (Paton & Crouch, 2002; da Rosa *et al.*, 2006).

Otros factores determinantes en la composición y estructura de los ensambles son los procesos a escala temporal y espacial, y un complejo de interacciones entre estos factores (Wiens, 1989; Levin, 1992 en: Piha *et al.*, 2007). Estudios que involucran la relación entre anuros y el hábitat, teniendo en cuenta la escala espacio-temporal, han tomado importancia en los últimos años, posiblemente debido a la gran pérdida de cobertura vegetal que se ha presentado. El mal uso de la tierra, la creciente

fragmentación de los hábitats en todas las regiones del país y la deforestación son las principales causas antrópicas de destrucción del ambiente, la cual se hace de manera progresiva (Young *et al.*, 2004).

Es conocido que una mayor heterogeneidad en la estructura de la vegetación genera una mayor disponibilidad de microambientes y de recursos para los anfibios (Vargas-S & Castro-H, 1999; Stellatelli & Vega, 2010). Así mismo, la heterogeneidad espacial influye en mayor grado a la riqueza, abundancia y distribución de anuros (Yahner, 1988), respondiendo en mayor grado a la estructura del hábitat que a la presencia o ausencia de especies vegetales particulares (Ramírez *et al.*, 2009).

La perturbación antropogénica en el hábitat genera cambios en la riqueza en los patrones de abundancia de las especies de anuros (Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona, 2009), o puede no verse reflejado necesariamente en la abundancia o riqueza de especies, pero sí en la composición de las mismas (Carvajal-Cogollo & Urbina-Cardona, 2008; Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona, 2009). Un ejemplo de ello se observó en estudios realizados en humedales perturbados por factores antropogénicos, donde las diferencias en los patrones de actividad y ciclos reproductivos de las distintas especies jugaron un rol importante en la estructura temporal de los ensambles de anfibios y estas diferencias resultaron en distintos ensambles a lo largo del tiempo (Fitzgerald *et al.*, 1999 en: Sánchez *et al.*, 2007).

En el neotrópico, se han realizado pocos estudios para comparar la anurofauna en zonas con diferente grado de intervención antrópica. Entre los trabajos realizados están los de Lieberman (1986), Fong y Viña (2000) en Cuba, Hernández (2012) en Ecuador; encontrando que una mayor diversidad de microhábitats y estratos disponibles en los bosques naturales o en hábitats mejor conservados favorecen la diversidad de anuros y que la biología de las especies marca diferencia en los comportamientos.

En Colombia existe una alta tasa de deforestación (Etter *et al.*, 2006), acelerando de esta manera el proceso de degradación de los hábitat naturales y afectando la diversidad biológica, especialmente de especies sensibles a los cambios como los anfibios (Lynch & Suárez-Mayorga, 2004). Particularmente, la región del piedemonte experimenta un acelerado proceso de transformación de las áreas boscosas por diferentes actividades

humanas, tales como la urbanización y producción agrícola y pecuaria (Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona, 2009).

En esta fase del estudio se quiso analizar la composición, riqueza y abundancia de especies de anuros en diferentes áreas de bosque en dos reservas forestales del piedemonte, para evaluar el posible impacto que tiene sobre los anuros los diferentes grados de alteración antrópica en las diferentes épocas del año.

2.3 Métodos

2.3.1 Caracterización del grado de intervención antrópica en los sitios de estudio

Para poder clasificar los sitios según su grado de intervención antrópica, se realizó un análisis de semejanza con base en la información de clases diamétricas, coberturas por estrato (rasante, herbáceo, arbustivo y arbóreo), índice de diversidad de Shannon y las observaciones cualitativas directas en campo sobre la presencia de ganadería, cercanía a asentamientos humanos y cercanía a vías, siendo la estructura tanto vertical como horizontal de la vegetación los criterios más relevantes para dicha definición. Se graficó mediante un dendrograma de similitud.

2.3.2 Representatividad del muestreo

Cada ensamble de anuros correspondió a cada sitio de bosque para los respectivos análisis. Para evaluar la representatividad del muestreo se elaboró una curva de acumulación de especies general para todos los sitios y se emplearon los estimadores de riqueza no paramétricos Jackknife 1 (Jack 1), que se basa en el número de especies que se encuentran solamente en una muestra, y Bootstrap; estos estimadores fueron usados porque no asumen homogeneidad ambiental de las muestras (Magurran, 2004). La representatividad del muestreo por cada sitio y época climática se evaluó mediante curvas de acumulación de especies y para homogenizar el muestreo por sitios se realizó curvas de rarefacción respectivamente. Se emplearon los estimadores no paramétricos Chao 1 (fórmula clásica), el cual se base en el número de especies raras de la muestra y el Bootstrap (estima riqueza de ensamblajes con numerosas especies raras) (Moreno,

2001). Con los valores máximos calculados de los estimadores, se calculó la representatividad del muestreo (Soberón & Llorente, 1993). Todos los estimadores se corrieron con 999 permutaciones en el programa estadístico EstimateS Win versión 7.5.0 (Colwell, 2005).

2.3.3 Diversidad de anuros

Para evaluar los efectos de la alteración de los bosques sobre la diversidad de especies de anuros, se estimaron índices de diversidad de ensamblajes por sitios, entre sitios y épocas climáticas.

Para la diversidad alfa se tomó la riqueza de especies encontradas y la riqueza estimada por el índice de Shannon-Wiener que estima riqueza específica y equidad (Moreno, 2001). La riqueza entre sitios y épocas climáticas se comparó con los estimadores de riqueza provenientes de las curvas de acumulación de especies y rarefacción.

Se comparó gráficamente la estructura de los ensamblajes por cada sitio, época y sitio por época climática, con curvas de rango-abundancia (Feinsinger, 2001). Las diferencias en la estructura fueron evaluadas mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Magurran, 2004), comparando las distribuciones de abundancia de cada ensamble y por época climática.

Las diferencias en la diversidad entre los ensamblajes por 1) sitio de muestreo 2) época y 3) sitio por época climática, se evaluaron mediante la prueba no paramétrica de análisis de similitud de una vía (ANOSIM), basada en una medida de distancia partiendo de una matriz de similitud de Bray-Curtis (Clarke, 1993).

Para detectar diferencias entre ensamblajes, se realizó la prueba corregida de Bonferroni (análoga a las pruebas a posteriori del análisis de varianza). El porcentaje de disimilitud que aporta cada especie a la diferencia entre ensamblajes se calculó mediante la subrutina SIMPER. Para todos los análisis de diversidad se utilizó el programa estadístico Past 1.90 con 999 permutaciones (Hammer *et al.*, 2001).

La diversidad entre ensambles por sitio y época climática fue definida como el grado de disimilitud en la composición y abundancia de especies entre pares. Se analizó mediante la complementariedad de especies entre sitios la cual relaciona el número de especies de un sitio A con el número de especies de un sitio B y el número de especies comunes entre A y B (Colwell & Coddington, 1994; Magurran, 2004; Halffter & Moreno, 2005). Los valores fluctúan entre 0 cuando ambos son idénticos, hasta 1 cuando las especies de ambos sitios son diferentes (Colwell & Coddington, 1994).

2.3.4 Relación entre la composición y estructura de los ensambles de anuros con las variables del hábitat y la variación estacional

Se analizó la relación entre los atributos de los ensambles de anuros (riqueza, diversidad, abundancia de individuos por sitio en cada época climática) con las variables del hábitat (precipitación, temperatura, humedad relativa, % cobertura por estratos y riqueza vegetal) a través del tiempo, mediante análisis de correlaciones de Spearman para determinar las características del hábitat que mejor se asocian a la estructura de los ensambles de anuros, para lo cual se empleó el programa SPSS Statistics 22.

El intervalo de valores que puede tomar este coeficiente es entre -1 y 1, siendo -1 asociación perfecta negativa, 1 asociación perfecta positiva y 0 no asociación (Cástor-Guisande *et al.*, 2006).

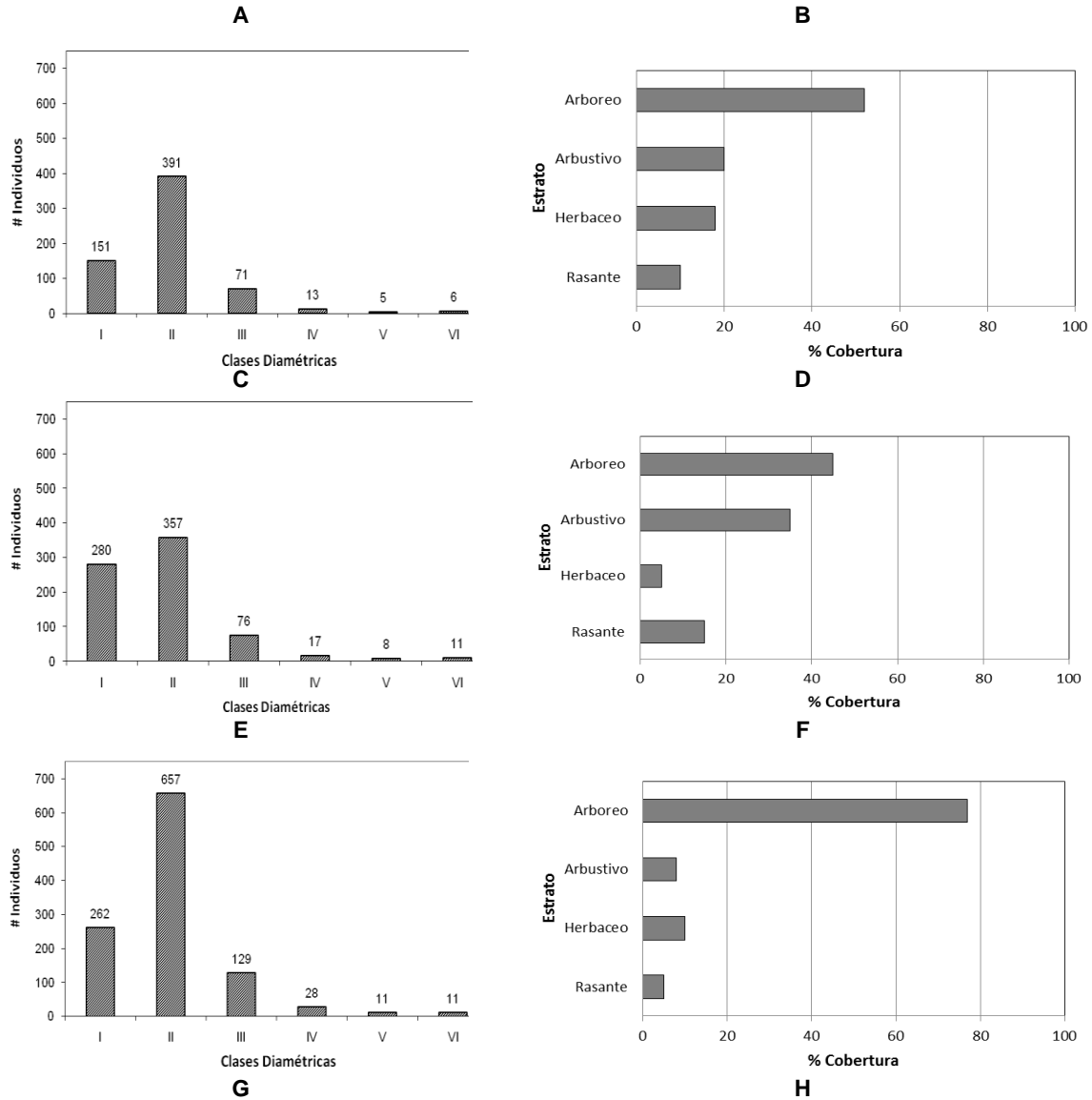
2.4 Resultados

2.4.1 Caracterización del grado de intervención antrópica en los sitios de estudio

Las áreas de estudio presentaron una composición florística heterogénea, no presentaron dominancia de alguna especie particular. En general, la vegetación de las áreas de bosque predominaron altas coberturas arbóreas y bajas o intermedias coberturas arbustivas, herbáceas y rasantes. Aunque la diversidad de especies vegetales no fue significativamente diferente (Anexo **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**), si se encontró diferencias en la estructura tanto vertical como horizontal. La estructura horizontal mostró

dominancia de árboles con fustes de 11 a 20 cm de diámetro, excepto en El Carmen donde la abundancia de árboles más gruesos fue mayor (Figura 2-1).

Figura 2-1: Estructura horizontal y vertical de la vegetación de áreas de bosque. A-B: Vanguardia; C-D: Buenavista; E-F: San José Bajo; G-H: Jardín Botánico; I-J: El Carmen. Clases diamétricas: I = 0 – 10 cm, II = 11 – 20 cm, III = 21 – 30 cm, IV = 31 – 40 cm, V = 41 – 50 cm, VI = >50 cm.



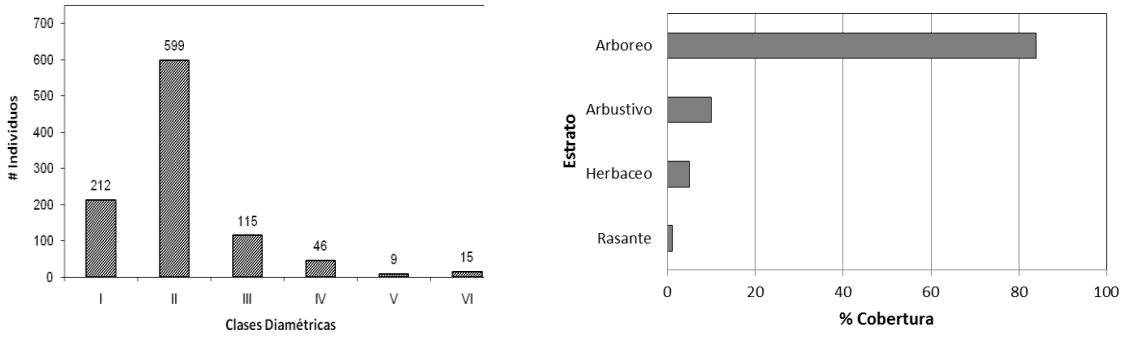
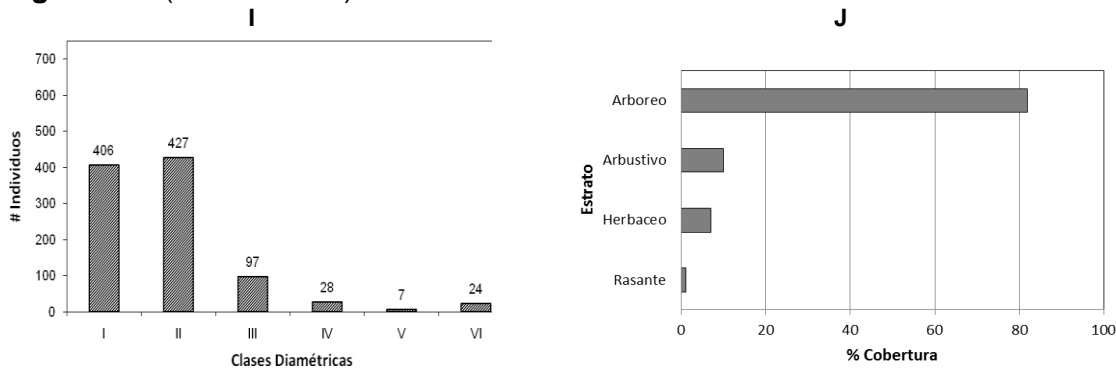


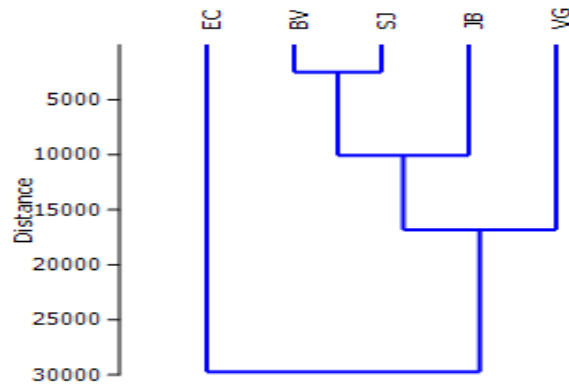
Figura 2-1: (Continuación)



El Carmen, Jardín Botánico y San José Bajo tuvieron mayor presencia de vegetación arbórea con fustes gruesos a diferencia de Buenavista y Vanguardia (Figura 2-1 A, C, E, G, I). Así mismo, se observó mayor estrato arbóreo en El Carmen, Jardín Botánico y San José, mientras que Buenavista y Vanguardia presentaron mayor presencia de estratos sub-arbóreos (Figura 2-1 B, D, F, H, J).

De acuerdo a la estructura de la vegetación, a la diversidad, y a la influencia de actividades antropogénicas las áreas con mayor grado de intervención, se graficó la similaridad de los sitios encontrando que el que más difiere de los otros es El Carmen y Vanguardia, siendo los casos opuestos del grado de intervención (Figura 2-2).

Figura 2-2. Dendrograma de similaridad entre sitios de muestreo según variables clasificatorias de intervención antrópica.



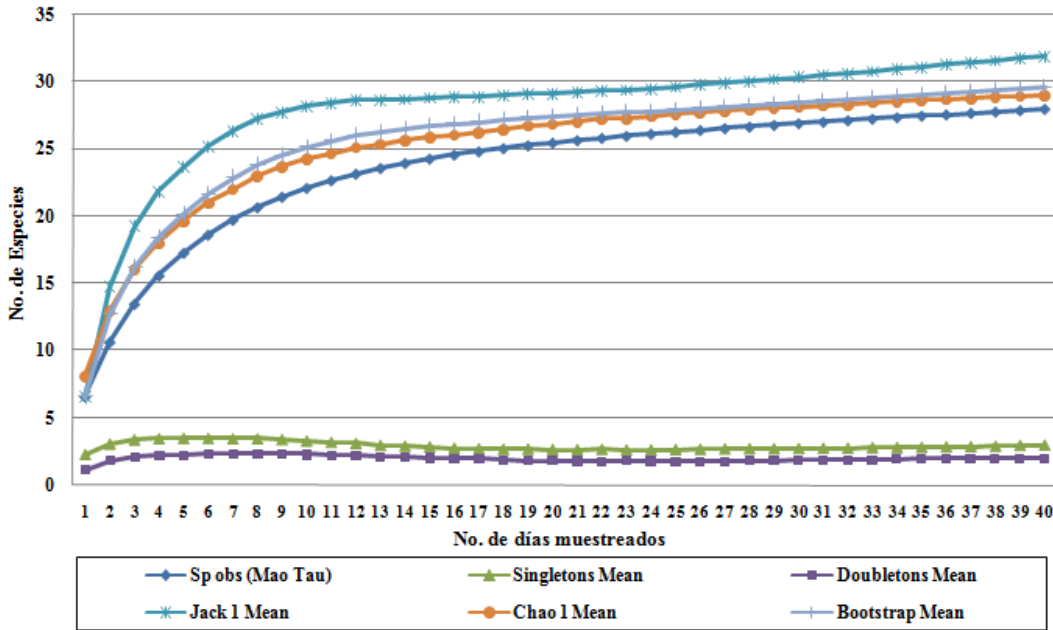
Como resultado final, la valoración y calificación (Anexo **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**) permitió determinar el grado de intervención en cada sitio. De esta forma se establece finalmente que Vanguardia (VG) y Buenavista (BV) presentaron un grado de intervención A (Alto), san José Bajo (SJ) y Jardín Botánico (JB) presentaron un grado de intervención M (Moderado) y El Carmen (EC) presenta un grado de intervención B (Bajo) (Anexo **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

2.4.2 Representatividad del muestreo

El resultado de la curva general de acumulación de especies (Figura 2-3) presentó un comportamiento tendiente a la asíntota, señalando que el número de especies registradas se aproximan a la riqueza estimada.

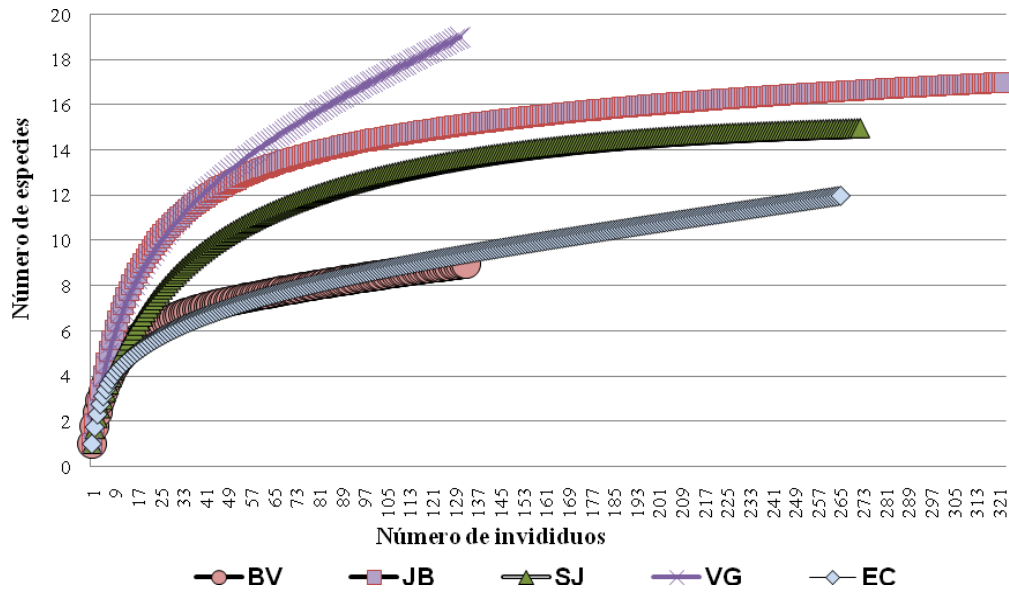
Los estimadores señalaron que los datos obtenidos no estuvieron muy distantes a lo esperado. El límite superior del intervalo de confianza de 95% para las especies observadas fue de 32.84 especies; con los otros estimadores (Jackknife y Bootstrap) el número de especies osciló entre 29 y 32 especies, lo cual muestra la cercanía en los valores obtenidos. Los estimadores Jackknife 1 y Bootstrap mostraron que la representatividad del muestreo en general osciló entre 88 y el 94 %, de las especies esperadas para la zona de estudio. Mientras avanzó el muestro, las especies únicas (singletons) mostraron leve disminución en su ocurrencia, así mismo para el número de especies duplicadas (doubletons), lo cual mostró una buena eficiencia del muestreo en toda la zona de estudio (Figura 2-3).

Figura 2-3. Curvas de acumulación de especies de anuros general para todos los sitios



Estimadores de riqueza para los sitios mostraron una representatividad del muestreo en Vanguardia 58-84%, Buenavista 92-95%, San José Bajo 90-97%, Jardín Botánico 89-93% y El Carmen 55-87%. El sitio con mayor número de especies fue Vanguardia (19 especies), seguida del Jardín Botánico (17), San José Bajo (15), El Carmen (12) y finalmente Buenavista (9). Al estandarizar la muestra en igual número de individuos se encontró la misma tendencia en la riqueza general de los sitios (Figura 2-4).

Figura 2-4. Curvas de rarefacción de las especies por áreas de bosque (VG: Vanguardia, SJ: San José Bajo, BV: Buenavista, JB: Jardín Botánico y EC: El Carmen).



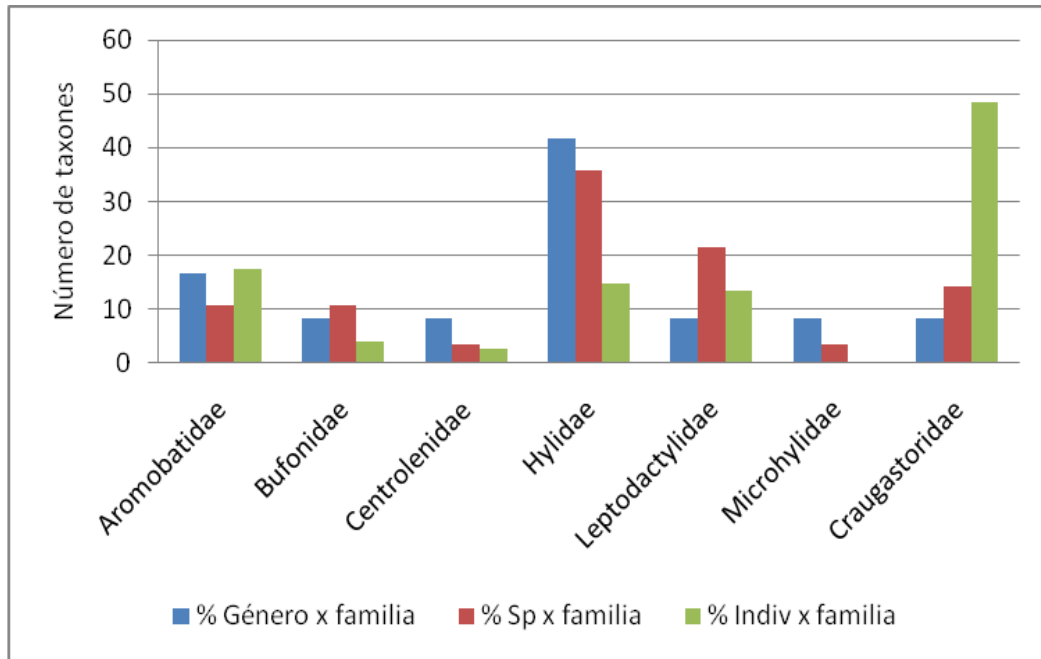
2.4.3 Diversidad de anuros

Después de 960 horas/hombre se registraron 1124 individuos, pertenecientes a 28 especies, 13 géneros y 7 familias (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). La tasa de encuentro fue de 0.85 individuos por hora/hombre.

El sitio que presentó la mayor abundancia fue el Jardín Botánico con 323 individuos (representando el 29% del total), seguido de San José Bajo con 272 (24%) y El Carmen con 265 (24%), los sitios con menos abundancias fueron Buenavista y Vanguardia con 133 y 131 individuos respectivamente.

La familia mejor representada en cuanto al número de géneros y especies fue Hylidae con el 36%, seguida de Leptodactylidae con el 21% y Craugastoridae con el 14% (Figura 2-5).

Figura 2-5. Porcentaje de géneros, especies e individuos registrados por familia.

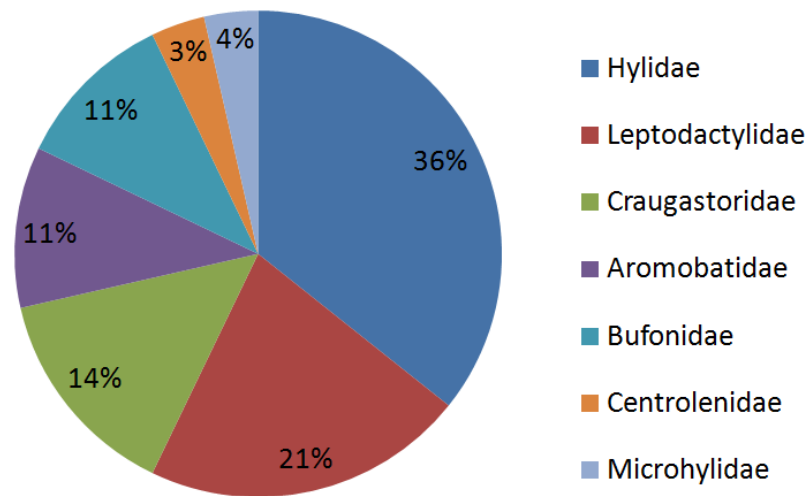


La familia mejor representada en cuanto al número especies fue Hylidae con el 36%, seguida de Leptodactylidae con el 21% y Craugastoridae (según la nueva clasificación) con el 14% (Figura 2-6).

En cuanto al número de individuos (abundancia), la familia Craugastoridae con 543 individuos presentó el mayor registro seguido de la familia Aromobatidae con 196 individuos e Hylidae con 165. Las especies con mayor número de individuos fueron *Pristimantis medemi* (207), *Pristimantis* sp. (191), *Allobates cepedai* (154) y *Pristimantis savagei* (88), mientras las especies menos representadas fueron *Rheobates palmatus* (2), *Rhinella humboldti* (2), *Scinax* sp. (1), *Leptodactylus mystaceus* (1) y *Elachistocleis ovalis* (1).

Del total de individuos registrados, 211 individuos no pudieron ser determinados por ser postmetamorficos o juveniles, lo que representa el 19% del inventario total. Estos individuos se encontraron en época de inicios de lluvia y lluvias en los cinco sitios de estudio (¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.).

Figura 2-6. Composición general de los ensamblajes de anuros.

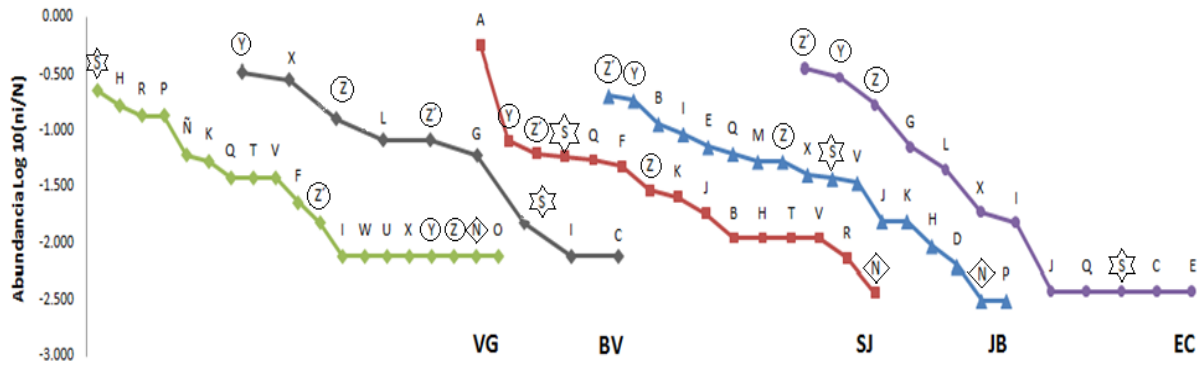


▪ Diversidad de anuros por sitio

La riqueza de especies de anuros entre sitios fue más uniforme en Jardín Botánico ($H=2.383$, IC 95%= 2.281-2.444) y Vanguardia ($H=2.332$ IC 95%= 2.229-2.495), y con valores de uniformidad diferentes de Buenavista ($H=1.705$, IC 95%= 1.577-1.823), El Carmen ($H=1.603$, IC 95%=1.524-1.726) y San José Bajo ($H=1.697$, IC 95%= 1.525-1.838).

Con la representación gráfica de la distribución de las especies de los ensambles según sus abundancias en cada sitio se reflejó en curvas con pendientes diferentes, donde se observa que BV y JB son más equitativos en la distribución de los individuos entre las especies, ya que el gradiente de la curva es gradual. A caídas bruscas en la curva, como se observa en SJ, hay menor equitatividad, representando mayor dominancia de una especie sobre las otras, y a pendiente cero están las especies que tienen el mismo valor de abundancia, para el caso de VG y EC mostrando que hay mayor presencia de especies raras en cuanto al número de individuos (Figura 2-7). Las especies más abundantes fueron: *A. cepedai* (A) en SJ, *P. medemi* (Y) en BV, *A. hylaedactyla* (S) en VG y *Pristimantis* sp. (Z) en JB y EC (Figura 2-7).

Figura 2-7. Curvas rango-abundancia general de los ensambles de anuros. VG: Vanguardia, SJ: San José Bajo, BV: Buenavista, JB: Jardín Botánico y EC: El Carmen. Para el nombre de la especie correspondiente a cada letra ver anexo **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia..**



Se observó que las especies *Pristimantis* sp. (Z'), *P. medemi* (Y) y *P. savagei* (Z), fueron las más abundantes en todas las áreas, con excepción de Vanguardia donde estas especies fueron raras. Así mismo se observó que *A. hylaedactyla* (S) es una especie que aparece en todos los sitios pero es abundante en Vanguardia. Para todas las áreas no se presentó la misma especie rara en cuanto a su abundancia, solo *S. rostratus* (N) fue rara para tres de cinco sitios, desde el más intervenido a moderadamente intervenido (Figura 2-7). Los patrones de distribución de abundancias fueron diferentes en SJ y EC (Tabla 2-1). La estructura y composición de los ensambles de anuros en los diferentes sitios también mostraron diferencias estadísticamente significativas entre todos los grupos (ANOSIM R=0.7639, P=0.0001) (Tabla 2-2).

Tabla 2-1. Valores comparativos de la distribución de las curvas rango-abundancia entre áreas de bosque mediante la prueba Kolmogorov-Smirnov

	VG	BV	SJ	JB	EC
VG		0.178	0.359	0.466	0.042*
BV	0.404		0.045*	0.371	0.157
SJ	0.350	0.489		0.569	0.139
JB	0.245	0.320	0.247		0.422
EC	0.417	0.417	0.350	0.299	

Los valores debajo de la diagonal son el valor estadístico D, encima de la diagonal la probabilidad de significancia. *Diferencia significativa P<0.05

Tabla 2-2. Valores de significancia de la prueba de Bonferroni para evaluar contrastes del ANOSIM.

	VG	BV	SJ	JB	EC
VG		0.0001*	0.0001*	0.0002*	0.0004*
BV	0.001		0.0038*	0.0004*	0.0003*

SJ	0.001	0.038		0.0003*	0.0023*
JB	0.002	0.004	0.003		0.0002*
EC	0.004	0.003	0.023	0.002	

Los valores debajo de la diagonal son el valor de R, encima de la diagonal el valor de P. *Diferencia significativa P<0.05

Entre las especies de anuros, las que en mayor medida aportaron a la diferencia entre áreas de bosque fueron *A. cepedai*, *P. medemi*, *Pristimantis* sp. y *P. savagei* (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Se observó para las pares de áreas que las relacionados con San José, predomina *A. cepedai*, y en las áreas relacionadas con el Jardín Botánico o El Carmen aportaron mayor porcentaje al cambio las especies *P. medemi* y *Pristimantis* sp. (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Las especies compartidas o presentes en todas las áreas fueron: *L. hylaedactyla*, *P. medemi*, *P. savagei* y *Pristimantis* sp., las cuales representaron solo el 14% del total de especies (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

Las áreas de bosque que presentaron mayor complementariedad, entendida como valor más alto de disimilaridad entre par de biotas, se presentó entre San José Bajo - Buenavista, seguido de Vanguardia - Buenavista y El Carmen - Vanguardia y El Carmen - San José Bajo. Las áreas de bosque más parecidas fueron El Carmen y Buenavista. El porcentaje promedio de complementariedad entre los cinco sitios fue de 59% (Tabla 2-3).

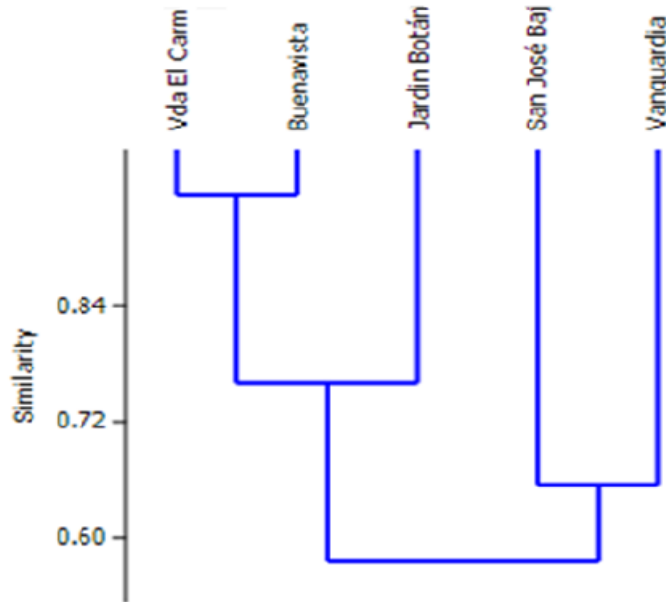
Tabla 2-3. Complementaridad de especies entre áreas de bosque. VG: Vanguardia, SJ: San José Bajo, BV: Buenavista, JB: Jardín Botánico y EC: El Carmen

	VG	BV	SJ	JB	EC
VG	4	6	12	12	7
BV	0.73	0	4	6	9
SJ	0.45	0.80	1	11	6
JB	0.50	0.70	0.48	2	9
EC	0.71	0.25	0.71	0.55	0

Los valores de la diagonal, número de especies únicas para cada sitio. Los valores por encima de la diagonal, número de especies compartidas entre sitios. Los valores por debajo de la diagonal, complementariedad - estos valores fluctúan entre 0 cuando ambos sitios son idénticos y 1 cuando las especies de ambos sitios son completamente diferentes.

Lo anterior se corrobora con el dendrograma de similitud, donde los sitios más similares fueron El Carmen y Buenavista y los más disimiles fueron el más conservado y el más intervenido (Figura 2-8).

Figura 2-8. Dendrograma de similitud entre sitios de muestreo.

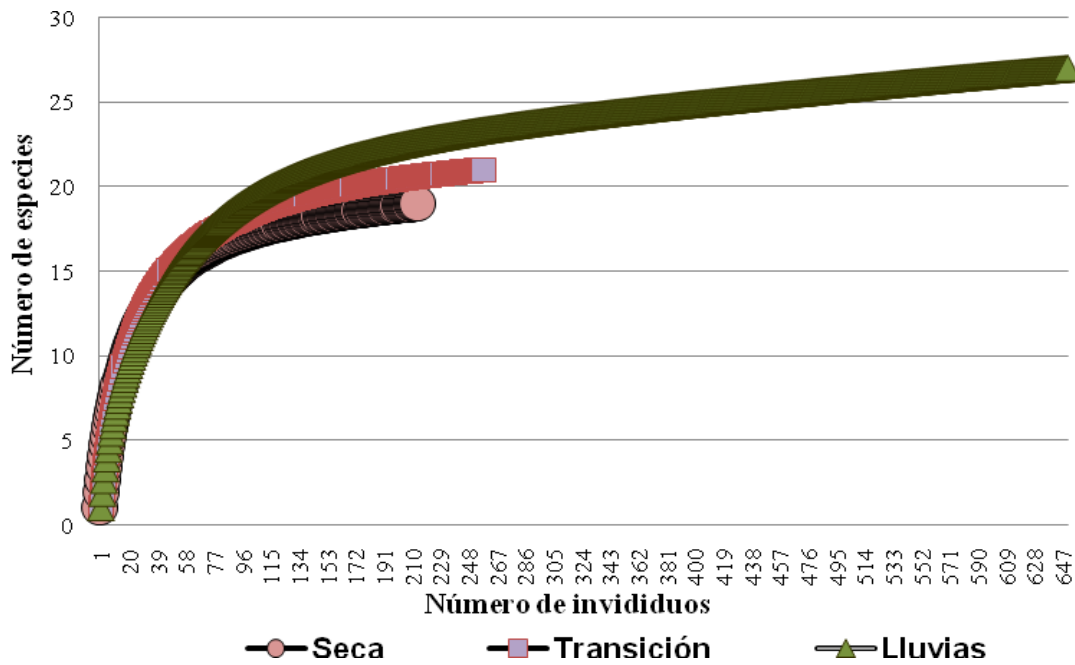


- **Diversidad de anuros por época climática**

Los estimadores de riqueza para cada época climática mostraron una representatividad del muestreo de 88-90% en época seca, 85-95% en transición y 68-84% de lluvias. La época climática en la que se registró mayor número de especies fue lluvias (27), seguida de transición (21) y seca (19). Al estandarizar la muestra en igual número de individuos se encontró la misma tendencia en la riqueza de las épocas (Figura 2-9).

Con el índice de equidad de Shannon se encontró que para los cinco sitios no hay diferencia estadísticamente significativa en época seca entre (seca: $H = 2.512$, IC 95% = 2.358-2.596). Para la época de transición y lluvias (transición: $H = 2.618$, IC 95% = 2.496-2.689; lluvias: $H = 2.472$, IC 95% = 2.379-2.552), se mostró cambio en la diversidad de anuros entre sitios, siendo el Jardín Botánico el más rico.

Figura 2-9. Curvas de rarefacción de especies por época climática.

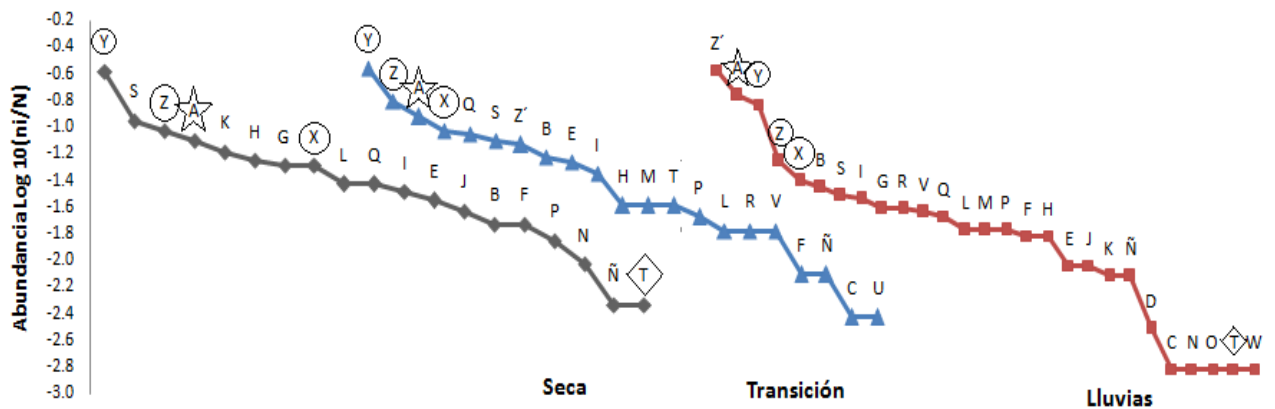


El patrón de distribución de las especies según sus abundancias mostro curvas con pendientes similares en todas las épocas (

Figura 2-10). Las especies más abundantes para las tres épocas fueron *P. medemi* (Y), *P. savagei* (Z), *P. frater* (X) y *A. cepedai* (A) (

Figura 2-10).

Figura 2-10. Curvas rango-abundancia de especies por época climática. Para el nombre de la especie correspondiente a cada letra ver anexo B>Error! No se encuentra el origen de la referencia..



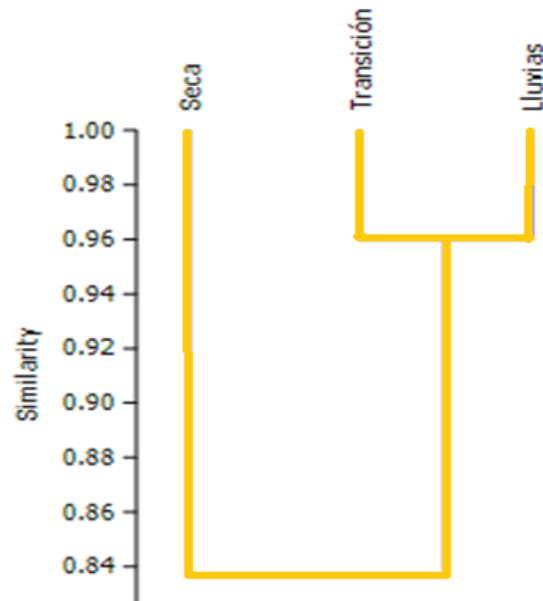
Se observó un aumento de especies raras en la época de lluvias. Especies que fueron raras en época seca empiezan a ser más abundantes como *S. wandae* (P) y *S. ruber* (Ñ). En todas las épocas se presentaron como raras las especies *S. rostratus* (N), *L. lineatus* (T), y *R. palmatus* (C) (

Figura 2-10). El patrón de distribución de las especies no fue diferente entre épocas (seca-lluvias: $D= 0.357$, $p= 0.082$; seca-transición: $D= 0.208$, $p= 0.668$, transición-lluvias: $D= 0.357$, $p= 0.190$). La estructura y composición de los ensambles entre épocas tampoco mostró diferencias estadísticamente significativas (ANOSIM $R=0.0038$, $P=0.4179$) (seca-lluvias: $R= 0.082$, $p= 0.6$; seca-transición: $R= 0.0084$, $p=1.0$, transición-lluvias: $R= -0.0437$, $p= 1.0$). Las especies que en mayor medida contribuyeron a la diferencia entre épocas climáticas fueron *Pristimantis* sp. (SIMPER 16%), *A. cepedai* (14%) y *P. medemi* (14%). (D).

La época de lluvias presentó el mayor número de especies exclusivas (3), *E. ovalis*, *R. humboldti* y *Scinax* sp., para la época seca no se presentaron especies exclusivas.

La complementariedad temporal, en la composición de especies de estudio entre épocas climáticas, mostró que las tres épocas tienden a ser más parecidas que diferentes (transición-seca= 40%, lluvias-seca= 36%, transición-lluvias= 34%). Esto mismo se puede observar con el dendrograma de similitud, donde las épocas más similares fueron transición y lluvias (Figura 2-11).

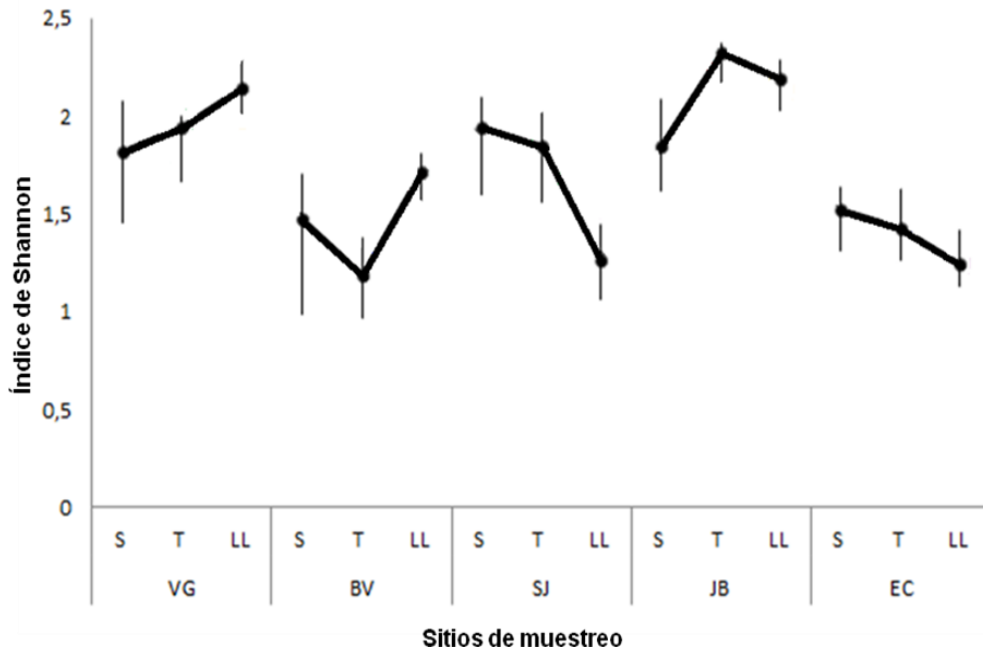
Figura 2-11. Dendrograma de similitud entre épocas de muestreo.



- **Variación espacio-temporal en la diversidad de anuros**

Al comparar la diversidad alfa de ensambles de anuros en cada sitio a lo largo del tiempo, se observa que el cambio en la diversidad entre transición y lluvias es más fuerte en zonas más alteradas que en sitios más conservados, además que en por lo menos una época climática hay un cambio brusco y significativo, a excepción para el ensamble del sitio más conservado (Figura 2-12).

Figura 2-12. Dendrograma de similitud entre la diversidad alfa para cada sitios de muestreo.

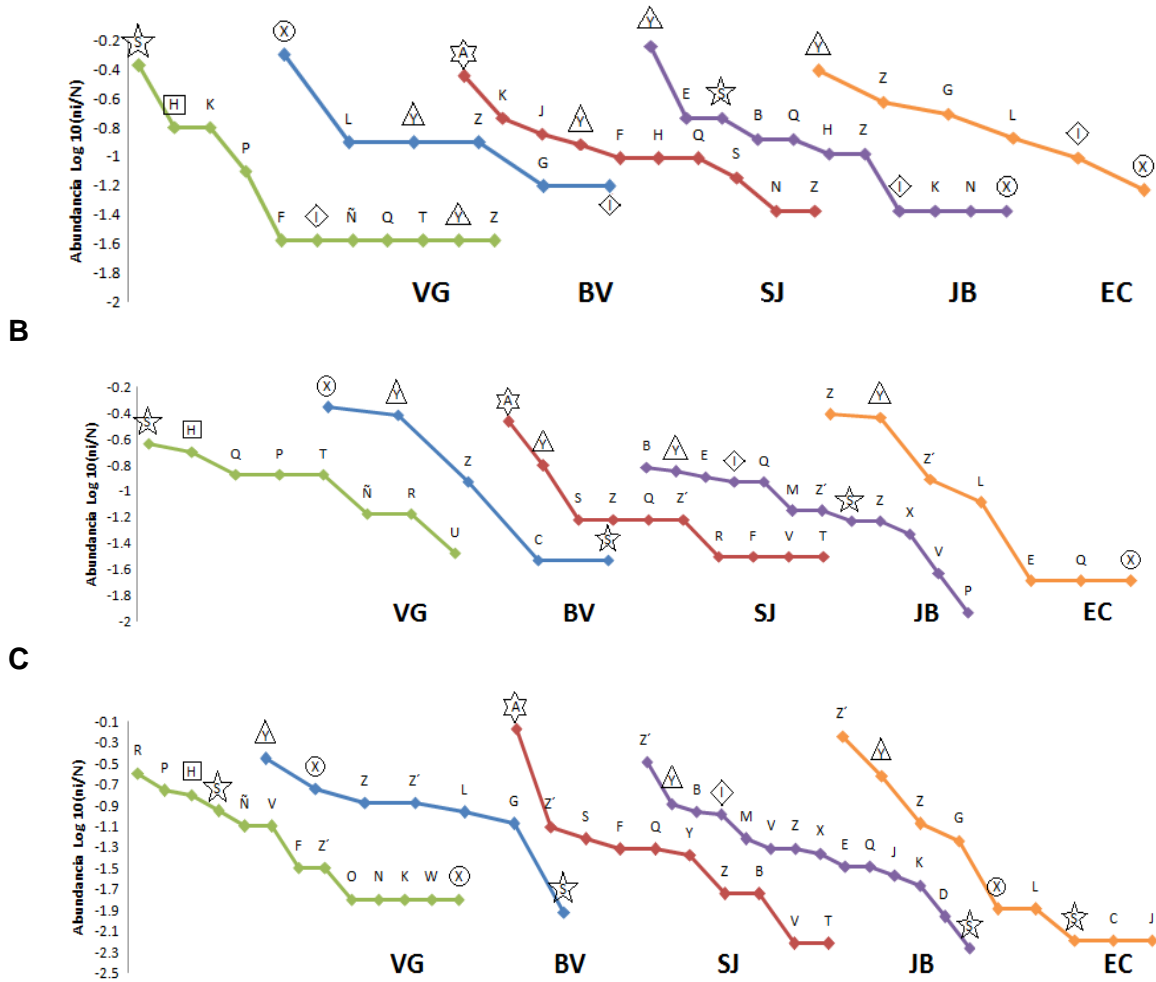


El patrón de distribución los ensambles en cada época climática se reflejó en curvas con pendientes diferentes. Se observó mayor diferencia en las curvas de época seca contra las épocas de transición y lluvias. Para todos los sitios se observó un aumento en el número de especies a medida que aumentaron las lluvias.

En época seca no se encontraron diferencias significativas en la estructura de los ensambles. En transición, fueron Vanguardia y San José, y en lluvias Vanguardia y El Carmen, siendo el sitio más intervenido y el más conservado (Figura 2-13).

Figura 2-13. Curvas rango-abundancia de ensambles de anuros entre épocas climáticas. A: época seca, B: transición. C: época de lluvias. VG: Vanguardia, BV: Buenavista, SJ: San José Bajo, JB: Jardín Botánico, EC: El Carmen. Para el nombre de la especie correspondiente a cada letra ver Anexo **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**

A



Para todas las áreas de bosque se observó un aumento en el número de especies a medida que aumentaron las lluvias. Vanguardia presentó el mayor número de especies raras según su abundancia tanto en época seca como en lluvias, presentándose más especies comunes en transición y lluvias. Buenavista presentó en época seca y transición tendencia de especies dominantes y raras, mientras que para época de lluvias se observaron más especies comunes. Para el Carmen, en época seca se observaron especies comunes, mientras que en época de transición y lluvias se observaron especies raras.

San José presentó para todas las épocas especies abundantes, comunes y raras. Jardín Botánico presentó para época seca, especies abundantes comunes y raras, mientras que en épocas de transición y lluvias presentó más especies comunes.

Los patrones de distribución de las especies en las áreas de bosque a través del tiempo mostraron para Vanguardia que la especie *A. hylaedactyla* es dominante para época seca y transición mientras que en época de lluvias predominan otras. También se observó que las especies del género *Pristimantis* se presentan como especies raras y solo se encontraron en época seca (Figura 2-13).

En Buenavista se presentaron pocas especies, y se observó prevalencia de *P. frater* (X) y *P. medemi* (Y). *A. cepedai* (A) es dominante a lo largo del estudio en San José Bajo, siendo el único sitio donde se observó ésta especie. Para el Jardín Botánico y El Carmen, se observó dominancia general de las especies *P. medemi* (Y) y *P. savagei* (Z) para todas las épocas, así mismo para estas dos áreas, donde se observaron especies similares como raras, como es el caso de *P. frater* (X) en época seca y transición y la especie *A. hylaedactyla* en lluvias (Figura 2-13).

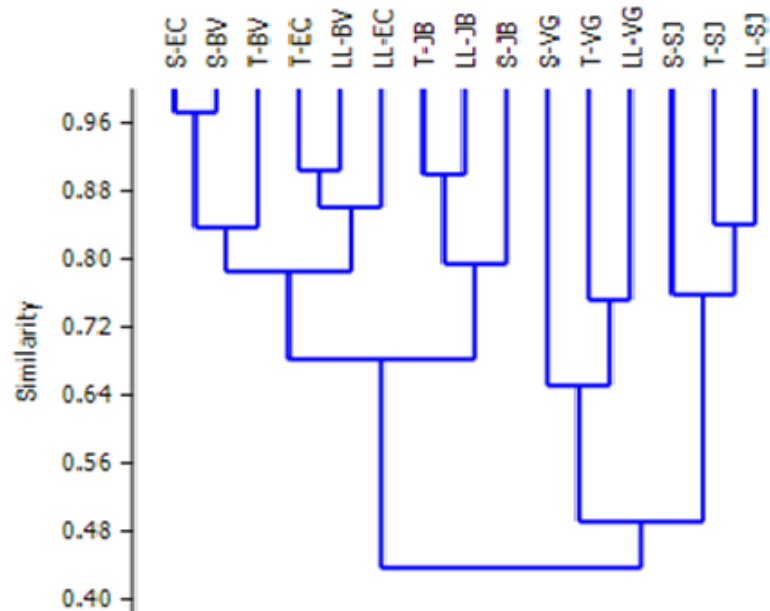
No se encontró diferencias significativas en la estructura y composición de los ensambles en época seca ni en transición, mientras en lluvias todas las áreas fueron diferentes ($R=0.7394$, $p=0.0001$). En época seca y transición no se encontraron diferencias significativas, mientras en lluvias todas las áreas fueron diferentes, excepto BV– EC (Anexo E). Las especies que más en mayor medida contribuyeron a la diferencia entre áreas por épocas climáticas fueron *A. hylaedactyla* (SIMPER 27%), *P. frater* (19%) y *D. mathiassoni* (10%), *H. crepitans* (8%) (Anexo F; **Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

Las áreas de bosque que presentaron mayor complementariedad por época climática, fueron Buenavista época seca (BVS) y Vanguardia en transición (VGT), y entre El Carmen época seca (ECS) y Vanguardia transición (VGT) (Anexo G). El 60 % de las áreas en diferentes épocas climáticas presentaron alta diferencia entre sí, y de éstos el 70 % se presentaron en los mismos sitios pero en épocas climáticas diferentes (**Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). El recambio de especies en un mismo sitio es bajo entre épocas climáticas, excepto en vanguardia. En general, en los ensambles se observó un alto recambio de especies.

Al comparar los ensambles de cada sitio por época climática se observó la diversidad beta fue mayor entre los sitios que en cada sitio por época, lo que significa que el mayor recambio de especies se asocia en mayor medida al gradiente de intervención que a la variación en la precipitación (

Figura 2-14).

Figura 2-14. Dendrograma de similitud entre sitios y por épocas de muestreo.



A nivel general, se observó que la composición de especies varió entre épocas, adicionándose especies a medida que aumentaban las lluvias. La estructura de los ensambles por áreas de bosque mostró diferencias estadísticas significativas, en especial en Vanguardia, que fue el ensamble que otorgó mayor valor a la diferencia del total. Las especies que más aportaron a las diferencias entre áreas de bosque fueron *A. cepedai* y las especies del género *Pristimantis*.

2.4.4 Relación entre la composición y estructura de los ensambles de anuros con las variables del hábitat y la variación estacional

Se observó correlación significativa positiva entre el número de especies y la humedad, y entre la abundancia de individuos y la cobertura de la vegetación arbórea y con la

diversidad de especies de la vegetación, mientras que la abundancia de anuros y las coberturas de la vegetación rasante y arbustiva mostraron una correlación negativa (Tabla 2-4).

Tabla 2-4. Valores significativos de asociación de la diversidad de anuros y los factores ambientales y del hábitat por áreas de bosque

Variables		PP	Tº	H	% Arbóreo	% Arbustivo	% Herbáceo	% Rasante	Shannon vegetación
No. Especies	r	0.671**	-0.671	0.671**	0.225	-0.18	0.325	-0.148	-0.243
	p	0.001	0.001	0.001	0.341	0.448	0.162	0.533	0.302
	N	20	20	20	20	20	20	20	20
Abundancia	r	0.342	-0.342	0.342	0.752**	-0.688**	-0.189	0.735**	0.617**
	p	0.14	0.14	0.14	0	0.001	0.425	0	0.004
	N	20	20	20	20	20	20	20	20
Estructura	r	-0.033	0.033	-0.033	0.283	-0.033	0.049	-0.131	-0.421
	p	0.891	0.891	0.891	0.227	0.89	0.838	0.582	0.065
	N	20	20	20	20	20	20	20	20

**La correlación es significativa en el nivel 0.01 (2 colas). * La correlación es significativa en el nivel 0.05 (2 colas).

2.5 Discusión

Ensamblajes de anuros en el piedemonte llanero colombiano

Según Rangel *et al.* (1995), la subregión de piedemonte cuenta con 16 especies de anuros, en contraste, Lynch *et al.* (1997) registró para la región de la Orinoquia 30 especies potenciales. Lynch (2006) en su recopilación de información sobre las recolecciones históricas de anfibios del municipio de Villavicencio y sus alrededores, reportó 45 especies de anuros, pero de las cuales solamente 31 se podrían encontrar asociadas a zonas boscosas de la región, el resto corresponde a especies de áreas de sabana. Con 28 especies, el presente estudio registro el 90 % de los anfibios conocidos y que habitan bosques de la región.

En otros estudios realizados sobre anuros del piedemonte, en áreas con diferentes grados de alteración antrópica. Zorro (2007) registró 687 individuos de 17 especies de anuros (solo en lluvias), con un esfuerzo de muestreo de 280 horas/hombre. Por otra parte, Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona (2009), con un esfuerzo de muestreo de 144

horas/hombre, registraron 247 individuos de 16 especies de anuros. Becerra Serrano (2011) en inmediaciones a Villavicencio, 168 horas/hombre registró 280 individuos de 14 especies de anuros. Comparando éstos resultados con el presente trabajo, es claro que la diferencia se atribuye a la disimilitud en el esfuerzo de muestreo, es decir los resultados obtenidos en el presente trabajo, son robustos para hacer inferencias sólidas y comparado con otros trabajos es el que, hasta el momento, más se aproxima a la diversidad de anuros del piedemonte llanero.

En cuanto a la composición de especies registradas para el estudio, éstas concuerdan con las encontradas en los trabajos realizados para la región del piedemonte del Meta por Ramírez (1999), Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona (2009), y para el piedemonte de Casanare por Zorro (2007), donde también se coincide en que las familias Hylidae y Leptodactylidae son las más ricas en cuando al número de géneros y especies, una tendencia que ya ha sido reportada en general para las tierras bajas de Colombia (Lynch *et al.*, 1997; Lynch, 2006).

Las familias más ricas en cuanto a número de individuos fueron Craugastoridae, seguido de la familia Aromobatidae e Hylidae. Entre los géneros con mayor número de individuos registrados están: *Pristimantis*, *Allobates*, *Leptodactylus*, y *Rulyrana*. Estos resultados concuerdan con comunidades de anuros de bosques del Neotrópico, que se caracterizan por la riqueza y dominancia del género *Pristimantis*, presentando altas abundancias (Duellman, 1979; Lynch, 1986; Ruiz-Carranza *et al.*, 1996; Arroyo *et al.*, 2003; Suárez-Badillo & Ramírez-Pinilla, 2004; Young *et al.*, 2004), y que se ha sugerido que por su modo reproductivo de desarrollo directo e independencia directa a fuentes de agua, presentan una ventaja reproductiva ambientes con elevada humedad relativa (Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona, 2009).

Autores como Lieberman (1986) y Gutiérrez-Lamus *et al.* (2004), han afirmado que las especies comunes y abundantes ocupan fácilmente zonas intervenidas y abiertas, y las especies raras o poco abundantes se encuentran en bosques más conservados, lo cual no concuerda con algunos registros en el estudio; ya que entre las especies comunes y abundantes están las del género *Pristimantis*, las cuales tuvieron abundancias altas en zonas mejor conservadas y poca a nula representatividad en ambientes más alterados. También, se registraron especies raras, poco abundantes y con requerimientos de hábitat

(*Rulyrana flavopunctata* y *Osteocephalus carri*) en Buenavista, siendo la segunda área más intervenida pero la cual presenta relictos de bosque primario, lo que evidencia que dichos relictos favorecen la presencia de especies sensibles, que no han sido afectadas drásticamente por la matriz fuertemente alterada de manera antrópica.

El sitio que presentó mayor número de especies con poca abundancia o raras fue el más alterado, Vanguardia, donde especies que en zonas mejor conservadas se mostraron como comunes. La presencia de especies comunes en áreas conservadas que muestra disminución en áreas alteradas demuestra que la alteración del hábitat está alterando la abundancia de individuos.

Otro caso particular se evidenció con la especie *Adenomera hylaedactyla*, la cual fue abundante en zonas perturbadas, pero rara en áreas de bosque mejor conservados, lo cual puede significar que es una especie adaptada a zonas alteradas y señal de perturbación.

Variación espacial en la diversidad de ensambles de anuros

Los cambios en la estructura de bosque pueden producir efectos directos e indirectos sobre las comunidades locales y regionales de los anfibios (Grant *et al.*, 1994), es así como cambios en la estructura vegetal y las condiciones ambientales tienden a eliminar las especies más especializadas en favor de otras menos sensibles (Vargas-S & Castro-H, 1999), lo que puede explicar la presencia en todos los sitios y todas las épocas de especies generalistas que por sus características reproductivas pueden colonizar varios hábitats, como las especies del género *Pristimantis*; sin embargo, estas especies son más abundantes en los sitios mejor conservados y disminuye drásticamente su abundancia en sitios perturbados, es decir que aun siendo generalista, su abundancia es afectada por cambios en la vegetación, lo que las puede indicar que no solo su presencia sino además sus abundancias dan señal de cambios por la intervención antrópica.

En el presente estudio se encontró que el sitio más perturbado (Vanguardia) presentó la mayor riqueza de especies, no obstante fue el de menor abundancia de individuos. Esto concuerda con los resultados obtenidos por Herrera *et al.* (2004), Cadavid *et al.* (2005) y Zorro (2007), quienes llegan a la conclusión que existe mayor riqueza de especies en

sectores medianamente alterados dada la heterogeneidad generada. Las nuevas condiciones, después de la alteración, aumentan la heterogeneidad de la estructura vegetal como arbustos, árboles jóvenes, hierbas, hojarasca, material en descomposición, generando un estado dinámico de la estructura vegetal e incidiendo en el aumento de la riqueza de anuros al encontrar nuevos ambientes (Herrera *et al.*, 2004), lo que se refleja en comunidades con especies de abundancias relativamente homogéneas, más equitativas, mientras en ecosistemas más conservados se observan abundancias variadas. Adicionalmente, como los anuros responden, según la especie, de manera diferencial al grado de alteración del hábitat (Pineda *et al.*, 2005), es decir que los patrones de dominancia en estos sitios son disimiles de acuerdo y relacionándose con el grado de intención antrópica de las áreas.

Así por ejemplo, en Vanguardia se encontró la especie *Rhinella marina* cerca a construcciones humanas, *Dendropsophus mathiassoni* en las zonas encharcadas y abiertas del áreas, mientras que en Buenavista las especies de *Rheobates palmatus*, *Rulyrana flavopunctata* y *Osteocephalus carri* se encontraron en los relictos de bosque presentes en el recorrido. Así mismo, de las seis especies del género *Leptodactylus* registradas se encontraron en Vanguardia, y solo *Adenomera hylaedactyla* se encontró en Buenavista con solo dos individuos, lo que puede ser efecto de mayor presencia ganadera en las zonas abiertas de Buenavista, ya que estas actividades afectan la composición general de los anuros (Lynch & Rueda-Almonacid, 1998) y posiblemente a ranas terrestres. Concluyendo, aunque hay alto grado de intervención en los dos sitios, los factores antrópicos son distintos y por eso, aunque hay intervención en los dos, los valores de riqueza son opuestos.

Pristimantis medemi, *P. savagei* y *Pristimantis* sp., fueron las especies dominantes en las áreas mejor conservados. Esto concuerda con lo demostrado por diferentes autores que han afirmado que estas especies habitan ambientes con baja perturbación antrópica (Vargas & Bolaños 1999, Vargas & Castro 1999, Vargas-S & Castro-H, 1999; Arroyo *et al.*, 2003; Vargas-S & Bolaños-L, 1999; Gutiérrez-Lamus *et al.*, 2004, Herrera *et al.*, 2004, Suárez-Badillo & Ramírez-Pinilla, 2004; García-R *et al.*, 2007, Urbina-Cardona *et al.* 2006, Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona, 2009). Para el caso específico del Jardín Botánico, Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona (2009), reportaron solo una especie del género *Pristimantis* (*P. medemi*), la cual presentó abundancias bajas, concluyendo que este sitio

estaba afectado por presiones antrópicas de los barrios circundantes sufriendo la disminución de especies con requerimientos ecológicos más específicos; los registros para 2011 puede significar evidencia de regeneración en alguna medida de dichos bosques ya que para esta área se reportaron las especies *Pristimantis frater*, *P. medemi* y *P. savagei* con altas abundancias y en todas las épocas climáticas.

Aunque el tamaño de las áreas de bosque no se tuvo en cuenta para el presente estudio, se ha documentado que hábitats transformados por el hombre pero con grandes extensiones, pueden mantener el mismo número de especies de anuros que las áreas de bosque más pequeños, esto es, que mientras se pierde en la complejidad en la estructura del hábitat, un área grande puede favorecer nichos amortiguando así el impacto de la alteración del ambiente (Pineda & Halffter, 2005), como puede ocurrir con las áreas de Vanguardia y Buenavista, ya que Vanguardia presenta vegetación más continua, con más estratos y es un área que aparentemente tiene mayores dimensiones que Buenavista, lo que puede hacerlo más favorable para la presencia y distribución homogénea de las especies (Yahner, 1988), como se corrobora con el índice de equidad de Shannon para Vanguardia ($H= 2.332$) tiene mayores valores que Buenavista ($H= 1.705$), como consecuencia de una compensación entre área y alteración del hábitat.

Entre las especies raras para las áreas de bosque mejor conservados del estudio, están *Adenomera hylaedactyla* y *Scinax rostratus*, la primera es una especie común de sitios intervenidos, y la segunda es rara en todas las áreas de bosque. Entre las especies raras en las áreas de bosque más alterados están *Pristimantis medemi* y *Pristimantis savagei*, las cuales son abundantes en sitios mejor conservados, lo que puede mostrar que la abundancia de estas especies depende del grado de tolerancia de las especies a sitios perturbados o no, y que el deterioro del hábitat aunque no afecte la presencia de algunas especies está afectando sus abundancias, es decir, tiene un impacto demográfico negativo.

La complementariedad promedio en los ensamblajes entre áreas de bosque fue de 59%, esto indica heterogeneidad en la composición de especies y a que el grado de dominancia cambia entre áreas de bosque. Este promedio es similar a lo encontrado para el piedemonte casanareño por Zorro (2007).

Las áreas de bosque que presentan la mayor diferencia son los de El Carmen y Vanguardia, lo que se puede explicar por el diferente grado de alteración antrópica, que se ve reflejado en la diferencia en la composición y estructura de la vegetación, de sus coberturas y estratificación. Por otro lado las áreas de bosque más similares en relación a la composición y abundancia de especies de anuros fueron El Carmen y Buenavista, lo que se explica en la presencia de relictos de bosque primario en las dos áreas de bosque, los cuales alberga especies propias de bosque como lo son *Osteocephalus carri*, *Rulyrana flavopunctata* y *Rheobates palmatus*, que además se presentaron en abundancias similares para los dos sitios.

Por lo cual se corroboró que la composición de especies entre áreas de bosque varía dependiendo el grado de alteración antrópica y los requerimientos de las especies, por ejemplo especies como *Rhinella humboldti*, *R. marina*, *Dendropsophus mathiassoni*, *Elachistocleis ovalis*, *Hypsiboas crepitans*, *Leptodactylus fuscus*, *Phyllomedusa hypochondrialis*, *Scinax rostratus*, *S. ruber* y *S. wandae*, son típicas de tierras bajas y de hábitats abiertos y/o transformados (Lynch, 2006), las cuáles se encontraron con mayores abundancias en los sitios más intervenidos. Esto se puede explicar ya que las diferencias ambientales ocasionadas por la transformación antrópica se ven reflejadas, en algunos casos, en la variación de la diversidad, en la abundancia, estructura, composición y distribución de los anuros, y relacionada con el estado de conservación, heterogeneidad en la estructura vegetal y la disponibilidad de microhábitats, (Vargas-S & Castro-H, 1999; Mueses-Cisneros, 2005; Pineda *et al.*, 2005; Pérez, 2011). De lo cual se concluye que en general se pudo registrar que existe una diferencia entre áreas con diferente grado de alteración antrópica en lo referente a la composición, abundancia y distribución de las especies, donde se encontraron las mismas relaciones de abundancia en comparación con otros trabajos realizados en la zona de estudio.

Variación temporal en la diversidad de los ensambles de anuros

Se observó que a medida que aumentan las lluvias el número de especies e individuos incrementaron, lo cual era de esperarse, ya que para los anuros de tierras bajas tropicales se ha conocido que durante temporadas secas el número de individuos

disminuye, debido a la baja precipitación y los requerimientos de humedad de este grupo (Toft, 1980).

En la transición entre época seca y lluvias, aparecieron la mayoría de las especies nuevas para el estudio, lo que se explica con la llegada de las lluvias para muchas especies determina el inicio de la etapa reproductiva.

Debido a que la dominancia de las especies fue similar a lo largo del tiempo, no se reportan diferencias estadísticas significativas entre épocas climáticas, sin embargo, la abundancia de las especies *Pristimantis medemi*, *Pristimantis savagei*, *Pristimantis frater* y *Allobates cepedai* en todas las épocas e incrementándose en lluvias, atribuye al cambio entre sitios y entre épocas climáticas. Para otras zonas del país, se han reportaron resultados similares, Neckel-Oliveira *et al.*, (2000); Arroyo *et al.*, (2003), no observaron diferencias significativas en la abundancia de especies entre épocas del año (seca y lluvia), pero si entre sitios de muestreo; por lo cual sugieren que las diferencias de las abundancias son interespecíficas entre áreas y están relacionadas con el cambio del tipo de vegetación usado como microhábitat y su dependencia con la cercanía o lejanía de los cuerpos de agua, lo cual se evaluará en el siguiente capítulo.

Al comparar abundancia de especies a lo largo del estudio, se observa que los tiempos de máxima abundancia son diferentes para cada especie, mostrando el no traslape en el tiempo, mientras otras especies no mostraron diferencias en abundancia a lo largo del estudio y presentando juveniles en todas las épocas (Suárez-Badillo & Ramírez-Pinilla, 2004), lo que sugiere actividad reproductiva continua, sin periodo definido de reclutamiento de juveniles (Arroyo *et al.*, 2003), por ejemplo las especies del género *Pristimantis* a pesar de presentar aumento de abundancias con las lluvias, se observaron en todos los muestreos a lo largo del estudio, lo que se puede deber al modo reproductivo directo (modo VIII) que hace de esta especie no dependiente directa de las lluvias, por el contrario otras especies se mostraron como abundantes al inicio de lluvias (modos I, II, VI).

Variación espacio-temporal en la diversidad de ensamblajes de anuros

Al analizar la diversidad de los ensamblajes por sitios independientes de la época climática, no se evidencia una relación directa entre el grado de intervención de los sitios con la diversidad de especies para cada época climática, sin embargo, al observar cada sitio a lo largo del tiempo, se observa mayor cambio en la diversidad de anuros en zonas más alteradas. Para la fauna de zonas como el piedemonte donde las especies sufren un estrés hídrico en época seca y exceso hídrico en época de lluvias es importante tener ensamblajes que se mantengan estables a lo largo del tiempo, viendo que los ensamblajes más ricos no significa que son los más estables temporalmente.

Para poder entender los patrones de diversidad es importante tener en cuenta la historia natural de las especies (Urbina-Cardona & Reynoso, 2005), ya que con la determinación de atributos de los ensamblajes se puede tener un valor predictivo más sólido cuando se evalúan los efectos de la alteración del hábitat sobre los anuros (García-R *et al.*, 2005).

La diferencia en la composición y estructura de los ensamblajes se relaciona con el grado de perturbación antrópica, lo cual a su vez interactúa con la biología e historia natural de las especies que conforman cada sitio y genera los patrones observados de variación espacial y temporal en riqueza y abundancia. Es así como se puede explicar la marcada diferencia de Vanguardia frente a las otras áreas de bosque, teniendo en cuenta que los cambios en la composición y riqueza de especies a lo largo del muestreo ocurrieron en especies con pocos individuos, lo que muestra inestabilidad en el ensamblaje (Pineda *et al.*, 2005), así mismo se puede explicar el por qué los patrones de dominancia de especies en general está dado por las especies *P. medemi*, *P. savagei* y *P. frater*.

Así mismo, las especies del género *Pristimantis* se caracterizan por su desarrollo directo y la ausencia de estadios larvales antes de postmetamorfosis. Por eso, a pesar de no presentar una dependencia directa con fuentes hídricas para su reproducción, estas especies habitan zonas permanentemente húmedas, en especial aquellas que ponen sus huevos sobre la vegetación donde se desarrollan directamente (Bernal-Carlo, 1991).

Los individuos del género *Leptodactylus*, hacen nido de espuma para reproducirse sobre charcos, donde una vez eclosionan los huevos, los renacuajos salen y están listos para alimentarse por sí solos lo cual puede ser una adaptación a la “semiterrestrealidad” que

le permite colonizar estas tierras; las especies de éstos géneros pueden poner más de 400 huevos en cada postura y eclosionan uno a uno a diferente tiempo (Heyer, 1969; Duellman & Trueb, 1986), lo cual se observó con las especies registradas en su mayoría en las áreas de bosque más alterados y con zonas abiertas.

En San José Bajo, bosque medianamente alterado, la especie *Allobates cepedai* fue más dominante, esta especie es endémica de los bosques húmedos tropicales de las estribaciones de la vertiente oriental de la cordillera Oriental en los Departamentos de Casanare y Meta (Lynch, 2006), siendo una especie que frecuenta las orillas de fuentes loticas poco caudalosas y está más ligada a fuentes hídricas lenticas permanentes, por lo cual se explica la presencia de ésta especie exclusivamente en San José Bajo, ya que es la único área muestreada donde la fuente hídrica se mantiene protegida por servir de suministro de agua para consumo humano. El género *Allobates* junto con las otras especies de ranas venenosas poseen un único modo reproductivo, donde el macho adulto lleva los renacuajos en su espalda a los arroyos cercanos al sitio de postura, lo que hace de éstas especies estén ligadas al agua, sin embargo la especie *A. juanii* fue encontrada en lugares relativamente alejados de arroyos, lo que hace pensar que tiene hábitos riparios (Kaplan, 1997).

El género *Rulyrana* solo estuvo representado por una especie (*Rulyrana flavopunctata*); sin embargo, los requerimientos de hábitat y lo especial de su biología la hacen una de las especies más llamativas en el estudio. Las especies del género *Rulyrana* requieren de quebradas, y no de charcos, para su reproducción y ovoposición sobre las hojas de la vegetación de las quebradas (Lynch, 1998), por esto la presencia en los relictos de bosque de El Carmen y Buenavista, lo que la hace una especie indicadora de ambientes conservados.

Las especies de la familia Hylidae, presentan diversos modos reproductivos, por ejemplo, *Dendropsophus mathiassoni*, *D. minutus*, *H. crepitans* y *S. wandae*, por ser especies con ciclos de vida corto necesitan de cuerpos de agua lénticos para depositar sus huevos en el agua, mientras *Phyllomedusa hypochondrialis* necesita vegetación sobre cuerpos de agua para depositar sus posturas y que luego caigan al agua (Duellman & Trueb, 1986), así para esta especie es primordial la existencia de vegetación baja alrededor de cuerpos

de agua. La presencia de estanques con agua favorecen a las especies con modo reproductivo que requieran de cuerpos de agua aislados y quietos, con vegetación herbácea que favorezca la disponibilidad de microhábitats (Heyer *et al.*, 1994; Vargas-S & Castro-H, 1999), razón por la cual estas especies se presentaron en sitios en donde hay estanques con esas características como lo son el Jardín Botánico.

Por otra parte, recientemente se ha demostrado que en tierras bajas, los modos reproductivos confieren a las especies diferentes estrategias de tolerancia a los gradientes de perturbación antropogénica que están relacionados con la desecación, el uso del microhábitat y la evasión de predadores (Urbina-Cardona & Reynoso, 2005). Así por ejemplo para el estudio encontramos especies que requieren de hábitats más conservados como lo es *R. flavopunctata*, las cuales están asociadas estrechamente a fuentes hídricas en movimiento donde ponen sus posturas, mientras que especies como las del género *Rhinella*, depositan sus posturas en charcos temporales. Esto se corrobora con la presencia y distribución de éstas especies en los sitios según el grado de intervención, observando además que *R. flavopunctata* se encontró en un sitio perturbado pero con relictos de bosque primario, el cual favoreció su permanencia en Buenavista.

Los modos reproductivos derivan de adaptaciones sobre la forma y el lugar en que se depositan los huevos, contribuyendo a la forma en que las especies reparten el recurso, claro ejemplo es la tendencia evolutiva de las especies a la eliminación de los huevos en el agua y la creación de nidos terrestres, los cuales deben mantenerse húmedos (Duellman, 1989), por lo cual es más posible encontrar las especies del género *Pristimantis* en bosque, ya que poseen desarrollo directo (Kattan, 1987), mientras que individuos de la familia Leptodactylidae, los cuales son típicos de tierras bajas (Lynch, 1979), construyen nidos de espuma que pueden ser acuáticos o terrestres (Heyer, 1969) y puestos en lugares abiertos.

Según Haddad & Prado (2005), los modos reproductivos más especializados son observados en géneros que tienen pocas especies (con excepción del género *Pristimantis*) restringiéndolas también a ambientes boscosos, siendo el caso de *Rulyrana flavopunctata* para nuestro estudio. Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona 2009, encontraron que las especies *D. mathiassoni*, *H. crepitans*, *D. minutus* y *R. marina* más

abundantes y se relacionan al modo reproductivo asociado a inicio de lluvias (modo I), lo cual se corroboró en el estudio para las tres primeras especies, además de la variación estacional en sus abundancias.

Relación entre la diversidad de anuros del piedemonte con las variables del hábitat y la variación estacional

En la identificación de posibles relaciones entre la composición y estructura de los ensambles de anuros con las variables del hábitat a lo largo del tiempo, se encontró correlación significativa positiva entre el número de especies y la humedad, y entre la abundancia de individuos de anuros y la cobertura arbórea, además con la riqueza de especies de la vegetación, corroborando lo expuesto por diversos autores que mencionan a la cobertura vegetal y factores climáticos como los principales factores involucrados en la presencia de anuros (Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona, 2009; Zorro, 2007; Rincón-F. & Castro-H., 1998; Vargas-S & Castro-H, 1999; Arroyo *et al.*, 2003; Herrera *et al.*, 2004; Suárez-Badillo & Ramírez-Pinilla, 2004; Pineda & Halffter, 2005; García-R *et al.*, 2007). Estas relaciones pueden estar vinculadas a los requerimientos fisiológicos y biológicos de las ranas, como lo es la dependencia a zonas húmedas o fuentes hídricas para su desarrollo, así por ejemplo, según el modo reproductivo las especies son más o menos dependientes de áreas de bosque y de áreas con fuentes hídricas.

A nivel de especies también se observó correlación significativa positiva con las coberturas de la vegetación para las especies *A. juanii*, *P. frater* y *R. Flavopunctata*, y los factores climáticos con *D. minutus*, lo cual se explica por los requerimientos de hábitat por estas especies, en especial *R. flavopunctata*, la cual es un habitante de bosque primario y secundario en el que se encuentra generalmente a lo largo del borde de los arroyos y se reproduce en arroyos permanentes, sin conocerse en ningún hábitat antropogénico según Castro *et al.*, 2004, lo que llama la atención de la presencia de esta especie en el relicto de bosque en Buenavista, rodeado de potreros alterados antrópicamente, sugiriendo que estas especies han podido sobrevivir en éstos pequeño relictos, como si la matriz alteradas no les afectara. La disminución en la cobertura del dosel puede ser una de las causas principales que determinan la presencia y abundancia

de anuros ya que una reducción del mismo conlleva en aumento de la temperatura atmosférica y disminución en la humedad relativa (Murcia, 1995).

Las especies con mayor especialización de hábitat son más vulnerables a la extinción afectando la estructura de las comunidades (Crump, 2003); un ambiente más caliente y menos húmedo puede afectar negativamente a especies que ovopositan fuera del agua y cuyas posturas están sometidas en mayor medida a desecación (Pineda *et al.*, 2005). Tal es el caso de las especies de desarrollo directo, como las del género *Pristimantis*, las cuales habitan en ramas, hojas de arbustos y el suelo (Rincón-F. & Castro-H., 1998), y de las que se ha reconocido que varían sus abundancias en el tiempo y espacio a nivel de microhábitat (Donnelly, 1999; Arroyo *et al.*, 2003), coincidiendo con nuestras observaciones de bajas abundancias en las zonas con mayor grado de intervención.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo, además de mostrar los patrones generales en la riqueza, abundancia y distribución de especies en áreas con diferente grado de intervención antrópica, muestran evidencia de que las especies reaccionan de manera diferencial a las presiones del medio, y son resultados de gran importancia a la hora de hacer planes de conservación para la zona, ya que la previsión de cambios de la diversidad son esenciales para el desarrollo de políticas exitosas para mitigar la pérdida de biodiversidad (Dornelas *et al.*, 2013)

En general se pudo registrar que existe una diferencia entre áreas con diferente grado de alteración antrópica en lo referente a la composición, abundancia y distribución de las especies, donde se encontraron las mismas relaciones de abundancia en comparación con otros trabajos realizados en la zona de estudio.

3. Capítulo 3. Uso de los recursos espacial y alimenticio en ensamblajes de anuros en áreas de bosques con distinto grado de intervención antrópica y diferentes épocas climáticas

3.1 Resumen

Se estudió el uso de los recursos espacial y alimenticio en ensamblajes de anuros en cinco áreas de bosque con diferente grado de alteración antrópica en el municipio de Villavicencio – Meta. Se registró un total de 28 especies y 1124 individuos, siendo las especies del género *Pristimantis* las más numerosas. La mayoría de especies de anuros utilizaron el estrato herbáceo y rasante, las hojas y hojarasca como sustrato, actividad nocturna y altura vertical o altura de percha entre 0 a 40cm, independientemente del área o de la época climática. De igual manera, se observó mayor frecuencia de individuos en cercanía a cuerpos de agua permanente en todas las épocas climáticas. En cuanto al traslape de nicho, se pudo establecer que las especies que más comparten los recursos fueron las especies del género *Pristimantis*: *P. medemi*, *P. savagei*, *P. frater* y *Pristimantis* sp., mientras el traslape de nicho espacial fue mayor en las áreas menos alteradas antrópicamente, el traslape de nicho alimenticio fue menor, además el traslape espacial y trófico disminuyó con las lluvias. La amplitud espacial promedio entre sitios y entre épocas no cambió significativamente, mientras que la amplitud trófica se vio más elevada en sitios menos conservados y disminuyó con las lluvias. El uso del recurso espacial y alimenticio, mostró una tendencia a ser diferente entre áreas de bosque más no tanto entre épocas, mostrando uso preferencial dependiendo de la especie en sitios más o menos degradados por los anuros del piedemonte.

3.2 Introducción

El modo en que las especies animales se reparten los recursos ambientales, ha sido de interés entre los biólogos a partir de la década de los 60 (Schoener, 1974), cuando la

teoría ecológica de comunidades precisaba que la competencia interespecífica era primordial en la repartición de recursos (Roughgarden, 1983).

La mayoría de los estudios existentes se han centrado en las relaciones entre la cobertura vegetal y la ocurrencia de especies (García-R *et al.*, 2005; García-R *et al.*, 2007; Cushman, 2006; Ramírez *et al.*, 2009), mostrando una relación directamente proporcional entre el estado y la riqueza de las comunidades y el estado de conservación del ambiente, respondiendo en mayor grado a la estructura del hábitat que a la presencia o ausencia de especies vegetales particulares.

Los estudios de la relación de los anuros con su hábitat han tomado importancia, evaluando tanto las variables físicas como las vegetales que posiblemente determinan la selección del hábitat por este tipo de fauna (García-R *et al.*, 2005). A nivel del uso del recurso realizado por las especies, se han realizado algunas investigaciones, como la de Vasconcelos & Rossa-Feres (2008), quienes observaron no solo la importancia de evaluar el recurso espacial de las especies sino también el uso y traslape que hacen de dicho recurso.

En cuanto a la dieta, se ha demostrado la importancia de la repartición del alimento para la determinación de la estructura de ensambles de anuros tanto de adultos como de juveniles en varios ecosistemas (Pianka, 1974; Menéndez-Guerrero, 2001). Los anfibios son considerados generalmente depredadores oportunistas, aunque algunos son selectivos en su alimentación. En la elección del alimento influyen factores extrínsecos como la abundancia del recurso alimenticio según la estacionalidad y la presencia o ausencia de competidores, y factores intrínsecos como la tolerancia ecológica y las limitaciones morfológicas que se relacionan con las etapas ontogénicas, el tamaño y especializaciones en la dieta (Duellman, 1994).

En el uso de recursos, la teoría clásica predice que la competencia y la repartición de recursos como alimento y espacio, estructura las comunidades y la coexistencia de especies (Pledger & Geange, 2009; Geange *et al.*, 2011). Por lo tanto, la cuantificación del grado de repartición de los recursos, la amplitud (diversidad de las presas consumidas) y traslape (similaridad del recurso) del nicho son medidas importantes para un mejor entendimiento de las relaciones de ensambles y la coexistencia de especies

(Pianka, 1974; Geange *et. al.*, 2011). Si los recursos ecológicos son limitados, la coexistencia podría involucrar la partición de los recursos (Pianka, 1982; Sánchez, *et. al.*, 2007). Una comunidad con una mayor cantidad de recursos compartidos, o mayores valores de traslape, puede sostener más especies. También, los valores máximos de tolerancia de traslape entre especies deberían decrecer con el incremento en la intensidad de la competencia (Pianka, 1974). Así mismo, asociado al marco teórico de las reglas de ensambles, están los patrones segregados de los recursos, en los que algunas especies coexisten con menor frecuencia que la esperada en ausencia de competencia (Gotelli & Graves, 1996) y la complementariedad de nicho como respuesta diferencial de las especies coexistentes a los distintos ejes del recurso (Schoener, 1974).

Andrade & Urbina-Cardona (2009), estudiaron ensambles de anuros en tres sistemas productivos, el uso que hacen del microhábitats en gradientes espacio-temporales, teniendo en cuenta la perturbación antrópica en sus sitios de estudio, y observaron la importancia de conocer las respuestas de los anuros a dichas perturbaciones, también el establecimiento de los aspectos estructurales de la vegetación, ya que influyen en los microhábitats en los que los anuros residen (García-R *et al.*, 2005), es decir, que habría una interacción positiva o negativa entre perturbación y uso de recursos dependiendo la especie.

Estudios detallados y sistemáticos del uso de los recursos espacial y alimenticio por parte de los anuros son necesarios en el país, ya que aportan herramientas robustas para entender la plasticidad de las especies frente a cambios en el entorno (Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona, 2009). Así mismo, conocer los patrones de uso es de utilidad para entender cómo se organiza la diversidad a escala de comunidad, y predecir las posibles respuestas a cambios en su hábitat. Para la región existen estudios en sistemas productivos pero no en ecosistemas de bosque con diferente grado de alteración. Por lo anterior se plantea como objetivo, describir el uso del recurso espacial y alimenticio de ensambles de anuros en diferentes áreas de bosques con distinto grado de intervención antrópica y en diferentes épocas climáticas.

3.3 Métodos

3.3.1 Muestreo y toma de datos

Se realizaron cuatro salidas de campo, cada una con una duración de 10 días efectivos de muestreo; en los meses de enero-febrero (época seca), abril (transición), mayo-junio (lluvias) y julio (lluvias) de 2011, para un total de 40 días efectivos de muestreo. El muestreo fue realizado por tres personas, con una intensidad de búsqueda de 4 horas/hombre en el día (06:30-10:30 h) y de 4 horas/hombre en la noche (18:30-22:30 h), para un esfuerzo de muestreo total de 960 horas/hombre. Se empleó la técnica de muestreo por encuentros visuales (VES), en recorridos diurnos y nocturnos y restringidos por tiempo previamente definido (Crump & Scott, 1994).

Para caracterizar el uso de los recursos, se tomaron datos que correspondieron a los ejes de nicho espacial y alimenticio. Cada dato se registró en el lugar donde se encontró cada individuo, siguiendo las propuestas por Heyer *et al.* (1994), Vargas-S & Castro-H (1999) y Cadavid *et al.* (2005), tomando las siguientes variables:

- a) Temperatura del microambiente (°C) y Humedad relativa (%): se registraron con termohigrómetro digital durante 10 segundos, lo más cercano al sitio donde se observó el individuo, y se emplearon los datos en el análisis de traslape de nicho espacial para la zona de estudio general y para cada sitios en las diferentes épocas del año.
- b) Sustrato: Suelo (S) – incluye Roca, piedra, suelo desnudo, cemento, fango, hierba, musgo-, Hoja (H), Hojarasca (Hojr), Rama (Rm) – incluye peciolo y tallo-, Agua (Ag), y Tronco (Tr).
- c) Estrato: Arbóreo (Ab), Arbustivo (Av), Herbáceo (Hbc), Rasante (Rs) y Acuático (Ac). Se acogió la propuesta de Rangel & Lozano (1986) considerando el estrato rasante de 0 a 0.3 m, herbáceo de 0.31 a 1.50 m, arbustivo de 1.51 a 5 m, y arbóreo > a 5 m.
- d) Posición vertical (cm): hace referencia a la altura de percha o profundidad debajo del agua a la que se encontraba cada individuo, para el traslape de nicho se uso el dato exacto. Para amplitud las siguientes categorías I= 0-40cm, II= 41-80cm, III= 81-120, cm IV= 121-160cm, V= 161-200cm, VI= >200cm

- e) Distancia a cuerpo de agua (m): hizo referencia a la distancia en metros de cada individuo al cuerpo de agua más cercano. para el traslape de nicho se uso el dato exacto. Para amplitud las siguientes categorías 1= 1-5m, 2= 5-10m, 3= 10-15m, 4= >15m.
- f) Asociación con el tipo de cuerpo de agua más cercano: Corriente permanente (CP), estanque permanente (EP), Corrientes o charcos temporales (CCT).
- g) Hábitat: Agua, Áreas abiertas, Borde, Bosque y Ripario, este último hizo referencia a vegetación a orillas de las fuentes hídricas.
- h) Actividad: se registró si el individuo se encontró activo en el día o en la noche.

3.3.2 Uso del recurso espacial y alimenticio

Se definió el recurso espacial, como el espacio físico ocupado por un organismo (Temperatura del microambiente (°C), humedad relativa, sustrato, estrato, altura de percha, distancias a cuerpos de agua y actividad). Para el nicho trófico se tuvieron en cuenta las abundancias de presa consumidas por los anuros. Cabe aclarar que aunque no se definió un eje temporal explícitamente, si se incluyó la variación del nicho con relación a la época climática.

El uso de recursos espacial y alimenticio para cada especie, se definió como el número de individuos registrado en cada categoría de las variables. Para determinar cómo las especies utilizan el recurso, se evaluó la amplitud de nicho para describir el grado de especificidad de las especies en el uso de los recursos y el grado de similitud en el uso de recursos por pares de especies y ensamblajes por medio del traslape de nicho.

- **Traslape de nicho** – Se realizaron análisis reuniendo los datos de las variables de ubicación espacial (hábitat, microhábitat) y la actividad (día/noche) de todas las áreas de bosque, para cada una de ellas y en cada época de año. Para los análisis de traslape de nicho alimenticio no se incluyeron las especies: *Elachistocleis ovalis*, *Pristimantis* sp., *Leptodactylus* sp., y *Scinax* sp., debido solo se encontró un individuo de cada individuo. Debido a que no se obtuvieron contenidos estomacales de todas las especies, el análisis de traslape de nicho trófico se separó del análisis espacial.

Para medir el grado en el cual el uso de un recurso por una especie se traslapa con otra, se empleó el método estadístico de Geange *et al.*, (2011), el cual combina las diferentes variables (categóricas y continuas) o diferentes tipos de datos dentro de un análisis unificado del traslape de nicho. Éste método consiste en transformaciones y modelos de probabilidad para cada tipo de dato, dando lugar a distribuciones de probabilidad estimada, que son medidas equivalentes del traslape de nichos que van desde 0 (sin traslape) a 1 (una superposición completa). Se calcularon 1000 comunidades nulas con una matriz que conserva la estructura de ceros como lo sugieren Gotelli & Entsminger (2009), y se comparó el valor obtenido en las comunidades observadas versus las de los modelos nulos. Los análisis se corrieron con el programa R Project for Statistical Computing R 2.12.2, con algoritmos de remuestreos de 1000 iteraciones y manteniendo la estructura de ceros en la matriz. Como los datos del traslape de nicho entre dos especies puede ser interpretado como una medida de distancia entre ellas (Geange *et al.* 2011), a partir de la matriz del traslape de nicho se realizó un análisis de escalamiento multidimensional en el programa SPSS Statistics 22, con el objeto de obtener una representación gráfica espacial de las especies.

Para los análisis del traslape de nicho alimenticio no se tuvieron en cuenta las especies: *E. ovalis*, *R. palmatus*, *L. mystaceus* y *Scinax* sp., debido a que solo se encontró un individuo de cada una en todo el muestreo.

- **Amplitud de nicho** – Para este análisis se evaluó la ocurrencia de los taxones (a nivel de orden) consumidas por cada especie de anuro. Para establecer que tan diverso es el uso de los recursos por las especies, se calculó la amplitud promedio por ensamble y por época climática aplicando el índice estandarizado de amplitud de nicho de Levins (1968).

Para comparar el grado de traslape y amplitud entre ejes de nicho (dieta espacio-actividad) y entre ensambles se calculó el promedio de traslape y amplitud de nicho. Esto permitió comparar cual eje del nicho están usando más los individuos y cual esta siendo más repartido o segregado.

3.3.3 Relaciones entre el uso de los recursos y las variables del hábitat en las diferentes épocas climáticas

Para detectar la asociación del uso de los recursos con las características del hábitat y la variación estacional, se hicieron pruebas de correlación de Spearman de los valores de traslape y amplitud de nicho espacial y alimenticio. Estos valores se contrastaron con las variables del hábitat y microhábitat, factores climáticos (promedios de temperatura, precipitación y humedad) a través del tiempo. Estas comparaciones se hicieron para cada sitio (sumando todas las épocas), en cada época climática (sumando todos los sitios), y en cada sitio separando por época climática. Para estas correlaciones se empleó el programa SPSS Statistics 22.

3.4 Resultados

3.4.1 Uso del recurso espacial y alimenticio

El hábitat más usado por los anuros en los ensambles estudiados, fue el bosque, seguido del borde y la vegetación riparia. La ocurrencia de anfibios en las diferentes variables espaciales fue: *a) Sustrato*, mayor ocurrencia en hoja (35%), seguido de hojarasca (25%) y suelo (23%); *b) Estrato*, mayor presencia en estrato rasante (53%) y herbáceo (34 %) *c) Posición vertical*, la mayoría de los individuos se encontró en el nivel I, esto es entre 0 y 40 cm (72%); *d) Distancia al cuerpo de agua más cercano*, un alto número de individuos se encontró en el nivel 1 (70%), es decir entre 0 y 5 m de distancia a un cuerpo de agua (temporal o permanente) *y e) Asociación con cuerpos de agua*, la mayoría de individuos se encontraron en asociación con corrientes permanentes (45%), seguido de estanque permanente (24%) (Figura 3-1, Anexo H).

Figura 3-1. Abundancia general de anuros en las diferentes variables del hábitat y microhábitat.

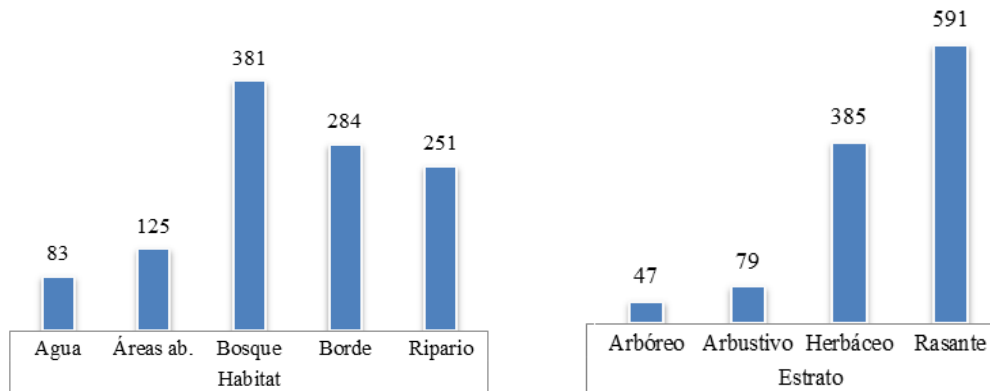
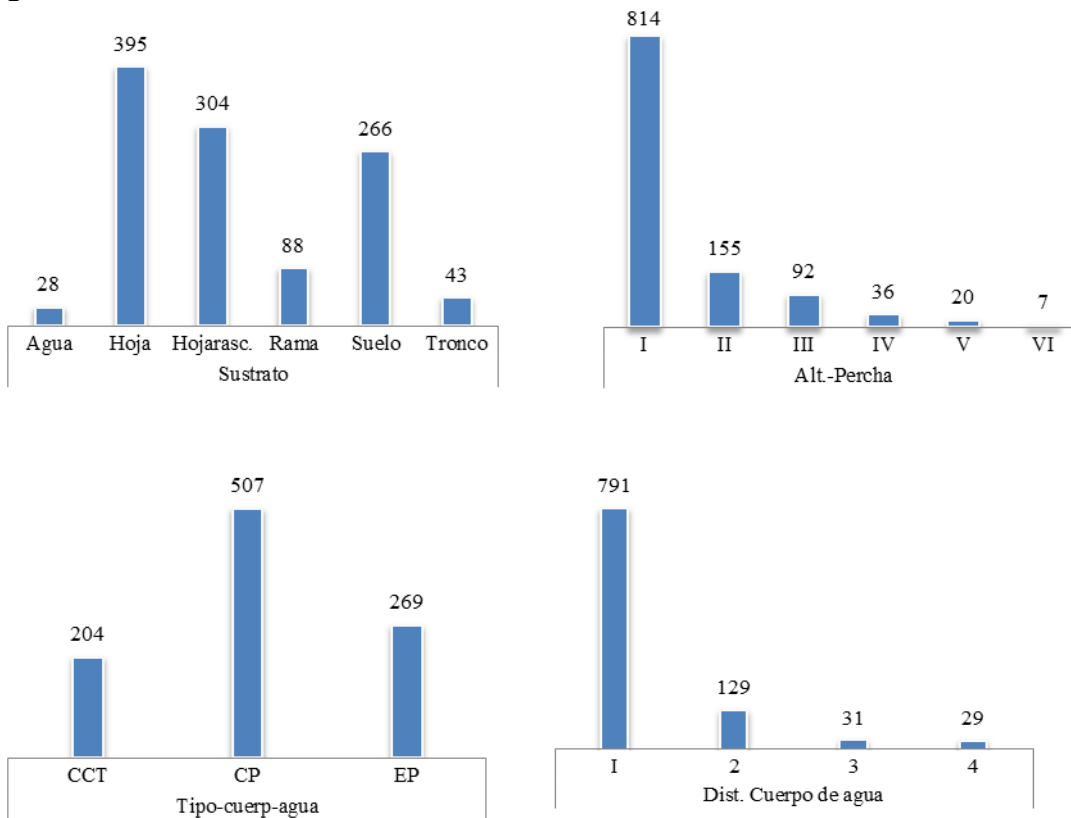


Figura 3-2. Continuación



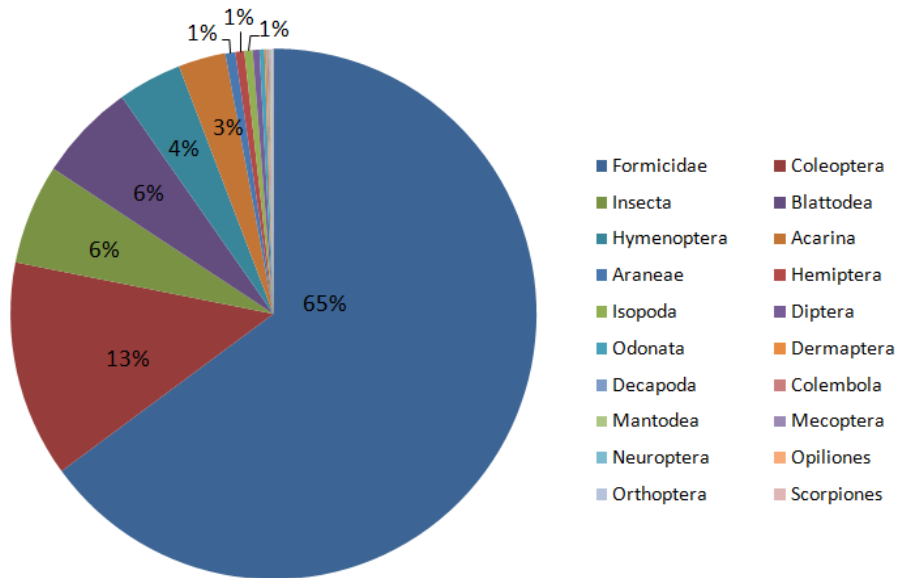
Entre las áreas de bosque más conservadas, se observó que las especies frecuentaron más el hábitat de bosque (12%), usaron principalmente hojas (12%), varios estratos, diferentes alturas de percha y asociación a cuerpos de agua permanente. En sitios más intervenidos se presentaron mayor abundancia en áreas abiertas (6%), en el suelo (20%), entre hojarasca (13%) y en asociación con charcos temporales (6%). El 71% de

los individuos presentaron actividad nocturna. En las diferentes épocas climáticas se observó el mismo patrón de uso para cada sitio (Anexo H).

La familia Formicidae fue considerada como un ítem de presa diferente al orden Hymenoptera, ya que es conocido el consumo generalizado de éste grupo por los anuros. Los taxones más consumidos por los anuros del piedemonte, pertenecen a la familia Formicidae y a los órdenes Coleoptera, Hymenoptera y Orthoptera (

Figura 3-3).

Figura 3-3. Porcentaje de ítems de presas consumidas por anuros



3.4.2 Traslape de nicho espacial y alimenticio

En general, los pares de especies más similares en el uso del recurso espacial y el periodo de actividad fueron: *P. medemi* y *P. savagei*; *P. medemi* y *Pristimantis* sp., *P. savagei* y *Pristimantis* sp., e *H. crepitans* con *H. boans* (Anexo I, Figura 3-4).

Figura 3-4. Similitudes unificadas del traslape de nicho espacial y de la actividad entre especies. Los óvalos agrupan a las especies que ocupan nichos que no fueron

identificados como significativamente diferentes mediante la prueba con modelos nulos. [Error! No se encuentra el origen de la referencia.](#)

En Vanguardia las especies que más compartieron recursos fueron *R. marina* con *L. colombiensis*, seguidas de *A. hylaedactyla* y *L. fuscus* (Anexo J). En Buenavista, fueron las especies *P. savagei* y *O. carri* seguidas de *P. medemi* y *P. frater* (Anexo K). En San José Bajo, *P. savagei* y *P. medemi*; *P. savagei* y *H. crepitans*; y *R. marina* con *A. hylaedactyla* y *L. colombiensis* (Anexo L). Para el Jardín Botánico, *Pristimantis* sp. y *R. margaritifera*, *Pristimantis* sp. y *P. medemi*, e *H. boans* con *P. savagei* (Anexo M). Por último, en El Carmen se observó mayor traslape entre las especies *P. savagei* y *P. medemi*; *Pristimantis* sp., y *P. savagei* y *P. medemi*; y *R. flavopunctata* con *P. medemi* (Anexo N).

El valor promedio de traslape de nicho fue de 0.56 y fue significativamente menor a lo esperado en comunidades nulas (0.78), es decir sin interacciones, lo que sugiere que en los ensamblajes estudiados existe mayor repartición de recursos por algún tipo de interacción ecológica.

Para las tres épocas climáticas las especies que más compartieron los recursos fueron las del género *Pristimantis* en época seca, seguido de las especies *R. flavopunctata* con *D. minutus* e *H. boans* (Anexo O) en época de transición, seguido por las especies *P. hypochondrialis* y *D. minutus* (Anexo P) y para la época de lluvias *O. carri* con las especies *P. medemi* y *P. savagei* (Anexo Q).

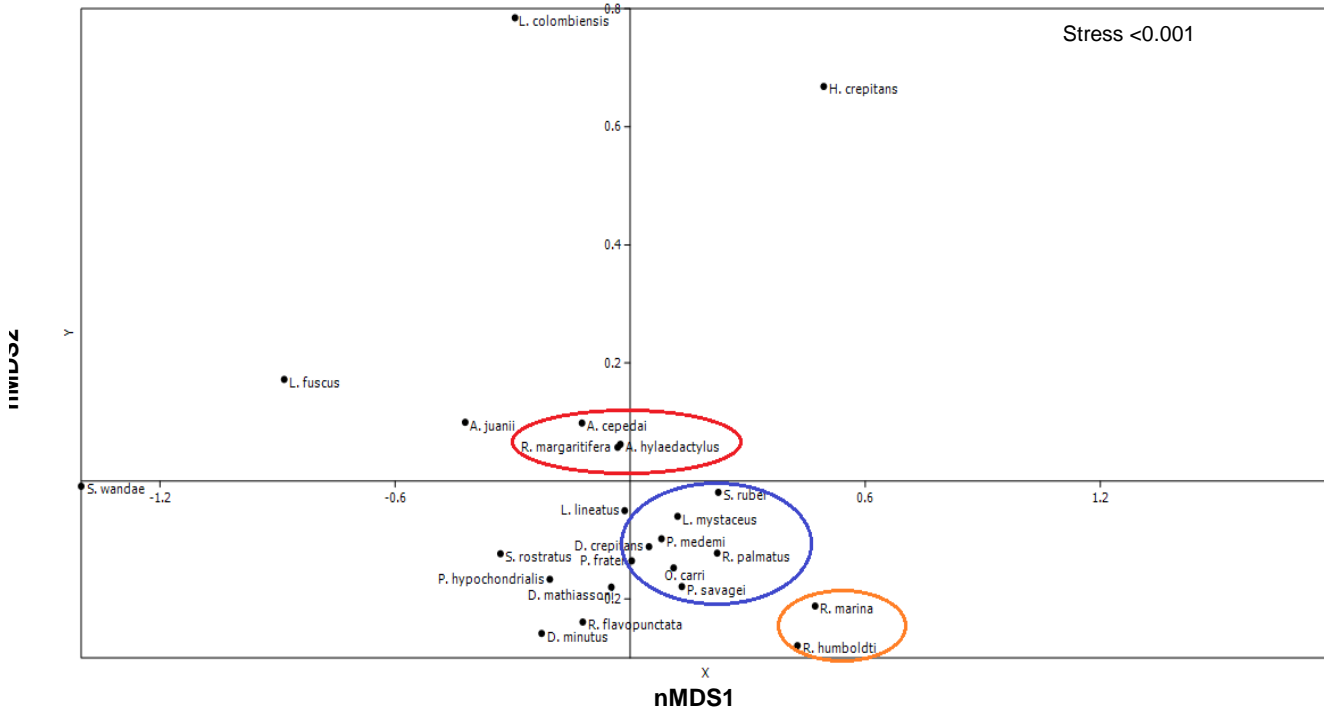
En general se observó un traslape de nicho trófico alto entre *L. mystaceus* con las especies *D. mathiassoni* y *R. palmatus* (0.895, $P < 0.01$) (Anexo R, Figura 3-5).

En Vanguardia, se presentó un traslape de nicho alimenticio total entre las especies *P. medemi* y *D. minutus*, y alto traslape entre *D. minutus* y *P. savagei*. La especie *D. mathiassoni* se traslaparon notoriamente con las especies *L.*

***hylaedactyla*, *L. lineatus* y *L. mystaceus* (Anexo 5). Para *Pristimantis* fueron las que más *carri*, y *A. hylaedactyla* (Anexo 7). En y *P. medemi*; y la especie *H. crepitans* con *R. marina* y *S. rostratus* (Anexo 8).**

). El traslape se verificó únicamente en el Jardín Botánico se dio entre las especies *P. savagei* con las especies *R. margaritifera* y *P. frater* (Anexo V). En El Carmen, se observó traslape total entre *D. minutus* y las especies *R. flavopunctata* y *R. palmatus* (Anexo W).

Figura 3-5. Similitudes unificadas del traslape de nicho alimenticio entre especies. Los óvalos agrupan especies que ocupan nichos que no fueron identificados como significativamente diferentes mediante la prueba con modelos nulos.



Para las épocas climáticas, en la que se presentó el mayor traslape fue en la época seca, seguida de la época de transición. En la época de lluvias, aun cuando se registraron más especies se observó menor traslape alimenticio. Así mismo, se observó que las especies

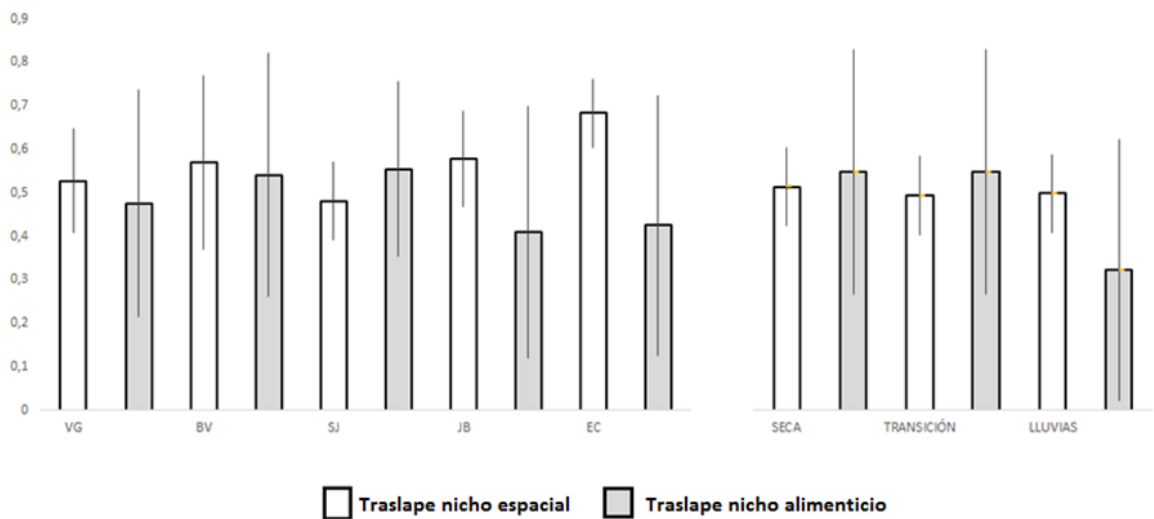
del género *Pristimantis* fueron las que compartieron nicho trófico entre sí y con otras especies tanto para época seca como en transición (

X y Anexo Y), mientras que en época de lluvias no se presentó traslape sino para la especie *P. medemi* con *H. hypochondrialis* (Anexo Z).

El valor promedio de traslape de nicho fue de 0.50 y fue significativamente menor a lo esperado en comunidades sin interacciones (0.74), sugiriendo que en los ensambles estudiados hay algún tipo de interacción que está permitiendo un menor traslape de lo esperado en el recurso alimenticio.

En cuanto al valor promedio del traslape de nicho espacial y alimenticio entre sitios y épocas climáticas no se encontró diferencias estadísticamente significativas. Sin embargo, se observó una tendencia en el traslape de nicho espacial mayor que el alimenticio menos para San José, época seca y transición (Figura 3-6A). También se observó que en general el traslape espacial y trófico disminuyó con las lluvias (Figura 3-6B) al igual que en los sitios mejor conservados.

Figura 3-6. Valor promedio del traslape de nicho en los sitios y por épocas climáticas. VG: Vanguardia, SJ: San José Bajo, BV: Buenavista, JB: Jardín Botánico y EC: El Carmen.



3.4.3 Amplitud de nicho

Las especies encontradas en el estudio presentaron bajas amplitudes en el uso de los recursos espacial ni alimenticio. Para la amplitud espacial, las especies que tuvieron mayor orden de magnitud en su amplitud fueron *Hypsiboas crepitans*, *Pristimantis frater*, *Pristimantis savagei*, *Pristimantis medemi*, *Pristimantis* sp., *Rhinella margaritifera* y *Scinax rostratus* (Tabla 3-1). Para la dieta, el mayor orden de magnitud se presentó en *A. juanni*, *H. crepitans*, *L. colombiensis* *O. carri* y *P. savagei*. El menor rango de amplitud se presentó entre las especies *Elachistocleis* y *ovalis*, *L. mystaceus*.

Tabla 3-1. Amplitud de nicho estandarizada de Levins para los anuros del piedemonte.

Especie	Espacial	Alimenticio
<i>Allobates cepedai</i>	0.299	0.065
<i>Allobates juanii</i>	0.292	0.233
<i>Dendropsophus mathiassoni</i>	0.352	0.112
<i>Dendropsophus minutus</i>	0.326	0.104
<i>Elachistocleis ovalis</i>	0.200	-
<i>Hypsiboas boans</i>	0.381	0.095

Tabla 3-2. Continuación

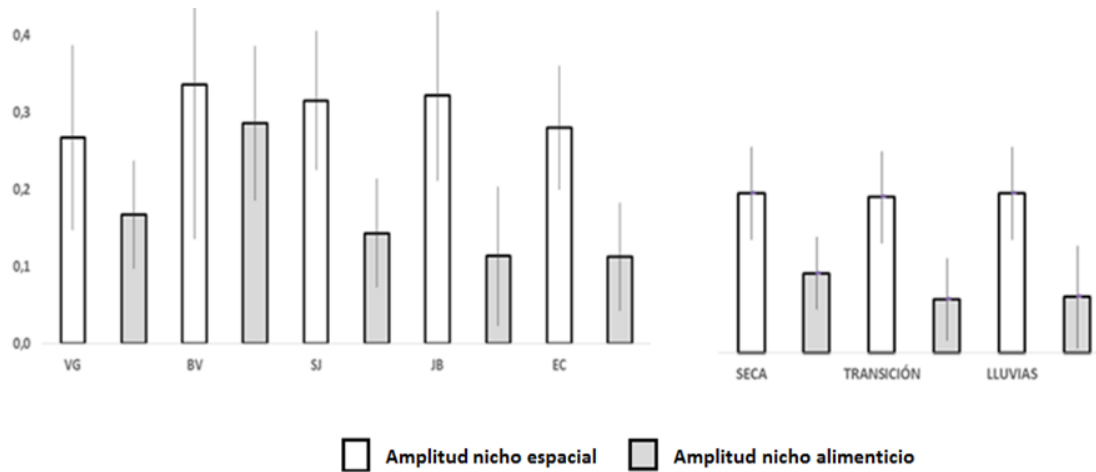
<i>Hypsiboas crepitans</i>	0.421	0.213
<i>Adenomera hylaedactyla</i>	0.327	0.112
<i>Leptodactylus colombiensis</i>	0.344	0.224
<i>Leptodactylus fuscus</i>	0.223	0.118
<i>Leptodactylus lineatus</i>	0.274	0.083
<i>Leptodactylus mystaceus</i>	0.200	-
<i>Leptodactylus</i> sp.	0.287	-
<i>Osteocephalus carri</i>	0.383	0.208
<i>Pristimantis frater</i>	0.432	0.185
<i>Phyllomedusa hypochondrialis</i>	0.32	0.146
<i>Pristimantis medemi</i>	0.446	0.134
<i>Pristimantis savagei</i>	0.443	0.225
<i>Pristimantis</i> sp.	0.457	-
<i>Rulyrana flavopunctata</i>	0.297	0.095
<i>Rhinella humboldti</i>	0.218	0.058
<i>Rhinella margaritifera</i>	0.467	0.04
<i>Rhinella marina</i>	0.35	0.021
<i>Reobates palmatus</i>	0.239	-
<i>Scinax rostratus</i>	0.417	0.158

<i>Scinax ruber</i>	0.361	0.112
<i>Scinax wandae</i>	0.200	0.158

La amplitud espacial promedio entre sitios varió pero para épocas se mantuvo constante. En el nicho alimenticio se mostraron amplitudes variadas entre los sitios; entre épocas disminuyó con las lluvias (

Figura 3-7).

Figura 3-7. Valor promedio de la amplitud de nicho en los sitios y por épocas climáticas. VG: Vanguardia, SJ: San José Bajo, BV: Buenavista, JB: Jardín Botánico y EC: El Carmen.



3.4.4 Relaciones entre el uso de los recursos de los ensamblajes de anuros con las variables del hábitat y la variación estacional

El traslape de nicho espacial no se relacionó significativamente con ninguna de las características del hábitat medidas (PP, Tº, H, % Arbóreo, % Arbustivo, % Herbáceo, % Rasante y Shannon_veg.). El traslape del nicho alimenticio promedio disminuyó proporcionalmente cuando el porcentaje de estrato rasante disminuyó y el arbóreo aumentó. Así mismo, para la amplitud en el uso de estratos, de hábitats o usaron sitios cerca o lejos del agua (Tabla 3-3).

Tabla 3-3. Valores significativos de la asociación del traslape y amplitud de nicho con factores ambientales y del hábitat por sitios de muestreo.

	PP	Tº	H	%Arbóreo	%Arbustivo	%Herbáceo	%Rasante	Shannon_veg
Traslape_Dieta r	-0.369	0.369	-0.369	-0.694**	0.278	-0.143	0.732**	-0.284

	p	0.176	0.176	0.176	0.004	0.317	0.611	0.002	0.305
	N	15	15	15	15	15	15	15	15
Amplitud Dist. Agua	r	0.302	-0.302	0.302	0.044	0.022	-0.649**	-0.086	0.076
	p	0.273	0.273	0.273	0.877	0.937	0.009	0.299	0.787
	N	15	15	15	15	15	15	15	15
Amplitud Estrato	r	0.028	-0.028	0.028	-0.06	0.291	-0.647**	-0.067	0.229
	p	0.92	0.92	0.92	0.832	0.292	0.009	0.429	0.411
	N	15	15	15	15	15	15	15	15
Amplitud Habitat	r	0.17	-0.17	0.17	0.633*	-0.840**	0.062	-0.149	0.589*
	p	0.544	0.544	0.544	0.011	0	0.827	0.081	0.021
	N	15	15	15	15	15	15	15	15

**La correlación es significativa en el nivel 0.01 (2 colas). * La correlación es significativa en el nivel 0.05 (2 colas)

3.5 Discusión

Los organismos pueden ser generalistas y utilizar una amplia gama de recursos, o ser especialistas y utilizar unos pocos, seleccionándolos por la alimentación, hábitat, o sitios de anidación. Para el estudio, la distribución de anfibios en las diferentes variables del hábitat y micro hábitat muestran una marcada utilización del estrato herbáceo y rasante; sustrato hoja y hojarasca y posición vertical baja, aun cuando los sitios difieren en la oferta de los estratos. Tales resultados se han reportado en otros estudios tanto de tierras altas como para tierras bajas (Rincón-F. & Castro-H., 1998; Arroyo, 2002; Arroyo *et al.*, 2003; Herrera *et al.*, 2004; Suárez-Badillo & Ramírez-Pinilla, 2004; García-R *et al.*, 2005; García-R *et al.*, 2007; Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona, 2009), lo que muestra características de especies especialistas en el uso de estos recursos.

Otra tendencia fue a la cercanía a cuerpos de agua y la asociación con aguas de corrientes permanentes (45% de los individuos) en todas las épocas y en casi todos los sitios, excepto en Vanguardia donde los charcos temporales tuvieron mayor prevalencia, lo que trae consigo adecuación de los individuos a la temporalidad, sujetos al régimen de precipitación. Las especies deben desarrollar habilidades para colonizar y para acelerar las tasas de crecimiento y maduración y así completar el ciclo de vida antes que se sequen los charcos (Blaustein & Schwartz, 2001). Esto corrobora que la actividad de los anfibios está relacionada con el régimen de precipitación, condiciones de humedad y

presencia de cuerpos de agua (Pearman *et al.*, 1995). Para el estudio se observó un aumento de individuos juveniles, neonatos y postmetamorficos en época de lluvias, lo que se explica debido al aumento de la actividad reproductiva a inicio de lluvias favorecidos por el aumento en la cantidad de micro hábitats (Blanco & Bonilla, 2010), y por ende la presencia de especies de estadios de desarrollo tempranos en ésta época.

La protección a la desecación y a ocultarse de depredadores hace de los anuros especies en su mayoría nocturnas, hecho que se refleja en el éxito de captura durante la noche con el 70 % de los individuos. Los individuos diurnos se observaron activos entre la hojarasca, y cerca de fuentes hídricas, tal como lo reportan Lynch & Duellman (1997); Rincón-F. & Castro-H. (1998); García-R *et al.* (2007), esta actividad diurna, puede estar asociada a la estructura de los cuerpos de agua, con márgenes de marcada pendiente y aguas profundas e hipoxias.

Traslape y amplitud de nicho

En lo referente al traslape de nicho, se observó la formación de grupos de anuros por tipo de hábito, actividad y dieta en los que tienen: especies terrestres, diurnas y con preferencia en su dieta por hormigas (*A. juanii* y *A. cepeda*). Especies terrestres, nocturnas y con preferencia en su dieta por hormigas (*R. marina* y *L. lineatus*). Especies terrestres que habitan sitios cercanos a agua (*L. colombiensis* y *L. hylaedactyla*). Otro grupo marcado fue el de ranas que podían estar en diferentes estratos, y no tan dependientes a fuentes hídricas pero si a ambientes húmedos (las especies del género *Pristimantis*). Especies arborícolas, que habitan diversos estratos pero con preferencia a cercanía a fuentes de agua (*D. mathiassoni*, *P. Hypochondialis*, *D. minutus* e *H. crepitans*). Y por último, especies dependientes de áreas boscosas (*R. flavopunctata* y *O. carri*).

Se encontró que en los diferentes sitios se presenta un mayor traslape entre individuos de la especie del género *Pristimantis* (*P. medemi* y *P. savagei* y *P. frater*), es decir que especies similares comparten los mismos recursos. Esto concuerda con la idea de que las especies con similares características morfológicas y ecológicas tienden a segregar alguna de las dimensiones de nicho ecológico (Hardin, 1960; Toft, 1980). Para las especies del género *Pristimantis* se ha visto una segregación temporal y una segregación

espacial de manera que mientras los juveniles son terrestres y diurnos, los adultos usualmente perchan a varias alturas sobre la vegetación y son activos durante la noche, cuando cantan y forrajean (Pacheco-Flórez & Ramírez-Pinilla, 2014)

En época lluviosa se presentaron más especies y mayores abundancias de anuros pero probablemente también una mayor abundancia de recursos alimenticios, lo que explicaría la disminución del traslape en dieta observada en esa época y menor amplitud, lo que podría reflejar una especialización en la dieta debida a la mayor abundancia de alimento, así el bajo traslape podría ser el mecanismo responsable para la coexistencia de más especies y soportar mayor abundancia en la época de lluvias. Entonces a pesar de una posible limitación del recurso espacial en esta época por el aumento en la densidad de anuros, el aumento en las abundancias de las presas hace que el uso de éste recurso no sea limitante en ésta temporada, como lo había afirmado Pianka (1974) para demostrar la complementariedad que permite la coexistencia de más especies, donde a pesar que aumento la abundancia de individuos, estos hacen uso variado de los recursos, buscando colonizar nuevos microambientes creados a partir de las lluvias y favorecidos por el aumento del recurso alimenticio que también llega con las lluvias, disminuyendo así el uso común de espacio y optimizando las posibilidades de coexistencia (Blanco & Bonilla, 2010). Como era de esperarse, en época seca el traslape espacial y trófico fue mayor que en época de lluvias debido al uso compartido de los recursos.

En los bosques del piedemonte, las especies coexisten debido a la segregación de nicho tanto espacial como alimenticio, observándose que aunque la mayoría de las especies consume tipos de presa similares, en las agrupaciones espaciales se agrupan según otros requerimientos de cada especie, así por ejemplo especies terrestres se agrupan entre sí, pero diferencialmente las diurnas (género *Allobates*) y las nocturnas (como *Leptodactylus* y *Rhinella*). Así mismo, las especies arbóreas de bosque y las arbóreas generalistas se agrupan por separado. Los resultados de especies no agregadas, puede ser efecto de pocos datos para las mismas, ya que es conocido que la especie *S. rostratus* es arbórea generalista y *L. fuscus*, terrestre nocturna.

Los anuros del piedemonte se reparten el nicho trófico mediante el consumo de diferentes cantidades y de presa, los *Leptodactylus* son terrestres y consumen pocas presas pero de mayor tamaño que los de la familia Bufonidae, los cuales consumen

presas más pequeñas pero en proporciones mucho mayores. Los valores obtenidos sobre el traslape con respecto a los ítem alimenticios consumidas, muestra nuevamente que especies con morfología similar hacen un uso similar del alimento, tal es el caso de la especie terrestres *D. mathiassoni* y la rana arborícola-terrestre *P. hypochondrialis*. Así mismo se observó el uso compartido de alimento según especies filogenéticas cercanas, como las del género *Pristimantis*, que a lo largo del estudio y en los diferentes sitios hicieron uso similar del componente trófico. Otras especies como *R. marina* presenta un valor de traslape trófico muy bajo con respecto a las demás especies, lo que puede deberse al mayor tamaño de los individuos de esta especie, los cuáles además habitan en cercanía de viviendas, lo que les permite cazar presas más grandes y que al ser atraídas por la luz de las viviendas hacen que varíen sus opciones de alimento.

En cuanto a la amplitud de nicho espacial y trófico, los resultados del índice son similares entre épocas, lo que mostraría que las especies tienen mayores frecuencias en el uso de los mismos recursos espaciales y alimenticios. La amplitud de nicho trófico es baja y se reduce aún más en época de lluvias cuando el recurso es abundante, lo que hace que las especies puedan tener más opciones de escoger diferencialmente presas dejando un poco el carácter generalista y oportunista en cuanto al consumo de alimentos. Esto también favorece la reducción del traslape en épocas de lluvia, que se puede atribuir a la incorporación de esas nuevas presas que quizás no fueran consideradas en la estación seca, lo cual concuerda con la hipótesis de traslape de nicho, a través de la reducción de la amplitud trófica o a través de cambios en el eje de los recursos se disminuirá el traslape en respuesta a la disponibilidad de presas (Baber & Babbitt, 2003), así, el cambio en el uso de los recursos pueden permitir la coexistencia o estructuración de los ensamblajes.

El traslape promedio de nicho espacial fue de distinta magnitud, siendo mayor para los ensamblajes de los sitios menos alterados antrópicamente, mientras que el traslape de nicho alimenticio fue menor a excepción de San José, lo cual se puede deber a que casi todas las especies en este sitio se observaron en el piso y por ende estaban comiendo de lo mismo. Así mismo es probable que en momentos de estrés hídrico y poca lluvia, la variedad de presas sea menos y por eso el traslape es mayor, esto es, con las lluvias hay mayor variedad y cantidad de presas y por tanto el traslape es menor, sin embargo, teniendo en cuenta que también en estos sitios y época es mayor la cantidad de ranas,

se puede sugerir es que las especies se hacen más especialistas en el alimento para no entrar a competir por este recurso y optimizando las posibilidades de coexistencia (Blanco & Bonilla, 2010).

En cuanto a la tendencia observada para el valor promedio de la amplitud de nicho alimenticio menor en sitios mejor conservados y en lluvias, indica que las especies se especializaban en las presas y por medio de este mecanismo disminuyen la competencia por este recurso. Esto se corrobora al interpretar que el grado de especificidad de los ítems de presa (menor a orden), no afectaría las tendencias encontradas sino mostraría aún más la segregación que hacen las especies de anuros por los ítems alimenticios. Todo lo anterior evidencia que las interacciones evaluadas mediante el uso de recursos, pueden ser modificadas por el grado de alteración en cada sitio y la estructura de la vegetación.

Según los resultados de traslape y amplitud de nicho espacial, este no se relacionó significativamente con ninguna de las características del hábitat medidas, mientras que el traslape de nicho alimenticio se relacionó positivamente con el estrato rasante y negativamente con el estrato arbóreo, lo cual se hace evidente ya que los escenarios donde se encuentran la mayoría de las presas es en el suelo, además la relación positiva de la amplitud del hábitat con el estrato arbóreo y con la riqueza de la vegetación, corrobora que el estrato arbóreo es uno de los factores más importantes en la permanencia de anfibios dentro del bosque, en los sitios más conservados hay mayor oferta de recursos y mayor estabilidad micro ambiental (Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona, 2009; Zorro, 2007; Rincón-F. & Castro-H., 1998; Vargas-S & Castro-H, 1999; Arroyo *et al.*, 2003; Herrera *et al.*, 2004; Suárez-Badillo & Ramírez-Pinilla, 2004; Pineda & Halffter, 2005; García-R *et al.*, 2007), así mismo parece ser que la repartición en el eje del recurso alimenticio es la que permite la coexistencia de las especies.

4. Conclusiones y recomendaciones

4.1 Conclusiones

Los mayores cambios en la estructura y composición de los ensambles de anuros se asociaron a respuestas diferenciales a la precipitación por los cambios en la estructura de la vegetación dada por las actividades humanas, lo que sugiere que la respuestas de los ensambles está asociado al grado de impacto antrópico.

Estudios temporales de los ensambles de anuros son importantes para monitorear el estado de las especies, sin embargo es importante hacer análisis de cada sitio de estudio a lo largo del tiempo y entro los mismos ya que aportan tendencias más específicas bajando el nivel de la escala de observación.

Los cambios en la abundancia de las especies *Pristimantis medemi* y *P. savagei*, presentes en todos los sitios de estudio, reflejaron fielmente los cambios en la complejidad de la vegetación en el área de estudio; mientras que la presencia de *Rulyrana flavopunctata* y *Osteocephalus carri* se asoció únicamente a bosques menos intervenidos.

Existen relaciones significativas entre atributos de los ensambles de anuros con variables del hábitat a través del tiempo, mostrando que los ensambles más diversos y estables ocurren en sitios más conservados y en época de lluvia.

Las especies usaron diferencialmente los recursos (espacial, temporal y alimenticio) y la repartición del recurso alimenticio es al parecer un mecanismo importante para la coexistencia de las especies.

Las actividades humanas influyen indirectamente en la disponibilidad de recursos para los anuros, mediante la alteración de la estructura de la vegetación, por lo que las especies tendieron a ser más generalistas en sitios más intervenidos.

Existe relación significativa entre el traslape y amplitud de nicho con variables del hábitat a través del tiempo, mostrando que los ensambles más estables ocurren en sitios más conservados y en épocas de lluvia, dada la mayor oferta de recursos y mayor estabilidad

micro ambiental, así mismo la repartición en el eje del recurso alimenticio es la que permite la coexistencia de las especies.

4.2 Recomendaciones

Fomentar estudios a nivel de poblaciones de las especies con requerimientos de hábitat específicos, como es el caso de *A. cepedai*, *R. palmatus* y *R. flavopunctata*.

Prestar atención y protección a las zonas menos intervenidas donde a la fecha se están presentando mayor acercamiento de actividades antropogénicas como el ecoturismo.

Proteger los relictos de bosque primario y secundario presentes en la zona, teniendo en cuenta que albergan especies con requerimientos específicos de hábitat.

Tener en cuenta el mantenimiento y/o construcción de estanques de agua permanentes en sitios estratégicos como programas de protección y conservación de estas especies.

A. Matriz de valoración final para la obtención del grado de intervención de los sitios muestreados

SITIO	VARIABLES INTRINSECAS												VARIABLES EXTRINSECAS						CALIFICACIÓN TOTAL	VALORACIÓN FINAL						
	DENSIDAD (N° árboles /ha)	VALORACION	CALIFICACIÓN	DIVERSIDAD (índice de Shannon H)	VALORACIÓN	CALIFICACIÓN	COEFICIENTE DE MEZCLA CM	VALORACIÓN	CALIFICACIÓN	ESTRUCTURA HORIZONTAL (Distribución diamétrica)	VALORACIÓN	CALIFICACIÓN	% COBERTURA ARBOREA	VALORACIÓN	CALIFICACIÓN	CERCANÍA A GANADERÍA (Km)	VALORACIÓN	CALIFICACIÓN			CERCANÍA A VIVIENDAS (Km)	VALORACIÓN	CALIFICACIÓN	CERCANÍA A VIAS (Km)	VALORACIÓN	CALIFICACIÓN
Carmen	1014	M	2	3,410	M	2	0,183	B	1	Discetánea irregular	B	1	82	B	1	0,26	B	1	0,26	B	1	0,26	B	1	<u>10</u>	<u>B</u>
Buenavista	726	A	3	3,411	M	2	0,180	B	1	Coetánea con tendencia a ser discetánea irregular	M	2	45	A	3	0,01	A	3	0,47	B	1	0,23	B	1	<u>16</u>	<u>A</u>
Jardín Botánico	1026	M	2	3,330	A	3	0,147	M	2	Coetánea	A	3	84	B	1	0,3	B	1	0,27	B	1	0,28	B	1	<u>14</u>	<u>M</u>
San José	1237	B	1	3,540	B	1	0,147	M	2	Coetánea	A	3	77	B	1	0,2	B	1	0,09	M	2	0,12	B	1	<u>12</u>	<u>M</u>
Vanguardia	1745	B	1	3,370	A	3	0,126	A	3	Coetánea	A	3	52	M	2	0,02	A	3	0,16	B	1	0,20	B	1	<u>17</u>	<u>A</u>

B. Composición, riqueza, abundancia e historia natural de especies de anuros. ID: código de especie; Modo reproductivo: I= Oviposición y desarrollo larvario en el agua, II= Oviposición fuera del agua y desarrollo larvario en el agua, VI= Posturas terrestres y renacuajos llevados en el dorso al agua para desarrollo, VIII= Oviposición y desarrollo directo (sin larvas) fuera del agua (Crump, 1979); Actividad: D=Diurno, N= Nocturno; Hábito: T=Terrestre, A=Arborícola, C=Cavador

ID	Especie	Total	Historia natural		
			Modo reproductivo	Actividad	Hábito
AROMOBATIDAE					
A	<i>Allobates cepedai</i>	154	VI	D	T
B	<i>Allobates juanii</i>	40	VI	D	T
C	<i>Rheobates palmatus</i>	2	VI	N	T
BUFONIDAE					
D	<i>Rhinella humboldti</i>	2	I	N	T
E	<i>Rhinella margaritifera</i>	24	I	D	T
F	<i>Rhinella marina</i>	16	I	N	T
CENTROLENIDAE					
G	<i>Rulyrana flavopunctata</i>	27	IV	N	A
HYLIDAE					
H	<i>Dendropsophus mathiassoni</i>	28	I	N	T
I	<i>Dendropsophus minutus</i>	36	I	N	A
J	<i>Hypsiboas boans</i>	11	II	N	A
K	<i>Hypsiboas crepitans</i>	19	I	N	A
L	<i>Osteocephalus carri</i>	23	I	N	A
M	<i>Phyllomedusa hypochondrialis</i>	17	III	N	A
N	<i>Scinax rostratus</i>	3	I	N	A
Ñ	<i>Scinax ruber</i>	8	I	N	A
O	<i>Scinax</i> sp.	1	I	N	A
P	<i>Scinax wandae</i>	19	I	N	A
LEPTODACTYLIDAE					
Q	<i>Leptodactylus colombiensis</i>	41	V	N	T
R	<i>Leptodactylus fuscus</i>	20	V	N	T
S	<i>Adenomera hylaedactyla</i>	61	V	N	T
T	<i>Leptodactylus lineatus</i>	8	V	N	T
U	<i>Leptodactylus mystaceus</i>	1	V	N	T
V	<i>Leptodactylus</i> sp.	19	V	N	T
MICROHYLIDAE					
W	<i>Elachistocleis ovalis</i>	1	I	N	C
CRAUGASTORIDAE					
X	<i>Pristimantis frater</i>	57	VIII	D/N	A
Y	<i>Pristimantis medemi</i>	207	VIII	D/N	A
Z	<i>Pristimantis savagei</i>	88	VIII	D/N	A
Z'	<i>Pristimantis</i> sp.	191	VIII	D/N	A
Total general		1124			

C. Porcentaje general de contribución de las especies a la diferenciación entre sitios con la prueba SIMPER. VG: Vanguardia, SJ: San José Bajo, BV: Buenavista, JB: Jardín Botánico y EC: El Carmen.

TODOS LOS SITIOS		VG-SJ		BV-SJ	
Taxon	%	Taxon	%	Taxon	%
<i>Allobates cepedai</i>	15	<i>Allobates cepedai</i>	40	<i>Allobates cepedai</i>	40
<i>Pristimantis medemi</i>	14	<i>Pristimantis medemi</i>	7	<i>Pristimantis frater</i>	13
<i>Pristimantis sp.</i>	13	<i>Adenomera hylaedactyla</i>	7	<i>Pristimantis medemi</i>	10
<i>Pristimantis savagei</i>	7	<i>Dendropsophus mathiassoni</i>	6	<i>Pristimantis sp.</i>	5
<i>Pristimantis frater</i>	6	<i>Scinax wandae</i>	6	<i>Leptodactylus colombiensis</i>	5
<i>Adenomera hylaedactyla</i>	6	<i>Leptodactylus fuscus</i>	5	<i>Adenomera hylaedactyla</i>	4
SJ-JB		SJ-EC		VG-BV	
Taxon	%	Taxon	%	Taxon	%
<i>Allobates cepedai</i>	32	<i>Allobates cepedai</i>	31	<i>Pristimantis frater</i>	16
<i>Pristimantis sp.</i>	12	<i>Pristimantis sp.</i>	17	<i>Pristimantis medemi</i>	15
<i>Pristimantis medemi</i>	10	<i>Pristimantis medemi</i>	14	<i>Adenomera hylaedactyla</i>	13
<i>Allobates juanii</i>	8	<i>Pristimantis savagei</i>	10	<i>Dendropsophus mathiassoni</i>	10
<i>Dendropsophus minutus</i>	6	<i>Rulyrana flavopunctata</i>	4	<i>Scinax wandae</i>	7
<i>Rhinella margaritifera</i>	6	<i>Osteocephalus carri</i>	3	<i>Leptodactylus fuscus</i>	7
BV-EC		JB-EC		BV-JB	
Taxon	%	Taxon	%	Taxon	%
<i>Pristimantis sp.</i>	29	<i>Pristimantis sp.</i>	25	<i>Pristimantis sp.</i>	15
<i>Pristimantis medemi</i>	22	<i>Allobates juanii</i>	10	<i>Pristimantis medemi</i>	14
<i>Pristimantis savagei</i>	16	<i>Pristimantis savagei</i>	10	<i>Allobates juanii</i>	11
<i>Pristimantis frater</i>	15	<i>Pristimantis medemi</i>	8	<i>Pristimantis frater</i>	10
<i>Rulyrana flavopunctata</i>	8	<i>Dendropsophus minutus</i>	7	<i>Rhinella margaritifera</i>	9
<i>Osteocephalus carri</i>	5	<i>Rhinella margaritifera</i>	7	<i>Dendropsophus minutus</i>	8
VG-EC		VG-JB			
Taxon	%	Taxon	%		
<i>Pristimantis medemi</i>	21	<i>Pristimantis medemi</i>	18		
<i>Pristimantis sp.</i>	18	<i>Pristimantis sp.</i>	12		
<i>Pristimantis savagei</i>	14	<i>Allobates juanii</i>	9		
<i>Adenomera hylaedactyla</i>	9	<i>Rhinella margaritifera</i>	7		
<i>Dendropsophus mathiassoni</i>	6	<i>Dendropsophus minutus</i>	7		
<i>Scinax wandae</i>	5	<i>Dendropsophus mathiassoni</i>	5		

D. Porcentaje general de contribución de las especies a la diferenciación entre épocas climáticas con la prueba SIMPER

TODOS LAS ÉPOCAS		Seca-Transición	
Taxón	% Contrib.	Taxón	% Contrib.
<i>Pristimantis</i> sp.	16	<i>Pristimantis medemi</i>	17
<i>Allobates cepedai</i>	14	<i>Allobates cepedai</i>	10
<i>Pristimantis medemi</i>	14	<i>Pristimantis savagei</i>	9
<i>Pristimantis savagei</i>	6	<i>Adenomera hylaedactyla</i>	8
<i>Pristimantis frater</i>	6	<i>Pristimantis frater</i>	8
		<i>Leptodactylus</i>	
<i>Adenomera hylaedactyla</i>	5	<i>colombiensis</i>	5

Seca-Lluvias		Transición- Lluvias	
Taxón	% Contrib.	Taxón	% Contrib.
<i>Pristimantis</i> sp.	22	<i>Pristimantis</i> sp.	21
<i>Allobates cepedai</i>	15	<i>Allobates cepedai</i>	16
<i>Pristimantis medemi</i>	12	<i>Pristimantis medemi</i>	12
<i>Pristimantis savagei</i>	5	<i>Pristimantis savagei</i>	6
<i>Adenomera hylaedactyla</i>	4	<i>Pristimantis frater</i>	5
<i>Pristimantis frater</i>	4	<i>Leptodactylus fuscus</i>	4

E. Valores de significancia de la prueba de Bonferroni para evaluar contrastes del ANOSIM en los sitios (VG: Vanguardia, SJ: San José Bajo, BV: Buenavista, JB: Jardín Botánico y EC: El Carmen), por épocas climáticas (S: llluvias, T: transición, L: llluvias)

	VGS	BVS	ECS	SJS	JBS	SJT	ECT	JBT	VGJ	BVT	ECL	JBL	SJL	VGL	BVL
VGS		0.3335	0.3318	0.3301	0.3361	0.3408	0.3377	0.3427	1,000	0.3313	0.0658	0.0703	0.0691	0.0685	0.0608
BVS	1		0.3327	0.3403	0.3344	0.3369	0.3382	0.335	0.3335	1,000	0.067	0.06	0.0616	0.0668	0.3254
ECS	1	1		0.332	0.3336	0.3297	0.3389	0.329	0.3376	0.3348	0.2634	0.0656	0.0607	0.0667	0.4671
SJS	0.375	1	1		0.3355	0.6707	0.3324	0.3318	0.3334	0.3447	0.0727	0.0656	0.066	0.0649	0.0688
JBS	0.75	1	0.75	1		0.3431	0.3334	0.3348	0.329	0.3346	0.1336	0.0688	0.0637	0.0676	0.2698
SJT	1	1	1	0	1		0.3316	0.3283	0.3385	0.3345	0.0663	0.068	0.1356	0.0662	0.2108
ECT	1	1	0.25	1	0.75	1		0.331	0.3299	0.3332	0.3366	0.0645	0.0682	0.0651	0.4585
JBT	1	1	1	1	1	1	1		0.3369	0.333	0.0627	0.1329	0.0727	0.0656	0.2736
VGJ	-0.25	1	1	1	1	1	1	1		0.3315	0.0681	0.0666	0.0691	0.1992	0.0614
BVT	1	0	0.75	1	0.75	1	0.625	1	1		0.1348	0.0662	0.0703	0.0709	0.6668
ECL	1	0.9643	0.1786	1	0.5357	0.6786	0.1071	0.7143	1	0.5714		0.0293*	0.0303*	0.0289*	0.1693
JBL	1	1	0.9286	1	0.9286	1	0.8929	0.5357	1	1	0.2604		0.0266*	0.0294*	0.0281*
SJL	0.9643	1	1	0.5714	1	0.1964	1	1	1	1	1	1		0.0268*	0.0303*
VGL	0.6071	1	1	1	1	1	1	1	0.4643	1	1	1	1		0.0274*
BVL	0.9643	0.1607	-0.03571	0.7143	0.2857	0.3571	0	0.2857	1	-0.1071	0.1771	0.5521	0.75	0.9115	

Los valores debajo de la diagonal son el valor de R, encima de la diagonal el valor de P. *Diferencia significativa P<0.05

F. Porcentaje general de contribución de las especies a la diferenciación entre sitios por épocas con la prueba SIMPER.

Taxón	% Contrib.	Taxón	% Contrib.
<i>Adenomera hylaedactyla</i>	30	<i>Osteocephalus carri</i>	5
<i>Pristimantis frater</i>	21	<i>Rhinella marina</i>	4
<i>Dendropsophus mathiassoni</i>	11	<i>Dendropsophus minutus</i>	2
<i>Hypsiboas crepitans</i>	8	<i>Rulyrana flavopunctata</i>	2
<i>Scinax wandae</i>	7	<i>Leptodactylus lineatus</i>	1
<i>Pristimantis medemi</i>	5	<i>Pristimantis savagei</i>	1

G. Complementaridad de especies entre sitios (VG: Vanguardia, SJ: San José Bajo, BV: Buenavista, JB: Jardín Botánico y EC: El Carmen), por épocas climáticas (S: llluvias, T: transición, L: llluvias).

	BVL	ECL	JBL	SJL	VGL	BVS	ECS	JBS	SJS	VGS	BVT	ECT	JBT	SJT	VGJ
BVL	7	0,13	0,52	0,53	0,70	0,23	0,23	0,56	0,65	0,67	0,33	0,29	0,47	0,53	0,87
ECL	7	9	0,48	0,58	0,73	0,33	0,33	0,60	0,58	0,70	0,29	0,38	0,52	0,58	0,88
JBL	5	6	14	0,42	0,63	0,60	0,60	0,28	0,50	0,52	0,58	0,43	0,15	0,50	0,82
SJL	4	4	7	10	0,65	0,75	0,75	0,52	0,40	0,43	0,60	0,53	0,36	0,10	0,67
VGL	3	3	5	6	13	0,89	0,89	0,58	0,57	0,50	0,78	0,80	0,60	0,57	0,52
BVS	5	5	4	2	1	6	0,00	0,53	0,75	0,65	0,45	0,38	0,56	0,75	1,00
ECS		5	4	2	1	6	6	0,53	0,75	0,65	0,45	0,38	0,56	0,75	1,00
JBS	4	4	9	5	5	4	4	11	0,33	0,36	0,50	0,44	0,30	0,62	0,68
SJS	3	4	6	6	5	2	2	7	10	0,33	0,60	0,65	0,64	0,40	0,67
VGS	3	3	6	6	6	3	3	7	7	11	0,63	0,67	0,48	0,43	0,37
BVT	4	5	4	3	2	3	3	4	3	3	5	0,50	0,53	0,60	0,85
ECT	5	5	6	4	2	4	4	5	3	3	3	7	0,37	0,53	0,87
JBT	5	5	11	7	5	4	4	8	4	6	4	6	12	0,45	0,70
SJT	4	4	6	9	5	2	2	4	6	6	3	4	6	10	0,56
VGJ	1	1	2	3	5	0	0	3	3	6	1	1	3	4	8

Los valores de la diagonal, número de especies únicas para cada sitio. Los valores por encima de la diagonal, complementariedad - estos valores fluctúan entre 0 cuando ambos sitios son idénticos y 1 cuando las especies de ambos sitios son completamente diferentes. Los valores por debajo de la diagonal, número de especies compartidas entre sitios.

H. Uso del recurso espacial (en frecuencia) en los sitios y épocas. VG: Vanguardia, SJ: San José Bajo, BV: Buenavista, JB: Jardín Botánico y EC: El Carmen.

Variables		VG	BV	SJ	JB	EC	Seca	Trans.	Lluvias
Hábitat	Agua	11	0	28	21	23	17	34	33
	Áreas ab.	68	4	25	26	2	29	32	65
	Bosque	19	44	99	133	86	52	81	249
	Borde	21	64	72	88	39	30	66	189
	Ripario	12	21	48	55	115	86	51	115
Estrato	Arbóreo	9	8	5	20	5	6	9	33
	Arbustivo	15	10	3	30	21	14	17	49
	Herbáceo	35	83	33	117	117	75	89	222
	Rasante	66	32	224	150	119	111	141	340
Sustrato	Agua	7	0	9	9	3	10	11	8
	Hoja	45	71	29	136	114	72	91	233
	Hojarasca	11	13	150	116	14	49	63	193
	Rama	7	22	9	21	29	17	17	55
	Suelo	58	20	68	24	96	58	75	134
	Tronco	3	7	7	17	9	8	7	28
Altura de percha	I	91	84	240	216	183	145	185	484
	II	15	30	16	51	43	28	43	84
	III	15	8	7	39	23	22	23	47
	IV	5	7	6	10	8	11	6	19
	V	4	3	2	6	5	5	1	14
	VI	1	1	1	1	3	3	1	3
Distancia a cuerpo de agua	1	110	51	215	222	193	159	193	439
	2	32	8	46	35	24	23	33	73
	3	0	7	4	11	9	4	5	22
	4	12	11	6	2	7	12	3	14
Tipo de cuerpo de agua	Charco temp.	70	14	58	65	7	14	68	122
	Cuerpo perman.	33	62	191	21	208	122	97	288
	Estanque perman.	51	1	22	184	18	62	69	138
Actividad	Día	5	27	145	103	47	30	55	242
	Noche	126	106	127	220	218	184	204	409
Microhábitat	T° ma (°C)	25	24	26	27	25	26	26	25
	Hum. Relv	80	72	77	76	78	71	80	79

I. Valor promedio y desviación estándar del traslape de nicho espacial y actividad por pares de especies de anuros para los sitios de estudio.

	<i>A. juanii</i>	<i>R. margarifera</i>	<i>D. mathiassoni</i>	<i>D. minutus</i>	<i>H. boans</i>	<i>H. crepitans</i>	<i>L. colombiensis</i>	<i>L. fuscus</i>	<i>A. hylaedactyla</i>	<i>L. lineatus</i>	<i>Leptodactylus sp.</i>	<i>O. carri</i>	<i>P. frater</i>	<i>P. hypochondrialis</i>	<i>P. medemi</i>	<i>P. savagei</i>	<i>Pristimantis sp.</i>	<i>R. flavopunctata</i>	<i>R. humboldti</i>	<i>R. marina</i>	<i>S. rostratus</i>	<i>S. ruber</i>	<i>S. wandae</i>
<i>A. cepedai</i>	0.752 (0.223)	0.579 (0.279)	0.345 (0.276)	0.380 (0.303)	0.412 (0.316)	0.372 (0.310)	0.588 (0.204)	0.490 (0.331)	0.638 (0.220)	0.570 (0.320)	0.644 (0.207)	0.466 (0.310)	0.510 (0.240)	0.396 (0.353)	0.607 (0.270)	0.558 (0.283)	0.656 (0.240)	0.441 (0.290)	0.355 (0.337)	0.499 (0.238)	0.231 (0.211)	0.390 (0.296)	0.367 (0.325)
<i>A. juanii</i>		0.625 (0.237)	0.371 (0.292)	0.385 (0.293)	0.392 (0.326)	0.393 (0.325)	0.594 (0.226)	0.517 (0.356)	0.704 (0.243)	0.504 (0.326)	0.715 (0.202)	0.349 (0.273)	0.533 (0.236)	0.403 (0.289)	0.519 (0.226)	0.470 (0.251)	0.589 (0.155)	0.317 (0.254)	0.442 (0.322)	0.451 (0.227)	0.234 (0.222)	0.455 (0.304)	0.374 (0.310)
<i>R. margarifera</i>			0.596 (0.191)	0.672 (0.100)	0.639 (0.145)	0.633 (0.164)	0.633 (0.212)	0.444 (0.302)	0.604 (0.239)	0.509 (0.217)	0.550 (0.145)	0.586 (0.206)	0.745 (0.095)	0.588 (0.159)	0.743 (0.165)	0.707 (0.191)	0.802 (0.108)	0.589 (0.196)	0.394 (0.280)	0.552 (0.244)	0.454 (0.128)	0.584 (0.123)	0.614 (0.176)
<i>D. mathiassoni</i>				0.704 (0.291)	0.640 (0.265)	0.682 (0.194)	0.488 (0.325)	0.534 (0.347)	0.561 (0.349)	0.407 (0.375)	0.457 (0.342)	0.566 (0.231)	0.655 (0.176)	0.552 (0.293)	0.600 (0.206)	0.589 (0.249)	0.581 (0.172)	0.613 (0.303)	0.396 (0.371)	0.494 (0.320)	0.506 (0.318)	0.614 (0.237)	0.641 (0.228)
<i>D. minutus</i>					0.708 (0.121)	0.690 (0.163)	0.569 (0.327)	0.381 (0.370)	0.469 (0.342)	0.460 (0.347)	0.359 (0.257)	0.608 (0.239)	0.610 (0.187)	0.721 (0.217)	0.632 (0.187)	0.655 (0.192)	0.616 (0.177)	0.759 (0.241)	0.361 (0.389)	0.523 (0.299)	0.558 (0.266)	0.556 (0.271)	0.688 (0.176)
<i>H. boans</i>						0.772 (0.084)	0.499 (0.357)	0.330 (0.373)	0.469 (0.387)	0.512 (0.378)	0.347 (0.313)	0.701 (0.144)	0.637 (0.161)	0.651 (0.143)	0.690 (0.178)	0.691 (0.200)	0.641 (0.151)	0.684 (0.156)	0.345 (0.362)	0.520 (0.374)	0.680 (0.199)	0.577 (0.201)	0.690 (0.164)
<i>H. crepitans</i>							0.482 (0.351)	0.347 (0.371)	0.476 (0.360)	0.420 (0.362)	0.333 (0.277)	0.682 (0.159)	0.668 (0.148)	0.673 (0.172)	0.672 (0.192)	0.672 (0.198)	0.594 (0.141)	0.633 (0.176)	0.338 (0.349)	0.478 (0.341)	0.612 (0.220)	0.637 (0.169)	0.734 (0.195)
<i>L. colombiensis</i>								0.644 (0.268)	0.767 (0.178)	0.668 (0.155)	0.635 (0.236)	0.446 (0.315)	0.540 (0.250)	0.480 (0.326)	0.640 (0.198)	0.612 (0.171)	0.625 (0.189)	0.482 (0.290)	0.523 (0.258)	0.749 (0.117)	0.335 (0.299)	0.429 (0.288)	0.493 (0.370)
<i>L. fuscus</i>									0.720 (0.185)	0.596 (0.339)	0.575 (0.289)	0.360 (0.362)	0.437 (0.293)	0.387 (0.386)	0.492 (0.311)	0.494 (0.310)	0.473 (0.291)	0.394 (0.360)	0.626 (0.374)	0.587 (0.284)	0.202 (0.326)	0.467 (0.358)	0.395 (0.402)
<i>A. hylaedactyla</i>										0.625 (0.265)	0.701 (0.216)	0.441 (0.337)	0.569 (0.271)	0.444 (0.328)	0.620 (0.256)	0.583 (0.264)	0.609 (0.211)	0.428 (0.315)	0.589 (0.226)	0.634 (0.184)	0.330 (0.312)	0.487 (0.302)	0.439 (0.362)
<i>L. lineatus</i>											0.499 (0.302)	0.409 (0.309)	0.473 (0.239)	0.421 (0.399)	0.617 (0.209)	0.636 (0.211)	0.585 (0.237)	0.507 (0.313)	0.631 (0.379)	0.645 (0.223)	0.442 (0.411)	0.399 (0.357)	0.403 (0.375)
<i>Leptodactylus sp.</i>												0.351 (0.267)	0.453 (0.185)	0.316 (0.245)	0.486 (0.183)	0.443 (0.216)	0.534 (0.136)	0.361 (0.290)	0.442 (0.315)	0.500 (0.211)	0.212 (0.205)	0.396 (0.309)	0.337 (0.318)
<i>O. carri</i>													0.645 (0.160)	0.635 (0.145)	0.749 (0.135)	0.729 (0.135)	0.663 (0.138)	0.749 (0.233)	0.249 (0.317)	0.460 (0.277)	0.585 (0.265)	0.664 (0.264)	
<i>P. frater</i>														0.550 (0.212)	0.767 (0.103)	0.717 (0.153)	0.775 (0.110)	0.630 (0.199)	0.360 (0.254)	0.537 (0.246)	0.664 (0.215)	0.582 (0.126)	
<i>P. hypochondrialis</i>																	0.586 (0.239)	0.592 (0.234)	0.584 (0.221)	0.617 (0.420)	0.430 (0.300)	0.444 (0.290)	0.707 (0.152)
<i>P. medemi</i>																		0.903 (0.055)	0.835 (0.082)	0.701 (0.158)	0.415 (0.283)	0.586 (0.203)	0.598 (0.219)
<i>P. savagei</i>																			0.786 (0.110)	0.710 (0.160)	0.431 (0.300)	0.633 (0.207)	0.607 (0.221)
<i>Pristimantis sp.</i>																				0.643 (0.157)	0.378 (0.241)	0.579 (0.194)	0.610 (0.190)
<i>R. flavopunctata</i>																				0.277 (0.335)	0.486 (0.269)	0.565 (0.352)	0.601 (0.259)
<i>R. humboldti</i>																					0.546 (0.260)	0.316 (0.346)	0.307 (0.377)
<i>R. marina</i>																					0.343 (0.339)	0.416 (0.304)	0.416 (0.329)
<i>S. rostratus</i>																						0.456 (0.312)	0.465 (0.292)
<i>S. ruber</i>																							0.616 (0.197)

Promedio y (desviación estandar) del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares, con una confiabilidad del (P <0.01)

J. Valor promedio y desviación estándar del traslape de nicho espacial y actividad por pares de especies de anuros en Vanguardia

	<i>H. crepitans</i>	<i>L. colombiensis</i>	<i>L. fuscus</i>	<i>A. hylaedactyla</i>	<i>L. lineatus</i>	<i>Leptodactylus</i> sp.	<i>Pristimantis</i> sp.	<i>R. marina</i>	<i>S. ruber</i>	<i>S. wandae</i>
<i>D. mathiassoni</i>	0.525 (0.324)	0.553 (0.366)	0.581 (0.369)	0.583 (0.386)	0.505 (0.407)	0.452 (0.284)	0.582 (0.367)	0.474 (0.352)	0.696 (0.262)	0.708 (0.250)
<i>H. crepitans</i>		0.362 (0.406)	0.322 (0.412)	0.423 (0.419)	0.359 (0.402)	0.314 (0.281)	0.453 (0.437)	0.378 (0.413)	0.574 (0.319)	0.621 (0.283)
<i>L. colombiensis</i>			0.699 (0.269)	0.758 (0.188)	0.768 (0.246)	0.620 (0.284)	0.296 (0.412)	0.805 (0.170)	0.540 (0.342)	0.459 (0.441)
<i>L. fuscus</i>				0.780 (0.268)	0.650 (0.365)	0.576 (0.237)	0.414 (0.483)	0.623 (0.309)	0.54 (0.355)	0.428 (0.434)
<i>A. hylaedactyla</i>					0.698 (0.255)	0.593 (0.236)	0.289 (0.407)	0.683 (0.216)	0.525 (0.321)	0.494 (0.432)
<i>L. lineatus</i>						0.553 (0.269)	0.287 (0.417)	0.696 (0.281)	0.560 (0.328)	0.449 (0.415)
<i>Leptodactylus</i> sp.							0.310 (0.293)	0.571 (0.251)	0.477 (0.271)	0.373 (0.298)
<i>Pristimantis</i> sp.								0.278 (0.426)	0.495 (0.383)	0.549 (0.319)
<i>R. marina</i>									0.529 (0.309)	0.450 (0.393)
<i>S. ruber</i>										0.679 (0.226)

Promedio y (desviación estándar) del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares, con una confiabilidad del ($P < 0.01$)

K. Valor promedio y desviación estándar del traslape de nicho espacial y actividad por pares de especies de anuros en Buenavista

	<i>O. carri</i>	<i>P. frater</i>	<i>P. medemi</i>	<i>P. savagei</i>	<i>Pristimantis</i> sp.	<i>R. flavopunctata</i>
<i>A. hylaedactyla</i>	0.329 (0.297)	0.485 (0.281)	0.452 (0.311)	0.409 (0.265)	0.425 (0.361)	0.286 (0.316)
<i>O. carri</i>		0.617 (0.180)	0.739 (0.088)	0.824 (0.072)	0.497 (0.255)	0.667 (0.273)
<i>P. frater</i>			0.775 (0.156)	0.675 (0.199)	0.669 (0.218)	0.539 (0.202)
<i>P. medemi</i>				0.764 (0.098)	0.569 (0.256)	0.644 (0.208)
<i>P. savagei</i>					0.539 (0.212)	0.615 (0.203)
<i>Pristimantis</i> sp.						0.471 (0.293)

Promedio y (desviación estándar) del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares, con una confiabilidad del ($P < 0.01$)

L. Valor promedio y desviación estándar del traslape de nicho espacial y actividad por pares de especies de anuros en San José Bajo

	A. <i>juanii</i>	D. <i>mathiassoni</i>	<i>H. boans</i>	H. <i>crepitans</i>	L. <i>colombiensis</i>	L. <i>fuscus</i>	A. <i>hylaedactyla</i>	L. <i>lineatus</i>	<i>Leptodactylus</i> sp.	P. <i>medemi</i>	P. <i>savagei</i>	<i>Pristimantis</i> sp.	R. <i>marina</i>
<i>A. cepedai</i>	0.669 (0.256)	0.160 (0.250)	0.310 (0.300)	0.316 (0.327)	0.610 (0.218)	0.347 (0.315)	0.676 (0.178)	0.543 (0.339)	0.562 (0.166)	0.536 (0.270)	0.471 (0.292)	0.668 (0.186)	0.468 (0.224)
<i>A. juanii</i>		0.169 (0.159)	0.235 (0.232)	0.234 (0.259)	0.626 (0.200)	0.525 (0.285)	0.719 (0.165)	0.620 (0.267)	0.594 (0.150)	0.465 (0.246)	0.384 (0.249)	0.667 (0.211)	0.545 (0.207)
<i>D. mathiassoni</i>			0.570 (0.386)	0.507 (0.317)	0.246 (0.281)	0.231 (0.436)	0.267 (0.246)	0.301 (0.384)	0.216 (0.263)	0.379 (0.345)	0.412 (0.318)	0.234 (0.214)	0.282 (0.312)
<i>H. boans</i>				0.720 (0.116)	0.408 (0.316)	0.219 (0.392)	0.335 (0.255)	0.290 (0.380)	0.276 (0.315)	0.517 (0.240)	0.638 (0.179)	0.361 (0.166)	0.360 (0.326)
<i>H. crepitans</i>					0.404 (0.332)	0.217 (0.344)	0.362 (0.294)	0.339 (0.444)	0.261 (0.264)	0.566 (0.246)	0.701 (0.223)	0.422 (0.279)	0.349 (0.305)
<i>L. colombiensis</i>						0.539 (0.240)	0.715 (0.123)	0.692 (0.215)	0.663 (0.215)	0.623 (0.209)	0.545 (0.217)	0.681 (0.176)	0.753 (0.119)
<i>L. fuscus</i>							0.544 (0.209)	0.660 (0.270)	0.353 (0.274)	0.339 (0.297)	0.299 (0.329)	0.411 (0.239)	0.485 (0.303)
<i>A. hylaedactyla</i>								0.654 (0.210)	0.552 (0.136)	0.550 (0.245)	0.506 (0.264)	0.684 (0.154)	0.572 (0.176)
<i>L. lineatus</i>									0.524 (0.273)	0.526 (0.333)	0.455 (0.401)	0.581 (0.265)	0.625 (0.227)
<i>Leptodactylus</i> sp.										0.463 (0.210)	0.372 (0.217)	0.559 (0.195)	0.720 (0.262)
<i>P. medemi</i>											0.750 (0.138)	0.691 (0.075)	0.580 (0.280)
<i>P. savagei</i>												0.589 (0.151)	0.463 (0.280)
<i>Pristimantis</i> sp.													0.556 (0.249)

Promedio y (desviación estándar) del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares, con una confiabilidad del (P <0.01)

M. Valor promedio y desviación estándar del traslape de nicho espacial y actividad por pares de especies de anuros en el Jardín Botánico

	<i>R. margaritifera.</i>	<i>D. mathiassoni</i>	<i>D. minutus</i>	<i>H. boans</i>	<i>H. crepitans</i>	<i>L. colombiensis</i>	<i>A. hylaedactyla</i>	<i>Leptodactylus sp.</i>	<i>P. frater</i>	<i>P. hypochondrialis</i>	<i>P. medemi</i>	<i>P. savagei</i>	<i>Pristimantis sp.</i>	<i>R. humboldti</i>
<i>A. juanii</i>	0.653 (0.251)	0.303 (0.390)	0.421 (0.339)	0.408 (0.38)	0.386 (0.363)	0.633 (0.274)	0.660 (0.306)	0.695 (0.229)	0.592 (0.307)	0.445 (0.338)	0.622 (0.218)	0.476 (0.352)	0.614 (0.213)	0.523 (0.366)
<i>R. margaritifera.</i>		0.472 (0.325)	0.650 (0.155)	0.639 (0.248)	0.616 (0.195)	0.584 (0.280)	0.596 (0.266)	0.528 (0.231)	0.819 (0.089)	0.644 (0.183)	0.832 (0.098)	0.693 (0.176)	0.892 (0.069)	0.494 (0.331)
<i>D. mathiassoni</i>			0.553 (0.369)	0.556 (0.379)	0.596 (0.361)	0.361 (0.396)	0.450 (0.393)	0.329 (0.383)	0.566 (0.307)	0.533 (0.378)	0.467 (0.313)	0.579 (0.339)	0.467 (0.321)	0.474 (0.447)
<i>D. minutus</i>				0.715 (0.229)	0.794 (0.175)	0.582 (0.364)	0.405 (0.336)	0.289 (0.344)	0.667 (0.223)	0.799 (0.204)	0.599 (0.184)	0.701 (0.247)	0.652 (0.170)	0.483 (0.439)
<i>H. boans</i>					0.740 (0.197)	0.478 (0.407)	0.445 (0.371)	0.306 (0.349)	0.659 (0.247)	0.742 (0.172)	0.639 (0.225)	0.802 (0.191)	0.654 (0.192)	0.471 (0.425)
<i>H. crepitans</i>						0.488 (0.409)	0.421 (0.362)	0.275 (0.354)	0.614 (0.218)	0.719 (0.248)	0.594 (0.225)	0.719 (0.183)	0.594 (0.185)	0.452 (0.46)
<i>L. colombiensis</i>							0.615 (0.277)	0.515 (0.277)	0.529 (0.328)	0.549 (0.383)	0.593 (0.274)	0.489 (0.359)	0.594 (0.281)	0.629 (0.26)
<i>A. hylaedactyla</i>								0.74 (0.271)	0.605 (0.331)	0.460 (0.32)	0.686 (0.233)	0.532 (0.336)	0.605 (0.252)	0.665 (0.292)
<i>Leptodactylus sp.</i>									0.485 (0.30)	0.313 (0.339)	0.538 (0.241)	0.39 (0.377)	0.527 (0.244)	0.590 (0.393)
<i>P. frater</i>										0.663 (0.179)	0.775 (0.133)	0.743 (0.191)	0.796 (0.119)	0.505 (0.359)
<i>P. hypochondrialis</i>											0.645 (0.179)	0.722 (0.192)	0.673 (0.183)	0.523 (0.446)
<i>P. medemi</i>												0.746 (0.154)	0.855 (0.109)	0.532 (0.323)
<i>P. savagei</i>													0.703 (0.124)	0.495 (0.429)
<i>Pristimantis sp.</i>														0.491 (0.32)

Promedio y (desviación estándar) del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares. con una confiabilidad del ($P < 0.01$)

N. Valor promedio y desviación estándar del traslape de nicho espacial y actividad por pares de especies de anuros en El Carmen

	<i>O. carri</i>	<i>P. frater</i>	<i>P. medemi</i>	<i>P. savagei</i>	<i>Pristimantis sp.</i>	<i>R. flavopunctata</i>
<i>D. minutus</i>	0.607 (0.250)	0.648 (0.199)	0.573 (0.269)	0.544 (0.277)	0.521 (0.268)	0.695 (0.242)
<i>O. carri</i>		0.724 (0.247)	0.702 (0.213)	0.659 (0.242)	0.592 (0.173)	0.735 (0.202)
<i>P. frater</i>			0.662 (0.240)	0.631 (0.261)	0.633 (0.202)	0.718 (0.211)
<i>P. medemi</i>				0.903 (0.051)	0.794 (0.116)	0.780 (0.189)
<i>P. savagei</i>					0.777 (0.129)	0.745 (0.201)
<i>Pristimantis sp.</i>						0.710 (0.163)

Promedio y (desviación estándar) del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares, con una confiabilidad del ($P < 0.01$)

O. Valor promedio y desviación estándar del traslape de nicho espacial y actividad por pares de especies de anuros durante la Época seca

	<i>A. juanii</i>	<i>R. margaritifera</i>	<i>D. mathiassoni</i>	<i>D. minutus</i>	<i>H. boans</i>	<i>H. crepitans</i>	<i>L. colombiensis</i>	<i>A. hylaedactyla</i>	<i>O. carri</i>	<i>P. frater</i>	<i>P. medemi</i>	<i>P. savagei</i>	<i>R. flavopunctata</i>	<i>R. marina</i>	<i>S. rostratus</i>	<i>S. wandae</i>
<i>A. cepedai</i>	0.691 (0.299)	0.651 (0.259)	0.259 (0.251)	0.428 (0.367)	0.388 (0.349)	0.345 (0.301)	0.500 (0.123)	0.560 (0.250)	0.324 (0.287)	0.482 (0.122)	0.664 (0.110)	0.630 (0.139)	0.384 (0.271)	0.605 (0.204)	0.285 (0.271)	0.215 (0.278)
<i>A. juanii</i>		0.770 (0.135)	0.305 (0.278)	0.296 (0.288)	0.291 (0.272)	0.396 (0.356)	0.482 (0.158)	0.639 (0.222)	0.323 (0.391)	0.481 (0.219)	0.605 (0.173)	0.507 (0.202)	0.269 (0.242)	0.446 (0.244)	0.312 (0.276)	0.405 (0.452)
<i>R. margaritifera</i>			0.348 (0.227)	0.397 (0.275)	0.341 (0.247)	0.407 (0.275)	0.502 (0.147)	0.567 (0.197)	0.311 (0.252)	0.470 (0.247)	0.636 (0.283)	0.560 (0.333)	0.349 (0.261)	0.416 (0.327)	0.345 (0.171)	0.414 (0.381)
<i>D. mathiassoni</i>				0.627 (0.254)	0.609 (0.308)	0.777 (0.189)	0.411 (0.322)	0.499 (0.404)	0.584 (0.267)	0.544 (0.277)	0.522 (0.270)	0.461 (0.308)	0.630 (0.277)	0.320 (0.339)	0.558 (0.331)	0.588 (0.251)
<i>D. minutus</i>					0.771 (0.215)	0.622 (0.160)	0.417 (0.288)	0.347 (0.358)	0.601 (0.232)	0.564 (0.255)	0.590 (0.297)	0.626 (0.326)	0.785 (0.094)	0.474 (0.366)	0.631 (0.249)	0.559 (0.284)
<i>H. boans</i>						0.680 (0.239)	0.314 (0.214)	0.277 (0.323)	0.599 (0.267)	0.525 (0.297)	0.537 (0.293)	0.595 (0.350)	0.748 (0.246)	0.435 (0.382)	0.702 (0.234)	0.534 (0.317)
<i>H. crepitans</i>							0.442 (0.317)	0.441 (0.386)	0.704 (0.194)	0.621 (0.240)	0.608 (0.289)	0.540 (0.284)	0.643 (0.204)	0.377 (0.337)	0.596 (0.241)	0.642 (0.256)
<i>L. colombiensis</i>								0.562 (0.228)	0.414 (0.229)	0.545 (0.219)	0.608 (0.206)	0.583 (0.240)	0.438 (0.212)	0.595 (0.221)	0.343 (0.263)	0.326 (0.217)
<i>A. hylaedactyla</i>								0.370 (0.331)	0.527 (0.234)	0.637 (0.207)	0.568 (0.235)	0.568 (0.324)	0.404 (0.261)	0.485 (0.345)	0.310 (0.345)	0.366 (0.372)
<i>O. carri</i>									0.665 (0.262)	0.574 (0.249)	0.608 (0.312)	0.574 (0.312)	0.702 (0.279)	0.477 (0.356)	0.525 (0.282)	0.556 (0.353)
<i>P. frater</i>										0.756 (0.073)	0.735 (0.204)	0.623 (0.266)	0.589 (0.283)	0.469 (0.262)	0.491 (0.328)	
<i>P. medemi</i>											0.821 (0.095)	0.574 (0.206)	0.648 (0.169)	0.475 (0.228)	0.465 (0.320)	
<i>P. savagei</i>												0.821 (0.095)	0.685 (0.292)	0.717 (0.186)	0.484 (0.263)	0.414 (0.332)
<i>R. flavopunctata</i>														0.524 (0.335)	0.611 (0.270)	0.551 (0.317)
<i>R. marina</i>															0.372 (0.358)	0.258 (0.365)
<i>S. rostratus</i>																0.533 (0.291)

Promedio y (desviación estándar) del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares, con una confiabilidad del (P <0.01)

P. Valor promedio y desviación estándar del traslape de nicho espacial y actividad por pares de especies de anuros durante la Época de transición

	A. juanii	R. margaritifera	D. mathiassoni	D. minutus	L. colombiensis	L. fuscus	A. hylaedactyla	L. lineatus	Leptodactylus sp.	O. carri	P. frater	P. hypochondrialis	P. medemi	P. savagei	Pristimantis sp.	R. marina	S. ruber	S. wandae
	0.748	0.530	0.191	0.403	0.667	0.590	0.692	0.668	0.724	0.354	0.431	0.411	0.590	0.587	0.687	0.368	0.359	0.326
A. cepedai	(0.213)	(0.280)	(0.198)	(0.318)	(0.170)	(0.288)	(0.233)	(0.300)	(0.190)	(0.297)	(0.248)	(0.394)	(0.223)	(0.204)	(0.193)	(0.218)	(0.221)	(0.288)
		0.500	0.187	0.403	0.584	0.604	0.652	0.563	0.675	0.348	0.442	0.429	0.461	0.469	0.562	0.280	0.382	0.302
A. juanii		(0.256)	(0.179)	(0.255)	(0.165)	(0.328)	(0.237)	(0.296)	(0.256)	(0.395)	(0.262)	(0.344)	(0.209)	(0.188)	(0.122)	(0.254)	(0.252)	(0.285)
			0.429	0.702	0.612	0.452	0.545	0.458	0.418	0.592	0.704	0.688	0.683	0.607	0.687	0.339	0.469	0.569
R. margaritifera			(0.305)	(0.089)	(0.291)	(0.276)	(0.296)	(0.259)	(0.229)	(0.248)	0.952	(0.115)	(0.202)	(0.152)	(0.148)	(0.248)	(0.304)	(0.204)
				0.338	0.326	0.453	0.346	0.403	0.183	0.289	0.392	0.331	0.333	0.318	0.311	0.263	0.331	0.410
D. mathiassoni				(0.377)	(0.305)	(0.414)	(0.361)	(0.415)	(0.229)	(0.354)	(0.365)	(0.362)	(0.306)	(0.327)	(0.245)	(0.346)	(0.386)	(0.338)
					0.526	0.371	0.421	0.411	0.309	0.584	0.656	0.810	0.658	0.613	0.588	0.329	0.441	0.538
D. minutus					(0.328)	(0.327)	(0.303)	(0.351)	(0.269)	(0.281)	(0.263)	(0.138)	(0.254)	(0.259)	(0.215)	(0.362)	(0.277)	(0.296)
						0.587	0.686	0.620	0.588	0.367	0.475	0.482	0.620	0.614	0.620	0.459	0.441	0.397
L. colombiensis						(0.194)	(0.197)	(0.246)	(0.204)	(0.345)	(276)	(0.366)	(0.269)	(0.179)	(0.152)	(0.288)	(0.301)	(0.336)
							0.693	0.731	0.532	0.373	0.465	0.426	0.504	0.572	0.542	0.366	0.460	0.462
L. fuscus							(0.211)	(0.288)	(0.339)	(0.411)	(0.326)	(0.420)	(0.251)	(0.257)	(0.171)	(0.341)	(0.287)	(0.398)
								0.689	0.659	0.322	0.486	0.414	0.519	0.572	0.587	0.405	0.480	0.422
A. hylaedactyla								(0.258)	(0.305)	(0.332)	(0.302)	(0.362)	(0.232)	(0.181)	(0.109)	(0.327)	(0.334)	(0.355)
									0.534	0.397	0.459	0.433	0.570	0.641	0.619	0.418	0.543	0.341
L. lineatus									(0.370)	(0.361)	(0.304)	(0.421)	(0.248)	(0.245)	(0.234)	(0.362)	(0.282)	(0.352)
Leptodactylus sp.										0.180	0.328	0.277	0.437	0.475	0.533	0.428	0.312	0.327
										(0.170)	(0.263)	(0.306)	(0.180)	(0.232)	(0.161)	(0.354)	(0.282)	(0.329)
											0.688	0.620	0.650	0.557	0.518	0.332	0.350	0.526
O. carri											(0.182)	(0.302)	(0.197)	(0.239)	(0.167)	(0.396)	(0.321)	(0.357)
												0.652	0.663	0.604	0.580	0.318	0.422	0.602
P. frater												(0.193)	(0.165)	(0.218)	(0.144)	(0.301)	(0.286)	(0.267)
P. hypochondrialis													0.595	0.558	0.556	0.278	0.427	0.654
													(0.263)	(0.280)	(0.261)	(0.352)	(0.329)	(0.312)
														0.817	0.767	0.479	0.466	0.464
P. medemi														(0.081)	(0.082)	(0.341)	(0.291)	(0.273)
															0.762	0.500	0.487	0.426
P. savagei															(0.114)	(0.368)	(0.319)	(0.275)
																0.455	0.525	0.436
Pristimantis sp.																(0.295)	(0.232)	(0.196)
																	0.329	0.313
R. marina																	(0.391)	(0.366)
																		0.378
S. ruber																		(0.320)

Promedio y (desviación estandar) del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares, con una confiabilidad del (P <0.01)

Q. Valor promedio y desviación estándar del traslape de nicho espacial y actividad por pares de especies de anuros durante la Época de Lluvias

	<i>A. juanii</i>	<i>R. margaritifera</i>	<i>D. mathiassoni</i>	<i>D. minutus</i>	<i>H. boans</i>	<i>H. crepitans</i>	<i>L. colombiensis</i>	<i>L. fuscus</i>	<i>A. hylaedactyla</i>	<i>Leptodactylus sp.</i>	<i>O. carri</i>	<i>P. frater</i>	<i>P. hypochondrialis</i>	<i>P. medemi</i>	<i>P. savagei</i>	<i>Pristimantis sp.</i>	<i>R. flavopunctata</i>	<i>R. humboldti</i>	<i>R. marina</i>	<i>S. ruber</i>	<i>S. wandae</i>
<i>A. cepedai</i>	0.722 (0.228)	0.559 (0.261)	0.268 (0.299)	0.283 (0.236)	0.350 (0.274)	0.285 (0.289)	0.532 (0.259)	0.454 (0.321)	0.631 (0.196)	0.606 (0.223)	0.448 (0.257)	0.473 (0.221)	0.382 (0.308)	0.573 (0.269)	0.489 (0.279)	0.625 (0.224)	0.422 (0.275)	0.329 (0.313)	0.427 (0.205)	0.294 (0.337)	0.311 (0.306)
<i>A. juanii</i>		0.574 (0.212)	0.298 (0.288)	0.325 (0.258)	0.374 (0.309)	0.334 (0.301)	0.520 (0.268)	0.505 (0.374)	0.646 (0.249)	0.705 (0.215)	0.323 (0.198)	0.573 (0.210)	0.405 (0.293)	0.481 (0.228)	0.411 (0.274)	0.570 (0.141)	0.309 (0.242)	0.428 (0.316)	0.469 (0.243)	0.329 (0.331)	0.324 (0.356)
<i>R. margaritifera</i>			0.441 (0.214)	0.531 (0.174)	0.659 (0.203)	0.559 (0.181)	0.535 (0.290)	0.383 (0.302)	0.536 (0.261)	0.443 (0.137)	0.583 (0.229)	0.713 (0.161)	0.580 (0.172)	0.708 (0.107)	0.620 (0.165)	0.768 (0.073)	0.535 (0.185)	0.365 (0.251)	0.514 (0.281)	0.515 (0.273)	0.536 (0.242)
<i>D. mathiassoni</i>				0.572 (0.368)	0.422 (0.306)	0.558 (0.336)	0.345 (0.344)	0.551 (0.423)	0.426 (0.299)	0.360 (0.279)	0.421 (0.260)	0.505 (0.142)	0.447 (0.345)	0.492 (0.243)	0.499 (0.267)	0.446 (0.181)	0.522 (0.326)	0.341 (0.413)	0.343 (0.314)	0.545 (0.332)	0.517 (0.339)
<i>D. minutus</i>					0.551 (0.210)	0.700 (0.189)	0.514 (0.363)	0.334 (0.331)	0.338 (0.237)	0.286 (0.198)	0.488 (0.267)	0.496 (0.181)	0.647 (0.249)	0.564 (0.200)	0.582 (0.195)	0.556 (0.144)	0.629 (0.285)	0.335 (0.400)	0.490 (0.252)	0.451 (0.317)	0.578 (0.259)
<i>H. boans</i>						0.626 (0.126)	0.405 (0.355)	0.281 (0.323)	0.413 (0.330)	0.284 (0.221)	0.631 (0.237)	0.520 (0.206)	0.631 (0.131)	0.622 (0.173)	0.691 (0.143)	0.595 (0.133)	0.538 (0.238)	0.342 (0.323)	0.459 (0.351)	0.491 (0.287)	0.594 (0.226)
<i>H. crepitans</i>							0.471 (0.376)	0.345 (0.377)	0.391 (0.321)	0.268 (0.207)	0.516 (0.224)	0.551 (0.224)	0.635 (0.276)	0.592 (0.238)	0.621 (0.205)	0.564 (0.188)	0.598 (0.267)	0.393 (0.415)	0.474 (0.353)	0.493 (0.289)	0.624 (0.239)
<i>L. colombiensis</i>								0.631 (0.264)	0.662 (0.148)	0.538 (0.219)	0.397 (0.258)	0.463 (0.180)	0.471 (0.325)	0.579 (0.231)	0.519 (0.306)	0.594 (0.210)	0.481 (0.305)	0.609 (0.311)	0.733 (0.125)	0.286 (0.353)	0.376 (0.344)
<i>L. fuscus</i>									0.678 (0.133)	0.548 (0.283)	0.327 (0.304)	0.420 (0.233)	0.384 (0.362)	0.451 (0.301)	0.407 (0.310)	0.435 (0.262)	0.361 (0.343)	0.609 (0.375)	0.635 (0.287)	0.376 (0.429)	0.338 (0.396)
<i>A. hylaedactyla</i>										0.676 (0.175)	0.454 (0.285)	0.555 (0.239)	0.412 (0.288)	0.591 (0.245)	0.537 (0.298)	0.624 (0.222)	0.441 (0.278)	0.564 (0.246)	0.593 (0.117)	0.355 (0.324)	0.347 (0.290)
<i>Leptodactylus sp.</i>											0.360 (0.256)	0.513 (0.183)	0.321 (0.209)	0.456 (0.169)	0.392 (0.230)	0.527 (0.141)	0.347 (0.271)	0.441 (0.306)	0.489 (0.213)	0.293 (0.309)	0.261 (0.259)
<i>O. carri</i>												0.537 (0.228)	0.578 (0.260)	0.731 (0.079)	0.794 (0.085)	0.658 (0.132)	0.715 (0.240)	0.231 (0.260)	0.396 (0.252)	0.472 (0.278)	0.535 (0.243)
<i>P. frater</i>													0.472 (0.170)	0.679 (0.185)	0.597 (0.142)	0.740 (0.230)	0.547 (0.218)	0.357 (0.221)	0.469 (0.239)	0.556 (0.233)	
<i>P. hypochondrialis</i>														0.586 (0.233)	0.638 (0.204)	0.574 (0.214)	0.583 (0.325)	0.433 (0.399)	0.476 (0.264)	0.578 (0.302)	0.620 (0.198)
<i>P. medemi</i>															0.836 (0.104)	0.847 (0.062)	0.723 (0.169)	0.383 (0.289)	0.538 (0.242)	0.504 (0.250)	0.548 (0.229)
<i>P. savagei</i>																0.753 (0.127)	0.710 (0.190)	0.334 (0.288)	0.491 (0.272)	0.613 (0.236)	
<i>Pristimantis sp.</i>																	0.658 (0.134)	0.368 (0.237)	0.550 (0.228)	0.491 (0.222)	0.509 (0.168)
<i>R. flavopunctata</i>																		0.265 (0.311)	0.433 (0.284)	0.508 (0.345)	0.542 (0.256)
<i>R. humboldti</i>																			0.582 (0.228)	0.310 (0.358)	0.292 (0.366)
<i>R. marina</i>																				0.290 (0.313)	0.337 (0.333)
<i>S. ruber</i>																					0.539 (0.243)

Promedio y (desviación estandar) del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares. con una confiabilidad del (P <0.01)

S. Valor promedio del traslape de nicho alimenticio en Vanguardia

	<i>D. minutus</i>	<i>H. crepitans</i>	<i>L. colombiensis</i>	<i>L. fuscus</i>	<i>A. hylaedactyla</i>	<i>L. lineatus</i>	<i>L. mystaceus</i>	<i>P. frater</i>	<i>P. medemi</i>	<i>P. savagei</i>	<i>R. marina</i>	<i>S. ruber</i>	<i>S. wandae</i>
<i>D. mathiassoni</i>	0.222	0.53	0.611	0.458	0.835	0.802	0.8	0.333	0.222	0.356	0.371	0.626	0.476
<i>D. minutus</i>		0.462	0.083	0	0.1	0.214	0.133	0	1	0.867	0	0.091	0
<i>H. crepitans</i>			0.167	0.308	0.4	0.429	0.441	0.308	0.462	0.528	0.014	0.182	0.308
<i>L. colombiensis</i>				0.208	0.748	0.667	0.5	0.083	0.083	0.217	0.371	0.803	0.226
<i>L. fuscus</i>					0.416	0.268	0.592	0.5	0	0.133	0.125	0.216	0.554
<i>A. hylaedactyla</i>						0.752	0.724	0.3	0.1	0.233	0.371	0.764	0.434
<i>L. lineatus</i>							0.676	0.143	0.214	0.348	0.443	0.682	0.286
<i>L. mystaceus</i>								0.467	0.133	0.267	0.4	0.515	0.571
<i>P. frater</i>									0	0.067	0	0.091	0.429
<i>P. medemi</i>										0.867	0	0.091	0
<i>P. savagei</i>											0.067	0.224	0.133
<i>R. marina</i>												0.371	0.143
<i>S. ruber</i>													0.234

Promedio del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares, con una confiabilidad del (P <0.01)

T. Valor promedio del traslape de nicho alimenticio en Buenavista

	<i>A. hylaedactyla</i>	<i>O. carri</i>	<i>P. frater</i>	<i>P. medemi</i>	<i>P. savagei</i>	<i>R. flavopunctata</i>	<i>R. palmatus</i>
<i>D. minutus</i>	0.9	0.8	0.444	0.353	0.357	0.6	0.8
<i>A. hylaedactyla</i>		0.8	0.444	0.412	0.357	0.7	0.7
<i>O. carri</i>			0.633	0.516	0.557	0.6	0.6
<i>P. frater</i>				0.761	0.77	0.444	0.333
<i>P. medemi</i>					0.634	0.412	0.176
<i>P. savagei</i>						0.357	0.286
<i>R. flavopunctata</i>							0.4

Promedio del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares. con una confiabilidad del ($P < 0.01$)

U. Valor promedio del traslape de nicho alimenticio en San José

	<i>A. juanii</i>	<i>D. mathiassoni</i>	<i>H. crepitans</i>	<i>L. colombiensis</i>	<i>L. fuscus</i>	<i>A. hylaedactyla</i>	<i>L. lineatus</i>	<i>P. medemi</i>	<i>P. savagei</i>	<i>R. marina</i>	<i>S. rostratus</i>
<i>A. cepedai</i>	0.641	0.405	0.713	0.594	0.867	0.681	0.564	0.766	0.404	0.624	0.606
<i>A. juanii</i>		0.375	0.647	0.396	0.556	0.46	0.389	0.591	0.2	0.647	0.647
<i>D. mathiassoni</i>			0.452	0.358	0.375	0.34	0.375	0.42	0.2	0.378	0.375
<i>H. crepitans</i>				0.454	0.671	0.417	0.466	0.668	0.277	0.816	0.808
<i>L. colombiensis</i>					0.566	0.565	0.73	0.68	0.457	0.371	0.34
<i>L. fuscus</i>						0.633	0.556	0.727	0.4	0.565	0.556
<i>A. hylaedactyla</i>							0.487	0.542	0.4	0.33	0.3
<i>L. lineatus</i>								0.692	0.589	0.417	0.389
<i>P. medemi</i>									0.473	0.577	0.545
<i>P. savagei</i>										0.211	0.2
<i>R. marina</i>											0.804

Promedio del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares. con una confiabilidad del ($P < 0.01$)

V. Valor promedio del traslape de nicho alimenticio en el Jardín Botánico

	<i>D. minutus</i>	<i>H. boans</i>	<i>H. crepitans</i>	<i>L. colombiensis</i>	<i>A. hylaedactyla</i>	<i>P. frater</i>	<i>P. hypochondrialis</i>	<i>P. medemi</i>	<i>P. savagei</i>	<i>R. humboldti</i>	<i>R. margaritifera</i>	<i>S. rostratus</i>
<i>A. juanii</i>	0.418	0.053	0.193	0.294	0.357	0.461	0.47	0.411	0.684	0.225	0.492	0.491
<i>D. minutus</i>		0.4	0	0.147	0.094	0.25	0.154	0.139	0.4	0.032	0.286	0.4
<i>H. boans</i>			0	0.017	0	0.125	0	0.009	0	0	0.037	0
<i>H. crepitans</i>				0.155	0.2	0.2	0.2	0.226	0.2	0.2	0.203	0
<i>L. colombiensis</i>					0.28	0.224	0.284	0.303	0.224	0.127	0.269	0.129
<i>A. hylaedactyla</i>						0.594	0.774	0.825	0.594	0.532	0.618	0.094
<i>P. frater</i>							0.615	0.696	0.75	0.657	0.889	0.25
<i>P. hypochondrialis</i>								0.792	0.615	0.494	0.639	0.154
<i>P. medemi</i>									0.622	0.597	0.719	0.122
<i>P. savagei</i>										0.532	0.762	0.5
<i>R. humboldti</i>											0.702	0.032
<i>R. margaritifera</i>												0.262

Promedio del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares. con una confiabilidad del (P <0.01)

W. Valor promedio del traslape de nicho alimenticio en El Carmen

	<i>L. colombiensis</i>	<i>A. hylaedactyla</i>	<i>O. carri</i>	<i>P. frater</i>	<i>P. medemi</i>	<i>P. savagei</i>	<i>R. flavopunctata</i>	<i>R. margaritifera</i>	<i>R. palmatus</i>
<i>D. minutus</i>	0	0	0.077	0	0.243	0.076	1	0	1
<i>L. colombiensis</i>		0.167	0.667	0.5	0.587	0.679	0	0.534	0
<i>A. hylaedactyla</i>			0.308	0	0.122	0.266	0	0.034	0
<i>O. carri</i>				0.615	0.807	0.886	0.077	0.65	0.077
<i>P. frater</i>					0.609	0.544	0	0.724	0
<i>P. medemi</i>						0.759	0.243	0.643	0.243
<i>P. savagei</i>							0.076	0.579	0.076
<i>R. flavopunctata</i>								0	1
<i>R. margaritifera</i>									0

Promedio del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares. con una confiabilidad del (P <0.01)

X. Valor promedio del traslape de nicho alimenticio en Época seca

	<i>A. juanii</i>	<i>R. margaritiferaifera</i>	<i>D. crepitans</i>	<i>D. mathiassoni</i>	<i>D. minutus</i>	<i>L. colombiensis</i>	<i>A. hylaedactyla</i>	<i>L. lineatus</i>	<i>O. carri</i>	<i>P. frater</i>	<i>P. medemi</i>	<i>P. savagei</i>	<i>R. flavopunctata</i>	<i>R. marina</i>	<i>S. rostratus</i>
<i>A. cepedai</i>	0.547	0.241	0.606	0.547	0.618	0.047	0.506	0	0.736	0.63	0.764	0.603	0.047	0.912	0.5
<i>A. juanii</i>		0.491	0.841	0.821	0.893	0.5	0.899	0.25	0.667	0.833	0.781	0.817	0.25	0.508	0.75
<i>R. margaritiferaifera</i>			0.387	0.312	0.384	0.333	0.565	0.574	0.241	0.324	0.284	0.307	0.074	0.318	0.741
<i>D. crepitans</i>				0.767	0.875	0.341	0.787	0.146	0.752	0.815	0.8	0.844	0.195	0.548	0.646
<i>D. mathiassoni</i>					0.857	0.5	0.72	0.071	0.667	0.905	0.781	0.817	0.429	0.508	0.571
<i>D. minutus</i>						0.429	0.792	0.143	0.738	0.94	0.853	0.85	0.286	0.58	0.643
<i>L. colombiensis</i>							0.541	0.333	0.167	0.417	0.281	0.317	0.667	0.008	0.333
<i>A. hylaedactyla</i>								0.324	0.613	0.732	0.706	0.729	0.216	0.442	0.757
<i>L. lineatus</i>									0	0.083	0.044	0.067	0.25	0.087	0.5
<i>O. carri</i>										0.75	0.858	0.8	0.167	0.673	0.5
<i>P. frater</i>											0.865	0.85	0.333	0.592	0.583
<i>P. medemi</i>												0.84	0.238	0.704	0.544
<i>P. savagei</i>													0.25	0.543	0.567
<i>R. flavopunctata</i>														0.088	0
<i>R. marina</i>															0.503

Promedio del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares. con una confiabilidad del (P <0.01)

Y. Valor promedio del traslape de nicho alimenticio en Época de transición

	A. juanii	R. margaritifera	D. crepitans	D. mathiassoni	D. minutus	L. colombiensis	A. hylaedactylaty	L_lineatu	O. carri	P. frater	P. medemi	P. savagei	R. flavopunctata	R. marina	S. rostratus
<i>A. cepedai</i>	0.547	0.241	0.606	0.547	0.618	0.047	0.506	0	0.736	0.63	0.764	0.603	0.047	0.912	0.5
<i>A. juanii</i>		0.491	0.841	0.821	0.893	0.5	0.899	0.25	0.667	0.833	0.781	0.817	0.25	0.508	0.75
<i>R. margaritifera</i>			0.387	0.312	0.384	0.333	0.565	0.574	0.241	0.324	0.284	0.307	0.074	0.318	0.741
<i>D. crepitans</i>				0.767	0.875	0.341	0.787	0.146	0.752	0.815	0.8	0.844	0.195	0.548	0.646
<i>D. mathiassoni</i>					0.857	0.5	0.72	0.071	0.667	0.905	0.781	0.817	0.429	0.508	0.571
<i>D. minutus</i>						0.429	0.792	0.143	0.738	0.94	0.853	0.85	0.286	0.58	0.643
<i>L. colombiensis</i>							0.541	0.333	0.167	0.417	0.281	0.317	0.667	0.008	0.333
<i>A. hylaedactylaty</i>								0.324	0.613	0.732	0.706	0.729	0.216	0.442	0.757
<i>L. lineatus</i>									0	0.083	0.044	0.067	0.25	0.087	0.5
<i>O. carri</i>										0.75	0.858	0.8	0.167	0.673	0.5
<i>P. frater</i>											0.865	0.85	0.333	0.592	0.583
<i>P. medemi</i>												0.84	0.238	0.704	0.544
<i>P. savagei</i>													0.25	0.543	0.567
<i>R. flavopunctata</i>														0.088	0
<i>R. marina</i>															0.503

Promedio del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares. con una confiabilidad del (P <0.01)

Z. Valor promedio del traslape de nicho alimenticio en Época de Lluvias

	A. juanii	R. margaritif.	D. mathias.	D. minutus	H. boans	H. crepitans	L. colomb.	L. fuscus	A. hylaedactyla.	L. lineatus	O. carri	P. frater	P. hypoch.	P. medemi	P. savagei	R. flavopunct	R. humboldt.	R. marina	R. palmatus	S. ruber	S. wandae
<i>A. cepedai</i>	0.356	0.707	0	0	0	0	0.459	0.296	0.825	0	0.73	0.661	0.41	0.371	0.379	0.546	0.893	0.691	0	0.296	0.046
<i>A. juanii</i>		0.536	0.028	0.014	0.07	0.085	0.49	0.507	0.404	0	0.426	0.583	0.52	0.541	0.577	0.489	0.271	0.281	0.028	0.504	0.338
<i>R. margaritifera</i>			0.048	0.016	0.065	0	0.652	0.476	0.772	0.016	0.868	0.813	0.594	0.61	0.559	0.726	0.693	0.691	0.048	0.476	0.226
<i>D. mathiassoni</i>				0	0	0	0.063	0	0	0	0.105	0	0.273	0.286	0	0	0	0	1	0	0
<i>D. minutus</i>					0.625	0	0.238	0	0.038	0.667	0	0	0	0.065	0	0	0	0.028	0	0.333	0
<i>H. boans</i>						0	0.254	0	0.057	0.625	0	0.077	0	0.052	0	0	0	0.278	0	0	0
<i>H. crepitans</i>							0.063	0	0.019	0	0.053	0.077	0	0.078	0.167	0	0	0	0	0	0
<i>L. colombiensis</i>								0.425	0.561	0.238	0.671	0.667	0.618	0.684	0.587	0.571	0.428	0.438	0.063	0.425	0.19
<i>L. fuscus</i>									0.325	0	0.408	0.481	0.432	0.445	0.583	0.5	0.281	0.263	0	0.5	0.6
<i>A. hylaedactyla</i>										0.038	0.779	0.729	0.439	0.464	0.428	0.575	0.729	0.719	0	0.325	0.075
<i>L. lineatus</i>											0	0	0	0.026	0	0	0	0.028	0	0	0
<i>O. carri</i>												0.749	0.627	0.64	0.544	0.658	0.715	0.691	0.105	0.408	0.158
<i>P. frater</i>													0.545	0.61	0.641	0.731	0.57	0.552	0	0.481	0.231
<i>P. hypochondrialis</i>														0.805	0.606	0.545	0.395	0.377	0.273	0.432	0.273
<i>P. medemi</i>															0.61	0.519	0.356	0.364	0.286	0.484	0.221
<i>P. savagei</i>																0.583	0.365	0.347	0	0.5	0.5
<i>R. flavopunctata</i>																	0.531	0.513	0	0.5	0.25
<i>R. humboldti</i>																		0.691	0	0.281	0.031
<i>R. marina</i>																			0	0.263	0.013
<i>R. palmatus</i>																				0	0
<i>S. ruber</i>																					0.25

Promedio del traslape de nicho en pares de especies. En negrilla están los pares de especies que estadísticamente tienen nichos similares. con una confiabilidad del ($P < 0.01$)

Bibliografía

Abrams, P. 1980. Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, 61: 44-9. Acosta-Galvis, A. R. 2000. Frog, salamanders, and caecilians (Tetrapoda: Amphibia) of Colombia. *Biota Colombiana*, 1(3): 289-319.

Angulo, A., Rueda-Almonacid, J. V., Rodríguez-Mahecha, J. V. & La Marca, E. (Eds). 2006. Técnicas de inventarios y monitoreo para anfibios de región tropical andina. Conservación Internacional. Serie manuales de campo No. 2. Panamericana Formas e Impresos S.A., Bogotá D.C. 299 pp.

Arroyo, S. 2002. Microhábitat, dieta y horas de actividad en especies del género *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) en un bosque de niebla de la cordillera oriental. Trabajo de grado (Bióloga). Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga. 68pp.

Arroyo, S., Jerez, A., & M. P. Ramírez-Pinilla. 2003. Anuros de un bosque de niebla de la cordillera oriental de Colombia. *Caldasia*, 25: 153-167.

August, V. P. 1983. The role of hábitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64: 1495-1507.

Baber, M. J. & K. J., Babbitt. 2003. The relative impacts of native and introduced predatory fish on a temporary wetland tadpole assemblage. *Oecologia*, 136: 289-295.

Begon, M., Harper, J. L. & C. R., Townsend. 1990. *Ecology: individuals, populations and communities*, 2da edición. Blackwell Scientific, Cambridge, Mass.

Bell, S. S., McCoy, E. D. & H. R., Mushinsky. 1991. *Habitat structure; the physical arrangement of objects in space*. Chapman y Hall, London.

- Bernal-Carlo, A. 1991. Herpetology of Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia: a biogeographical analysis. University of New York. University microfilms international. PhD dissertation. 323 pp.
- Blanco, T. A. & M. A., Bonilla. 2010. Partición de microhábitats entre especies de Bufonidae y Leiuperidae (Amphibia: Anura) en áreas con Bosque Seco Tropical de la región Caribe-Colombia. *Acta biol. Colomb.*, 15(3): 47-60.
- Blaustein L. & S. S. Schwartz. 2001. Why study ecology in temporary pool?. *Israel Journal of Zoology*, 47(4): 303-312.
- Braun-Blanquet, E. 1979. Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales. H. Blume Editores. España. 820 pp.
- Brown J. H. 1995. Macroecology. The University Chicago Press, USA.
- Buskirk, J. V. & M. Arioli. 2005. Habitat specialization and adaptive phenotypic divergence of anuran populations. *J. Evol. Biol.*, 18: 596-608.
- Cáceres-Andrade, S. P. & J. N., Urbina-Cardona. 2009. Ensamblajes de Anuros de Sistemas Productivos y Bosques en el piedemonte llanero, Departamento del Meta, Colombia. *Caldasia*, 31(1):175-194.
- Cadavid, J. G., Román-Valencia, C. & A. F., Gómez. 2005. Composición y estructura de anfibios anuros en un transecto altitudinal de los Andes Centrales de Colombia. *Revista de Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 7(2): 103-118.
- Carvajal-Cogollo, J. E. & J. N. Urbina-Cardona. 2008. Patrones de Diversidad y Composición de Reptiles en Fragmentos de Bosque Seco Tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science*, 1(4): 397-416.
- Castro, F., Rueda, J. V., Bolívar, W., Estupinan, R. A., Almendáriz, A. 2004. *Rulyrana flavopunctata*. In: IUCN 2014. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.1. <www.iucnredlist.org>.

- Castro, F. 2009. Caracterización florística de los sitios de muestreo del proyecto monitoreo de especies de anuros en el departamento del Meta como bioindicadores y/o con un grado de amenaza. Informe técnico convenio CORMACARENA – Universidad Nacional de Colombia.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18:117-143.
- Cochran, D. M. & C. J. Goin. 1970. Frogs of Colombia. *Smithsonian Museum Bulletin*, 288: 655 pp.
- Colwell, R. K. & J. A., Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society, serie B*, 345:101-118.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. User's guide and application. Version 7.5. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs. Available from: <<http://purl.oclc.org/estimates>>.
- Crump, M. L. & N. J., Scott. 1994. Visual Encounter Surveys. Págs 84-92. En: Heyer, W. M., Donnelly, A., McDiarmid, R. A., Hayec, L. C. y M.C. Foster (eds). *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Method for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Cushman, S. A. 2006. Effects of habitat loss and fragmentation on amphibians: A review and prospectus. *Biological Conservation*, 128(2): 231-240.
- Crump, M. L. 2003. Conservation of amphibians in the New World tropics. En Urbina-Cardona, J. N. & V. H. Reynoso. 2005. *Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz, México*. Capítulo 15.
- Da Rosa, I., Amargo, A., Canavero, A., Naya, D. & R. Maneyro. 2006. Ecología de un ensamble de anuros en un humedal costero del sudeste de Uruguay. *Vida Silvestre Uruguay*. 447-455.

- Donnelly, M. A. 1999. Reproductive phenology of *Eleutherodactylus bransfordii* in northeastern Costa Rica. *Journal of Herpetology*, 33: 624-631.
- Dornelas, M., Magurran, A. E., Buckland, S. T., Chao, A., Chazdon, R. L., Colwell, R. K., Curtis, T., Gaston, K. J., Gotelli, N. J., Kosnik, M. A., McGill, B., McCune, J. L., Morlon, H., Mumby, P. J., Øvrea's, L., Stuedeny, A. & M., Vellend. 2013. Quantifying temporal change in biodiversity: challenges and opportunities. *Proc R Soc B*. 280: 20121931. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.1931>
- Duellman, W. E. 1967. Courtship isolating mechanisms in Costa Rican hylid frogs. *Herpetologica*, 23: 163-169.
- Duellman, W. E. 1973. Descriptions of new Hylid frogs from Colombia and Ecuador. *Herpetologica*, 29: 219-227.
- Duellman, W. 1994. Biology of amphibians. Johns Hopkins, Londres -Inglaterra. Libro disponible en línea en: http://books.google.com.co/books?id=CzxVvKmrIqC\&printsec=frontcover\&dq=Biology+of+amphibians\&source=bl\&ots=AWO9icoxk_ \&sig=ELcsSw-C_fGxkfyIG6aGES2z25k\&hl=es\&
- Duellman, W. & Trueb, L. 1986. Biology of amphibians. McGraw-Hill Book Company, USA. 670pp.
- Etter, A., McAlpine, C., Pullar, D. & H. Possingham. 2006. Modeling the conversion of Colombian lowland ecosystems since 1940: Drivers, patterns and rates. *Journal of Environmental Management*, 79: 74-87.
- Faivovich, J., Haddad, C. F. B., Garcia, P. C. A., Frost, D. R., Campbell, J. A., Wheeler, W. C. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: a phylogenetic analysis and taxonomic.
- Fauth, J. E., J. Bernardo, M. Camara, Jr. Resetarits, J. Van Burskirk & S. A. McCollum, 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*, 147: 282-286.

- Feinsinger, P. 2001. Designing field studies for diversity conservation. The nature conservancy and island press. Washington D.C.
- Feder, M. E. & W. W. Burggren. 1992 Environmental physiology of the amphibians. The University of Chicago Press, Chicago. 646pp
- Fong, A. & N. Viña. 2000. Anfibios. En, Viña, N., Fong, G. A., & F. D., Maceira (Eds.). Diversidad biológica de los macizos montañosos de Sierra Maestra. Santiago de Cuba: Centro Oriental de Ecosistemas y Biodiversidad, 2: 650- 664.
- Frost, D. R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R. H., Haas, A., Haddad, C. B. F., De Sá, R. O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S. A., Raxworthy, C. J., Campbell, J. A., Blotto, B. L., Moler, P., Drewes, R. C., Nussbaum, R. A., Lynch, J. D., Green, D. M., Wheelert, W. C. 2006. The amphibian tree of life. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist, 297: 1-370.
- García-R., J. C., Castro-H., F. & H. Cárdenas-H. 2005. Relación entre la distribución de anuros y variables del hábitat en el sector la Romelia del Parque Nacional Natural Munchique (Cauca, Colombia). Caldasia, 27(2); 299-310.
- García-R., J. C., H. Cárdenas-H. & F. Castro-H. 2007. Relación entre la diversidad de anuros y los estados sucesionales de un bosque muy húmedo montano bajo del Valle del Cauca, suroccidente colombiano. Caldasia, 29(2): 363-374.
- Geange, S. W., Pledger, S., Burns, K. C. & J. S. Shima. 2011. A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. Methods in Ecology and Evolution 2(2): 175-184.
- Gómez de Silva, H. 2005. Límites inferiores de la diversidad alfa de aves de México y contribuciones del estudio de comunidades con baja diversidad. Capítulo 8, en: Halffter, G., Soberón, Koleff, J. P. & A. Melic (eds.) Sobre Diversidad Biológica: El significado de las diversidades Alfa, Beta y Gamma. CONABIO, SEA, DIVERSITAS & CONACyT. Editorial Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España. 4: 97-108.
- Gotelli, N. J. & G. R. Graves. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., USA.

- Gotelli, N. J. & G. L., Entsminger. 2004. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesy-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>.
- Gutiérrez-Cárdenas, P. D. A. & B. C., Bock. 2005. Fauna de Anuros (Amphibia: Anura) presentes en los bosques de La Forzosa en el municipio de Anorí (Antioquia, Colombia). Informe Técnico de Investigación Instituto de Investigaciones Biológicas Alexander Von Humboldt. 20pp.
- Gutiérrez-Lamus, D. L., Serrano, V. H., & M. P., Ramírez-Pinilla. 2004. Composición y abundancia de anuros en dos tipos de bosque (natural y cultivado) en la cordillera oriental colombiana. *Caldasia* 26(1): 245-264.
- Grant, B. W., Brown, K. L., Ferguson, G. W., & J. W., Gibbons. 1994. Changes in amphibian biodiversity associated with 25 year of pine forest regeneration: implications for biodiversity management. 355-367 p.
- Haddad, C. F. B. & C. P. A., Prado. 2005. Reproductive Modes in Frogs and their unexpected Diversity in the Atlantic Forest. *BioScience* 55(3): 207.
- Halffter, G. 2009. Análisis de las relaciones entre las diversidades alfa, beta y gamma a distintos niveles de escala espacial: Procesos históricos y ecológicos que intervienen. V Etapa. Instituto de Ecología AC Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. EE005. México D. F. 50pp.
- Halffter, G. & C. E., Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades Alfa, Beta y Gamma. Capítulo 1, en: Halffter, G., Soberón, J., Koleff, P. & A. Melic (eds.) *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las diversidades Alfa, Beta y Gamma*. CONABIO, SEA, DIVERSITAS & CONACyT. Editorial Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España. 4: 5-18.
- Hammer, O., D. T. A. Harper & P. D. Ryan. 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electronica* 4(1): 1-9. Past version 1.90.
- Hedges, S. B. 1996. Vicariance and dispersal in Caribbean biogeography. *Herpetologica*, 52: 466-473.

- Hernández –G, S. R. 2012. Estructura y estado de conservación de las ranas *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) en el bosque protector Mirador de las Golondrinas. Provincia del Carchi, Ecuador. Tesis de grado para la obtención del Título de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad Central del Ecuador.
- Herrera, M. A., Olaya-M, L. A., & F. Castro-H. 2004. Incidencia de la perturbación antrópica en la diversidad, la riqueza y la distribución de *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) en un bosque nublado del suroccidente colombiano. *Caldasia*, 26(1): 265-274.
- Heyer, W. R. 1969. The adaptative ecology of the species group of the genus *Leptodactylus* (Amohibia, Leptodactylidae). *Evolution* 23: 421-428.
- Heyer, W. R., Donnelly, M. A., Mcdiarmid, R. W., Hayek, L. R. & M. S., Foster. 1994. Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians. Smithsonian Institution. Washington D. C., USA. 600 pp.
- Holdridge, L. 1996. Ecología basada en zonas de vida. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, IICA. San José de Costa Rica. 225 pp.
- Holt, R. D. 1993. Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. Págs. 77-88 en: R. E. Ricklefs & D. Schluter (eds.). *Species diversity in ecological communities*. Universidad de Chicago.
- IDEAM - Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 1997. Balance hídrico climático de las estaciones aeropuerto Vanguardia, Barranca de Upia, Carimagua, Lejanías y Villavicencio.
- IDEAM - Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 2011. Datos climáticos históricos de Villavicencio - Estación Vanguardia. Sistema de Información Nacional Ambiental. http://www.tutiempo.net/clima/Villavicencio_Vanguardia/802340.htm.
- IGAC – Instituto Geográfico Agustín Codazzi & Gobernación del Meta. 2004. El Meta: un territorio de oportunidades. Bogotá. 200pp.

- Isaacs-Cubides, P. J. & J. N., Urbina-Cardona. 2011. Anthropogenic Disturbance and Edge Effects on Anuran Assemblages Inhabiting Cloud Forest Fragments in Colombia. *Natureza & Conservação*, 9(1): 39-46.
- Jiménez-Valderde, A. & J. Hortal. 2003. Curvas de acumulación de especies y calidad de inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8: 151-161.
- Jones, K.L. 1982. Prey patterns and trophic niche overlap in four species of Caribbean frogs. 49-55.
- Kaplan, M. 1997. A new species of *Colostethus* from the Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia) with comments on intrageneric relationships within the Dendrobatidae. *Journal of Herpetology*, 31(3): 369-375.
- Lieberman, S. S. 1986. Ecology of the herpetofauna of a neotropical rain forest. *Acta Zoológica Mexicana* 15: 1-71.
- Lima, S. & R., Goitein, 2001. A new method for the analysis of fish stomach contents. *Acta Scientiarum Maringá*, 23(2): 421-424.
- Lips, K. R. 1998. Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conservation Biology*, 12: 106-117.
- Lips, K. R., Reeve, J. D. & L. R. Witters. 2003. Ecological traits predicting amphibian population declines in Central America. *Conservation Biology*, 17(4): 1078-1088.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology Letters*, 3: 73-76.
- Lynch, J. D. 1994. Two new species of the *Eleutherodactylus conspicillatus* group (Amphibia: Leptodactylidae) from the cordillera oriental of Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 19(72): 187-193.
- Lynch, J. D. 1998. La riqueza de la fauna anfibia de los Andes colombianos. *Innovación y Ciencia*, 7: 46-51. Lynch, J. D. 2006. The amphibian fauna in the Villavicencio region of eastern Colombia. *Caldasia*, 28(1): 135-155.

Lynch, J. D. & P. A. Burrowes. 1990. The frogs of the genus *Eleutherodactylus* at the La Planada Reserve in southwestern Colombia with descriptions of eight new species. En Rincón-Franco, F. & F. Castro-H. 1998. Aspectos ecológicos de una comunidad de *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) en un bosque de niebla del occidente de Colombia. *Caldasia*, 20(2): 193-202.

Lynch, J. D. & W. Duellman. 1980. The *Eleutherodactylus* of the Amazonian slopes of the Ecuadorian Andes (Anura: Leptodactylidae). En: Rincón-Franco, F. & F. Castro-H. 1998. Aspectos ecológicos de una comunidad de *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) en un bosque de niebla del occidente de Colombia. *Caldasia*, 20(2): 193-202.

Lynch, J. D. & W. Duellman. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in western Ecuador: Systematics, Ecology and Biogeography. The University of Kansas Natural History Museum, Special Publications, 23:1-236.

Lynch, J. D., Ruiz-Carranza, P.M., & M.C. Ardila-Robayo. 1997. Biogeographic patterns of colombian frog and toads. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 21 (80): 237 – 248, En: Mueses-Cisneros, J.J. 2005. Fauna anfibia del Valle de Sibundoy, Putumayo - Colombia. *Caldasia*, 27(2): 229-242.

Lynch, J. D. & J. V. Rueda-Almonacid (1998). 1998. New frogs of the genus *Eleutherodactylus* from the eastern flank of the northern cordillera central of Colombia. *Rev. Acad.Colomb. Cienc.* 22 (85): 561-570.

Lynch, J. D. & A. M., Suárez-Mayorga. 2004. Anfibios en el chocó biogeográfico. En: Rangel, J. O. (Ed.) Colombia Diversidad Biótica IV: El Chocó biogeográfico /Costa Pacífica. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá. 633-667.

Lynch, J. D. & J. M. Renjifo. 2001. Guía de anfibios y reptiles de Bogotá y sus alrededores. Departamento Técnico Administrativo del Medio Ambiente. Bogotá.

Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing. 257 pp.

McFarland, D. 1987. The oxford companion o animal behavior. D. McFarland (Ed). Oxford University Press.

Melendez, G. P. A. 2001. Ecología trófica de la comunidad de anuros del Parque Nacional Yasuní en la amazonia ecuatoriana. Tesis de grado, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Quito, Ecuador. 173pp.

Melo, O. A., Martínez H. & Huertas, F.A. 1997. Cuantificación de la diversidad florística y análisis estructural de ecosistemas tropicales.

Menéndez-Guerrero, P. A. 2001. Ecología trófica de la comunidad de anuros del Parque Nacional Yasuní en la Amazonía Ecuatoriana. Tesis pregrado. Pontificia Universidad Catolica Del Ecuador En: <http://tropicalfrogs.net/yasuni/PDF/DietYas.pdf>.

Morales-Castilla, I. & R., García-Valdés. 2014. Gradientes latitudinales de diversidad inversos, ¿excepciones que prueban la regla. Ecosistemas 23(1): 4-12.

<http://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/viewFile/863/794>

Moreno, C. E. 2001. Manual para medir la biodiversidad. Manuales & Tesis SEA, vol. 1. Sociedad entomológica Aragonesa, Zaragoza, España.

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

Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implication for conservation. Trends in Ecology & Evolution, 10: 58-62, en: Pineda, E., Halffter, G., Moreno, C.E., & F. Escobar. 2005. Transformación del bosque de niebla en agroecosistemas cafetaleros: cambio en las diversidades alfa y beta de tres grupos faunísticos. Conservation biology, 19(2): 400-410.

Navas, C. A. 1999. Biodiversidad de anfibios y reptiles en el páramo: una visión ecofisiológica. Rev. Acad. Colomb. Cienc., 23: 465-474.

- Neckel-Oliveira, S. Magnusson, W. E., Lima, A. P. & A. L. K., Albernaz. 2000. Diversity and distribution of frog in an Amazonian savanna in Brazil. *Amphibia-Reptilia* 21:317-326.
- Obertel, R. & Holisová, V. 1974. Trophic Niches of *Apodemus flavicolis* y *Clethrionomys glareolus* in Low Land Forest. *Acta Sc. Nat. Brno.*, 8(7): 1-37.
- Osorno-Muñoz, M. 1999. Evaluación del efecto de borde para poblaciones de *Eleutherodactylus viejas* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae), frente a corredores de servidumbre en diferente estado de regeneración, en dos bosques intervenidos por líneas de transmisión eléctrica de alta tensión. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, suplemento especial 23: 347-356.
- Otálora-Ardila, A. 2003. Mamíferos de los bosques de roble. *Acta Biológica Colombiana*, 8: 57-71.
- Pacheco-Florez, V. & M. P., Ramirez-Pinilla. 2014. Ecología reproductiva de *Geobatrachus walkeri* (Anura: *Craugastoridae*). *Rev. biol. Trop.*, 62 (1): 194-210 .
- Páez, V. P., Back, B. C., Estrada, J. J., Ortega, A. M., Daza, J. M. & P. D., Guitierrez-C. 2002. Guía de campo de algunas especies de anfibios y reptiles de Antioquia. Universidad de Antioquia, Departamento de Biología, Medellín, 136pp.
- Paton, P. W. C. & W. B., Crouch. 2002. Using the phenology of pond-breeding amphibians develop conservation strategies. *Conservation Biology*, 16(1): 194-204.
- Pearman, P., Velasco, A. & A., López. 1995. Tropical amphibian monitoring: a comparison of methods for determination intersite variation in species composition. *Herpetologica*, 51: 325-337.
- Pearman, P. B. 1997. Correlates of Amphibian Diversity in an altered Landscape of Amazonian Ecuador. *Conservation Biology*, 11: 1211-1225.

- Parmelee, J. R. 1999. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. *Scientific Papers Natural History Museum The University of Kansas*, 11: 1-56.
- Pérez, R. A. 2011. Estructura y composición de un ensamblaje de anuros en un gradiente altitudinal de montaña perturbado en la subcuenca del río Las Piedras (Popayán Cauca, Colombia). Tesis de maestría en desarrollo y medio ambiente, Universidad de Manizales.
- Perotti, M. G. 1997. Modos reproductivos y variables reproductivas cuantitativas de un ensamble de anuros de Chaco semiárido, Salta, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 277-288.
- Pianka, E. 1966. Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *The American Naturalist* 100:33
- Pianka, E. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
- Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Science, U.S.A.*, 71(5): 2141-2145.
- Pianka, E. R. 1976. Competition and niche overlap. A method of measuring them. *Ecology*, 6 (53): 687-92.
- Pianka, E. R. 1982. *Ecología evolutiva*. Omega. Barcelona, España. 365pp.
- Piha, H., Luoto, M., & J. Merilá. 2007. Amphibian occurrence is influenced by current and historic landscape characteristics. *Ecological Applications, Ecological Society of America.*, 17(8): 2298-2309.
- Pineda, E. & G. Halffter (2005). Relaciones entre la fragmentación del bosque de niebla y la diversidad de ranas en un paisaje de montaña de México. Pág 13. En: G. Halffter, Soberón, J., Koleff, P. & A. Melic (eds.) *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las diversidades Alfa, Beta y Gamma*. CONABIO, SEA, DIVERSITAS & CONACyT. Editorial Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España. 4: 165-176.

- Pineda, E., Halffter, G., Moreno, C. E., & F. Escobar. 2005. Transformación del bosque de niebla en agroecosistemas cafetaleros: cambio en las diversidades alfa y beta de tres grupos faunísticos. *Conservation biology*, 19(2): 400-410.
- Piñero, D. 2005. Similitudes y diferencias entre los conceptos y los patrones de diversidad beta y diferenciación genética: aplicación en bosques mexicanos de coníferas. Capítulo 4. En: G. Halffter, Soberón, J., Koleff, P. & A. Melic (eds.) *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las diversidades Alfa, Beta y Gamma*. CONABIO, SEA, DIVERSITAS & CONACyT. Editorial Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España. 4: 53-62.
- Pledger, S. & S. W., Geange. 2009. Niche Overlap: A unified definition and analysis for data of different type. School of Mathematics, Statistics and Operations Research Victoria University of Wellington, New Zealand. 1-32.
- Purrenhage, J. L. & Boone, M. D. 2009. Amphibian community response to variation in habitat structure and competitor density. *Herpetologica*, 65 (1): 14-30.
- Ramírez, J. S., Meza-Ramos, P., Yáñez-Muñoz, M. & J., Reyes. 2009. Asociaciones interespecíficas de anuros en cuatro gradientes altitudinales de la Reserva Biológica Tapichalaca, Zamora-Chinchipe, Ecuador. *Boletín Técnico* 8, Serie Zoológica, 4(5): 35-49.
- Rangel, J. O. & G. Lozano. 1986. Un perfil de la vegetación entre la Plata (Huila) y el volcán Puracé. *Caldasia*, 14: 503-547.
- Rangel, J. O., Sánchez-C., H., Lowy, P. D., Aguilar, M. & A. Castillo-G. 1995. Región de la Orinoquia. Pp. 239-254. En: Rangel, J. O. (Ed.). *Colombia, Diversidad Biótica I*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, INDERENA, Bogotá.
- Rangel, J. O. & A. Velásquez. 1997. Métodos de estudio de la vegetación. En: Rangel, J. O., Lowy, P. D. & M., Aguilar. *Colombia Diversidad Biótica II: Tipos de Vegetación en Colombia*. Editorial Guadalupe Ltda., Santafé de Bogotá. 59-87.
- Rincón-Franco, F. & F. Castro-H. 1998. Aspectos ecológicos de una comunidad de *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) en un bosque de niebla del occidente de Colombia. *Caldasia*, 20(2): 193-202.

- Rodrigues, D. de J., Ueranabaro, M. & F. López. 2004. Reproductive strategies of *Physalaemus nattereri* (Steindachner, 1864) and *P. albonotatus* (Steindachner, 1864) at Serra da Bodaoquena. State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Revista española de Herpetología*, 18: 63-73.
- Romero, M., Galindo, G., Otero, J. & D. Armenteras. 2004. Ecosistemas de la cuenca del Orinoco. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Instituto Geográfico, Agustín Codazzi. Bogotá. Colombia.
- Roughgarden, J. 1983. Competition and theory in community ecology. *Amer. Natur.*, 122: 583-601.
- Rueda-Almonacid, J. V. 1999. Anfibios y reptiles amenazados de extinción en Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 23 (suplemento especial): 475-498.
- Rueda-Almonacid, J. V., J. D. Lynch & A. Amézquita (Eds.). 2004. Libro rojo de los anfibios de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Conservación Internacional Colombia, Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, Colombia. 384 pp.
- Ruiz-Carranza, P.M., Ardila-Robayo, M. C. & J. D., Lynch. 1996. Lista actualizada de la fauna anfibia de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 20(77): 365-415.
- Sánchez, L. C., Peltzer, P. M., Manzano, A. S. & R. C., Lajmanovich. 2007. Dinámica de un ensamble de anuros en un humedal del tramo inferior del río Paraná, Argentina. *Interciencia, Asociación Interciencia*. Caracas, Venezuela, 32(7): 463-470.
- Saunders, D., Hobbs, R. J. & C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*, 5(1): 18-32.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.

- Schoener, T. W. 1982. The controversy over interspecific competition. *American Scientist*, 70: 586-595.
- Schoener, T. W. 2009. Ecological niche, en: Levin, S. A. (Ed.) *The Princeton guide to ecology*.
- Semlitsch, R. D. & J. R. Bodie. 2003. Biological criteria for buffer zones around wetlands and riparian habitats for amphibians and reptiles. *Conservation Biology*, 17 (5): 1219-1228.
- Shannon, D. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technological Journal*, 37: 379-423.
- Simpson, F. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature*, 163:688pp.
- Soberón, J. M. & J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7: 480–488.
- Stellatelli, O. A & L. E., Vega. 2010. Estructura del ensamble de anuros de la Reserva Integral Laguna de los Padres. *Cuadernos de Herpetología*, 24 (2): 111–122.
- Suárez-Badillo, H. A., & M. P., Ramírez-Pinilla. 2004. Anuros del gradiente altitudinal de la estación experimental y demostrativa del Rasgón (Santander, Colombia). *Caldasia*, 26(2): 395-416.
- Sutherland, W. S. 1996. *Ecological Census Techniques: A Handbook*. Cambridge University Press.
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S. L., Fischman, D. L. & D. W., Waller. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306: 1783-1786.
- Toft, C. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecología*, 45:131-141.

- Urbina-Cardona, J. N. & Pérez-Torres. 2002. Dinámica y preferencias de microhábitat en dos especies del género *Eleutherodactylus* (Anura Leptodactylidae) de bosque andino.
- Urbina-Cardona, J. N., M. Olivares-Pérez & V. H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across the pasture-edge-interior gradient in tropical rainforest fragments in the region of Los Tuxtlas, Veracruz. *Biological Conservation*, 132: 61-75.
- Urbina-Cardona, J. N. & V. H. Reynoso. 2005. Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en la Reserva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Capítulo 15. En: G. Halffter, Soberón, J., Koleff, P. & A. Melic (eds.) *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las diversidades Alfa, Beta y Gamma*. CONABIO, SEA, DIVERSITAS & CONACyT. Editorial Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España. 4: 191-207.
- Urbina-Cardona, J. N. 2008. Conservation of Neotropical Herpetofauna: Research Trends and Challenges. *Tropical Conservation Science*, 1(4): 359-375.
- Vasconcelos, T., & Rossa-Feres, D. 2008. Habitat heterogeneity and use of physical and acoustic space in anuran communities in southeastern Brazil. *Phyllomedusa*, 7(2): 127-142.
- Vargas-S, F. & Bolaños-L, M. E. 1999. Anfibios y reptiles presentes en hábitats perturbados de selva lluviosa tropical en el bajo Anchicayá, pacífico colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc*, 23:499-511.
- Vargas-S, F. & H. Castro-H. 1999. Distribución y preferencias de microhábitat en anuros (Amphibia) en bosque maduro y áreas perturbadas en Anchicayá, Pacífico Colombiano. *Caldasia*, 21(1): 95-109.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21 (2/3): 213-251.
- Walker, R. & Cárdenas, E., 2004. Evaluación del estado de conservación de la fauna en el municipio de Murillo, Tolima. *Boletín Museo de Historia Natural Universidad de Caldas*, 8: 15-29.

Wiens, J. A. 1977. On competition and variable environments. *American Scientist*, 65: 590-597.

Williams, S. E. & J. M. Hero. 1998. Rainforest frogs of the Australian wet tropics: guild classification and the ecological similarity of declining species. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 265: 597-602.

Yahner, H. R. 1988. Changes in wildlife communities near edges. *Conservation Biology*, 2: 333-339.

Young, B. E., S. N. Stuart, J. S. Chanson, N. A. Cox & T. M. Boucher. 2004. Joyas que están desapareciendo: El estado de los anfibios en el Nuevo Mundo. Nature Serve, Arlington, Virginia. 60 pp.

Zorro, J. P. 2007. Anuros de piedemonte llanero: Diversidad y preferencia de microhábitat. Trabajo de grado como requisito para optar el título de Biólogo. Pontificia Universidad Javeriana, Facultad de Ciencias. Bogotá. 101pp.