

DIVERSIDAD DEL ENSAMBLAJE DE RENACUAJOS DE UN BOSQUE DE
GALERÍA Y SU RELACIÓN CON LAS VARIABLES AMBIENTALES Y
ESTRUCTURALES EN LA RESERVA EL CADUCEO, SAN MARTÍN, META

Aiza Fernanda Cantillo-Rodríguez

acantillo@javeriana.edu.co

RESUMEN

Se estudió un ensamblaje de anuros registrando la composición, abundancia, diversidad alfa y beta en diez pozas naturales de un bosque de galería durante la transición lluvia-sequía y sequía-lluvia. Se registraron 12 especies pertenecientes a cinco familias (Bufonidae, Hylidae, Leiuperidae, Microhylidae y Ranidae). La abundancia total de renacuajos se relacionó positivamente con la vegetación flotante, el DAP y el pH, pero negativamente con la profundidad de la poza, la cobertura de dosel y la superficie libre de vegetación. El ensamblaje de renacuajos mostró una partición espaciotemporal. La estructuración espacial pudo ser determinada por la selección del sitio de ovoposición y desarrollo larval. Y la interacción de los renacuajos con las características de los cuerpos de agua. La partición temporal pudo ser determinada por los patrones reproductivos de las especies.

Palabras clave: Anuros, Factores bióticos y abióticos, modos reproductivos, Piedemonte llanero, renacuajos.

ABSTRACT

Anuran assemblages were studied regarding composition, abundance, alpha diversity and beta in ten natural ponds on gallery forest during wet-dry and dry-wet transition. Twelve species belonging to five families (Bufonidae, Hylidae, Leiuperidae, Microhylidae y Ranidae). The total abundance of tadpoles were positively related with floating vegetation, DAP and pH, but negatively proof pond, canopy and surface without vegetation. The assemblage was temporal and spatially partitioned. The structure spatial can be determinate by selection of place to position eggs and development larval. And interaction of tadpoles with water body characteristics. The temporal partition can be determinate by patterns reproductive' species.

Keywords: Abiotic and biotic factors, anuran, Piedemonte llanero, rainfall, reproductive modes, tadpoles.

INTRODUCCIÓN

Colombia alberga 753 especies de anfibios (Acosta 2008). Ésta situación lleva al país ocupar el segundo puesto después de Brasil en la lista de países con mayor diversidad de anfibios a nivel mundial. Para el Piedemonte por debajo de los 1000msnm Acosta (2008) ha registrado 54 especies de ranas con complejo ciclo de vida, es decir, con desarrollo larval en el agua. Los anuros con éstas características cumplen importantes papeles en la transferencia de energía entre ecosistemas terrestres y acuáticos (Reger *et al.* 2006 y Whiles *et al.* 2006). Sin embargo, esa transferencia puede verse fracturada por la pérdida de continuidad en dichos ecosistemas (*habitat Split*) (Becker *et al.* 2007, Semlitsch 2000 y Wells 2007).

Varios factores influyen en la composición y estructura de los ensamblajes de renacuajos: la predación (Heyer *et al.* 1975, Laurila 1998 y Wellborn *et al.* 1996), el tamaño de las pozas (Peltzer & Lajmanovich 2004), el periodo de permanencia o hidroperiodo de las pozas (Heyer *et al.* 1975 y Both *et al.* 2009) y la vegetación acuática (Both *et al.* 2009, Hartel *et al.* 2007, Kopp *et al.* 2006, Laurila 1998 y Peltzer & Lajmanovich 2004). Uno de los principales mecanismos responsables de las variaciones en la abundancia de cada especie, son las tolerancias ecofisiológicas (Kopp & Eterovick 2006) a las características físicas y químicas de los cuerpos de agua. Entre esas el pH (Freda & Dunson 1986, Laurila 1998 y Well 2007), la temperatura (Duellman & Trueb 1994 y Ultsh *et al.* 1999) y el oxígeno disuelto (Dupré & Petranka 1985, Feder & Moran 1985, Patterson & McLachlan 1989 y Nie *et al.* 1999) son las mejor dumentadas.

Otros mecanismos como los modos reproductivos (Alford 1999 y Wells 2007), los patrones reproductivos (Aichinger 1987, Duellman & Trueb 1994, Kopp & Eterovick 2006, Menin *et al.* 2008 & Prado *et al.* 2005) y la cobertura vegetal, influyen directamente en los adultos. No obstante, éstos también son factores estructuradores en los ensamblajes de renacuajos. Dado que los adultos determinan la composición inicial de renacuajos en las pozas.

La destrucción y transformación del hábitat son una de las principales amenazas que enfrentan la biodiversidad (Rueda-Almonacid *et al.* 2004 y Angulo *et al.* 2006). Tal es el caso de los bosques de galería del Piedemonte llanero que han sido fragmentados para darle paso al desarrollo de las actividades agropecuarias de la región (Blydenstein 1967). A pesar de eso un relicto de estos bosques es protegido por la Reserva Natural de la Sociedad Civil El Caduceo (RNSCC), que puede ser utilizada como refugio por la anurofauna asociada a esos ecosistemas.

En organismos con complejos ciclos de vida como la fauna Anura dominante en la región de Villavicencio (Lynch 2006), la perturbación de los bosques de galería puede desencadenar la separación del hábitat terrestre y acuático necesarios el mantenimiento de las poblaciones locales. Lo cual puede verse reflejado en variaciones de la estructura y composición del ensamblaje (Becker *et al.* 2007). En el Piedemonte los estudios en ecología de renacuajos son escasos (Ramírez- López 2002 y Ramírez-Villalba 2005). Siendo éstos necesarios para propósitos de conservación, basados en las tolerancias eco-fisiológicas y los requerimientos de las especies.

Con el desarrollo del presente trabajo se hace por primera vez una contribución a la relación entre la estructura y composición de un ensamblaje de renacuajos, con algunas variables ambientales y estructurales de pozas asociadas al bosque de galería en la reserva El Caduceo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Reserva de la Sociedad Civil el Caduceo (RNSCC) pertenece al municipio de San Martín de los Llanos, departamento del Meta, Colombia. Presenta un valor medio anual de temperatura de 26°C, 3070 mm de precipitación (IGAC 1992) y 80.4% de humedad relativa. Tiene un régimen de lluvia monomodal en el que la época seca va de Diciembre a Marzo y la húmeda de Abril a Noviembre. Enero y Febrero son los meses más secos, mientras Mayo y Junio los más lluviosos (Bates 1948, Rangel 1995 y Correa *et al.* 2005).

El Caduceo tiene una expansión de 142 ha y está ubicada sobre los 377,8 msnm. El campamento base de la reserva se halla entre los 03°40'17'' de latitud norte y los 73°39'34'' de longitud oeste. En el costado norte, en sentido occidente – oriente, la reserva está irrigada por el caño Camoa (cuenca del río Meta), bordeado por una gran extensión de bosque de galería.

Muestreo

Salidas y sitios: Se realizaron tres salidas de campo al comienzo de Febrero, Marzo y Abril de 2009. La primera salida duró 9 días, 3 de pre-muestreo y 6 de muestreo; la 2° y 3° salida tuvieron una duración de 6 días cada una. Se muestrearon 10 pozas (PA) inmersas en puntos diferentes del bosque de galería de la reserva.

Método: Se utilizó el Diseño de Muestreo por Remoción recomendado por Heyer *et al.* (1994), al suponer que las muestras (cada redada) eran dependientes unas de otras, pues según los autores, muestras tomadas a menos de 5 metros de distancia unas de otras, son dependientes dada la capacidad de nado de los renacuajos. Se hicieron múltiples barridas con un rapiché, por un periodo de tiempo proporcional al tamaño de cada cuerpo de agua, evitando así sobre o sub muestreos. Para calcular dichos

tiempos se registró el tiempo empleado en muestrear aproximadamente el 80% de la poza de mayor tamaño, sin contar el tiempo empleado en buscar renacuajos dentro de la red (para lo cual se paraba el cronómetro). Posteriormente se hizo una regla de tres simple, para establecer el tiempo que debería emplearse en muestrear cada una de las otras charcas, a las que se les conocía el área. Luego a cada valor obtenido se le sumaron 15 minutos, pues en ocasiones el tiempo estimado era inferior a un minuto. Los renacuajos capturados en una misma poza en un mismo día eran tratados como lotes al cuál se les asignaba un código de campo. Una parte de éstos eran rápidamente fijados en formalina al 10% y los otros (2 o 3/morfotipo o especie) eran depositados en bolsas con agua para ser fotografiados.

Características del hábitat

Terrestre: Se tomaron los valores de temperatura (° C) y humedad relativa (%) entre las 08:00 – 13:00 a un metro del suelo en el borde de la charca, con un termohigrómetro *Oregon Scientific Remote Thermo-Hygrometer THGR268*. Con una cinta métrica se midió la circunferencia a la altura del pecho (CAP), luego se dividió por π para conocer el Diámetro a la Altura del Pecho (DAP). Se hizo una descripción de los estratos de vegetación con un densiómetro para la de dosel, una vara para el sotobosque, un cuadrante de 0.5 x 0.5 m para la herbácea y la hojarasca. Se utilizó una regla para medir la profundidad de hojarasca (Urbina-Cardona *et al.*2006).

Acuático: Se describió si el sistema estaba interconectado a otro cuerpo de agua, se hizo una aproximación visual del tipo de proporción cubierta por la vegetación acuática, se midió el área superficial de la poza (largo x ancho) y la profundidad. Se midieron las variables pH, Temperatura (° C) y Conductividad (μ S) con un medidor portátil *OAKTON pH/CON 10*, y la variable Oxígeno Disuelto (mg/l) con un medidor portátil *OAKTON DO 100*, en cuatro puntos diferentes de las pozas (PA) con el fin de sacar un valor promedio/PA. Se describió la presencia/ausencia de otros organismos.

Análisis de datos

Para estimar la riqueza específica esperada se hizo una curva de acumulación de especies en el programa *Estimates* versión 7.5.2. Se usaron los estimadores no paramétricos Jackknife de primer y de segundo orden, que no asumen homogeneidad ambiental. También se usó el estimador Bootstrap, que arroja resultados más precisos para estimar la riqueza de especies de un ensamblaje con gran cantidad de especies raras (Colwell 2005). Se calculó la representatividad del número de especies registradas asumiendo que los valores máximos estimados eran el 100%.

Para determinar los patrones en la composición de especies se emplearon curvas de rango-abundancia para comparar los patrones contrastantes de riqueza, equidad y abundancia de especies en los cuerpos de agua 7, 8 y 9. Se excluyó el PA 1, por presentar sólo una especie. Para cada hábitat se graficó la abundancia relativa de las especies en escala logarítmica, después se organizaron de la más a la menos abundante para ver el patrón jerárquico de distribución (Magurran 2004).

Para identificar el grado de disimilitud en la composición de especies entre pares de charcas se utilizó el índice de complementariedad. Así para obtener la riqueza total para ambos sitios se usó la ecuación:

$$S_{AB} = a + b - c$$

Donde a es el número de especies del sitio A, b es el número de especies del sitio B y c es el número de especies en común entre los dos sitios A y B. Para calcular el número de especies únicas a cualquiera de los dos sitios:

$$U_{AB} = a + b - 2c$$

A partir de esos valores la complementariedad de los sitios A y B se calculó como:

$$C_{AB} = U_{AB} / S_{AB}$$

En ésta los valores finales varían desde cero (0), cuando ambos sitios son idénticos en composición de especies, hasta uno (1) cuando ambos sitios son completamente diferentes (Colwell & Coddington 1994 y Moreno 2001).

Para comparar la diversidad entre épocas se realizó una curva de rarefacción en el programa *BioDiversity Professional* versión 2.0 para comparar la riqueza de renacuajos de la época lluvia-sequía (Ll-S) y sequía-lluvia (S-Ll). Pues aunque se utilizó el mismo instrumento de muestro para capturar los renacuajos en las dos épocas, se invirtió diferente esfuerzo de muestro (Magurran 2004).

Para determinar las variables ambientales correlacionadas e identificar las no correlacionadas se usó un análisis de correlación de Spearman, después de probar la normalidad y la homogeneidad de varianza con una prueba de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente. Los datos fueron analizados en el programa Statistica 8.0 (StatSotf 2007).

Para determinar la relación entre la abundancia de las especies del ensamblaje y la riqueza total de especies con las variables ambientales-estructurales, se usaron regresiones múltiples para identificar la forma en que se relacionaban las variables ambientales-estructurales (variables predictores) con la riqueza y abundancia de renacuajos (variables respuesta). Las variables con valores p no significativos ($p > 0,05$), fueron eliminados del modelo. Se probó la normalidad de los residuales con una prueba de Shapiro-Wilk (W). Todos los datos fueron procesados en el programa Statistica 8.0 (StatSotf 2007).

RESULTADOS

Diversidad total de renacuajos

Las curvas de acumulación de los estimadores de riqueza Bootstrap, Jackknife 1 y 2 alcanzaron una fase asintótica. Éstas presentaron un patrón similar en la riqueza a lo

largo de los muestreos. Mientras la curva de especies únicas o especies raras con un solo individuo (singles) se mantuvo constante en cero, el número de especies dobles o raras con sólo dos individuos (doblés) aumentó a medida que se incrementó el esfuerzo muestreo (Figura 1).

Bootstrap, Jackknife de primer y segundo orden sobreestimaron ligeramente la riqueza de renacuajos y determinaron una representatividad entre 80,05 y 87, 89 %. De las especies de anuros estimadas que presentan reproducción en charcas asociadas a bosques. Bootstrap estimó la representatividad más alta (87, 89 %) con un número de especies de 13, muy similar a la riqueza observada en campo (Tabla 1).

Patrones de composición y abundancia

Después de 15,23 horas de esfuerzo de muestreo en los tres meses (Febrero, Marzo y Abril), solamente en la época de transición entre lluvias y sequía (LI-S) y en la época de transición entre sequía y lluvias (S –LI) se encontraron renacuajos en cuatro de las diez pozas muestreadas en la reserva de la sociedad civil El Caduceo. Se capturaron 801 individuos pertenecientes a 12 especies, distribuidas en 5 familias (Tabla 2).

Las curvas de rango-abundancia presentaron pendientes similares, mostrando una baja dominancia de las especies en las charcas. Los patrones de distribución de la abundancia y el orden jerárquico de las especies, fue diferente en las tres charcas. PA 7 tuvo sólo una especie dominante de las cinco registradas. PA 8 presentó la mayor equidad al contener nueve especies con menor dominancia entre ellas. Por su parte, PA 9 mostró una equidad menor al tener dos especies dominantes (Figura 2).

Diversidad beta (β) de renacuajos

El mayor grado de recambio de especies (1) se evidenció entre las charcas PA1 y PA7; PA1 y PA8; PA1 y PA9. Mientras las charcas PA8 y PA9 fueron las más similares en composición (0,36). La poza PA7 no presentó especies exclusivas. Por

otra parte, las pozas PA1 y PA8 presentaron una especie exclusiva cada uno mientras PA9, dos especies (Tabla 3).

Diversidad entre épocas

El análisis de rarefacción mostró que haciendo comparaciones a un n=52 individuos, la época de transición entre Sequía y Lluvias fue la que presentó mayor número de especies (11) e individuos (749 renacuajos registrados).

En la época de Lluvia - Sequía *L. palmipes* presentó una alta abundancia relativa mayor. Sin embargo, en la época de Sequía-Lluvia ésta especie no fue registrada. La abundancia de los renacuajos de las especies *D. minutus*, *S. cf. wandae* y *P. boliviana* incrementaron su abundancia en la época Sequía-Lluvia. *S. rostratus* fue la especie que registró menos individuos en la época Lluvia-Sequía y fue una de las especies con menor número de individuos en la época Sequía-Lluvia (Tabla 2).

Rhinella sp., *D. mathiassoni*, *Phyllomedusa hypochondrialis*, *S. ruber*, *S. x-signatus*, *S. sp. 1* y *Elachistocleis ovalis* fueron exclusivas de la época Sequía-Lluvia. De éstas especies *S. x-signatus* fue la especie más abundante y *P. hypochondrialis* fue la que registró un menor número de individuos (Tabla 2).

En las dos épocas (Lluvia-Sequía y Sequía-Lluvia), *D. minutus* fue la especie más abundante (Tabla 2).

Correlación entre variables ambientales

A través del análisis de correlación de Spearman se encontró una fuerte relación positiva ($r \geq 60\%$) entre: (a) la vegetación sumergida, la vegetación flotante, la temperatura del agua, la densidad de sotobosque y el oxígeno disuelto; (b) la cobertura de dosel y la superficie libre de vegetación; (c) el área, la temperatura del agua, la profundidad de la charca y el oxígeno disuelto; (d) la cobertura de hojarasca, la vegetación riparia y la profundidad de hojarasca; (e) la vegetación flotante, la

temperatura del agua y la densidad de sotobosque; (f) la profundidad y la temperatura del aire; (g) la densidad de sotobosque, el oxígeno disuelto y la temperatura del agua y (h) entre el pH y la conductividad (Tabla 4).

Así mismo se encontró una fuerte correlación negativa entre: (a) la superficie libre de vegetación, la vegetación emergente, la temperatura del agua, la vegetación flotante y la vegetación sumergida y (b) la humedad relativa, la temperatura del aire y la profundidad de las charcas (Tabla 4).

La cobertura herbácea y el DAP fueron las únicas variables que no correlacionaron con alguna otra variable (Tabla 4).

El ensamblaje de renacuajos y las variables ambientales-estructurales

Riqueza: Se relacionó positivamente con la vegetación flotante, el pH y el DAP. Pero negativamente con la profundidad de la poza, la cobertura de dosel y la superficie libre de vegetación (Tabla 5).

La abundancia de los renacuajos de *Rhinella* sp. (A) en las charcas, se relacionó positivamente con la vegetación flotante y la vegetación emergente, pero negativamente con la cobertura de dosel y la vegetación sumergida (Tabla 5).

La abundancia de los renacuajos de *Dendropsophus minutus* (C) en las charcas, se relacionó positivamente con la temperatura del agua, el oxígeno disuelto, la conductividad, la humedad relativa, la profundidad de hojarasca, el DAP y el sotobosque. Contrariamente la especie se correlacionó negativamente con la cobertura herbácea (Tabla 5).

La abundancia de los renacuajos de *Scinax rostratus* (E) en las charcas, se relacionó positivamente con la vegetación flotante, el área de la charca, el pH, el DAP y la vegetación emergente. Sin embargo, su correlación con la vegetación sumergida fue negativa (Tabla 5).

La abundancia de los renacuajos de *S. ruber* (F) en las charcas, se relacionó positivamente con la superficie libre de vegetación, la vegetación emergente y la vegetación flotante (Tabla 5).

La abundancia de los renacuajos de *Pseudopaludicola boliviana* (J) en las charcas, se relacionó positivamente con la vegetación emergente, la vegetación flotante, la cobertura herbácea, el sotobosque. Su relación con el oxígeno disuelto, la humedad relativa, la temperatura del agua y la profundidad de hojarasca fue negativa.

La abundancia de los renacuajos de *Elachistocleis ovalis* (K) en las charcas, se relacionó positivamente con la vegetación flotante, el área, el pH, el DAP y la vegetación emergente. Pero negativamente con la vegetación sumergida (Tabla 5).

En el caso de *Dendropsophus mathiassoni*, *Phyllomedusa hypochondrialis*, *Scinax* cf. *wandae*, *S. sp. 1* y *Lithobates palmipes*, los modelos de regresión múltiple no presentaron un prueba significativa ($p > 0,05$) por lo que no se incluyen en los resultados.

DISCUSIÓN

La distribución de pozas temporales asociadas al bosque de galería, son una importante fuente de recurso para el mantenimiento de las poblaciones larvales de anuros de la Reserva de la Sociedad Civil El Caduceo, presentes al final de la estación lluviosa y al comienzo de la estación lluviosa.

Diversidad estimada y representatividad

Las doce especies registradas en éste estudio equivalen al 22,64% de los anuros con desarrollo larval en el agua (= complejo ciclo de vida) reportados por Acosta (2008) para el departamento del Meta, por debajo de los 1000 msnm; al 26,67 % de las reportadas por Lynch (2006) para el Piedemonte llanero y al 46,15 % de las

reportadas por Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona (2009) en áreas de cultivo, potrero y bosques en los municipios de Restrepo y Villavicencio.

La similitud de éste trabajo con el de Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona (2009), probablemente se debe a que los dos trabajos fueron hechos en épocas del año similares (al final de la época de lluvia y al principio de sequía) y reportando los anfibios asociados al bosque de galería. Por lo que los renacuajos encontrados en éste estudio pueden representar el esfuerzo reproductivo de las especies (en general) que se reproducen en la época descrita por Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona (2009). Esto previamente ha sido reportado por Menin *et al.* (2008), quienes aseguran que la abundancia de los juveniles presenta un patrón estacional contrario al de los adultos.

La discrepancia en la riqueza de anfibios reportados en éste estudio, los reportados por Lynch (2006) para el Piedemonte y los de Acosta (2008) para el Meta, puede estar dada por el amplio rango espacial y temporal abarcado para el desarrollo los dos últimos inventarios. A pesar de tal disimilitud, Los estimadores de riqueza Bootstrap, Jackknife de primer y de segundo orden, señalan que éste estudio fue representativo bajo el esfuerzo de captura invertido, las técnicas empleadas y las temporadas muestreadas. Pues las curvas llegaron a una asíntota y sobreestimaron únicamente entre dos y tres especies más para el ensamblaje de renacuajos. Otras especies en estadio adulto que fueron observadas durante recorridos nocturnos como *Hypsiboas boans*, *H. lanciformis*, *Trachycephalus venulosus*, *Lithodytes lineatus*, *Physalaemus enesefae* y *Colostethus sp.* era poco probable encontrarlas en estadio renacuajo porque su actividad reproductiva ocurre en la época de lluvia. Y en el caso de *H. boans*, *L. lineatus* y *Colostethus sp.* porque tienen hábitat específico para la ovoposición y desarrollo larval, diferente a los evaluados.

Pues a lo largo del muestreo, el número de especies únicas se mantuvo en cero y el de dobles aumentó a uno, determinado así, una representatividad de muestreo entre 80,05 – 87,98 %. Según Pineda & Halffter (2003), una representatividad por encima del 80 % indica esfuerzos de muestreo suficientes para hacer comparaciones válidas entre

inventarios de anfibios y hábitats. Esto sugiere que hubo una muestra representativa de las especies de la reserva que se reprodujeron al principio de la estación seca (L-S), cuando se había acumulado el agua de la estación lluviosa y al final de la estación seca (S-LI), cuando se acumuló el agua de las primeras lluvias.

Renacuajos en el Piedemonte

Pocos estudios han sido desarrollados con ensamblajes de renacuajos en el Piedemonte llanero. Uno de éstos es de Ramírez-Villalba (2005), llevado a cabo en tres fincas agrícolas y ganaderas de Cumaral (Meta), entre Noviembre y Agosto de 2001-2002. En éste se reportaron doce especies: *Rhinella granulosa*, *R. marina*, *Elachistocleis ovalis*, *Hypsiboas crepitans*, *H. punctatus*, *Dendropsophus mathiassoni*, *Phyllomedusa hypochondrialis*, *Scinax rostratus*, *S. ruber*, *Leptodactylus colombiensis*, *L. fuscus* y *L. sp.*

En el presente estudio se compartieron cinco registros con Ramírez-Villalba (2005): *Elachistocleis ovalis*, *Dendropsophus mathiassoni*, *Phyllomedusa hypochondrialis*, *Scinax rostratus* y *S. ruber*. Pero siete especies fueron exclusivas: *Dendropsophus minutus*, *Scinax x-signata*, *S. cf. wandae* y 2, *Rhinella sp.*, *Pseudopaludicola boliviana* y *Lithobates palmipes*. Este es el primer estudio que reporta un ensamblaje de anuros en estadio larval y su relación con gradientes ambientales en pozas asociadas al interior de un bosque de galería y el exterior limitante con áreas de pastizales en el Piedemonte llanero.

Entre las especies que no se registraron en éste estudio, de las doce reportadas por Ramírez-Villalba (2005) para charcas de potreros del Piedemonte llanero se encuentran: *Rhinella granulosa*, *R. marina*, *Hypsiboas crepitans*, *H. punctatus*, *Leptodactylus colombiensis*, *L. fuscus* y *L. sp.* Una posible explicación a esto, es el tipo de hábitat utilizado para la reproducción y el desarrollo larval, así como el patrón reproductivo de cada especie.

Éste pudo ser el caso de los renacuajos de *R. granulosa* e *H. crepitans*, que fueron observados durante la tercera salida (S-L1). Pero en un bebedero para el ganado ubicado a la entrada de la reserva. Previos estudios (Aichinger 1987, Prado *et al.* 2005, Lynch 2006, Rodrigues 2006 y Obs. pers.) han encontrado que estas especies se reproducen y desarrollan en charcas efímeras o temporales de áreas abiertas, durante la estación lluviosa.

Aunque se observaron adultos de *R. marina* e *H. punctatus* durante recorridos nocturnos. La ausencia de sus renacuajos en éste estudio puede ser explicada porque la especie inicia su actividad reproductiva durante la estación lluviosa, en cuerpos de agua temporales, permanentes o quebradas (Prado *et al.* 2005). Además, *R. marina* ésta asociada generalmente a áreas ocupadas por humanos y rara vez es observada en bosques (Lynch 2006 y Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona 2009).

La ausencia generalizada en éste estudio, de la familia Leptodactylidae fue un poco sorprendente. Pues ésta es la segunda familia más representativa de la zona (Lynch 2006 y Acosta 2008). Y además, porque *Leptodactylus fuscus* se escuchó vocalizar durante recorridos nocturnos y en el día se observaron tres nidos de espuma en cavidades de barro, las cuáles son características del modo reproductivo de la especie.

Estas observaciones llevan a una pregunta de investigación ¿Por qué no se encontraron renacuajos de ésta especie en las charcas a pesar de encontrar adultos en época reproductiva? Existen dos posibles explicaciones: 1) que las larvas realmente no existieran en las pozas o 2) que el instrumento de muestreo no fuera efectivo para la captura de ésta especie. La primera estaría relacionada con que la especie exhibe un patrón reproductivo prolongado, en el que hay una llegada asincrónica de machos y hembras al sitio de reproducción, con inicio de la actividad reproductiva al comienzo y durante la estación lluviosa (Prado *et al.* 2005). Esto podría explicar la vocalización durante los recorridos nocturnos y a su vez la ausencia de los renacuajos en los muestreos. La segunda explicación puede estar asociada a la efectividad del instrumento de muestreo para capturar larvas bentónicas. Pues según Buech &

Egeland (2002), el uso de un solo instrumento de muestreo puede arrojar para unas especies, sólo datos de presencia-ausencia.

Diversidad de renacuajos en El Caduceo

Distribución espacial

Durante el muestreo de los diez cuerpos de agua sólo en las pozas 1, 7, 8 y 9 se encontraron renacuajos. A la vez, las curvas de rango-abundancia y los índices de complementariedad señalaron que la estructura y composición del ensamblaje de renacuajos entre esas pozas varió. Esto sugirió que la distribución espacial de los renacuajos no es al azar y que algunas características físico-químicas y relacionadas con la estructura vegetal de cada poza permite el establecimiento de unas especies pero no de otras. Ésta relación diferencial de las especies con los gradientes ambientales y estructurales se ve reflejada claramente en los modelos de regresión (Tabla 5).

La partición espacial por parte de las especies pudo estar determinada por: 1) el sitio seleccionado para la ovoposición y para llevar a cabo el desarrollo larval y 2) la interacción de los renacuajos con las características bióticas y abióticas de los cuerpos de agua.

Silva *et al.* (2008), argumentó que en sitios como Caatinga (Brasil) donde la precipitación está confinada a una época del año (similar a San Martín) y los cuerpos de agua permanentes son escasos, la presión por desecación o estrés hídrico favorece principalmente a las especies con modos acuáticos o semi-acuáticos, en los cuáles los huevos y las larvas de desarrollan en un corto tiempo en pozas efímeras y temporales. En éste estudio once especies (91,67 %) tenían modos reproductivos con ovoposición

y desarrollo larval en el agua. Y una especie, (*Phyllomedusa hypochondrialis*) tenía un modo semi-acuático con ovoposición sobre la vegetación y desarrollo en el agua.

De las doce especies, sólo una (*Lithobates palmipes*), fue encontrada en una poza permanente asociada a un sistema lotico. Las otras once especies se encontraron en tres pozas temporales (7, 8 y 9) ubicadas en el borde exterior del bosque de galería. Éste estudio soportó lo reportado por Heyer *et al.* (1975), Gascon (1991), Eterovick & Fernandes (2002) y Rodrigues (2006) quienes argumentan que el hidroperiodo o permanencia de los cuerpos de agua se correlaciona de manera positiva con el área de las charcas y ésta a su vez, con la riqueza y composición del ensamblaje de renacuajos. El modelo de regresión lineal mostró que el área de las pozas se relacionó positivamente con la riqueza total de renacuajos de El Caduceo reforzando ésta idea.

Con lo anterior, se soportó parcialmente lo predicho por Heyer *et al.* (1975) para cuerpos de agua con hidroperiodos intermedios. Pues efectivamente la riqueza de renacuajos de El Caduceo fue mayor en pozas temporales, que en pozas permanentes. Además, aunque no se planteó una metodología para evaluar la relación entre predadores potenciales y el ensamblaje de renacuajos, se observó que las pozas 7, 8 y 9 donde se registró el 91, 67 % de las especies, estaban dominadas por invertebrados. Mientras las pozas 1, 2, 3, 4, 5, 6 y 10 donde no se registraron renacuajos (exceptuando por la poza 1 donde habitaba exclusivamente *L. palmipes*) fueron dominadas por peces.

En éste estudio se observó también que el recambio de especies del ensamblaje de renacuajos era total entre las pozas dominadas por peces (PA 1) y las dominadas por invertebrados (PA 7, 8 y 9). Por lo que se plantea de manera tentativa, que en la reserva El Caduceo uno de los factores que pueden influir en la distribución de especies de renacuajos entre pozas es la composición del ensamblaje de predadores. Aunque ésta hipótesis va más allá de los objetivos del presente estudio. Otros autores (Hero *et al.* 1998, Azevedo-Ramos *et al.* 1999 y Eterovick 2003), si lo han reportado para ensamblajes de renacuajos en la Amazonía Brasileira.

La estructura del hábitat terrestre y los hábitats reproductivos asociados pueden ser también un factor determinante en la distribución de los adultos y por tanto de la distribución de renacuajos entre sitios (Rodrigues 2006). En éste estudio probablemente el alto grado de recambio de especies entre las pozas 7, 8 y 9 con la 1, se debió a que los adultos de *L. palmipes* se distribuyen en bosques primarios o secundarios asociados a cuerpos de agua permanente lenticos o loticos de aguas lentas (Hills & Sá 1989 y Acosta-Galvis 1999). Mientras las especies de las otras pozas generalmente se encuentran en áreas abiertas o bordes de bosque asociados a cuerpos de agua lenticos.

La distribución de los anfibios en los gradientes de hábitat depende de la tolerancia al cambio en las variables ambientales y estructurales del microhábitat (Urbina-Cardona & Londoño-Murcia 2003 y Urbina-Cardona *et al.* 2006). El recambio de especies entre las pozas 7-8 (0,44) y 7-9 (0,6) pudo estar dado porque la estructura de la vegetación acuática y terrestre era más disímil entre éstas. Pues en la poza PA7 sólo había vegetación emergente, mientras en PA8 y PA9 había vegetación emergente, sumergida y flotante. Además, PA 7 (a diferencia de PA 8 y PA 9) estaba rodeada en todos sus bordes por abundante vegetación herbácea, alguna arbustiva y muy poca cobertura de dosel, dado que la vegetación arbórea del bosque se encontraba a 10 m de distancia. Éstas características ofrecían un mayor número de hábitats a las especies asociadas a pastizales y áreas abiertas como *S. cf wandae*, *Rhinella* sp. y *Pseudopaludicola boliviana*. Y menos hábitats a las asociadas a árboles y arbustos como la mayoría de los Hylidos dominantes en PA8 y PA9. Siendo esto evidenciado en el similar orden jerárquico (a excepción de *D. mathiassoni* y *S. ruber*) de las especies representadas en las curvas de rango-abundancia entre las pozas PA7 y PA 8.

El bajo recambio de especies entre las pozas 8 y 9 puede ser atribuido a la cercanía de los dos cuerpos de agua y a su similitud estructural del hábitat circundante y acuático (Tabla 1). Lo sugiere que las dos pozas eran potenciales sitios de reproducción para el ensamblaje de adultos de la zona. Pues, la vegetación terrestre pudo ofrecer

microhábitats para la vocalización y reproducción de las especies del grupo más dominante, Hylidae (66,67 %). Mientras la vegetación acuática, pudo serlo para la vocalización y reproducción de las restantes familias (Microhylidae, Leiuperidae y Bufonidae). Y en los renacuajos ésta pudo ser una fuente de recurso alimenticio y de refugio frente a predadores (Peltzer & Lajmanovich 2004 y Hartel *et al.* 2009). Kopp *et al.* (2006), reportaron que la vegetación acuática reducía la mortalidad de los renacuajos de *D. minutus* y *Scinax curicica* al ofrecer refugio frente a *Belostoma oxyurum* un invertebrado acuático predador. Lo anterior puede soportar que en los modelos de regresión, la vegetación sumergida y flotante fueran los mejores predictores de la riqueza total de especies del ensamblaje de renacuajos en la reserva el caduceo.

La ausencia generalizada de larvas en las pozas al interior del bosque de galería, sugieren que el ensamblaje de renacuajos de El Caduceo no tiene una distribución espacial al azar. La cobertura de dosel pudo ser un factor que influyó en éste patrón, como señaló la relación negativa entre ésta variable y la riqueza total de especies (Tabla 5). Varios estudios (Werner & Glennemeier 1999, Neckel-Oliveira *et al.* 2000, Eterovick 2003, Urbina-Cardona & Londoño-Murcia 2003, Freidenburg & Skelly 2004, Urbina-Cardona *et al.* 2006 y Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona 2009) han sugerido que la cobertura de dosel es un factor determinante de la distribución de anuros, dadas sus características comportamentales y fisiológicas.

La historia de vida en los anuros adultos como los modos y patrones reproductivos (Haddad & Prado 2005, Urbina-Cardona & Reynoso 2005 y Rodrigues 2006), pueden explicar parcialmente la ausencia de renacuajos en las pozas presentes en el interior del bosque de galería de El Caduceo. Pues todas las especies (a excepción de *Phyllomedusa hypochondrialis* que presenta ovoposición en la vegetación y desarrollo en pozas temporales) presentan modos reproductivos con ovoposición y desarrollo en el agua. Y patrones explosivos, continuos o prolongados asociados a pozas temporales en las que los renacuajos deben alcanzar en poco tiempo la metamorfosis. Crump (1974) y Silva *et al.* (2008), argumentaron que las especies con

las anteriores características tienen huevos pigmentados que absorben más calor, permitiendo que los embriones se desarrollen rápidamente. Y que éstas son adaptaciones a las especies que habitan en sitios donde la precipitación es impredecible. Lo expuesto explica parcialmente la ausencia de larvas en el interior del bosque, pero la presencia en las pozas PA1, PA7, PA8 y PA9 que estaban asociadas al borde exterior del bosque de galería, donde la incidencia solar era mayor y favorecía el desarrollo embrionario en un corto periodo de tiempo.

Características de las pozas que cambian por la cobertura de dosel y que afectan el desarrollo y crecimiento de los renacuajos, pueden explicar su ausencia en las pozas del interior del bosque. Pues las áreas cubiertas a diferencia de áreas abiertas, presentan una baja incidencia lumínica que mantiene bajos valores de temperatura e impide la colonización de productores primarios en las pozas.

En éste estudio las pozas PA 7, PA 8 y PA 9 tenían respectivamente en promedio 1,7°C; 2,43°C y 6,43°C por encima de las pozas del bosque de galería. Estas diferencias podrían favorecer una rápida tasa de crecimiento y desarrollo en especies con desarrollo larval asociado a pozas con hidroperiodos inestables (temporales) como las registradas en El Caduceo.

Por otra parte, la ausencia de productores primarios puede conducir a la disponibilidad de recursos alimenticios de menor contenido nutricional como hongos, bacterias y detrito (en cambio de algas y detrito), pH ácidos y un decrecimiento en la concentración de oxígeno disuelto (OD) por falta de fotosíntesis. En éste estudio se registraron valores de OD levemente más bajos en las áreas cubiertas, se evidenció la ausencia de productores primarios y se registraron valores de pH ligeramente más ácidos en el interior del bosque que en las pozas asociadas en el borde exterior. Al igual que la temperatura éstas características pueden retrasar la tasa de crecimiento y desarrollo en renacuajos e incluso incrementar la mortalidad de las larvas. Pudiendo reflejarse esto al final en la distribución, la estructura y la composición del ensamblaje de renacuajos.

Distribución temporal

Con base en lo señalado por la curva de rarefacción, se observó que además de la partición espacial, también hubo una partición temporal del ensamblaje de renacuajos en la reserva El Caduceo. Pues al final de la transición Lluvia-Sequía (Ll-S), se registraron cinco especies con 52 individuos. Mientras en al comienzo de la transición Sequía-Lluvia (S-Ll), se reportaron once especies con 749 individuos. La época seca (S) no se graficó porque varias pozas se secaron y no se encontró ningún individuo.

Tal partición pudo estar determinada por el patrón reproductivo de las especies que en zonas estacionales del Neotrópico, es influenciada por la precipitación (Crump 1974, Aichinger 1987, Prado *et al.* 2005, Kopp & Eterovick 2006 y Menin *et al.* 2008). En éste estudio no se midió la precipitación, pero la profundidad de las pozas fue un indicador indirecto de las lluvias. Así se registró un mayor número de especies e individuos en la época S-Ll, cuando la profundidad de todas las pozas fue mayor, es decir cuando la precipitación había sido mayor.

Donnelly & Guyer (1994) y Menin *et al.* (2009), argumentaron que los renacuajos y juveniles tienen un patrón de ocurrencia inverso al de los adultos, cuando la especie exhibe un patrón reproductivo prolongado o explosivo. Por lo que no sería raro encontrar renacuajos de esa especie en la estación seca, cuando la actividad reproductiva haya bajo o sea nula. Donnelly & Guyer (1994) adicionaron que cuando una especie exhibe un patrón continuo se esperaría que hubiera un solapamiento temporal de adultos y larvas.

Partiendo de lo expuesto, puede explicarse parcialmente la distribución temporal de las especies de renacuajos en cada época: Ll-S, S-Ll, las dos ó ninguna.

Así, *Lithobates palmipes* pudo ser encontrada solamente en Ll-S porque la especie se reproduce sólo hasta el final de la época lluviosa cuando la corriente de los ríos (principal hábitat reproductivo) haya disminuido. Pues los renacuajos no poseen discos ventrales ni cuerpos alargados y deprimidos que evitan que la larva sea

arrastrada por la corriente (Acosta-Galvis 1999). No obstante, la ausencia de renacuajos de la especie en la temporada seca, llamó un poco la atención, pues *L.palmipes* tiene un periodo de desarrollo de aproximadamente 3-4 meses. Se descartó que estos hubieran alcanzado la metamorfosis porque siguiendo el esquema Gosner (1960) las larvas estaban entre los estadios 26 -35 (estaban formándose las extremidades posteriores). Se piensa que pudo ser el alto nivel de contaminación del caño Camoa (Suárez Miguel *com. pers*), pues aunque ésta no se haya detectado directamente, si puede relacionarse con la alta conductividad (alto contenido de material orgánico) registrada en las dos pozas asociadas al caño.

Por su parte, *Dendropsophus minutus* se encontró en Ll-S y S-Ll porque la especie presenta un patrón de reproducción continuo. Mientras *Dendropsophus mathiassoni*, *S. ruber*, *S. x-signata*, *Rhinella* sp., *Elachistocleis ovalis* y *Phyllomedusa hypochondrialis* pudieron registrarse únicamente en S-Ll, porque todas presentan un patrón explosivo a excepción de *Phyllomedusa hypochondrialis* que presenta un patrón prolongado. *Scinax rostratus*, *S. cf. wandae* y *Pseudopaludicola boliviana* fueron las únicas especies que a pesar de tener un patrón explosivo (deducido por el grupo o la familia), fueron encontradas en la época Ll-S y S-Ll.

Para El Caduceo se encontró que la mayoría de las especies exhiben modos explosivos (al menos en el periodo de muestreo) a diferencia de lugares a-estacionales (precipitación durante todo el año) como Santa Cecilia (Ecuador) donde dominan las especies con patrones reproductivos continuos (Crump 1974).

Los renacuajos de El Caduceo

***Rhinella* sp.**

El modelo de regresión lineal mostró que la abundancia de *Rhinella* sp. se relacionaba de manera negativa con la cobertura de dosel y la vegetación sumergida. Estos resultados no son sorprendentes considerando que las especies de éste género

reportadas por Lynch (2006) para la zona del Piedemonte, están asociadas áreas abiertas incluso en estadio adulto. Pues éstos últimos presentan una piel tuberculada y gruesa que evita la desecación. Además, el uso de hábitats temporales para la reproducción en áreas abiertas, permite que las larvas alcancen la metamorfosis en un corto periodo de tiempo. Dado que características presentes en los huevos y renacuajos como la alta pigmentación les permiten absorber más calor durante el día (Crump 1974 y Evans *et al.* 1996). Evans *et al.* (1996) argumenta que *Rhinella marina* prefiere reproducirse en pozas asociadas a poca vegetación porque en éstas la temperatura puede ser baja, reduciendo la así la tasa de crecimiento y desarrollo. Vera (2007), argumentó que las especies *Chaunus* (= *Rhinella*) *arenarum* y *C. spinulosus*, son especies que viven en el fondo de las pozas. Estas dos características pueden sugerir una posible explicación a la relación negativa entre la abundancia de *Rhinella* sp. con la vegetación sumergida. Pues ésta última puede limitar el microhábitat de los renacuajos y los potenciales recursos de forrajeo como las diatomeas y los ciliados.

La relación positiva de la abundancia de ésta especie con la vegetación emergente y sumergida. No puede ser bien discutida en éste estudio por la carencia bibliografía base. Sin embargo, se sugiere que ésta puede servir como refugio frente a predadores.

Dendropsophus minutus

La abundancia de los renacuajos de *Dendropsophus minutus* (C) en las charcas, se relacionó positivamente con la temperatura del agua, el oxígeno disuelto, la conductividad, la humedad relativa, la profundidad de hojarasca, el DAP y el sotobosque. Contrariamente la especie se correlacionó negativamente con la cobertura herbácea.

La humedad relativa, la profundidad de hojarasca, el DAP y el sotobosque que se relacionaron positivamente con la abundancia de renacuajos de *D. minutus*, puede

atribuirse al hábitat de los adultos. Pues éstos están habitando en bordes de bosque, claros y zonas inundadas. Y llevan a cabo la reproducción en pozas temporales (Duellman 1978, 1997 y Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona 2009).

La relación positiva entre la abundancia y la temperatura del agua, el oxígeno disuelto y conductividad. Puede explicarse porque éstas favorecen una rápida tasa de crecimiento y desarrollo en los hábitats temporales. Más aún en época del estudio donde la precipitación era baja y el hidropereodo de las pozas era inestable.

Scinax rostratus

La abundancia de los renacuajos de *Scinax rostratus* en las charcas, se relacionó positivamente con la vegetación flotante y emergente. Hero & Mijares-Urrutia (1995) y Faivovich (2002), reportaron que la ovoposición y los renacuajos de ésta especie se encuentran asociados a vegetación acuática. Pues ésta es utilizada como refugio por las larvas (Duellman 1970). El DAP puede ser un predictor de las ramas de árboles utilizadas por los machos para vocalizar.

La relación positiva con el área de la charca puede asociarse indirectamente con la precipitación y ésta a su vez con el patrón reproductivo de la especie. Pues en éste estudio se registró que las pozas tenían un menor tamaño en la época Lluvia-Sequía, (cuando había transcurrido más tiempo después de las últimas lluvias) que en la Sequía-Lluvia. En éste mismo orden se observó un incremento en la abundancia de los renacuajos de ésta especie. Duellman (1970), reportó que *S. rostratus* es una especie que se reproduce todo el año, pero que su actividad reproductiva se incrementa con la época de lluvias. Lo que pudo evidenciarse en el aumento del número de larvas.

En presencia de vegetación emergente y flotante, la vegetación sumergida pudo relacionarse de manera negativa con la abundancia de renacuajos de *S. rostratus* porque ésta especie al igual que otras *Scinax* ocupan la columna de agua y se

alimentan de partículas en suspensión. Se sugiere que éste tipo de vegetación puede restringir tales características de las pozas.

S. ruber

La relación positiva entre la abundancia de renacuajos de *S. ruber* con la vegetación emergente y sumergida se puede apreciar por 1) las características de ovoposición y 2) las características comportamentales de los renacuajos. Varios autores (Duellman 1970, 1978 y Lima *et al.* 2006) han reportado que *S. ruber* deposita los huevos en la superficie del agua y los adhiere a la vegetación. Estrategia eficiente que expone los huevos a temperaturas elevadas, permite la oxigenación continua de los mismos y evita su hundimiento. Asegurando de ésta manera un rápido y eficiente desarrollo embrionario. Por otra parte, Duellman (1970 y 1978) argumentó que los renacuajos utilizan éste tipo de vegetación como refugio contra predadores o cualquier otra perturbación en las pozas.

Los renacuajos de *S. ruber* dependen también de áreas libres de vegetación acuática, pues al igual que otras especies de *Scinax* están viven en la columna de agua donde obtienen alimento por filtración de partículas en suspensión (Vera 2007).

Pseudopaludicola boliviana

Los adultos de *Pseudopaludicola boliviana* están asociados a áreas boscosas (Lynch 2006). Sin embargo, la vocalización y reproducción ocurre en la parte basal de la vegetación emergente (Lynch 1989 y Duré *et al.* 2004). Esto pudo explicar parcialmente la relación positiva de la abundancia de los renacuajos de la especie con la vegetación emergente, la cobertura herbácea, el sotobosque.

Elachistocleis ovalis

La abundancia de los renacuajos de *Elachistocleis ovalis* en las charcas, se relacionó positivamente con la vegetación flotante, el área, el pH, el DAP y la vegetación emergente. Pero negativamente con la vegetación sumergida.

La vegetación flotante y emergente ofrece refugio a los renacuajos contra predadores y sirve a los adultos como microhábitat de vocalización (Lavila *et al.* 2003 y Lima *et al.* 2006). Aunque la vegetación sumergida puede restringir el hábitat al que está asociada la especie en la fase larval. Pues los renacuajos viven en la columna de donde filtran pequeñas partículas en suspensión para su alimentación (Vera 2007).

En el caso de *Dendropsophus mathiassoni*, *Phyllomedusa hypochondrialis*, *Scinax cf. wandae*, *S. sp. 1* y *Lithobates palmipes*, los modelos de regresión múltiple no presentaron un prueba significativa ($p > 0,05$) por lo que no se incluyen en los resultados.

BIBLIOGRAFÍA

- Acosta 2008. Lista de los Anfibios de Colombia. [en línea]. (versión octubre 2008). Unidad de Ecología y Sistemática UNESIS, Museo Javeriano de Historia Lorenzo Uribe S.J. Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá. Colombia. <<http://www.javeriana.edu.co/Facultades/Ciencias/unesis/secciones/herpetologia/pages/Lista%20de%20los%20anfibios%20de%20Colombia.htm>> [8 de Abril de 2009].
- Acosta-Galvis, A. R. 2000. Distribución, variación y estatus taxonómico de las poblaciones del complejo *Rana palmipes* (Amphibia: Anura: Ranidae) en Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fís. Nat. **23** (suplemento especial): 215-224.

- Aichinger M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. *Oecologia* 71:583–592.
- Aichinger M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. *Oecologia* 71:583–592.
- Alford, R. 1999. Ecology: Resource use, competition and predation. In McDiarmid R. W. & R. Altig (Eds.). *Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae*. First edition. Chicago and London. The University of Chicago Press. 444p.
- Angulo, A. & Rueda-Almonacid, J.V. & Rodríguez-Maecha J. V. & La Marca E. 2006. Técnicas de inventario y Monitoreo para los anfibios de la Región Tropical Andina, Conservación internacional, Bogotá, Colombia, pp 300.
- Azevedo-Ramos, C., Magnusson, W. E. & Bayliss, P. 1999. Predation as the Key Factor Structuring Tadpole Assemblages in a Savanna Area in Central Amazonia. *Copeia*. 1999 (1): 22-33.
- Bates, M. 1948. Climate and Vegetation in the Villavicencio Region of Eastern Colombia. *Geographical Review*. 38 (4): 555-574.
- Becker, C., Fonseca, C., Baptista, C., Baptista, R. & Prado, P. 2007. Habitat Split and the Global Decline of Amphibians. *Science*. 318: 1775-1777.
- Blydenstein, J. 1967. Tropical Savanna Vegetation of the Llanos of Colombia. *Ecology*. 48 (1): 2-15.
- Both, C., Solè, M. & Gomes, T. 2009. The role of spatial and temporal descriptors for neotropical tadpole communities in southern Brazil. *Hydrobiologica*. 624: 125-138.
- Buech, R. & Egeland, L. 2002. A comparison of efficacy of survey methods for amphibian breeding in small forest pond. *Herpetological Review*. 33 (4): 275 – 280.
- Cáceres-Andrade, S.P. & Urbina-Cardona, J.N. 2009. Ensamblajes de anuros de sistemas productivos y bosques en el piedemonte llanero, departamento del Meta, Colombia. *Caldasia* 31(1):175-194.

- Colwell, R.K. 2005. *EstimateS*: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
- Correa, H. D., Ruiz, S. L. & Arévalo, L. M. (edits.). 2006. Plan de acción de biodiversidad de la cuenca del Orinoco-Colombia /2005-2015-Propuesta Técnica. Bogotá D. C.: Corporinoquia, Cormacarena, IAvH, Unitrópico, Fundación Omacha, Fundación Horizonte Verde, Universidad Javeriana, Unillanos, WWF-Colombia, GTZ-Colombia, Bogotá D. C., 330 p.
- Crump M. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. Miscellaneous publication. No 61.
- Donnelly & Guyer. 1994. Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of Neotropical hylid frogs. *Oecologia*. 98:291 -302.
- Duellman & Trueb. 1994. *Biology of Amphibians*. Mc Graw Hill, New York, 670 p.
- Duellman, W. E. 1970. *The Hylid Frogs of Middle America*. Museum of Natural History, The University of Kansas, Monograph (1): xi + 753 pp, 72 plates.
- Duellman, W.E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Misc. Pub. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.*65: 1-352.
- Duellman, W.E. 1997. Amphibians of La Escalera region, Southeastern Venezuela: Taxonomy, Ecology, and Biogeography. *Scientific papers of the Natural History Museum of the University of Kansas*: 1-52.
- Duré, M., Shaefer, E., Hamann, M & A. Kher. 2004. Consideraciones ecológicas sobre la dieta, la reproducción y el parasitismo de *Pseudopaludicola boliviana* (Anura, Leptodactylidae) de Corrientes, Argentina. *Phyllomedusa*. 3 (2): 121-131.
- Eterovick PC, Fernandes GW. 2002. Why do breeding frogs colonize some puddles more than others?. *Phyllomedusa* 1:31–40.
- Eterovick. 2003. Distribution of Anuran Species among Montane Streams in South-Eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 19 (3): 219-228.

- Evans, M., Yáber, C. & Hero, J.M. 1996. Factors Influencing Choice of Breeding Site by *Bufo marinus* in Its Natural Habitat. *Copeia*. Vol. 1996, No. 4. pp. 904-912.
- Faivovich, J. 2002. A cladistic analysis of *Scinax* (Anura: Hylidae). *Cladistics*. 18: 367-393.
- Freda, J. & W. A. Dunson. 1986. Effects of Low pH and Other Chemical Variables on the Local Distribution of Amphibians. *Copeia*. 1986(2): 454-466.
- Freidenburg, L.K. & Skelly, D.K. 2004. Microgeographical variation in thermal preference by an amphibian. *Ecology Letters*. 7: 369–373.
- Gascon, C. 1991. Population- and Community-Level Analyses of Species Occurrences of Central Amazonian Rainforest Tadpoles. *Ecology*. 72 (5): 1731-1746.
- Gosner 1960. A Simplified Table for Staging Anuran Embryos and Larvae with Notes on Identification. *Herpetologica*. 16 (3): 183-190.
- Haddad, C. F. & Prado, P.I. 2005. Reproductive Modes in Frogs and their unexpected Diversity in the Atlantic Forest. *Bioscience*. 55 (3): 207.
- Hartel, T., Nemes, S., Cogalniceanu, D., Ollerer, K., Schweiger, O., Moga, Cosmin-Ioan. & Demeter, L. 2007. The effect of fish and aquatic hábitat complexity on amphibians. *Hydrobiologia*. 583: 173-182.
- Hartel, T., Nemes, S., Cogalniceanu, D., Ollerer, K., Schweiger, O., Moga Lesbarresres & Demeter, L. 2009. Pond and landscape determinants of *Rana dalmatina* population size in a Romanian rural landscape. *Acta oecologica* 35 (2009): 53-59.
- Hero & Mijares-Urrutia. 1995. The tadpole of *Scinax rostrata* (Anura: Hylidae). *Journal of Herpetology*. 29 (2): 307-311.
- Heyer, W. R. 1994. *Measuring and Monitoring Biological Diversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, 364 pp.
- Heyer, W. R., McDiarmid, R. W. & Weigmann. D.L. 1975. Tadpoles, Predation and Pond Habitats in the Tropics. *Biotropica*. 7 (2): 100-111.

- Hills & Sá 1988. Phylogeny and taxonomy of the *Rana palmipes* group (Salientia: Ranidae). *Herpetological Monographs* (2): 1-26.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi. IGAC 1992. Diccionario geográfico de Colombia. Santa Fe de Bogotá.
- Kopp, K. & Eterovick, P.C.2006. Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *Journal of Natural History*. 40(29-31): 1813–1830.
- Kopp, K., Wachlevski, M. & Eterovick, P.C.2006. Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. *Canadian Journal of Zoology*. 84: 1. pp. 136-140.
- Kopp, K., Wachlevski, M. & Eterovick, P.C.2006. Environmental complexity reduces tadpole predation by water bugs. *Canadian Journal of Zoology*. 84: 1. pp. 136-140.
- Laurila, A. 1998. Breeding habitat selection and larval performance of two anurans in freshwater rock-pools. *Ecography*. 21: 484-494.
- Lavila E.O., Vaira M. & Ferrari. 2003. A new species of *Elachistocleis* (Anura: Microhylidae) from the Andean Yungas of Argentina, with comments on the *Elachistocleis ovalis* – *E. bicolor* controversy. *Amphibia-Reptilia* 24: 269-284.
- Lima, A., Magnusson, W., Menin, M, Erdtmann, L., Rodriguez, D.j., Keller, C. & Hodl W. 2006. Guia de sapos da Reserva Adolpho Ducke, Amazônia Central/ Guide to the frogs of Reserva Adolpho Ducke, Central Amazonia. Manaus : Áttema Design Editorial. 168 p.
- Lynch, J. 2006. The Amphibian Fauna in the Villavicencio Region of Eastern Colombia. *Caldasia*. 28 (1): 135-155.
- Lynch, J. D. 1989. A review of the leptodactylid frog genus *Pseudopaludicola* in northern South America. *Copeia* 1989: 577-588.
- Magurran, A.E. 1994. Ecological diversity and its measurement. Princeton University. Press, New Jersey, 179 pp.

- Menin M., Waldez. F. & A. Lima. 2008. Temporal variation in the abundance and number of species of frogs in 10.000 HA of a forest in central Amazonia, Brazil. *South American Journal of herpetology*. 3 (1): 68-81.
- Menin M., Waldez. F. & A. Lima. 2008. Temporal variation in the abundance and number of species of frogs in 10.000 HA of a forest in central Amazonia, Brazil. *South American Journal of herpetology*. 3 (1): 68-81.
- Moreno, C.E. 2001. Métodos para Medir la Biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.
- Neckel-Oliveira, S.N., Magnusson, W.E., Lima, A.B. & Albernaz, L.K. 2000. Diversity and distribution of frogs in an Amazonian savanna in Brazil *Amphibia-Reptilia*. 21: 317-326.
- Peltzer, P. M. & R. C. Lajmanovich. 2004. Anuran tadpole assemblages in riparian areas of the Middle Paraná River, Argentina. *Biodiversity and Conservation*. 13: 1833–1842.
- Pineda, E. & Halffter, G. 2003. Species diversity and hábitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological conservation*. 117: 499-508.
- Prado, C., Uetanabaro M. & C. Haddad. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and hábitat use by anurans (Amphibia) in aseasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia*. 26 (2005): 211-221.
- Prado, C., Uetanabaro M. & C. Haddad. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and hábitat use by anurans (Amphibia) in aseasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia*. 26 (2005): 211-221.
- Ramírez-Villalba. 2005. Estudio de una comunidad larval de renacuajos en charcas temporales del Piedemonte llanero en el periodo de Noviembre de 2001- Mayo 2002. Tesis como requisito para optar al título de bióloga. Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de Ciencias. Carrera de Biología. 120 p.
- Rangel-Ch (Ed.) 1995. Colombia: Diversidad Biótica I. Editora Guadalupe, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

- Regester K., Lips K & M. Whiles. 2006. Energy flow and subsidies associated with the complex life cycle of ambystomatid salamanders in ponds and adjacent forest in southern Illinois. *Oecology*. 146: 303 – 314.
- Rodrigues, D. de J. 2006. Influência de fatores bióticos e abióticos na distribuição temporal e espacial de girinos de comunidades de poças temporárias em 64 Km² de floresta de Terra firme na Amazonia Central. Manaus. UFAM/IMPA. 98 pp.
- Rueda-Almonacid, J. V., Lynch J. D. & A. Amézquita (Eds.). 2004. Libro Rojo de Anfibios de Colombia. Serie Libros Rojos de especies amenazadas Colombia. Primera edición. Conservación Internacional, Instituto de Ciencias Naturales – Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente. Bogotá, Colombia. 384 pp.
- Semlitsch, R. 2000. Principles for management of Aquatic-Breeding Amphibians. *Journal of Wildlife Management* 64 (3): 615-631.
- Silva, W. & Gomes, G. & Arzabe, C. 2008. Diversity of reproductive modes in anurans communities in Caatinga (dryland) of northeastern Brazil. *Biodiversity Conservation*.
- StatSoft, Inc. (2007). STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.
- Ultsh, G., Bradford, D. & J. Freda. 1999. Physiology: coping with the Environmental in: McDiarmid R. W. & R. Altig (Eds.). *Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae*. First edition. Chicago and London. The University of Chicago Press. 444p.
- Urbina-Cardona & Londoño-Murcia. 2003. Distribución de la Comunidad de Herpetofauna Asociada a Cuatro Áreas con diferente grado de intervención Antrópica en la Isla de Gorgona, Pacífico Comlombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 27 (102): 105 – 113.
- Urbina-Cardona N., Olivares-Pérez M. & V. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironmental correlates across a pasture-edge-interior ecotone

in tropical rainforest fragments in Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, México. *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, J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.) *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. CONABIO, SEA, DIVERSITAS & CONACyT. Volumen 4. Editorial Monografías Tercer Milenio, Zaragoza, España. Pp.191-207.
- Urbina-Cardona, J.N. 2009. Uso del microhabitat por hembras gravidas de la rana de hojarasca *Craugastor loki* en la Selva Alta Perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz - Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80(1): en Prensa. ISSN 18703453.
- Vera, M.F. 2007. Anatomy of anuran tadpoles from lentic water bodies: systematic relevance and correlation with feeding habits. *Zootaxa*. 1600: 1-75.
- Vera, M.F. 2007. Anatomy of anuran tadpoles from lentic water bodies: systematic relevance and correlation with feeding habits. *Zootaxa*. 1600: 1-75.
- Well, K. D. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. University of Chicago Press.
- Wellborn, G. A., Skelly, D. K. & Werner, E.E. 1996. Mechanisms Creating community Structure Across A Freshwater Habitat Gradient. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 337 -363.
- Werner, E.E. & Glennemeier, K.S. 1999. Influence of Forest Canopy Cover on the Breeding Pond Distributions of Several Amphibian Species. *Copeia*. Vol 1999 N. 1, pp 1-12.
- Whiles R., Lips K., Pringle C., Kilham S., Bixby R., Brenes R., Connelly S., Colon-Gaud J., Hunte-Brown M., Huryn A., Montgomery C. & S. Peterson. 2006. The effects of amphibian population declines on the structure and function of Neotropical stream ecosystems. *Ecol. Environ.* 4 (1): 27-34.

TABLAS Y FIGURAS

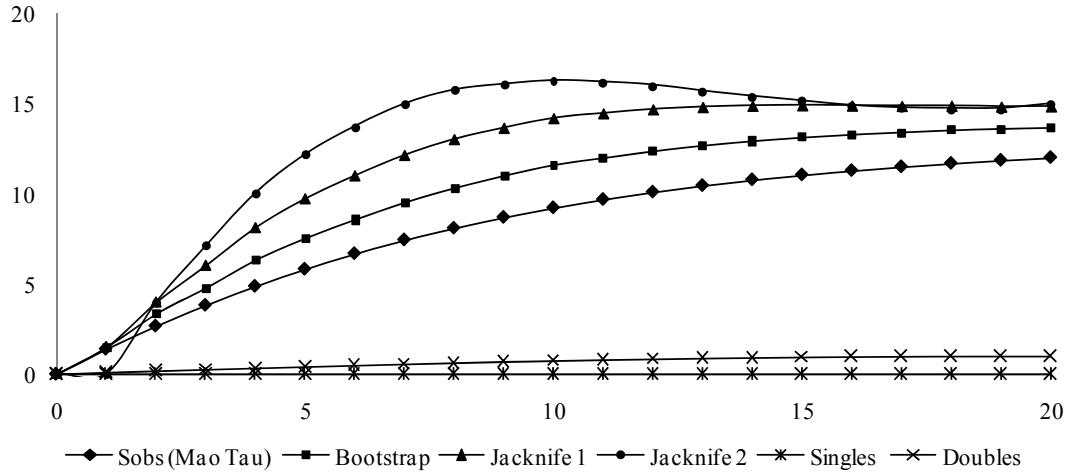


Figura 1. Curvas de acumulación de especies para los renacuajos encontrados en la reserva El Caduceo.

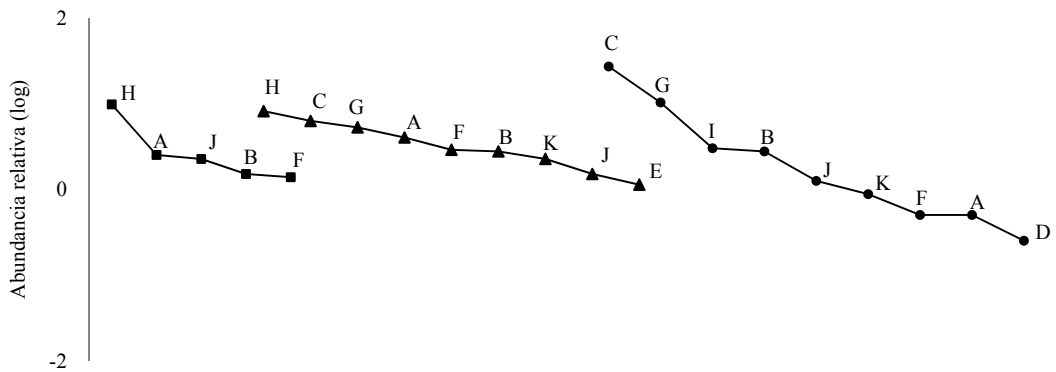


Figura 2. Curva rango– abundancia del ensamblaje de renacuajos en las pozas (PA) 7(■), 8 (▲) y 9 (●). Los códigos de cada especie están en la Tabla 6. El cuerpo de agua 1 fue excluido al tener sólo una especie (*L. palmipes*).

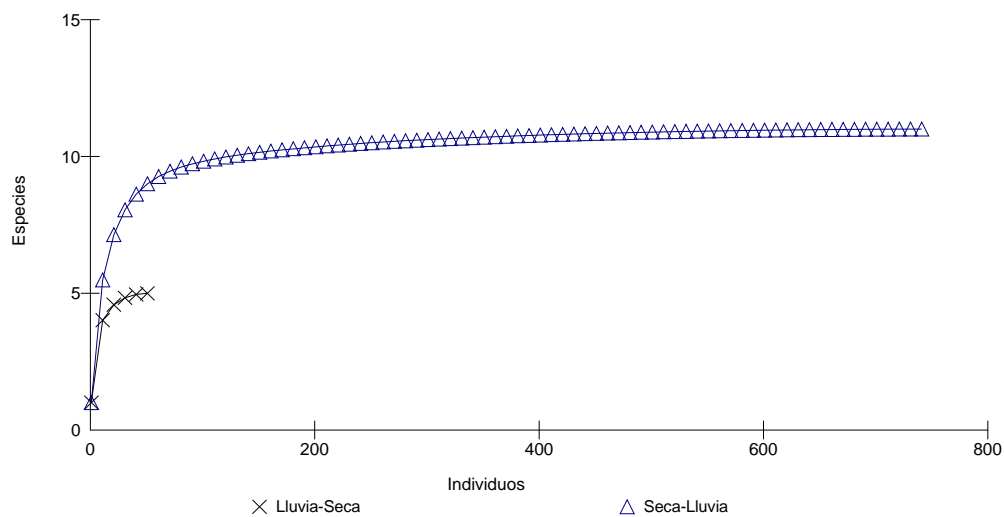


Figura 3. Curva de rarefacción entre la época Lluvia-Sequía (×) y Sequía-Lluvia (Δ). La época de sequía (S) no se incluye porque el 50% de los cuerpos de agua se secaron y en los restantes no se encontraron renacuajos.

Tabla 1. Riqueza observada y estimada para el ensamblaje de renacuajos en El Caduceo.

	Riqueza estimada	Representatividad (%)
Sobs	12	
Jacknife 1	14.85	80.81
Jacknife 2	14.99	80.05
Bootstrap	13.64	87.98
Singles	0	
Doubles	1	

Tabla 2. Composición, abundancia y riqueza específica de las especies de renacuajos presentes en cuatro charcas de la reserva de la sociedad civil El Caduceo.

Familia/Especie	Código	Total	Cuerpos de agua							
			1		7		8		9	
			LI-S	S-LI	LI-S	S-LI	LI-S	S-LI	LI-S	S-LI
Bufonidae										
<i>Rhinella sp.</i>	A	56				20		32		4
Hylidae										
<i>Dendropsophus mathiassoni</i>	B	56			12		22			22
<i>D. minutus</i>	C	266					50	17		199
<i>Phyllomedusa hypocondrialis</i>	D	2								2
<i>Scinax rostratus</i>	E	9					2	7		
<i>S. ruber</i>	F	38			11		23			4
<i>S. x-signatus</i>	G	124					42			82
<i>S. cf. wandae</i>	H	143			10	68		65		
<i>S. sp. 1</i>	I	24								24
Leiuperidae										
<i>Pseudopaludicola boliviana</i>	J	40			5	13		12		10
Microhylidae										
<i>Elachistocleis ovalis</i>	K	25						18		7
Ranidae										
<i>Lithobates palmipes</i>	L	18	18							
Riqueza		12	1	0	2	5	1	9	1	9
Abudancia		801	18	0	15	124	2	271	17	354

Tabla 3. Complementariedad de las especies de renacuajos entre las pozas 1, 7, 8 y 9 en la reserva El Caduceo*.

PA	1	7	8	9
1	1	0	0	0
7	1	0	5	4
8	1	0.44	1	7
9	1	0.6	0.36	2

*Los valores en diagonal indican el número de especies únicas para cada cuerpo de agua. Los valores por encima de la diagonal indican el número de especies compartidas entre pares de PA. Y los de debajo indican la complementariedad entre sitios.

Tabla 5. Modelos de regresión para las especies de renacuajos encontradas en la reserva El Caduceo.

Especie	Modelo de regresión	R múltiple	F	gl	p
Riqueza	$y = 4,985 + 0,468*a + 0,054*n + 0,046*j - 0,02*k - 0,07*i - 0,27*c - 0,36*p$	0,9999	3,33E+06	8,1	$\leq 0,001$
A	$y = 11,306 + 3,41*a + 0,291*b - 0,36*c - 3,1*d$	0,9976	167,5	5,4	$\leq 0,001$
C	$y = -1070,173 + 0,849*e + 0,359*f + 0,219*g + 0,19*h + 0,122*o + 0,64*j + 0,21*k - 0,2*l$	1	838906188	8,1	$\leq 0,001$
E	$y = -2,967 + 5,25*a + 0,104*m + 0,074*n + 0,066*j + 0,044*b - 4,7*d$	0,9998	2140,194	6,3	$\leq 0,001$
F	$y = -210,161 + 8,16*p + 6,33*b + 4,49*a$	0,9933	93,1877	4,5	$\leq 0,001$
G	$y = 13,188 + 2,15*d - 0,02*b - 0,03*j - 0,03*n - 0,05*m - 1,2*a$	0,9999	10331,92	6,3	$\leq 0,001$
J	$y = 24,894 + 0,726*b + 0,429*a + 0,182*l + 0,108*k - 0,0015*f - 0,02*h - 0,26*e - 0,32*o$	1	5,54E+07	8,1	$\leq 0,001$
K	$y = -3,627 + 3,64*a + 0,061*m + 0,044*n + 0,039*j + 0,026*b - 2,8*d$	0,9999	6103,132	6,3	$\leq 0,001$

a, vegetación flotante; b, vegetación emergente; c, cobertura de dosel; d, vegetación sumergida; e, temperatura del agua; f, oxígeno disuelto; g, conductividad; h, humedad relativa; i, profundidad de la poza; j, DAP; k, sotobosque; l, cobertura herbácea; m, área de la poza; n, pH; o, profundidad de hojarasca; p, superficie libre de vegetación. Sólo se incluyen los modelos significativos $p < 0,05$

Tabla 4. Correlación entre las variables ambientales medidas en las charcas y en el ambiente terrestre circundante El Caduceo.

Variables	T. Ar.	H. rel	P	Área	pH	OD	T. Ag.	Cnd.	V.sum	V. eme	V. flo	sup. lib. veg	V.rip	C. Dos.	St	C. Hrb.	C. Hoj	P. Hoj	DAP	
T. Ar.	1,0000																			
H. rel	-0,789 ^b	1,0000																		
P	0,7478 ^a	-0,672 ^a	1,0000																	
Área	0,8442 ^b	-0,763 ^b	0,7719 ^b	1,0000																
pH	0,2113	0,0971	0,2824	0,4447	1,0000															
OD	0,4667	-0,5021	0,3361	0,6439 ^a	0,061	1,0000														
T. Ag.	-0,1095	-0,073	-0,4254	0,0218	-0,1107	0,5279	1,0000													
Cnd.	0,3646	-0,0969	0,6107	0,4521	0,7018 ^a	-0,1413	-0,43	1,0000												
V.sum	0,052	-0,2099	-0,21	0,3152	0,1378	0,6645 ^a	0,862 ^c	-0,2856	1,0000											
V. eme	-0,3274	-0,0961	-0,3054	-0,0552	-0,0753	-0,0331	0,5282	-0,0308	0,3925	1,0000										
V. flo	0,0286	-0,2111	-0,2434	0,291	0,1243	0,5772	0,8142 ^b	-0,3122	0,9869 ^c	0,4028	1,0000									
sup. lib. veg	0,2109	0,1684	0,3209	-0,108	-0,0105	-0,2833	-0,781 ^b	0,1606	-0,754 ^a	-0,9 ^c	-0,758 ^a	1,0000								
V.rip	-0,1509	0,2984	-0,1835	-0,1785	0,1378	0,1863	0,0713	-0,2739	0,2821	-0,5643	0,2879	0,2672	1,0000							
C. Dos.	-0,1692	0,4434	-0,0346	-0,4739	-0,187	-0,3068	-0,5408	-0,1457	-0,5957	-0,827 ^b	-0,6067	0,8735 ^b	0,5389	1,0000						
St	-0,0201	-0,1075	-0,2466	0,1657	-0,3128	0,7189 ^a	0,656 ^a	-0,6037	0,7225 ^a	0,1286	0,6962 ^a	-0,4324	0,2055	-0,282	1,0000					
C. Hrb.	-0,2778	-0,0763	-0,1437	0,0518	0,2933	0,1327	0,2325	-0,0263	0,3008	0,539	0,2968	-0,5266	-0,0289	-0,4338	-0,0189	1,0000				
C. Hoj	-0,0799	0,1316	0,0697	0,0045	0,234	0,2248	-0,1739	-0,2178	0,1048	-0,5934	0,116	0,3717	0,8441 ^b	0,5225	0,1096	0,2052	1,0000			
P. Hoj	0,0524	-0,2417	0,2837	0,273	0,075	0,5141	-0,044	-0,2156	0,2901	-0,3013	0,2905	0,0767	0,6146	0,1737	0,3294	0,3764	0,8403 ^a	1,0000		
DAP	0,2413	-0,1777	0,3195	0,0661	-0,225	0,2273	-0,3644	-0,0222	-0,1979	-0,5898	-0,2231	0,5169	0,5042	0,545	0,0115	-0,1434	0,4657	0,5468	1,0000	

Los valores en negrilla tuvieron p significativo: a < 0,05; b < 0,01 y c < 0,001

SE SIGUIRON LAS NORMAS DE CALDASIA

