

DIVERSIDAD Y SEGREGACIÓN ESPACIAL EN UN ENSAMBLE DE ANUROS EN
TRES COBERTURAS VEGETALES EN LA RESERVA NATURAL SANTA HELENA,
DEPARTAMENTO DE NARIÑO, COLOMBIA

MARIA ALEJANDRA ROJAS RIVERA

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICAS
PROGRAMA BIOLOGÍA CON ÉNFASIS EN ECOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2006

DIVERSIDAD Y SEGREGACIÓN ESPACIAL EN UN ENSAMBLE DE ANUROS EN
TRES COBERTURAS VEGETALES EN LA RESERVA NATURAL SANTA HELENA,
DEPARTAMENTO DE NARIÑO, COLOMBIA.

MARIA ALEJANDRA ROJAS RIVERA

Trabajo de grado para optar al título de
Bióloga

Director
Paul David Gutiérrez-C., M. Sc.
Instituto de Biología
Universidad de Antioquia
Medellín

Co- Director
Belisario Cepeda Quilindo, M. Sc.
Departamento de Biología
Universidad de Nariño
San Juan de Pasto

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICAS
PROGRAMA BIOLOGÍA CON ÉNFASIS EN ECOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2006

Nota de aceptación

Director
Paul David Gutiérrez-C.

Co- Director
Belisario Cepeda Quilindo

Jurado
John Jairo Calderón Leyton

Jurado
Guillermo Castillo

San Juan de Pasto, Junio de 2006

AGRADECIMIENTOS

A Paul David Gutiérrez por su constante asesoría y apoyo a lo largo del proyecto. Su paciencia, sus precisos comentarios y consejos permitieron sacar adelante una buena investigación y me motivaron e impulsaron a trabajar en esta línea de investigación. Al profesor Belisario Cepeda por sus correcciones y revisión del manuscrito. A Jhon Jairo Calderón y Guillermo Castillo por sus sugerencias durante la investigación.

Al proyecto BIOMACIZO por su apoyo logístico y financiero en el trabajo de campo. Gracias de corazón a Alberto Castro por ser un apoyo constante durante la realización de este proyecto, por compartir sus enseñanzas de vida y por ser una voz de aliento durante mi fase de campo. A los funcionarios de BIOMACIZO Sandra Díaz, Fabio Rosero, Alex Yamá, Alfonso Arellano y Rafael Gallardo por brindarme su amabilidad, hospitalidad y colaboración. Gracias sinceras a Don Edmundo y Eliseo, quienes fueron fundamentales en el trabajo de campo. A Paola Ortega por su trabajo en la recolección de datos de campo y a Francisco Rivadeneira.

A Oswaldo Arcos y Mauricio Rodríguez por la facilidad de adquirir los reactivos y equipos de laboratorio.

A John Lynch por las determinaciones de los especímenes de ranas colectados y a John Jairo Mueses por su colaboración en la visita al Instituto de Ciencias Naturales (ICN) de la Universidad Nacional de Colombia en Bogotá.

A Johanna Murillo por ser siempre una persona emprendedora que me impulsó a seguir adelante antes y durante la realización del proyecto, por todos sus consejos, y por compartir conmigo su valiosa amistad, A Wilian Bonilla por brindarme una amistad sincera, a Diego Ruales por prestarme siempre su colaboración, a mi familia por brindarme un futuro, mi madre por ser la persona que me ha guiado durante todo mi proceso de formación y mi padre por su constante apoyo.

CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN	12
ABSTRACT	13
INTRODUCCIÓN	14
1. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN	17
1.1. Preguntas de investigación	17
2. JUSTIFICACIÓN	18
3. OBJETIVOS	20
4. MARCO TEÓRICO	21
4.1. Estudios realizados en comunidades de anuros	21
4.2. Los anuros dentro de los ecosistemas alto - andinos	22
5. MATERIALES Y MÉTODOS	24
5.1. Área de estudio	24
5.2. Riqueza y abundancia de especies	26
5.3. Hábitat y microhábitat	28
5.4. Estructura del ensamble de anuros	28
6. RESULTADOS	30
6.1. Riqueza y composición de especies	30
6.3. Uso de hábitats y microhábitats	33
7. DISCUSIÓN	38
7.1. Diversidad de especies	38

7.2. Uso de hábitats y microhábitats	42
BIBLIOGRAFÍA	49
ANEXOS	58

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Composición y frecuencia de individuos de anuros <i>Eleutherodactylus</i> en tres coberturas vegetales en la Reserva Santa Helena. BM: bosque maduro, BR: bosque regeneración, P: pastizales	30
Tabla 2. Riqueza, abundancia, diversidad y similitud de anuros en dos coberturas vegetales en Santa Helena.	32
Tabla 3. Frecuencia de individuos de anuros en los hábitat interior y borde de bosque en Bosque Maduro y Bosque de Regeneración en la Reserva Natural Santa Helena. Elbu, <i>E. buckleyi</i> ; Elle, <i>E. leoni</i> ; Elre, <i>E. repens</i> ; Elun, <i>E. unistrigatus</i>	33
Tabla 4. Amplitud de nicho de hábitat y microhábitat de anuros en tres coberturas vegetales (BM, BR y P) en Santa Helena. Abreviaturas de especies como en tabla 3.	34
Tabla 5. Valores de solapamiento en la utilización de hábitats (encima de la diagonal) y microhábitats (debajo de la diagonal) en bosque maduro (arriba) y en bosque en regeneración (abajo) para los anuros de Santa Helena. En paréntesis se indica tamaño de muestra. Abreviaturas de especies como en tabla 3.	36

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Precipitación flanco occidental del CVDJ (IDEAM 2003)	25
Figura 2. Ubicación geográfica de La Reserva Natural Santa Helena, Complejo Volcánico Doña Juana, La Cruz-Nariño.	27
Figura 3. Riqueza y abundancia de especies en tres coberturas vegetales en Santa Helena. Abreviaturas como en tabla 1.	30
Figura 4. Curva de especies en dos tipos de bosques en la Reserva Natural Santa Helena. Abreviaturas como en tabla 1.	31
Figura 5. Abundancia relativa (%) de cada especie de <i>Eleutherodactylus</i> en los bosques BM (barras blancas) y BR (barras negras) de Santa Helena. Abreviaturas de especies como en tabla 3.	32
Figura 6. Curvas de abundancia de las especies de <i>Eleutherodactylus</i> en los bosques maduro (A) y en regeneración (B) de la Reserva Natural Santa Helena. Los valores observados (\square) son las abundancias encontradas en este estudio y los valores esperados (Δ) son los valores simulados en el software Bio-Dap	32
Figura 7. Porcentaje de uso de hábitat en bosque maduro (A) y en bosque en regeneración (B), respectivamente, para las especies encontradas en la Reserva Natural Santa Helena. Hábitats, I: interior de bosque; B: borde de bosque. Abreviaturas de especies como en figura 4.	34
Figura 8. Porcentaje de uso de microhábitat en bosque maduro (A), bosque en regeneración (B) y en pastizales (C) de los anuros presentes en Santa Helena. Microhábitats: S., suelo; Ar., arbusto; H., hojarasca; St.r., sobre troncos o ramas; Epi., epifitas; Herb., herbáceas. Abreviaturas de especies como en tabla 3	35
Figura 9. Promedio observado y esperado del solapamiento de nicho de hábitat/microhábitat de anuros presentes en los bosques maduro (arriba) y regeneración (abajo) de la reserva de Santa Helena. Flechas indican promedio observado. El valor p es la probabilidad de observar un promedio de traslape más pequeño que el promedio esperado (100 iteraciones de pseudocomunidades). Hábitat (barras blancas); microhábitat (barras grises).	37
Figura 10. Riqueza y abundancia de especies de anuros en un bosque nublado en la Estación el Rasgón (departamento de Santander, Colombia). Los sitios de muestreo en el sitio fueron “sendero-alto”, “sendero bajo”, “quebrada” y “fuera”, donde los tres primeros son sitios al interior de bosque. Aquí se muestra como especies pequeñas (LRC = 13-26 mm) de <i>Eleutherodactylus</i> fueron más abundantes en los sitios al interior de bosque. Especies pequeñas: <i>Eleutherodactylus</i> (<i>anolirex</i> , <i>bicolor</i> , <i>douglasi</i> , <i>lutitus</i> , <i>merostictus</i> , <i>miyatai</i> y <i>prolixodiscus</i>). Fuente: Arroyo et al. 2003.	44

RESUMEN

Entre los meses de Enero y Julio del año 2005, se estudió la riqueza, composición y abundancia de los ensambles de anuros presentes en tres coberturas vegetales (bosque maduro, bosque en regeneración y pastizales) de la Reserva Natural Santa Helena (Complejo Volcánico Doña Juana), municipio de La Cruz, departamento de Nariño, Colombia. Se determinó los hábitats y microhábitats usados por las especies registradas. La fauna de anuros presente en Santa Helena estuvo representada por cuatro especies (*Eleutherodactylus buckleyi*, *E. leoni*, *E. repens* y *E. unistrigatus*), las cuales se encuentran distintivamente en los tres sitios estudiados, *E. buckleyi* fue la especie más común. *E. leoni* y *E. repens* fueron registradas sólo en el bosque maduro; *E. unistrigatus* sólo en el bosque en regeneración y *E. buckleyi* fue la única especie encontrada en pastizales, pero no restringida a este sitio.

El uso de hábitats (interior y borde de bosque) varió entre especies, desde especies que usan un solo hábitat hasta especies que se encuentran en los dos hábitats. En bosque maduro y en bosque en regeneración, las especies propias de éstos sólo se encontraron en interior de bosque, mientras que *E. buckleyi*, la especie común a los tres sitios, se registró en los dos hábitats. Todas las especies fueron generalistas de microhábitats. La composición de especies y el uso de hábitats y microhábitats en Santa Helena fueron explicados teniendo en cuenta teóricamente la relación entre las características climáticas de los bosques alto-andinos (e.g., baja temperatura, vientos fuertes y secos, poca humedad relativa) características morfológicas (e.g., tamaño corporal, integumento) y modos reproductivos de las especies residentes en la localidad de estudio. Análisis de pseudocomunidades respecto al uso de hábitats y microhábitats en los bosques maduro y en regeneración, indicaron que aunque se presentó algún grado de solapamiento espacial entre especies, no hay una fuerte evidencia que indique una segregación espacial entre estas especies, ni una estructura del ensamble de anuros originada por competencia interespecífica por recursos espaciales.

ABSTRACT

Between January and July 2005, was studied the anuran composition, richness and abundance of three assemblages present in mature and secondary forests, and grasslands (pastizal) at the Natural Reserve Santa Helena (Doña Juana Volcanic Complex, municipio La Cruz, departamento de Nariño, Colombia). Also, were determined the habitats and microhabitats used by anurans recorded there. In Santa Helena, the anuran fauna was represented by four species (*Eleutherodactylus buckleyi*, *E. leoni*, *E. repens*, and *E. unistrigatus*), which occurring distinctively in the three sites studied, and *E. buckleyi* was the most common species. *Eleutherodactylus leoni* and *E. repens* were recorded only within the mature forest; *E. unistrigatus* recorded only in secondary forest and *E. buckleyi* was the only species present in grasslands, but present in the other two forests.

The habitat (inside and edge of forest) use was variable between species, from species occupying a unique habitat to species present in both habitats. In mature and secondary forest, the species proper of these sites were recorded only inside forest, whereas *E. buckleyi*, that occur in the three sites, occupied both inside and edge of forest. All species were microhabitat generalist, specially the common species, using all the microhabitats recorded, where the litterfall was the most microhabitat used. The species composition and the habitat/microhabitat use at Santa Helena were explained from the ecophysiological point of view. These explanations were considering theoretically the relation between bosques alto-andinos climatic characteristics (e.g., cold temperatures, strong and dried winds, low relative humidity) and the anuran morphological characteristics (e.g., body size, integument) and reproductive modes of the resident species there. Pseudocommunity analyses related with habitat/microhabitat use in mature and secondary forests, showed that, although there is some kind of spatial overlap between species, no there is a strong evidence suggesting neither a spatial segregation between species nor an assemblage structure raised by interspecific competition for spatial resources.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la ecología básica de las especies respecto al uso de hábitats y microhábitats ha permitido entender como las especies en una comunidad explotan los recursos disponibles y como compiten por ellos¹. La utilización de microhábitats específicos es uno de los mecanismos de distribución y utilización diferente del ambiente físico que hace posible mantener una alta densidad de población y explotación óptima de recursos, desarrollando nichos muy próximos que atenúan los grados de competencia². Se ha demostrado que en algunas especies simpátricas de una comunidad de anfibios, es importante cierto tipo de fisonomía vegetal y ésta a su vez se correlaciona con el tamaño y el cuerpo del animal. En esta forma las especies de esta comunidad seleccionan microhábitats, microclimas, horas de actividad y preferencia de presas³.

Para el caso de los anfibios se ha demostrado que la alteración antrópica de los hábitats es una de las causas mejor documentadas en la extinción de sus poblaciones⁴, debido a los consecuentes cambios en las condiciones microclimáticas y físicas que allí suceden, modificando la composición de las comunidades, reduciéndolas en tamaño o eliminándolas por completo⁵.

En ecosistemas de alta montaña la excesiva conversión de hábitats naturales en tierras para ganadería y agricultura, han llevado a que estos ecosistemas altamente frágiles en sus características físicas y ecológicas⁶, se encuentren amenazados⁷. La fragmentación y modificación de éstos hábitats ha producido áreas con distintos grados de perturbación, las cuales presentan variaciones en la disponibilidad y el tipo de recursos espaciales que los anfibios utilizan⁸⁹. Por lo tanto, existen variaciones en el uso de dichos recursos disponibles, ya sea en el tipo de recurso

¹ Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74

² Heyer, W.R. & K.A. Berven. 1973. Species diversities of herpetofaunal samples from similar microhabitats at two tropical sites. *Ecology* 54: 642-645.

³ Duellman & L. Trueb. 1994. *Biology of amphibians*. Mc Graw-Hill, New York.

⁴ Alford, R.A. & Richards, S.J. 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 30: 133-165

⁵ Young, B.E., Lips, K.R., Reaser, J.K., Ibáñez, R., Salas, A.W., Cedeño, J.R., Coloma, L.A., Ron, S., La Marca, E., Meyer, J.R., Muñoz, A., Bolaños, F., Chaves, G. & Romo, D. 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conserv. Biol.* 15: 1213-1223

⁶ Navas, C. 1994. Implicaciones ecológicas de la fisiología y el comportamiento en anuros del páramo de Chingáza. *Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología*. 83 pp.

⁷ Dirección General de Ecosistemas (DGE). Op. Cit. p. 14

⁸ Estupiñán, R.A. & Galatti, U. 1999. La fauna anura en áreas con diferentes grados de intervención antrópica de la Amazonia Oriental Brasileña. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 23: 275-286

⁹ 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.* 23: 347-356

utilizado o en la frecuencia con que se utiliza, con consecuencias en las dinámicas poblacionales y en la composición, estructura y función de la comunidad¹⁰.

Las respuestas de los anfibios a los cambios físicos en el ambiente son poco entendidos, debido en gran parte al desconocimiento de las relaciones ecológicas de las especies con su entorno (i.e., uso de hábitats y microhábitats). De acuerdo con esto, los estudios que brinden ese tipo de información son necesarios porque permiten conocer cual es la función de cada especie en la comunidad y las condiciones ecológicas en las que se encuentran¹¹. Por otro lado, con esta información se podrá aportar al diseño de estrategias apropiadas para la conservación de los hábitats naturales remanentes, aquellos perturbados y las especies que allí habitan¹².

En Colombia, las investigaciones que evalúan el uso de hábitats y microhábitats por parte de los anuros han aumentado recientemente^{13 14 15 16}. Estudios del 2003 y 2005 evaluaron los patrones de segregación ecológica y la estructura de comunidad respecto al uso de recursos espaciales y solamente el estudio de Gutiérrez-Lamus¹⁷ evaluó tales patrones en sitios con diferente grado de perturbación. En general, los resultados mostraron que no existe una estructura de comunidad a lo largo del eje espacial del nicho, y se anota que las variaciones entre distintos sitios están relacionadas con las características físicas de ellos.

Con base en lo anterior, el presente estudio determinó la riqueza, composición y abundancia de las especies de anuros en tres coberturas vegetales a través de un gradiente de perturbación antrópica (aquí denominados estados sucesionales) en La Reserva Natural Santa Helena (Complejo Volcánico Doña Juana –CVDJ- departamento de Nariño), identificando las diferencias en los tres componentes de diversidad en relación al tipo de cobertura. Además se estableció el uso de hábitats y microhábitats (= recursos espaciales) por parte de las especies residentes en cada

¹⁰ Galindo-Leal, C., Cedeño-Vázquez, J.R., Calderón, R. & Augustine, J. 2003. Arboreal frogs, tank bromeliads and disturbed seasonal tropical forest. *Contemp. Herpetol.* 1: 1-16.

¹¹ Crump, M.L. 2002. *Amphibians, reptiles, and their conservation*. Linnet Book, North Haven, Connecticut. 149 pp.

¹² Pineda, E. & Halffter, G. 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biol. Conserv.* 117: 499-508

¹³ Gutiérrez-Cárdenas, P.D.A. 2005. Diversidad y segregación de nichos en anfibios de montaña en la Reserva La Forzosa (Anorí, Antioquia). Tesis de Maestría para optar al título de magister en Bosques y Conservación Ambiental. Departamento de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín. Medellín, Colombia. 43 pp.

¹⁴ Gutiérrez-Lamus, D.L. 2003. Composición de especies, dieta, microhábitat y horas de actividad de los anuros presentes en dos tipos de bosque dentro del Santuario de Fauna y Flora Guanentá, Alto Río Fonce. Trabajo de grado. Escuela de Biología, Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga. 102 pp

¹⁵ Herrera-Montes, A., Olaya-M., L.A. & Castro-H., F. 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: 265-274

¹⁶ Rincón-Franco, F. & Castro-H., F. 1998. Aspectos ecológicos de una comunidad de *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) en un bosque de niebla del occidente de Colombia. *Caldasia* 20: 193-202

¹⁷ Gutiérrez-Lamus, D.L. 2003. Op. Cit. p. 15

cobertura para determinar los patrones de segregación espacial y la estructura de la comunidad comparando los tipos de coberturas.

1. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

La modificación y eliminación de los bosques andinos ha conducido a cambios en la riqueza y composición de muchas comunidades de vertebrados allí presentes¹⁸. Varios autores^{19 20 21} han concluido que tales procesos han sido el resultado de los efectos negativos de acciones antrópicas como la fragmentación y la potrerización de los bosques, las cuales han incidido en las dinámicas y abundancias poblacionales de las especies afectadas^{22 23}. Muchos de estos cambios en la biodiversidad fueron detectados a través de la comparación de los inventarios actuales con aquellos previamente existentes de distintas épocas^{24 25}.

Los anfibios han sido considerados muy sensibles a las perturbaciones ambientales²⁶, debido a sus condiciones morfológicas, fisiológicas y comportamentales (e.g., fidelidad a sitios, baja capacidad de dispersión)^{27 28}. Por lo tanto, cualquier tipo de perturbación que implique la modificación o pérdida de hábitats/microhábitats donde los anfibios realizan sus actividades (e.g., forrajeo, reproducción, descanso) pueden afectarlos directa o indirectamente. En los casos donde se ha detectado disminución de poblaciones por pérdida de hábitats ha sido importante la existencia de datos previos del uso de hábitats (i.e., Caldwell²⁹). De acuerdo a esto, el conocimiento de los requerimientos espaciales de las distintas especies permitirá conocer que factores determinan la distribución y abundancia de las especies^{30 31} y las relaciones ecológicas entre ellas³².

¹⁸ Bustamante, M.R., Ron, S.R. & Coloma, L.A. 2005. Cambios en la diversidad en siete comunidades de anuros en los Andes de Ecuador. *Biotropica* 37: 180-189

¹⁹ Mattison, E.H.A. & Norris, K. 2005. Bridging the gaps between agricultural policy, land-use and biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 20: 610-61

²⁰ Ricketts, T. & Imhoff, M. 2003. Biodiversity, urban areas, and agriculture: locating priority ecoregions for conservation. *Conserv. Ecol* 8: 1

²¹ Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 10: 58-62

²² Dupuis, L., Smith, J.N.M. & Bunnell, F. 1995. Relation of terrestrial-breeding amphibian abundance to tree-stand age. *Conserv. Biol.* 9: 645-653

²³ Saunders, D.A., Hobbs, R.J. & Margules, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv. Biol.* 5: 18-32

²⁴ Kattan, G.H. 2001. Extinción de especies y fragmentación del hábitat en el Neotrópico. Pp. 205-206. En: *Fundamentos de Conservación Biológica* (Primack, R., Rozzi, R., Feinsinger, P., Dirzo, R. & Massardo, F., eds.) Fondo de Cultura Económica, México

²⁵ Lips, K.R., Mendelson III, J.R., Muñoz-Alonso, A., Canseco-Márquez, L. & Mulcahy, D.G. 2004. Amphibian population declines in montane southern Mexico: resurveys of historical localities. *Biol. Conserv.* 119: 555-564

²⁶ Alford & Richards, 1999. Op. cit. p. 14

²⁷ Duellman, W.E. & Trueb, L. 1994. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. i-xxiv + 670 pp.

²⁸ Sinsch, U. 1999. Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethol. Ecol. Evol.* 2: 65-79

²⁹ Caldwell, J.P. 1974. *Tropical treefrog communities: patterns of reproduction, size and utilization of structural habitat*. Ph.D. dissertation, University of Kansas, Lawrence, Kansas

³⁰ Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39

³¹ Toft, C.A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985: 1-21.

³² Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74

La información disponible sobre los anfibios que habitan los bosque alto - andinos de Colombia se limita principalmente a inventarios de especies (composición taxonómica)^{33 34 35} y a estudios relacionados con la ecología y fisiología termal^{36 37 38}. Respecto a la ecología de comunidades, particularmente al uso de recursos espaciales (hábitats y microhábitats) y la estructura y función de las comunidades no existen datos. Teniendo en cuenta que los bosques alto-andinos son ecosistemas perturbados antropogénicamente y que la modificación y pérdida de hábitats están afectando a las poblaciones de anfibios, es imposible conocer como las especies responden a la perturbación ambiental en estos ecosistemas al no contar con información ecológica básica como el uso de recursos espaciales. Por lo tanto, es necesario documentar tal información, además de los atributos de la comunidad (estructura y función) con el fin de observar los cambios a largo plazo de las comunidades en relación al mejoramiento o degradación de los ecosistemas.

1.1. Preguntas de Investigación

2.1.1. La riqueza, composición y abundancia de las especies de anuros varía entre las tres coberturas vegetales en La Reserva Natural Santa Helena?

2.1.2. Cuáles son los hábitats y microhábitats utilizados por las especies de anuros en cada cobertura vegetal que se encuentra en Santa Helena?

2.1.3. Las especies de anuros presentes en cada uno de las tres coberturas vegetales se segregan espacialmente en el uso de hábitats y microhábitats?

³³ Ardila, M.C. & Acosta, A.R. 2000. Anfibios. Pp. 344-352. En: Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna de Colombia (Rangel Ch., J.O., ed.). Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá

³⁴ Bernal, M.H., Páez, C.A. & Vejarano, M.A. 2005. Composición y distribución de los anfibios de la cuenca del río Coello (Tolima), Colombia. *Actual. Biol.* 27: 87-92

³⁵ Lynch, J.D. & Suárez-Mayorga, A.M. 2002. Análisis biogeográfico de los anfibios paramunos. *Caldasia* 24: 471-480

³⁶ Navas, C.A. 1996. Implications of microhabitat selection and patterns of activity on the thermal ecology of high elevation Neotropical anurans. *Oecologia* 108: 617-626

³⁷ Navas, C.A. 1999. Biodiversidad de anfibios y reptiles en el páramo: una visión eco-fisiológica. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 23: 465-474

³⁸ Navas, C.A. 2003. Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology. *Comp. Biochem. Physiol. Part A* 133: 469-485

2. JUSTIFICACIÓN

En Colombia se han realizado pocos estudios de comunidades de anuros que examinan el uso de recursos espaciales^{39 40 41}. En cuanto a la evaluación de la diversidad de anuros en distintos tipos de coberturas vegetales, relacionándolos con el uso de hábitats y la segregación de las especies en este eje del nicho, también hay poca información. Las publicaciones hasta el momento existentes provienen de bosques de tierras bajas o montanos, los cuales están constantemente bajo la amenaza de las actividades antrópicas relacionadas con agricultura o urbanización. Pocos son los trabajos de este tipo en ecosistemas de alta montaña, donde existen especies de anuros con mayores limitaciones ecológicas debido a la rigurosidad ambiental de este ecosistema.

Actualmente en el Complejo Volcánico Doña Juana se adelantan estudios de las comunidades bióticas animales y vegetales, con el fin de evaluar la biodiversidad y el potencial ecológico de esta zona, lo cual está encaminado hacia la constitución de la región como una área natural protegida por el estado. El proyecto “Conservación de la Biodiversidad de Importancia Global en los Ecosistemas de Páramo y Bosque Alto Andino del Macizo Colombiano” BIOMACIZO”, pretende planificar y garantizar el manejo y la conservación de estos ecosistemas estratégicos a partir de los resultados obtenidos en las investigaciones ecológicas que allí se adelantan.

El proyecto BIOMACIZO, desde sus inicios, ha realizado varias investigaciones referentes a caracterizaciones biológicas enfocadas principalmente hacia la vegetación, identificando allí la alteración que han sufrido estos bosques. Ya que en Doña Juana se están dando procesos de perturbación sobre las distintas coberturas vegetales que allí existen y se está convirtiendo al sitio en un mosaico de bosques con diferente grado de conservación, el estudio de las comunidades de anuros allí presentes brinda datos sobre los efectos de la perturbación y la pérdida de biodiversidad.

Ya que los anuros poseen requerimientos ecológicos muy particulares y son altamente sensibles a las perturbaciones ambientales, ellos también muestran que hábitats utilizan específicamente, los cuales pueden estarse eliminando. Por lo tanto, si existe una especificidad de la especie por ciertos hábitats, ello debe ser tenido en cuenta para su conservación.

³⁹ Rincón-Franco, F. & Castro-H., F. 1998. Op. Cit. p.15

⁴⁰ Urbina-C., J.N. & Londoño-M., M.C. 2003. Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la Isla Gorgona, Pacífico colombiano. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 27: 105-113

⁴¹ 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

3. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Determinar la riqueza, composición y función ecológica del ensamble de anuros presentes en tres coberturas vegetales localizadas en la Reserva Natural de Santa Helena, Complejo volcánico Doña Juana Municipio de la Cruz-Nariño.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Cuantificar la riqueza y abundancia relativa de anuros presentes en las tres coberturas vegetales en la Reserva Natural Santa Helena.
- Describir el uso de hábitats y microhábitats de las especies que se encuentran en cada cobertura vegetal del área de estudio.
- Examinar las similitudes y diferencias en el uso de hábitats y microhábitats entre las especies, en cada cobertura vegetal y entre ellas.

4. MARCO TEÓRICO

Los anuros son un componente biológico bien representado en muchos ecosistemas que contribuyen en la dinámica trófica de las comunidades^{42 43}. La riqueza y diversidad en una comunidad de anuros de una región o localidad determinada dependen de la interacción entre sus especies, la cual está a su vez correlacionada, en gran medida, con la diversidad y características ambientales del hábitat⁴⁴.

La capacidad de movilidad de algunos organismos facilita la utilización de diferentes hábitats que activamente seleccionan microhábitats donde forrajean, se reproducen o residen⁴⁵. Así, la utilización de microhábitats específicos por parte de los anuros es un mecanismo que permite la existencia de una variedad de especies y una explotación máxima de recursos, sin un alto grado de competencia⁴⁶.

4.1. ESTUDIOS REALIZADOS EN COMUNIDADES DE ANUROS

En Colombia han sido pocos los estudios realizados hasta el momento en comunidades de anuros; y en pocos casos, se han indicado los mecanismos que están regulando la estructura de la comunidad y las interacciones intra e interespecíficas^{47 48}.

Muchas especies de anuros que habitan en los bosques están restringidas o son específicas a determinados hábitats, dado que brindan las condiciones requeridas por ellos. En áreas con gran cobertura vegetal, una capa de hojarasca densa, una humedad relativa alta y temperaturas estables, las poblaciones de anuros son más numerosas^{49 50}. Cuando estas condiciones se ven afectadas por la fragmentación del bosque y los disturbios que se presentan sobre sus microhábitats, se presentan diferentes efectos que actúan sobre las poblaciones afectándolas en los parámetros poblacionales o en sus interacciones intra e interespecíficas⁵¹. Por lo tanto, la complejidad y heterogeneidad del bosque determinan la presencia o la ausencia de especies de anuros.

⁴² Pough, F.H. 1980. The advantages of ectothermy for tetrapods. *Am. Nat.* 115: 92-112.

⁴³ Blaustein, A.R. & Wake, D.B. 1995. Declive de las poblaciones de anfibios. *Inv. y Cienc.* 225: 8-13

⁴⁴ Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.L. & Wells, K.D. 2001. *Herpetology*. 2nd ed. Prentice Hall, New Jersey. 612 pp.

⁴⁵ Morin, P.J. 1999. *Community Ecology*. Evolution & Natural Resources, New Jersey.

⁴⁶ Vargas-S., F. & Bolaños-L., M.E. 1999. *Op. Cit.* p.19

⁴⁷ Rincón-Franco, F. & Castro-H., F. 1998. *Op. Cit.* p.15

⁴⁸ Urbina-C., J.N. & Londoño-M., M.C. 2003. *Op. cit.* p.19

⁴⁹ Duellman, W.E. & Trueb, L. 1994. *O. cit.* p.17

⁵⁰ Pineda, E. & Halffter, G. 2004. *Op. Cit.* p.15

⁵¹ Blaustein, A.R. & Wake, D.B. 1995. *Op. cit.* p.21

Urbina-C. & Londoño-M⁵² y Vargas-S. & Bolaños-L⁵³ encontraron que existe una variación en la riqueza de especies entre áreas con diferente grado de intervención humana. Comparando bosques maduros, secundarios y zonas de cultivo, ellos determinaron que había una correlación entre la cobertura vegetal y riqueza, existiendo más especies en áreas boscosas (maduro y secundario). No obstante comparando los dos tipos de bosque se encontró que el bosque secundario era más rico, debido a una heterogeneidad espacial que permite el uso de microhábitats disponibles por una mayor cantidad de especies, tanto de bosque como aquellas que entran de la matriz de cultivo^{54 55}.

4.2. LOS ANUROS DENTRO DE LOS ECOSISTEMAS DE ALTA MONTAÑA.

Los anfibios en ecosistemas alto-andinos son el grupo de vertebrados más representativo después de las aves. Ardila y Acosta⁵⁶ reconocen 90 especies en estos ecosistemas distribuidos en 12 familias y 12 géneros entre salamandras y anuros. Sin embargo, Lynch y Suárez-Mayorga⁵⁷ resaltan únicamente 39 especies propias del páramo, las cuales representan el 6% de la fauna Colombiana de anfibios. Ellos excluyen las 51 especies restantes de la lista anteriormente mencionada por Ardila y Acosta⁵⁸, debido a que consideran esas especies como especies más afines a los bosques andinos, pero que pueden ocupar también hábitats paramunos perturbados por la intervención humana. Por lo tanto, son especies que se están beneficiando de la acción antrópica.

Han sido pocos los trabajos que se conocen en cuanto a estudios realizados en anuros en ecosistemas de alta montaña y los que existen sólo consideran que algunas de sus especies, como el sapo *Atelopus ignecens* (presente en los páramos de Nariño) se ha extinto, ya que en el año de 1989 se colectó el último espécimen⁵⁹. El desconocimiento de la anurofauna de los ecosistemas de alta montaña es tal que Cepeda-Quilindo & Rueda-Almonacid⁶⁰ consideran que las poblaciones de este sapo no son una especie válida, sino que son un conjunto de poblaciones que están conformando un complejo de especies. Por ello son necesarios estudios adicionales taxonómicos, sistemáticos y ecológicos que resuelvan esta situación.

⁵² Urbina-C., J.N. & Londoño-M., M.C. 2003. Op. Cit. p.19

⁵³ Vargas-S., F. & Bolaños-L., M.E. 1999. Op. Cit. p.19

⁵⁴ Ibid

⁵⁵ Herrera-Montes, A., Olaya-M., L.A. & Castro-H., F. 2004. Op. Cit. p.15

⁵⁶ Ardila, M.C. & Acosta, A.R. 2000. Op. Cit. p.18

⁵⁷ Lynch, J.D. & Suárez-Mayorga, A.M. 2002. Op. Cit. p.18

⁵⁸ Ardila, M.C. & Acosta, A.R. Op. Cit. p.18

⁵⁹ Ardila-Robayo, M.C & Maldonado-Silva, R.A. 2004. Sapito Arlequín de Nariño. *Atelopus ignescens*. Pp. 132-136. En: Libro Rojo de Anfibios de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia (Rueda-Almonacid, J.V., Lynch, J.D. & Amézquita, A., eds.). Conservación Internacional, Colombia, Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá, Colombia

⁶⁰ Cepeda-Quilindo, B. & Rueda-Almonacid, J.V. 2005. *Atelopus* complejo "*ignecens*". Pp. 135-136. En: Ranas Arlequines (Rueda-Almonacid, J.V., Rodríguez-Mahecha, J.V., La Marca, E., Lötters, S., Kahn, T. & Angulo, A., eds.). Conservación Internacional, Colombia

Otros estudios como los de Navas⁶¹ ⁶² ⁶³ han evaluado la fisiología y el comportamiento en anuros en ecosistemas de alta montaña de la Cordillera Oriental, concluyendo que los recursos alimenticios y estructurales necesarios para la vida y reproducción de los anuros estudiados, son abundantes y no parecen ser un factor limitante, sin embargo la temperatura variable y extrema es probablemente la característica de mayor impacto en la biología de las especies.

Lynch y Suárez-Mayorga⁶⁴, argumentan que las especies más comunes dentro ecossistemas alto-andinos son las pertenecientes a los géneros *Eleutherodactylus* y *Atelopus*. La riqueza y endemismo de las especies de *Atelopus* y *Eleutherodactylus* parecen estar explicadas por sus condiciones fisiológicas, hábitos de vida y modos reproductivos. En caso de *Atelopus*, ellos poseen bajos requerimientos metabólicos y alta permeabilidad de la piel que les permite desenvolverse en ambientes críticos climáticamente. El segundo grupo de especies, además de condiciones fisiológicas como las de *Atelopus*, son de desarrollo directo (modo reproductivo), que les permite tener una independencia del medio acuático para su reproducción, principalmente donde la temperatura del medio son muy bajas⁶⁵.

⁶¹ Navas, C. 1994. Op. Cit. p.14

⁶² Navas, C.A. 1999. Op .cit. p.18

⁶³ Navas, C.A. 2003. Op .cit. p.18

⁶⁴ Lynch, J.D. & Suárez-Mayorga, A.M. 2002. Op. Cit. p.18

⁶⁵ Navas, C. 1994. Op. Cit. p. 14

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. ÁREA DE ESTUDIO

El Complejo Volcánico Doña Juana (CVDJ) se localiza al sur del Macizo colombiano ($1^{\circ} 28' N$ y $76^{\circ} 55' W$; figura 2) sobre la cordillera de los Andes abarcando la porción nororiental del departamento de Nariño (municipios de La Cruz, San Pablo, Tablón de Gómez, San Bernardo, La Unión, San Lorenzo, San Pedro de Cartago, Arboleda-Berruecos, Colón-Génova, Belén, San José de Alban, Buesaco, Pasto,) sur del departamento del Cauca (municipios de Santa Rosa y Bolívar) y noroccidente del departamento de Putumayo (municipios de Mocoa, San Francisco, Santiago, Colón y Sibundoy).

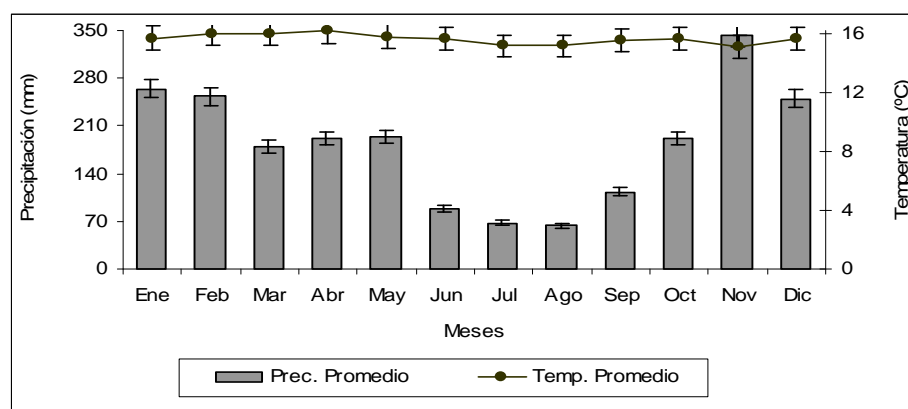
El área de estudio se ubica en el flanco occidental del Volcán Doña Juana, en la Reserva Natural Santa Helena la cual hace parte de las cabeceras de las Microcuencas “El Carrizal” y “El Regadío”, entre los 2900 y los 3800 msnm. Esta reserva es considerada como una zona de transición o franja superior del bosque alto andino que limita con el páramo. Estas franjas constituyen zonas transicionales de vegetación y en ellas se interdigitan elementos del bosque y de las unidades vegetacionales superior e inferior del mismo⁶⁶.

En el flanco occidental del CVDJ las condiciones climáticas están determinadas principalmente por las corrientes secas provenientes de la vertiente Pacífica. Según los registros de las estaciones ubicadas en los municipios de Bolívar, la Cruz, San Pablo, San José de Albán y El Tablón de Gómez (Cuencas de los Ríos Mayo y Juanambú), la precipitación anual oscila entre 1400 y 1600 mm; el régimen pluviométrico es de tipo bimodal con un período lluvioso entre octubre y diciembre; un período de menor intensidad entre enero y abril y un período seco entre junio y agosto. La temperatura media anual es de $15.5^{\circ}C$, la mínima anual es de $14.1^{\circ}C$ y la máxima anual es de $17.3^{\circ}C$. El periodo comprendido entre los meses de Julio y Agosto es el más frío y las épocas más cálidas corresponden a los meses de Marzo, Abril y Mayo⁶⁷ (figura 1).

⁶⁶ Munar, D.M., Cevallos, C.E. & Casas, C. 2004. Caracterización florística y fisonómica de un área boscosa de la Reserva Santa Helena, La Cruz, Nariño, Colombia. Trabajo de grado para optar al título de Biólogo. Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Departamento de Biología, Universidad del Cauca, Popayán

⁶⁷ IDEAM 2003. Datos climatológicos del área del Complejo Volcánico Doña Juana.

Figura 1. Precipitación y temperatura flanco occidental CVDJ (IDEAM 2003)



Los sitios de estudio en la Reserva Natural Santa Helena corresponden a tres coberturas vegetales, clasificados por Munar⁶⁸ como bosque Maduro, bosque en regeneración y pastizales, los cuales están distribuidos en un rango altitudinal entre 3200 y 3500 msnm.

Bosque maduro (BM): Este bosque se caracterizó por encontrarse en una etapa relativamente madura (poco intervenida). Predominan encenillos (*Weinmannia*), individuos juveniles de árboles en diferentes estados de desarrollo que alcanzan aproximadamente los 12 m de altura, algunos helechos arbóreos y plantas trepadoras, abundantes individuos de *Anthurium* sp que aportan al componente epifítico y arbustivo, el sotobosque es ralo con una capa de hojarasca muy gruesa que promueve una alta humedad. Los helechos, el musgo y plantas hepáticas son abundantes.

Bosque en regeneración (BR): Esta zona presentó una mayor intervención antrópica por su cercanía a los alrededores de la vivienda a la zona de estudio y por encontrarse una pequeña quebrada para uso doméstico. Predominan pequeños arbustos de melastomatáceas y rubiáceas que no superan los 3 m de altura ya que es una zona que ha sufrido un proceso de regeneración cercano a ocho años cuando se logró establecer al predio de Santa Helena como una Reserva Natural.

Pastizales (P): Es el área donde existe una mayor intervención antrópica, dado que es atravesada por un camino que conduce hacia la reserva.

⁶⁸ Munar, D.M., Cevallos, C.E. & Casas, C. 2004. Op. Cit . p .24.

de encuentros visuales⁷⁰ y se removió la hojarasca en cuatro parcelas de 5x5 m⁷¹. Los sitios de muestreo fueron ubicados al azar. Cada mes, entre enero y julio 2005 se realizaron los muestreos en los diferentes bosques indicados anteriormente. En el mes de febrero no se colectaron datos por motivos de orden público.

Los muestreos se realizaron en el día (0900-1100 h y 1500-1700 h) y en la noche (1900-2100 h). Los individuos registrados fueron colectados e identificados en el campo como morfoespecies. Los animales colectados fueron sacrificados con clorobutanol hidratado (cloretone) y preservados en formalina inmediatamente finalizó cada jornada de muestreo, de acuerdo a los métodos recomendados por Simmons⁷². La determinación de cada espécimen fue verificada con la colección de referencia depositada en la colección de anfibios del Instituto de Ciencias Naturales (ICN, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia). Los especímenes identificados fueron depositados en el Museo de Historia Natural (PSO) de la Universidad de Nariño y en el Museo de Herpetología de la Universidad de Antioquia (MHUA, Medellín, Colombia).

Una vez identificados los individuos, se construyó una lista de especies de anuros presentes para los tres estados sucesionales. Con base en los datos de abundancia analizados mediante el software EstimateS v.7 se construyó una curva de especies con el fin de determinar si al final del estudio se observaron las probables especies presentes en los dos bosques (maduro y regeneración). En esta curva se cuantificó el esfuerzo de muestreo por el número de transectos y parcelas muestreadas.

Los índices de riqueza y diversidad de especies (abundancia relativa, equitatividad y Shannon-Wiener se calcularon con el software Bio-DAP⁷³. La abundancia relativa ($p_i = n_i/N$) de las especies representa el número de individuos de cada especie (n_i) en el total de individuos colectados de todas las especies (N); la abundancia para cada especie fue expresada en términos de proporciones. Las diferencias entre los bosques BM y BR en el índice de Shannon-Wiener fueron examinadas con una prueba t-student. El pastizal se excluyó de estos análisis por no ser comparable con los otros dos bosques al solo presentar una especie. La similitud entre los dos bosques se calculó con el coeficiente de similitud de Sorensen (C_S).

5.3. HÁBITAT Y MICROHÁBITAT

Para cada individuo observado se registró el hábitat, microhábitat, la altura (cm) y la hora. Cada rana fue asignada a dos categorías de hábitat: borde o interior de bosque y siete categorías de microhábitat: a) tronco o rama (árboles); b) suelo

⁷⁰ Crump, M.L & Scott, N.J., Jr. 1994. Visual encounter surveys. Pp. 84-92 En: Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians (Heyer, W.R., Donnelly, M.A., Mcdiarmid, R.W., Hayek, L.-A.C. & Foster, M.S., eds.). Smithsonian Institution Press. Washington

⁷¹ Jaeger, R.G. & Inger, R.F. 1994. Quadrat sampling. Pp. 97-102. En: Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians (Heyer, W.R., Donnelly, M.A., Mcdiarmid, R.W., Hayek, L.-A.C. & Foster, M.S., eds.). Smithsonian Institution Press. Washington

⁷² Simmons, J.E. 1987. Herpetological Collecting and Collections Management. Herpetological Circular No. 16. Society for the Study of Amphibians and Reptiles.

⁷³ Thomas, G.M. 2000. Bio-DAP. A diversity analysis package. Software available at: <http://nhsbig.inhs.uiuc.edu/www.populations.html>

desnudo; c) arbusto; d) hojarasca; e) sobre o bajo troncos y ramas muertas (hojarasca gruesa); f) epifitas; y g) herbáceas. Todas estas categorías fueron seleccionadas arbitrariamente.

5.3. ESTRUCTURA DEL ENSAMBLE DE ANUROS

Los datos obtenidos durante la investigación sobre uso de recursos espaciales (hábitat y microhábitat) para todas las especie fueron agrupados para construir matrices de recursos para cada uno de ellos. Una matriz de recursos muestra las categorías de los recursos como columnas y las especies como filas. Los datos en las matrices de hábitat y microhábitat fueron el número de individuos observados por especie en las diferentes categorías del recurso. Las matrices fueron examinadas para evaluar las diferencias en la cantidad de categorías de recursos utilizadas por las diferentes especies, el patrón de utilización, la amplitud y el solapamiento de nicho entre las especies. Con los datos de las matrices se calculó la amplitud de nicho de cada especie para cada recurso, utilizando el recíproco del índice de diversidad de Simpson⁷⁴ sugerido por Pianka⁷⁵, ($B = 1/\sum p_i^2$), donde: i es la categoría del recurso, p_i es la proporción de uso del recurso i y n es el total de recursos utilizados por la especie.

Los valores de amplitud de nicho varían entre 1 (uso exclusivo de una categoría) y n (uso proporcional de todas las categorías). Los nuevos valores pueden variar entre cero (baja diversidad de uso) y 1 (alta diversidad). Los índices de solapamiento de nicho para hábitat y microhábitat fueron calculados con el software EcoSim v7⁷⁶. Este software utiliza el índice de solapamiento simétrico de nicho⁷⁷ ($\phi_{jk} = [\sum p_{1i} * p_{2i}] / [\sum (p_{1i})^2 * (\sum p_{2i})^2]^{0.5}$), donde: p_i es la proporción del recurso i utilizado, 1 y 2 representan las dos especies comparadas y n es la cantidad total de las categorías del recurso⁷⁸. Los valores resultantes podrían variar entre cero (no traslape) y 1 (traslape total). El índice se calculó para cada pareja de especies dentro del ensamble. Aunque la matriz de solapamiento de nicho provee información de la similitud relativa entre las especies en la utilización de los recursos, ésta no demuestra claramente la presencia de una estructura en el ensamble de especies.

Con el fin de evaluar la existencia de una estructura (patrones no aleatorios en el solapamiento de nicho) en el ensamble, se realizó un análisis de pseudocomunidades⁷⁹, corriendo las matrices de recursos en el software. En el análisis se empleó el algoritmo RA3 el cual aleatoriza los valores de la matriz que contienen cero y produce patrones aleatorios de la utilización de los recursos en ausencia de interacciones competitivas interespecíficas. Es decir, se asume que los

⁷⁴ Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. Nature 163: 688

⁷⁵ Pianka, E.R. 1986. Ecology and Natural History of Desert Lizards. Princeton University Press. Princeton, N.J. 208 pp.

⁷⁶ Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesity-Bear. Software published at: <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>

⁷⁷ Pianka, E.R. 1973. Op. cit. p.17

⁷⁸ Pianka, 1986. op. cit., pág. 28

⁷⁹ Winemiller, K.O. & Pianka, E.R. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. Ecol. Monogr. 60: 27-55

valores de B son de cada especie, de acuerdo a la cantidad y frecuencia con que utilizó cada recurso, pero aleatoriza los ceros porque no descarta que los otros recursos, que durante el muestreo no se observaron, sí pueden ser potencialmente usados por la especie. El algoritmo fue simulado 100 veces para examinar la probabilidad de hallar un mayor grado de solapamiento entre las especies de la comunidad real (datos originales) frente al solapamiento en las comunidades simuladas. Durante el proceso, el software organiza de mayor a menor los promedios de los solapamientos de las comunidades simuladas y observa el número de comunidades que caen en esos promedios. Se considera que una comunidad real tiene estructura si el 95% o más ($p \leq 0.05$) de los solapamientos de las pseudocomunidades están por debajo del promedio de solapamiento observado^{80 81}.

⁸⁰ Gotelli, N.J. & Graves, G.R. 1996. Null Models in Ecology. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

⁸¹ Gainsbury, A.M. & Colli, G.R. 2003. Lizard assemblages from natural Cerrado enclaves in southwestern Amazonia: the role of stochastic extinctions and isolation. *Biotropica* 35: 503-519

6. RESULTADOS

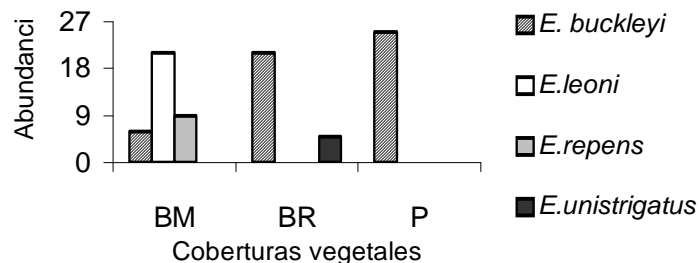
6.1. RIQUEZA Y COMPOSICIÓN DE ESPECIES

Un total de 87 individuos (80 colectados) de cuatro especies del género *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae), fueron observados en los bosques de Santa Helena (Anexo A). *Eleutherodactylus buckleyi* fue la especie más abundante con el 60% de las capturas, seguido por *E. leoni* (24%), *E. repens* (10%) y *E. unistrigatus* (6%). La riqueza de especies varió entre las diferentes coberturas vegetales evaluadas en este estudio. En el bosque maduro (BM) se registraron tres especies y en los bosques de regeneración (BR) y pastizal (P) se registraron dos y una especie, respectivamente (Tabla 1, Fig. 3). *Eleutherodactylus buckleyi* fue común a las tres coberturas vegetales (aunque única en pastizal), mientras que *E. repens* y *E. leoni* fueron exclusivas del bosque maduro, y *E. unistrigatus* fue exclusiva del bosque en regeneración.

Tabla 1. Composición y frecuencia de individuos de anuros *Eleutherodactylus* en tres coberturas vegetales en la Reserva Santa Helena. BM: bosque maduro, BR: bosque regeneración, P: pastizales

Especies	BM	BR	P	Total
<i>E. buckleyi</i>	6	21	25	52
<i>E. leoni</i>	21	-	-	21
<i>E. repens</i>	9	-	-	9
<i>E. unistrigatus</i>	-	5	-	5
No. Spp.	3	2	1	4
Total individuos	36	26	25	87

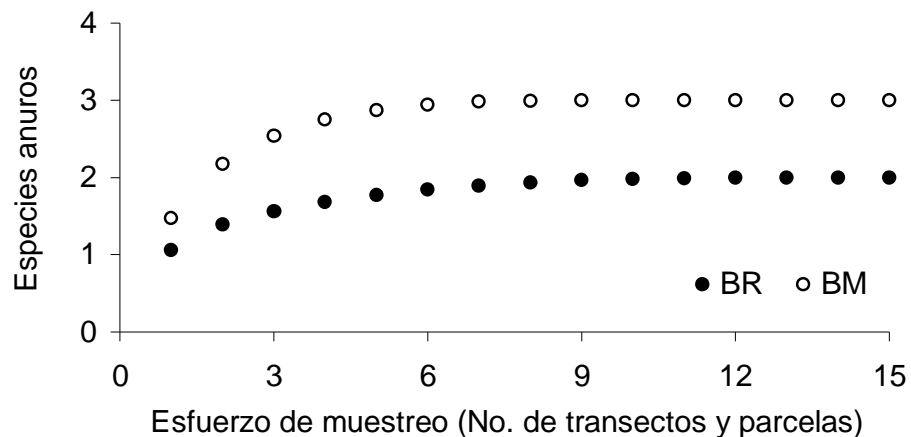
Figura 3. Riqueza y abundancia de especies en tres coberturas vegetales en la reserva de Santa Helena. Abreviaturas como en tabla 1.



El esfuerzo de muestreo en los tres estados sucesionales fue el mismo (14 unidades de muestreo), sumando transectos visuales y parcelas de hojarasca. En los bosques

BM y BR se alcanzó una asíntota en la curva de acumulación de especies (Fig. 4). En ambos tipos de bosques se registró muy temprano en el estudio la totalidad de especies ahí presentes, indicando que con un bajo esfuerzo (entre 6-8 unidades de muestreo) se pueden registrar todas las especies de esos bosques. El pastizal no fue comparable por solo presentar una especie, y no fue tomado en cuenta en los análisis posteriores.

Figura 4. Curva de acumulación de especies en dos tipos de bosques en la Reserva Natural Santa Helena. Abreviaturas como en tabla 1.



La abundancia de las especies de anuros varió entre los dos bosques analizados. *Eleutherodactylus buckleyi* fue la especie más común y presente en los dos tipos de bosque, mientras que cada una de las otras tres especies se registraron en sólo uno de los dos bosques. En el bosque BM, *E. leoni* fue la especie más abundante (58%) y en el bosque BR, la especie más abundante fue *E. buckleyi* (80.8%). *Eleutherodactylus repens* y *E. unistrigatus* fueron las especies más raras en los bosques donde únicamente se observaron (Fig. 5).

Las abundancias de las especies no fueron significativamente diferentes entre las distintas coberturas boscosas (Kruskal–Wallis = 0.87, $p > 0.05$). La diversidad de especies en los dos bosques es baja (Tabla 2), aunque es significativamente mayor en el bosque BM que en BR ($t = 3.41$ g.l. = 52.29, $p < 0.05$). Las abundancias de las especies no son muy equitativas en ambos bosques (Tabla 2), pero en el bosque BR es menor que en BM, debido a la alta dominancia de *E. buckleyi* en este bosque.

La distribución de abundancias de las especies en cada bosque se ajustó al modelo de abundancia de la serie geométrica, con unas pocas especies dominantes y muchas especies raras (Fig. 6).

Figura 5. Abundancia relativa ($n_i/N \cdot 100$) de cada especie de *Eleutherodactylus* en los bosques BM (barras blancas) y BR (barras negras) de la reserva de Santa Helena. Elbu, *E. buckleyi*; Elle, *E. leoni*; Elre, *E. repens*; Elun, *E. unistrigatus*.

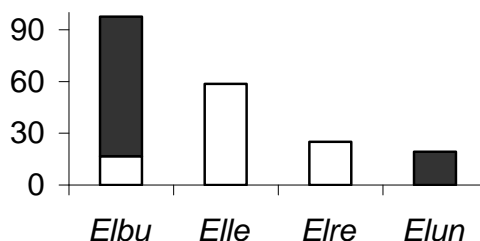
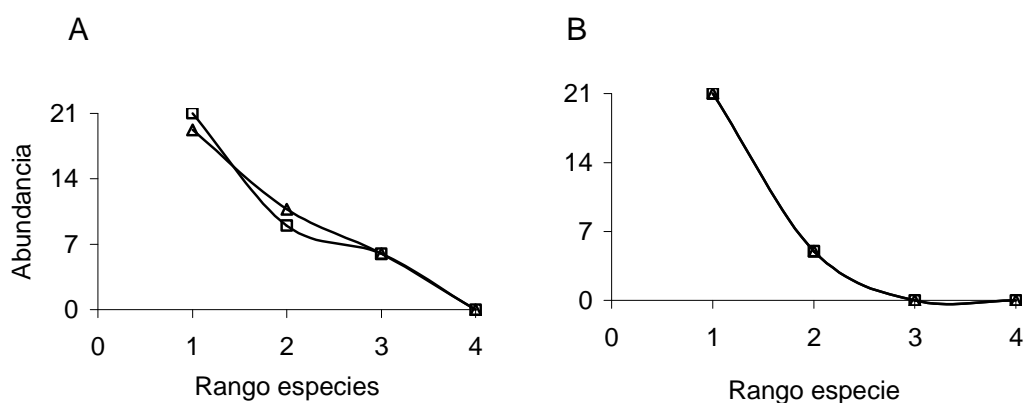


Tabla 2. Riqueza, abundancia, diversidad y similitud de anuros en dos coberturas vegetales en Santa Helena.

Variable	BM	BR
No. individuos	36	26
% sp. más abundante	58.3	80.8
Riqueza	3	2
Diversidad H	0.96	0.41
Equitatividad	0.87	0.71
Similitud (Cs)	0.40	

Figura 6. Curvas de abundancia de las especies de *Eleutherodactylus* en los bosques maduro (A) y en regeneración (B) de la Reserva Natural Santa Helena. Los valores observados (\square) son las abundancias encontradas en este estudio y los valores esperados (Δ) son los valores simulados en el software Bio-Dap



6.2.

6.3. USO DE HÁBITATS Y MICROHÁBITATS

Se registró el uso de hábitat y microhábitat para las cuatro especies de *Eleutherodactylus* observadas en este estudio. La mayoría de individuos de todas las especies fueron registrados en el interior del bosque, y sólo cinco individuos en el borde (Tabla 3). En el bosque BM, *E. leoni* y *E. repens* estuvieron restringidas al interior de bosque y *E. buckleyi* fue más común (67% de individuos) en borde de bosque que interior (Fig. 7A). Las dos especies registradas en el bosque BR ocuparon principalmente el interior de bosque, y sólo un individuos de *E. buckleyi* se encontró en el borde de bosque (Fig. 7B).

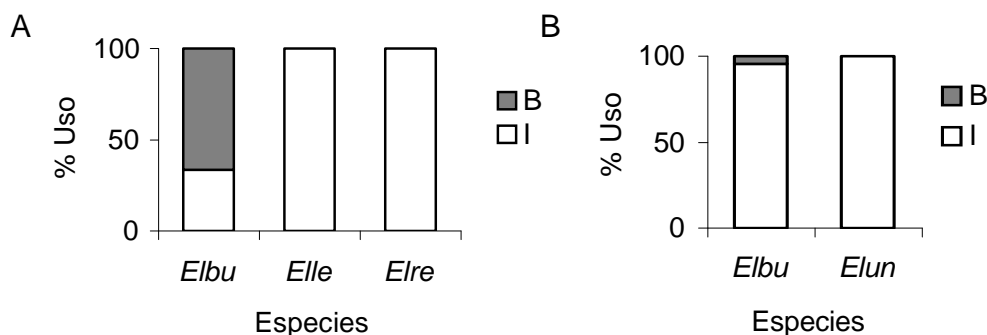
En los pastizales, la única especie fue *E. buckleyi*, la cual se observó siempre dentro del hábitat interior de bosque. Debido a los pocos datos, no se realizó una evaluación estadística con el fin de observar diferencias.

Tabla 3. Frecuencia de individuos de anuros en los hábitats interior y borde de bosque en Bosque Maduro y Bosque de Regeneración en la Reserva Natural Santa Helena. Abreviaturas como en figura 5.

Hábitat	Bosque Regeneración			Bosque Maduro		
	Interior	Borde	n	Interior	Borde	n
<i>Elbu</i>	20	1	21	2	4	6
<i>Elle</i>				21		21
<i>Elre</i>				9		9
<i>Elun</i>	5		5			
# spp	2	1			4	3
# ind.	25	1	26	32	4	36

El uso de microhábitats varió entre las diferentes especies. Los microhábitats más utilizados por las tres especies en BM fueron la hojarasca y el musgo (Fig. 8A). *Eleutherodactylus leoni* utilizó una mayor variedad de microhábitats dentro de este bosque, que cualquiera de las otras dos especies. En el bosque BR, *E. buckleyi* y *E. unistrigatus* fueron más comunes sobre musgo y sobre troncos o ramas en el suelo, respectivamente (Fig. 8B) En los pastizales, *E. buckleyi* se encontró en varios microhábitats, pero principalmente en el suelo (Fig. 8C). En ninguno de los dos bosques se presentaron diferencias significativas en el uso de microhábitats entre las especies ($Q = 0.53$, g.l.= 8 $p > 0.05$).

Figura 7. Porcentaje de uso de hábitat en bosque maduro (A) y en bosque en regeneración (B), respectivamente, para las especies encontradas en la Reserva Natural Santa Helena. Hábitats, I: interior de bosque; B: borde de bosque. Abreviaturas de especies como en figura 5.



Tres especies (*E. leoni*, *E. repens* y *E. unistrigatus*) fueron especialistas de hábitats, encontrándose sólo en interior de bosque, en los bosques donde sólo habitan (Tabla 4). Una especie, *E. buckleyi*, no se puede considerar estrictamente como especialista de hábitat, ya que dependiendo del tipo de bosque (cobertura vegetal) en que se encuentra, ésta utiliza diferencialmente los hábitats disponibles. En los bosques BM y BR, donde es sintópica con otras especies, se pueden encontrar en interior y borde de bosque, o sólo en este último hábitat (Tabla 4).

Tabla 4. Amplitud de nicho de hábitat y microhábitat de anuros en tres coberturas vegetales (BM, BR y P) en Santa Helena. Abreviaturas como en figura 5.

Spp. (n)	Hábitat			Microhábitat		
	BM	BR	P	BM	BR	P
<i>Elbu</i> (52)	1.80	1.00	1.00	3.6	3.24	1.27
<i>Elle</i> (21)	1.00			2.65		
<i>Elre</i> (9)	1.00			1.98		
<i>Elun</i> (5)		1.00		2.27		

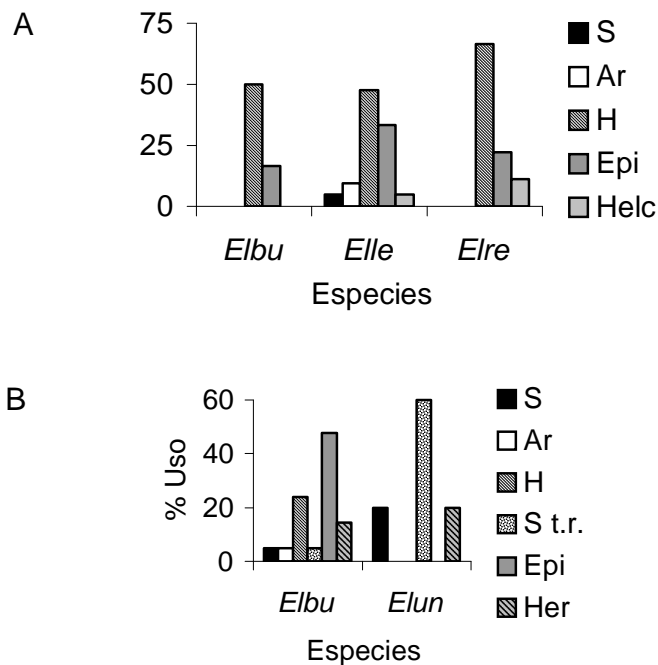
Todas las especies fueron generalistas de microhábitats (Tabla 4). Sin embargo, *E. buckleyi*, fue más especialista en el pastizal, utilizando preferentemente el suelo (Fig. 8C). En interior de bosque, esta especie utiliza varios microhábitats (e.g., hojarasca, epifitas, suelo), exceptuando los helechos. En borde de bosque, *E. buckleyi* fue más común encontrarla sobre el suelo, en la hojarasca o sobre troncos de arbustos.

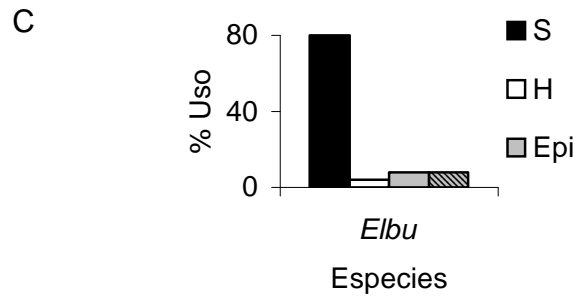
Los solapamientos de hábitat y microhábitats entre las especies variaron desde cero hasta solapamiento total ($\Phi_{jk} = 1$) (Tabla 5). En el bosque maduro, *E. leoni* y *E. repens* presentaron un solapamiento total entre ellas, ya que ambas habitan en interior de bosque. Ninguna de estas especies se solapó totalmente con *E. buckleyi*,

debido a que esta especie utiliza con más frecuencia el borde de bosque (Tabla 5, Fig. 7). En el bosque BM se presentó un alto solapamiento entre las especies existentes, particularmente entre *E. leoni* y *E. repens*, las cuales utilizan la mayoría de los microhábitats disponibles. *Eleutherodactylus buckleyi* se solapó poco con las otras especies, debido a su baja proporción de uso de los microhábitats disponibles. Además, en sintopía con otras especies, utilizó con mayor frecuencia sitios diferentes a los utilizados por las otras dos especies.

En el bosque BR, las dos especies (*E. buckleyi* y *E. unistrigatus*) que comparten este sitio mostraron un solapamiento alto de hábitat, ya que ambas se encontraron con mayor frecuencia en interior de bosque (un solo individuo de *E. buckleyi* se encontró en borde de bosque). Los solapamientos de microhábitat en el bosque BR fueron bajos. Aunque ambas especies ocupan varios microhábitats, los sitios más frecuentados por cada especie fueron distintos entre ellas, y los sitios que fueron utilizados en común por ambas especies, son utilizados en frecuencias diferentes (Fig. 8).

Figura 8. Porcentaje de uso de microhábitat en bosque maduro (A), bosque en regeneración (B) y en pastizal (C) de los anuros presentes en Santa Helena. Microhábitats: S., suelo; Ar., arbusto; H., hojarasca; St.r., sobre troncos o ramas; Epi., epifitas; Herb., herbáceas. Abreviaturas de especies como en figura 5.





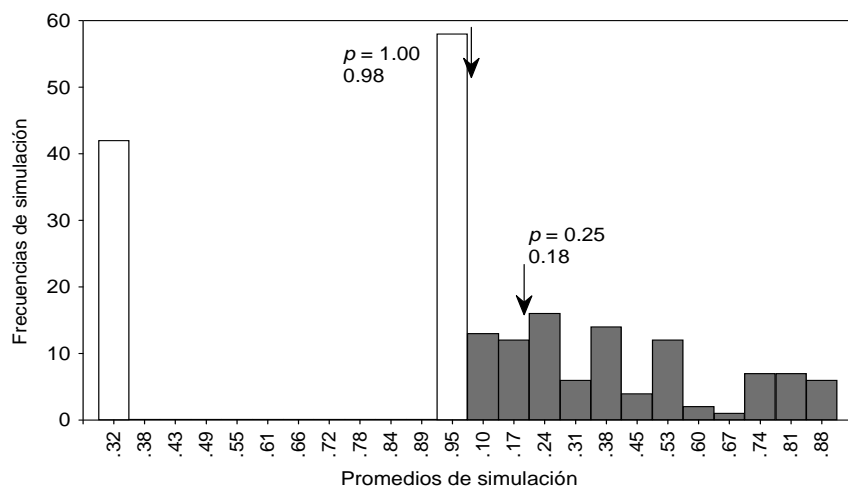
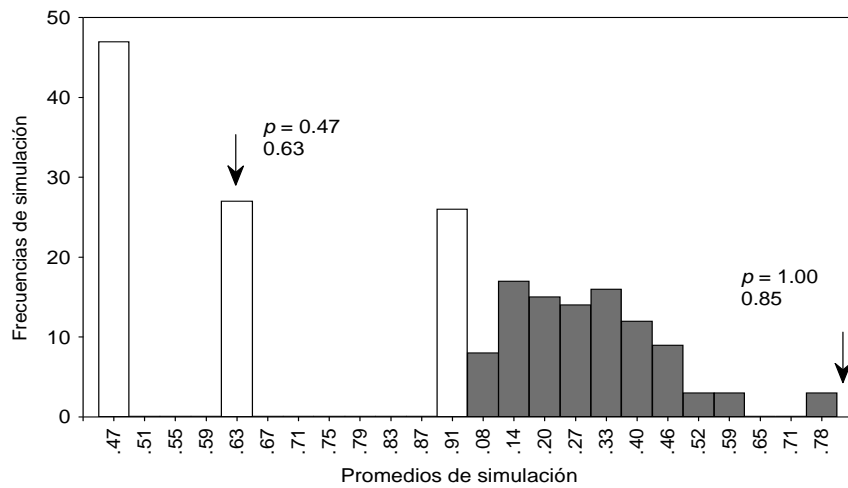
Con base en los datos obtenidos, no se encontró una estructura en el ensamble de especies de anuros presentes en Santa Helena. Los promedios observados de solapamiento de hábitat y microhábitat entre las especies fueron mayores que los promedios de solapamiento esperados al azar (Fig. 9).

Tabla 5. Valores de solapamiento en la utilización de hábitats (encima de la diagonal) y microhábitats (debajo de la diagonal) en bosque maduro (arriba) y en bosque en regeneración (abajo) para los anuros de Santa Helena. En paréntesis se indica tamaño de muestra. Abreviaturas de especies como en figura 5.

Spp.	Elbu (6)	Elle (21)	Elre (9)
Elbu		0,45	0,45
Elle	0,80		1,00
Elre	0,83	0,94	

Spp.	Elbu (21)	Elun (5)
Elbu		0.34
Elun	0.18	

Figura 9. Promedio observado y esperado del solapamiento de nicho de hábitat/microhábitat de anuros presentes en los bosques maduro (arriba) y regeneración (abajo) de Santa Helena. Flechas indican promedio observado. El valor p es la probabilidad de observar un promedio de traslape más pequeño que el promedio esperado (100 iteraciones de pseudocomunidades). Hábitat (barras blancas); microhábitat (barras grises).



7. DISCUSIÓN

7.1 DIVERSIDAD DE ESPECIES

La baja riqueza y diversidad de especies de anuros presentes en la Reserva de Santa Helena siguió el patrón ecológico de reducción de especies de ranas relacionada con la altitud⁸², el cual parece estar condicionado por las severas condiciones físico-climáticas (e.g., temperatura) de ambientes montanos y particularmente extremos⁸³. El bajo número de especies de este estudio no es sorprendente, y muy similar a otros estudios con anuros en el departamento de Nariño^{84 85}, ya que en distintas localidades de ecosistemas de alta montaña, la riqueza de anuros no supera las 10 especies⁸⁶. Es importante resaltar que fue raro que en ésta localidad no se hayan registrado otras especies de anuros de otros géneros, en particular sapos de los géneros *Atelopus* y *Osornophryne*, como sí se han registrado en otras localidades de alta montaña al sur de Colombia^{87 88}. En el caso de *Atelopus*, la ausencia de esta especie se explica por la falta de arroyos en el sitio de estudio, los cuales son vitales para este género de sapos porque los utilizan como sitios de desove y hábitat de larvas⁸⁹. Respecto a *Osornophryne*, es muy poco lo que se conoce sobre la biología y ecología de este género de sapos y por lo tanto no hay explicaciones para su ausencia⁹⁰.

La presencia de pocas especies del género *Eleutherodactylus* en el sitio de estudio también siguió el patrón encontrado en los Andes Colombianos. En los ecosistemas de alta montaña, la composición faunística de anuros está limitada a unas pocas especies de unos cuantos géneros, las cuales son en su mayoría ranas del género *Eleutherodactylus*^{91 92 93 94}. Las condiciones ecológicas de las altas montañas

⁸⁴ Lynch, J.D. 1986. Origins of the high Andean herpetological fauna. Pp. 478-499. *En*: High Altitude Tropical Biogeography (Vuilleumier, F. & Monasterio, M., eds.). Oxford University Press, Oxford

⁸³ Navas, C.A. 1999. Op. Cit. p. 18

⁸⁴ Narváez, I.H. & Narváez, C.A. 2002. Evaluación ecológica de anuros en las Lagunas de Telpis y Mejía Santuario de Flora y Fauna Galeras. Trabajo de grado. Programa de Biología. Universidad de Nariño

⁸⁵ Benavides, J. & Gómez, L. 2005. Ecología trófica de la comunidad de anuros presentes en la Laguna Negra Santuario de Flora y Fauna Galeras. Trabajo de grado. Programa de Biología. Universidad de Nariño

⁸⁶ Lynch, J.D. 1999. Ranas pequeñas, la geometría de la evolución, y la especiación en los Andes Colombianos. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 23: 143-159

⁸⁷ Acosta-Galvis, A.R. 2000. Ranas, salamandras, y caecilias (Tetrapoda: Amphibia) de Colombia. *Biota Colombiana* 1: 289-319

⁸⁸ Mueses-Cisneros, J.J. 2003. El género *Osornophryne* (Amphibia: Bufonidae) en Colombia. *Caldasia* 25: 419-427

⁸⁹ Duellman, W.E. & Trueb, L. 1994. Op. cit. p.17

⁹⁰ Bernal-Bautista, M. & Quevedo-Gil, A. 2004. Sapito de páramo. *Osornophryne percrassa*. Pp. 356-359. *En*: Libro Rojo de Anfibios de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia (Rueda-Almonacid, J.V., Lynch, J.D. & Amézquita, A., eds.). Conservación Internacional, Colombia, Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá, Colombia

⁹¹ Duellman, W.E. 1979. The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation and present communities. Pp. 371-459. *En*: The South American Herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Monogr. 7 (Duellman, W.E., ed.). The Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence, Kansas

⁹² Lynch, 1999. op. cit., pág. 38

restringen en formas diferentes la diversidad de estos vertebrados, ya que existen factores abióticos limitantes como la disponibilidad de oxígeno, agua y temperatura que parecen estar influenciando la diversidad de anuros en grandes altitudes. Debido a que los anuros son animales con bajos requerimientos energéticos por su condición de ectodermos, no existen altas demandas de oxígeno para su metabolismo⁹⁵ y ello no parece restringir la diversidad de especies en los páramos⁹⁶. Por el contrario factores típicos de los ecosistemas de alta montaña como una baja temperatura ambiental y poca humedad relativa si parecen restringir la diversidad de anuros en estos ecosistemas, ya que afectan su desempeño fisiológico^{97 98}.

La dependencia de los anuros a los ambientes acuáticos para su reproducción es otro factor limitante para este grupo de vertebrados⁹⁹. Aparte de la disminución de especies de anuros a través del aumento en la altitud, los modos reproductivos de los anuros están conduciendo a que se observe un recambio en las especies a través del gradiente altitudinal, volviéndose unos taxas más representativos que otros. El mayor número de especies del género *Eleutherodactylus* en las altas montañas esta asociado a su independencia de los cuerpos de agua para la reproducción (desarrollo directo) y dado que en estos ecosistemas los cuerpos de agua son escasos, principalmente los lóticos, habrá una mayor representatividad de estas especies que de otras más asociadas a ambientes lóticos o lénticos para su reproducción (e.g., *Atelopus*, centrolenidos)¹⁰⁰.

Respecto a la temperatura del agua donde se reproducen los anuros, se sabe que esta afecta a los anuros en procesos de termorregulación¹⁰¹, tasas de asimilación y crecimiento¹⁰² y locomoción¹⁰³. Por lo tanto, especies que no utilizan los ambientes acuáticos para reproducirse, como las ranas *Eleutherodactylus*, no estarán expuestas a las implicaciones fisiológicas negativas impuestas por la temperatura. No obstante, en ecosistemas de alta montaña si existen especies como *Dendropsophus labialis* (en pozos) y distintas especies de *Atelopus* (en quebradas)

⁹³ Lynch & Suárez-Mayorga, 2002. Op. cit., pág. 18

⁹⁴ Navas, 1999. Op. cit., pág. 18

⁹⁵ Pough, F.H. 1980. Op. cit. p.21

⁹⁶ Navas, C.A. 2003. Op. cit. p.18

⁹⁷ Ibid

⁹⁸ Rome, L.C., Stevens, E.D. & John-Alder, H.B. 1992. The influence of temperature and thermal acclimation on physiological function. Pp. 183-205. En: Environmental Physiology of the Amphibians (Feder, M.E. & Burggren, W.W., eds.). The University of Chicago Press, Chicago

⁹⁹ Duellman & Trueb, 1994. Op. cit., pág. 17

¹⁰⁰ Duellman, W.E. 1988. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 79-104

¹⁰¹ Hutchison, V.H. & Dupré, R.K. 1992. Thermoregulation. Pp. 206-249. En: Environmental Physiology of the Amphibians (Feder, M.E. & Burggren, W.W., eds.). The University of Chicago Press, Chicago

¹⁰² Larsen, L.O. 1992. Feeding and digestion. Pp. 378-394. En: Environmental Physiology of the Amphibians (Feder, M.E. & Burggren, W.W., eds.). The University of Chicago Press, Chicago

¹⁰³ Rome, L.C., Stevens, E.D. & John-Alder, H.B. 1992. Op. cit. p. 39

que utilizan los cuerpos de agua para reproducirse^{104 105} pero ellas presentan mecanismos para hacer frente a los efectos negativos de la temperatura acuática¹⁰⁶.

El patrón de abundancia de serie geométrica de las especies del ensamble de anuros en los dos bosques estudiados en esta localidad, con muy pocas especies dominantes y muchas especies raras es muy común en comunidades de *Eleutherodactylus* en altas montañas¹⁰⁷. Esto también está mostrando que estas comunidades de anuros son simples en su estructura y más en comunidades pequeñas¹⁰⁸.

Las diferencias en la diversidad que se dieron entre bosque maduro y el bosque de regeneración mostraron un patrón, el cual fue el recambio de especies entre ellos, con especies particulares a cada uno de ellos y una especie presente en todos los bosques que aumentó su abundancia en los bosques más perturbados. Aquí se puede considerar que tal patrón fue debido a diferencias estructurales de las distintas coberturas presentes en Santa Helena, según Munar¹⁰⁹. Aunque en este estudio no se cuantificaron variables de vegetación de las distintas coberturas estudiadas, con las cuales relacionar y/o explicar las diferencias en la diversidad de anuros, si se ha demostrado que los ensambles de anuros varían en su riqueza, composición y abundancia dependiendo de las características estructurales de los hábitats^{110 111 112 113}, las cuales si pueden hacer variar las propiedades físicas, bióticas y climáticas (e.g., humedad, niveles de radiación, condiciones termales) que afectan a los anuros^{114 115}.

Gutiérrez-Cárdenas¹¹⁶ encontró en su estudio con una comunidad de anuros premontanos, que *Eleutherodactylus factiosus*, una especie muy común en la región donde él trabajó, era mucho más abundante en el bosque más perturbado respecto al más conservado, los cuales fueron identificados con base en variables estructurales de vegetación.

¹⁰⁴ La Marca, E., Lips, K.R., Lötters, S., Puschendorf, R., Ibáñez, R., Rueda-Almonacid, J.V., Schulte, R., Marty, C., Castro, F., Manzanilla-Puppo, J., García-Pérez, J.E., Bolaños, F., Chaves, G., Pounds, J.A., Toral, E. & Young, B.E. 2005. Catastrophic population declines and extinctions in Neotropical harlequin frogs (Bufonidae: *Atelopus*). *Biotropica* 37: 190-201

¹⁰⁵ Lüddecke, H. 2002. Variation and trade-off in reproductive output of the Andean frog *Hyla labialis*. *Oecologia* 130: 403-410

¹⁰⁶ Lüddecke, H. 2001. Effects of water temperature and body size on dive time of the Andean frog *Hyla labialis*. *Amphibia-Reptilia*. 22: 373 - 377

¹⁰⁷ Lynch, J.D. & Duellman, W.E. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in Western Ecuador: systematics, ecology and Biogeography. Special publication No. 23. Natural History Museum The University of Kansas, Lawrence, Kansas. 336 pp.

¹⁰⁸ Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1999. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega, Barcelona, España

¹⁰⁹ Munar, D.M., Cevallos, C.E. & Casas, C. 2004. Op. Cit. p.24

¹¹⁰ Vonesh, J.R. 2001. Patterns of richness and abundance in a tropical African leaf-litter herpetofauna. *Biotropica* 33: 502-510

¹¹¹ Pineda, E. & Halffter, G. 2004. Op. Cit. p.15

¹¹² Gutiérrez-Lamus, D.L., Serrano, V.H. & Ramírez-Pinilla, M.P. 2004. Op. Cit. p.15

¹¹³ Gutiérrez-Cárdenas, 2005. Op. cit., pág. 15

¹¹⁴ Urbina-C. & Londoño-M., 2003. Op. cit., p.19

¹¹⁵ Gutiérrez-Lamus, Serrano & Ramírez-Pinilla, 2004. Op. cit., pág. 15

¹¹⁶ Gutiérrez-Cárdenas, P.D.A. 2005. Op. cit., pág. 15

Cambios abruptos en los niveles de radiación solar y velocidad del viento y los cambios consecuentes en los niveles de humedad y temperatura, han sido correlacionados con diferencias en la cobertura de dosel entre distintos tipos de bosques (e.g., bosque maduro versus bosque en regeneración en este estudio) y sus consecuencias biológicas sobre las comunidades^{117 118}. Los anfibios, por sus características morfológicas y fisiológicas, son muy sensibles a transiciones abruptas en las características ambientales físicas y climáticas, limitándolos a asociarse principalmente a ambientes relativamente frescos y húmedos¹¹⁹. De acuerdo a esto, la mayor riqueza de anuros en el bosque maduro de la Reserva de Santa Helena, puede estar asociado con la existencia de condiciones óptimas de microhábitat (e.g., mayor cantidad y profundidad de hojarasca) y de humedad que no se encuentran en ambientes más abiertos y/o perturbados como los bosques en regeneración o los pastizales. En estos últimos, las condiciones climáticas son mucho más rigurosas para las ranas^{120 121} por los altos niveles de radiación solar y temperatura que reducen la humedad de su piel necesaria para el intercambio gaseoso¹²².

La composición de especies fue diferente entre los tres estados sucesionales presentes en la Reserva de Santa Helena, lo que probablemente está relacionado con los hábitos de vida registrados para estas especies. La ocurrencia común de *E. buckleyi* en los tres estados sucesionales, al parecer está reflejando los hábitos generalistas de esta especie respecto a la ocupación de distintos hábitats. A través del rango de distribución de esta especie, desde el sur de la Cordillera Central en Colombia hasta la región norte del Ecuador¹²³ y desde bosques nublados hasta páramos, se ha observado a *E. buckleyi* ocupando bosques primarios, secundarios (= regeneración), pajonales y áreas de cultivos agrícolas^{124 125 126}.

A diferencia de *E. buckleyi*, las otras tres especies de ranas registradas en este estudio estuvieron sólo asociadas a un estado sucesional de vegetación. Comúnmente, la rana *E. unistrigatus* ha sido registrada en potreros en todo su rango de distribución, tanto altitudinal como latitudinal^{127 128 129}, pero en este estudio sólo fue encontrada en el bosque en regeneración. Sin embargo, en Santa Helena estos bosques son muy perturbados debido a las cercanías con los sitios de constante actividad humana. Por lo tanto, es muy probable que tales sitios sean tan simples en

¹¹⁷ Murcia, 1995. Op. cit., pág. 17

¹¹⁸ Saunders, Hobbs & Margules, 1991. Op. cit., pág. 17

¹¹⁹ Duellman & Trueb, 1994. Op. cit., pág. 17

¹²⁰ Navas, C.A. 1996. Op. cit., pág. 18

¹²¹ Navas, 1999. Op. cit., pág. 18

¹²² Duellman & Trueb, 1994. Op. cit., pág. 17

¹²³ Lynch, J.D. 1981. Leptodactylid frogs of the genus *Eleutherodactylus* in the Andes of northern Ecuador and adjacent Colombia. Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 72: 1-46

¹²⁴ Frolich, L.M., Schultz, N., Almeida, D. & Nogales, F. 2003. Las Ranas de los Andes norte de Ecuador: Cordillera Oriental. Ediciones Abya Yala, Quito, Ecuador. 78 pp.

¹²⁵ Narváez-E., M.T. 2000. Distribución ecológica de anuros en áreas de conservación de la cuenca alta del Río Guamuez, sur oriente de Nariño. Trabajo de grado. Programa de Biología. Universidad de Nariño

¹²⁶ Narváez & Narváez, 2002. Op. cit., pág. 38

¹²⁷ Lynch, 1981. Op. cit., pág. 41

¹²⁸ Lynch & Duellman, 1997. Op. cit., pág. 40

¹²⁹ Lynch & Suárez-Mayorga, 2002. Op. cit., pág. 18

comparación con el bosque maduro y que no haya un ecotono tan marcado entre el bosque en regeneración y las áreas de pastizales, permitiéndole a *E. unistrigatus* utilizar dicho hábitat. A diferencia de otros estudios donde esta especie se consideró una especie abundante¹³⁰, aquí ocurrió lo contrario. La baja ocurrencia de esta especie en los muestreos no estuvo relacionada con épocas reproductivas. Según Lynch¹³¹ y Lynch y Duellman¹³², *E. unistrigatus* se reproduce entre los meses de diciembre y marzo, donde son más comunes los individuos adultos, versus las épocas no reproductivas el resto del año, cuando son comunes tanto individuos juveniles como adultos. Durante este estudio, sin embargo, las visitas se realizaron en épocas reproductivas (enero y marzo) y en no-reproductivas (abril, junio y julio) y en todos la abundancia de esta especie fue baja, colectando entre uno y cinco individuos.

Por último, la amplia ocurrencia de *E. leoni* y *E. repens* en el bosque maduro en Santa Helena no difiere con lo reportado por otros investigadores^{133 134 135 136 137}. Sin embargo, *E. leoni* no es una especie propia del páramo¹³⁸ ni tampoco a hábitats boscosos, ya que también puede encontrarse escasamente en sitios con parcelas agrícolas, en helechales o en pastizales^{139 140 141}.

7.2. USO DE HÁBITATS Y MICROHÁBITATS

Encontrar todos los individuos de *E. leoni* y *E. repens* en interior de bosque maduro y la mayoría de individuos de *E. buckleyi* en el borde bosque, puede explicarse desde un punto de vista fisiológico en los anuros. Teniendo en cuenta la relación corporal área/volumen, es claro que en especies pequeñas, las cuales tienen más área superficial respecto a su volumen, las pérdidas de humedad corporal son mayores que en especies grandes¹⁴². En este caso, las dos primeras especies son las más pequeñas, mientras que *E. buckleyi* es la especie de mayor tamaño. Aunque *E. leoni* ocupa áreas no boscosas en regiones montañas, en bosques alto-andinos esta especie posiblemente sólo se encuentra dentro del bosque debido a que por su gran relación área/volumen pierde mucho más humedad en un ambiente termalmente más riguroso que regiones por debajo de estos ecosistemas¹⁴³.

¹³⁰ Narváez-E., 2000. Op. cit., pág. 38

¹³¹ Lynch, 1981 Op. cit., pág. 41

¹³² Lynch & Duellman, 1997. Op. cit., pág. 40

¹³³ Frolich, Schultz, Almeida & Nogales. Op. cit., pág. 41

¹³⁴ Lynch, J.D. 1976. Three new leptodactylid frogs (genus *Eleutherodactylus*) from the Andean slopes of Colombia and Ecuador. *Herpetologica* 32: 310-317

¹³⁵ Lynch, J.D. 1984. A new species of *Eleutherodactylus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) from southern Andean Colombia. *Herpetologica* 40: 234-237

¹³⁶ Lynch & Duellman, 1997. Op. cit., pág. 40

¹³⁷ Toral-C., E., Feisinger, P. & Crump, M.L. 2002. Frogs and a cloud-forest edge in Ecuador. *Conserv. Biol.* 16: 735-744

¹³⁸ Lynch & Suárez-Mayorga, 2002. Op. cit., pág. 18

¹³⁹ Lynch, 1976. Three new leptodactylid frogs (genus *Eleutherodactylus*) from the Andean slopes of Colombia and Ecuador. *Herpetologica* 32: 310-317

¹⁴⁰ Lynch & Duellman, 1997. Op. cit., pág. 40

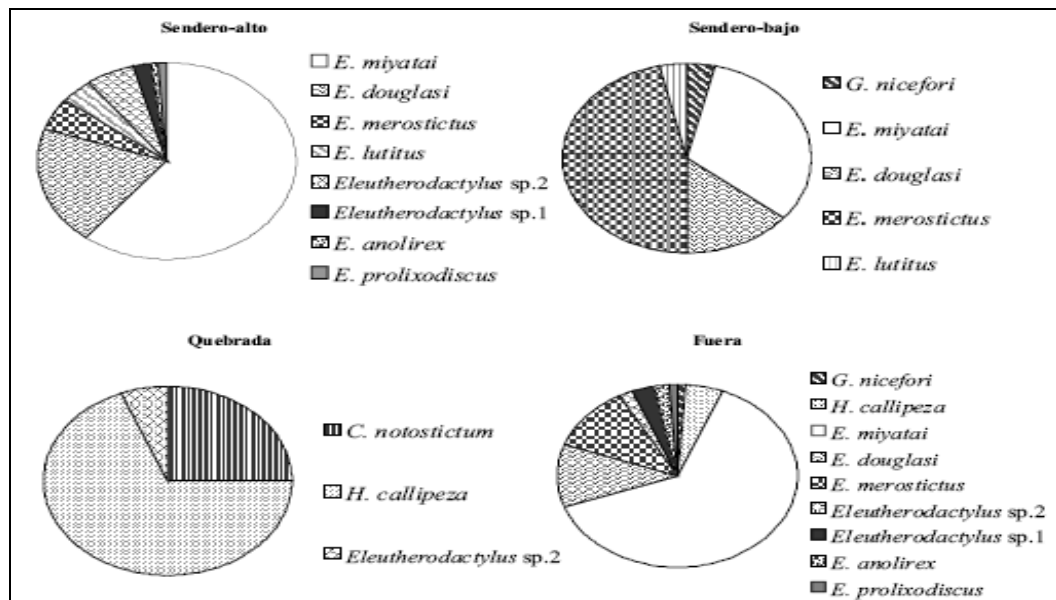
¹⁴¹ Toral-C., Feisinger & Crump, 2002. Op. cit., pág. 42

¹⁴² Duellman & Trueb, 1994. Op. cit., pág. 17

¹⁴³ Navas, 1996. Op. cit., pág. 18

Según la figura 10 (Figura 1 en Arroyo *et al.*¹⁴⁴), que muestra la riqueza y abundancia de especies en un bosque nublado entre 2200-2400 msnm, se puede deducir que la mayoría de especies pequeñas (LRC 13-26 mm) de ranas *Eleutherodactylus* fueron más abundantes en interior de bosque que en áreas abiertas. Aunque tales resultados no fueron discutidos por ellos, éstos indican que *E. miyatai*, una especie pequeña de tamaño similar a *E. leoni*, también fue muy abundante en áreas no boscosas como sucede con las poblaciones de *E. leoni* en bosques nublados. De acuerdo a esto, se podría concluir que en las regiones montañas las condiciones climáticas no son tan rigurosas respecto al los bosques alto-andinos, permitiendo a las especies pequeñas ocupar distintos ambientes en áreas abiertas y en interior de bosque. No obstante, como *E. miyatai* no habita en ecosistemas de alta montaña, no habría evidencias que indicaran que ésta especie tendría comportamientos similares a los de *E. leoni* cuando ocurre en bosques alto-andinos. Algo importante de estos resultados es que las especies de ranas como *E. leoni* pueden tener comportamientos distintos en el uso de hábitats, como especies generalistas o especialistas, dependiendo de las condiciones ambientales de las regiones donde están presentes.

Figura 10. Riqueza y abundancia de especies de anuros en un bosque nublado en la Estación el Rasgón (departamento de Santander, Colombia). Los sitios de muestreo en el sitio fueron “sendero-alto”, “sendero bajo”, “quebrada” y “fuera”, donde los tres primeros son sitios al interior de bosque. Aquí se muestra como especies pequeñas (LRC = 13-26 mm) de *Eleutherodactylus* fueron más abundantes en los sitios al interior de bosque. Especies pequeñas: *Eleutherodactylus* (*anolirex*, *bicolor*, *douglasi*, *lutitus*, *merostictus*, *miyatai* y *prolixodiscus*). Fuente: Arroyo et al. 2003.



¹⁴⁴ Arroyo, S., Jerez, A. & Ramírez-Pinilla, M.P. 2003. Anuros de un bosque de niebla de la Cordillera Oriental de Colombia. *Caldasia* 25:153-167

De igual manera, si el hecho del efecto diferencial en la pérdida de humedad respecto a la relación área/volumen se aplica para los individuos pequeños (= juveniles) dentro de una especie grande como *E. buckleyi*, se espera que los primeros eviten la desecación permaneciendo en sitios no expuestos a factores desecantes como el viento. La presencia de sólo individuos pequeños ($\bar{X} = 18.6$ mm, $n = 2$) de *E. buckleyi* en el interior de bosque e individuos grandes ($\bar{X} = 27.5$ mm, $n = 2$) en el borde de bosque, puede estar apoyando esta hipótesis. Teniendo en cuenta los resultados para *E. buckleyi* en este estudio, esta especie se puede sugerir como una especie de áreas abiertas y generalista, dado que ocupa diversos hábitats y es principalmente abundante en las áreas abiertas como el pajonal. En el bosque en regeneración, aunque fue más abundante en el interior de bosque que en el borde, la similitud en la estructura de estas dos zonas permite asumir que para esta especie es indiferente permanecer en uno u otro hábitat (borde o interior de bosque).

La baja abundancia de *E. unistrigatus* y la presencia de esta especie en el interior de bosque en regeneración puede estar relacionado con el hecho de que los bosques alto-andinos pueden ser un ambiente demasiado frío para su reproducción¹⁴⁵, pero contrarresta tal presión ambiental buscando sitios más protegidos de la desecación o el extremo frío para el desarrollo de sus huevos. Por otro lado, la presencia en interior de este tipo de bosque no niega que sea una especie particular de áreas abiertas, pero que puede ingresar al bosque¹⁴⁶.

Al igual que en este estudio, es común que los ensambles de especies de ranas *Eleutherodactylus* utilicen una amplia variedad de microhábitats, desde estratos bajos como la hojarasca, troncos caídos, plantas herbáceas, hasta estratos arbustivos y arbóreos^{147 148 149 150 151 152 153}. En estos estudios se indica de manera general que, aunque existe una variedad de microhábitats utilizados, no hay un particular hábitat en común para todas las especies del ensamble. En este estudio, aunque también se evidenció el uso de distintos microhábitats, si se encontró que la hojarasca fue el microhábitat donde se registró con mayor frecuencia los individuos de todas las especies de ranas en Santa Helena. Los microhábitats donde se registraron las especies de ranas de este estudio no difieren mucho de aquellos reportados por la literatura^{154 155 156 157}, aunque para *E. repens* se registran otros microhábitats distintos a los reportados por Lynch¹⁵⁸.

¹⁴⁵ Lynch, 1981. Op. cit. pág. 41

¹⁴⁶ Ibid.

¹⁴⁷ Arroyo, Jerez & Ramírez-Pinilla, 2003. Op. cit., pág. 43

¹⁴⁸ Gutiérrez-Cárdenas, 2005. Op. cit., pág. 15

¹⁴⁹ Herrera-Montes, Olaya-M. & Castro-H., 2004. Op. cit., pág. 15

¹⁵⁰ Lynch, J.D. & Burrowes, P.A. 1990. The frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Family Leptodactylidae) at the La Planada Reserve in southwestern Colombia with descriptions of eight new species. Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 136: 1-31

¹⁵¹ Lynch & Duellman, 1997. Op. cit., pág. 40

¹⁵² Miyamoto, M.M. 1982. Vertical habitat use by *Eleutherodactylus* frogs (Leptodactylidae) at two Costa Rican localities. Biotropica 14: 141-144

¹⁵³ Rincón-Franco & Castro-H., 1998. Op. cit., pág. 15

¹⁵⁴ Lynch, 1976. Op. cit., pág. 44

¹⁵⁵ Lynch, 1981. Op. cit., pág. 41

La disponibilidad de humedad y temperatura ambiental son factores abióticos que presumiblemente restringen la distribución de las especies de anfibios¹⁵⁹. Para los anfibios que habitan en grandes altitudes, estos factores parecen muy críticos para su fisiología¹⁶⁰. De hecho, se ha demostrado que tales factores correlacionados con su fisiología pueden condicionar a los anfibios a asociarse a determinados microhábitats en limitadas áreas geográficas¹⁶¹, y donde estén menos expuestos a la rigurosidad climática de estos sitios¹⁶². Entre los distintos microhábitats que existen dentro de una asociación vegetal, la hojarasca se considera un microhábitat con una relativa estabilidad termal¹⁶³ y alta disponibilidad de humedad^{164 165}, que en muchos casos determina la composición, riqueza y abundancia de la herpetofauna^{166 167 168}.

Los anfibios, por sus características tegumentarias y los requerimientos fisiológicos, necesitan mantener una piel húmeda y fresca¹⁶⁹, es claro que los animales se mantendrán en contacto con los sitios que les provean la humedad necesaria¹⁷⁰. De acuerdo a esto, la alta frecuencia de individuos asociados a la hojarasca en el bosque estaría explicada por la búsqueda de un ambiente con alta disponibilidad de humedad y menos expuestos a factores desecantes (e.g., viento, radiación solar) en una región crítica en estos aspectos¹⁷¹. Lo anterior puede también aplicarse a la alta frecuencia de *E. buckleyi* sobre el suelo en el pajonal, manteniendo quizás un contacto mayor con la humedad del suelo, dado que percharse en herbáceas o arbustos expondría al animal a factores desecantes con mayor intensidad en una área abierta.

Los análisis de pseudocomunidades para uso de hábitat y microhábitat no mostraron que existiera una estructura en el ensamble de *Eleutherodactylus* estudiado. Aparentemente, esto indica que los recursos espaciales cuantificados aquí son utilizados de forma aleatoria¹⁷² y no hay un particionamiento del nicho espacial entre las especies¹⁷³. Entre todas las especies se observó un solapamiento alto en el uso

¹⁵⁶ Lynch, 1984. Op. cit., pág. 42

¹⁵⁷ Lynch & Duellman, 1997. Op. cit., pág. 40

¹⁵⁸ Lynch, 1984. Op. cit., pág. 42

¹⁵⁹ Duellman & Trueb, 1994. Op. cit., pág. 17

¹⁶⁰ Navas, 2003. Op. cit., pág. 18

¹⁶¹ Duellman & Trueb, 1994. Op. cit., pág. 17

¹⁶² Navas, 1999. Op. cit., pág. 18

¹⁶³ Ibid.

¹⁶⁴ Sánchez-Baracaldo, P. 2004. Phylogenetics and biogeography of the Neotropical fern genera *Jamesonia* and *Eriosorus* (Pteridaceae). Am. J. Bot. 91: 274-284

¹⁶⁵ Sato, Y., Kumagai, T., Kume, A., Otsuki, K. & Ogawa, S. 2004. Experimental analysis of moisture dynamics of litter layers – the effects of rainfall conditions and leaf shapes. Hydrol. Process. 18: 3007-3018

¹⁶⁶ Allmon, W.D. 1991. A plot study of forest floor litter frogs, central Amazonia, Brazil. J. Trop. Ecol. 7: 503-522

¹⁶⁷ Scott, N.J., Jr. 1976. The abundance and diversity on the herpetofaunas of tropical forest litter. Biotropica 8: 41-58

¹⁶⁸ Vonesh, 2001. Op. cit., pág. 40

¹⁶⁹ Feder, M.E. 1983. Integrating the ecology and physiology of plethodontid salamanders. Herpetologica 39: 291-310

¹⁷⁰ deMaynadier, P.G. & Hunter, M.L. 1998. Effects of silvicultural edges on the distribution and abundance of amphibians in Maine. Conserv. Biol. 12: 340-352

¹⁷¹ Sánchez-Baracaldo, 2004. Op. cit., pág. 46

¹⁷² Gotelli & Graves, 1996. Op. cit., pág. 29

¹⁷³ Lynch & Burrowes, 1990. Op. cit., pág. 45

de estos recursos, pero fueron mucho mayores entre parejas de especies que ocuparon el mismo hábitat con mayor frecuencia, como *E. leoni* - *E. repens*, las cuales estaban en interior de bosque. Con base en esto, dicha pareja puede considerarse como un gremio funcional^{174 175} respecto al uso del hábitat: especies de interior en bosque maduro ya que pueden estar compitiendo por los mismos recursos, pero de forma diferencial evitando la competencia.

Aparte de esta diferenciación taxonómica por hábitat, también se puede decir que se presentó una diferencia en el uso de hábitats en relación al tamaño corporal: las especies pequeñas (*E. leoni* y *E. repens*) en interior de bosque y las especies grandes como *E. buckleyi* en borde de bosque. Lynch y Duellman¹⁷⁶ y Miyamoto¹⁷⁷, sugirieron una diferencia en el uso de hábitats relacionada con el tamaño corporal en ranas *Eleutherodactylus*, pero ésta se hace con respecto al uso de estratos verticales: especies pequeñas son arbóreas y especies grandes son terrestres. Publicaciones sobre segregación de hábitats en el eje horizontal (e.g., interior versus exterior de bosque) respecto al tamaño corporal no existen, sin embargo, en este estudio se puede sugerir la existencia de esta forma de segregación ecológica en el uso de hábitats para ranas, por lo menos en las del género *Eleutherodactylus*. Sin embargo, esto merece un mayor análisis y obtener un número mayor de datos con los cuales se pueda comprobar esta hipótesis. Agrupando todas las especies de este estudio, los valores altos de solapamiento en el uso de microhábitats se debió principalmente a que todas las especies se encontraron frecuentemente sobre la hojarasca, hecho que puede estar bastante relacionado con las razones ecofisiológicas expuestas anteriormente.

A pesar de no cuantificar la disponibilidad de microhábitats en los bosques de Santa Helena, para determinar si existen recursos limitantes por los cuales las especies podrían competir y en últimas darse un particionamiento en el uso de los microhábitats, los datos permiten concluir que aquí la competencia no es el factor estructurante del ensamble. Aunque no se descarta que haya competencia interespecífica por los recursos espaciales^{178 179}, ésta puede ser muy mínima debido a que no existe una limitación en la disponibilidad de microhábitats^{180 181} o porque algunas especies son más generalistas que otras (e.g., *E. leoni* versus *E. repens*), al encontrarse dentro de un mismo hábitat o al utilizar en diferente frecuencia los microhábitats disponibles¹⁸².

¹⁷⁴ Inger, R.F. & Colwell, R.K. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. Ecol. Monog. 47: 229-253

¹⁷⁵ Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecol. Monogr. 37: 17-350

¹⁷⁶ Lynch & Duellman, 1997. Op. cit., pág. 40

¹⁷⁷ Miyamoto, 1982. Op. cit., pág. 45

¹⁷⁸ Pianka, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 71: 2141-2145

¹⁷⁹ Wisheu, I.C. 1998. How organisms partition habitats: different types of community organization can produce identical patterns. Oikos 83: 246-258

¹⁸⁰ Lynch, J.D. & Duellman, W.E. 1980. The *Eleutherodactylus* of the Amazonian slopes of the Ecuadorian Andes (Anura: Leptodactylidae). Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 69: 1-86

¹⁸¹ Rotenberry, J.T. & Wiens, J.A. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. Ecology 61: 1228-1250

¹⁸² Vitt, L.J., Souza, R.A., Sartorius, S.S., de Avila-Pires, T.C.S. & Espósito, M.C. 2000. Comparative ecology of sympatric *Gonatodes* (Squamata: Gekkonidae) in the western Amazon of Brazil. Copeia 2000: 83-95

Al igual que en otros estudios con anuros^{183 184 185 186}, este trabajo es una evidencia más sobre la ausencia de particionamiento del nicho espacial a lo largo de los ejes de hábitat y microhábitats, sugiriendo que si pueden existir otros factores estructurantes de los ensambles¹⁸⁷ como el uso de diferentes tipos de presas^{188 189}^{190 191}. Este factor esta por evaluarse para todas las especies encontradas en Santa Helena, además del análisis al interior de los gremios que aquí se proponen, ya que se ha postulado que en muchos casos, segregación de nichos es mucho más marcada entre las especies al interior de los gremios¹⁹² o dentro de grupos de especies emparentadas filogenéticamente por efecto de la inercia filogenética^{193 194} como lo son *E. leoni* y *E. repens*, ambas del grupo *E. myersi* según Lynch & Duellman¹⁹⁵.

Aparte de las conclusiones relacionadas con los aspectos ecológicos y taxonómicos, aquí también se presenta una conclusión importante que esta más relacionada con los aspectos de conservación ambiental. En este estudio se evidenció que en la Reserva Natural de Santa Helena habitan tres especies de *Eleutherodactylus* asociadas cada una a un biotopo diferente. La importancia de estos resultados radica en el hecho de que la presencia de una heterogeneidad del paisaje regional conlleva al mantenimiento de una gran diversidad beta¹⁹⁶ y que la desaparición de ella por homogenización del paisaje como sucede ampliamente en ecosistemas de alta montaña, en especial en los bosques, llevaría a una simplificación en las comunidades de anuros¹⁹⁷.

¹⁸³ Gutiérrez-Lamus, Serrano & Ramírez-Pinilla, 2004. Op. cit., pág. 15

¹⁸⁴ Herrera-Montes, Olaya-M. & Castro-H., 2004. Op. cit., pág. 15

¹⁸⁵ Lynch & Duellman, 1980. Op. cit., pág. 45

¹⁸⁶ Rincón-Franco & Castro-H., 1998. Op. cit., pág. 15

¹⁸⁷ Putman, R.J. 1996. Community Ecology. Chapman & Hall, London

¹⁸⁸ Lynch & Burrowes, 1990. Op. cit., pág. 45

¹⁸⁹ Parmelee, J.R. 1999. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. Sci. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas 11: 1-59

¹⁹⁰ Toft, C.A. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. Oecologia 45: 131-141

¹⁹¹ Toft, C.A. 1985. Op. cit., p. 17

¹⁹² Inger & Colwell, 1977. Op. cit., pág. 47

¹⁹³ Gainsbury & Colli, 2003. Op. cit., pág. 29

¹⁹⁴ Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. Science 235: 167-171

¹⁹⁵ Lynch & Duellman, 1997. Op. cit., pág. 40

¹⁹⁶ Primack, R., Rozzi, R., Feinsinger, P., Dirzo, R. & Massardo, F. 2001. Fundamentos de conservación biológica. Fondo de Cultura Económica, México. 797 pp.

¹⁹⁷ Rueda-Almonacid, J.V., Lynch, J.D. & Amezcua, A. (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.

BIBLIOGRAFÍA

- ACOSTA-GALVIS, A.R. 2000. Ranas, salamandras, y caecilias (Tetrapoda: Amphibia) de Colombia. *Biota Colomb.* 1: 289-319
- ALFORD, R.A. & RICHARDS, S.J. 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 30: 133-165
- ALLMON, W.D. 1991. A plot study of forest floor litter frogs, central Amazonia, Brazil. *J. Trop. Ecol.* 7: 503-522
- ARDILA, M.C. & ACOSTA, A.R. 2000. Anfibios. Pp. 344-352. En: Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna de Colombia (Rangel Ch., J.O., ed.). Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá
- ARDILA-ROBAYO, M.C & MALDONADO-SILVA, R.A. 2004. Sapito Arlequín de Nariño. *Atelopus ignescens*. Pp. 132-136. En: Libro Rojo de Anfibios de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia (Rueda-Almonacid, J.V., Lynch, J.D. & Amézquita, A., eds.). Conservación Internacional, Colombia, Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá, Colombia
- ARROYO, S., JEREZ, A. & RAMÍREZ-PINILLA, M.P. 2003. Anuros de un bosque de niebla de la Cordillera Oriental de Colombia. *Caldasia* 25:153-167
- BEGON, M., HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R. 1999. Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega, Barcelona, España
- BENAVIDES, J. & GÓMEZ, L. 2005. Ecología trófica de la comunidad de anuros presentes en la Laguna Negra, Santuario de Flora y Fauna Galeras. Trabajo de grado. Programa de Biología. Universidad de Nariño
- BERNAL-BAUTISTA, M. & QUEVEDO-GIL, A. 2004. Sapito de páramo. *Osornophryne percrassa*. Pp. 356-359. En: Libro Rojo de Anfibios de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia (Rueda-Almonacid, J.V., Lynch, J.D. & Amézquita, A., eds.). Conservación Internacional, Colombia, Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá, Colombia
- BERNAL, M.H., PÁEZ, C.A. & VEJARANO, M.A. 2005. Composición y distribución de los anfibios de la cuenca del río Coello (Tolima), Colombia. *Actual. Biol.* 27: 87-92
- BLAUSTEIN, A.R. & WAKE, D.B. 1995. Declive de las poblaciones de anfibios. *Inv. y Cienc.* 225: 8-13

- BUSTAMANTE, M.R., RON, S.R. & COLOMA, L.A. 2005. Cambios en la diversidad en siete comunidades de anuros en los Andes de Ecuador. *Biotropica* 37: 180-189
- CALDWELL, J.P. 1974. Tropical treefrog communities: patterns of reproduction, size and utilization of structural habitat. Ph.D. dissertation, University of Kansas, Lawrence, Kansas
- CEPEDA-QUILINDO, B. & RUEDA-ALMONACID, J.V. 2005. *Atelopus* complejo "ignecens". Pp. 135-136. En: Ranas Arlequines (Rueda-Almonacid, J.V., Rodríguez-Mahecha, J.V., La Marca, E., Lötters, S., Kahn, T. & Angulo, A., eds.). Conservación Internacional, Colombia
- CRUMP, M.L. 2002. Amphibians, reptiles, and their conservation. Linnet Book, North Haven, Connecticut. 149 pp.
- DEMAYNADIER, P.G. & HUNTER, M.L. 1998. Effects of silvicultural edges on the distribution and abundance of amphibians in Maine. *Conserv. Biol.* 12: 340-352
- DIRECCIÓN GENERAL DE ECOSISTEMAS (DGE). 2001. Programa para el Manejo Sostenible y Restauración de Páramos. Minambiente, Rep. de Colombia. 60 pp.
- DUELLMAN, W.E. 1979. The herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation and present communities. Pp. 371-459. *En: The South American Herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal.* Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Monogr. 7 (Duellman, W.E., ed.). The Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence, Kansas
- DUELLMAN, W.E. 1988. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75: 79-104
- DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. 1994. *Biology of Amphibians.* The Johns Hopkins University Press, Baltimore. i-xxiv + 670 pp.
- DUPUIS, L., SMITH, J.N.M. & BUNNELL, F. 1995. Relation of terrestrial-breeding amphibian abundance to tree-stand age. *Conserv. Biol.* 9: 645-653
- ESTUPIÑÁN, R.A. & GALATTI, U. 1999. La fauna anura en áreas con diferentes grados de intervención antrópica de la Amazonia Oriental Brasileña. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 23: 275-286
- FEDER, M.E. 1983. Integrating the ecology and physiology of plethodontid salamanders. *Herpetologica* 39: 291-310
- FROLICH, L.M., SCHULTZ, N., ALMEIDA, D. & NOGALES, F. 2003. Las Ranas de los Andes norte de Ecuador: Cordillera Oriental. Ediciones Abya Yala, Quito, Ecuador. 78 pp.

- GAINSBURY, A.M. & COLLI, G.R. 2003. Lizard assemblages from natural Cerrado enclaves in southwestern Amazonia: the role of stochastic extinctions and isolation. *Biotropica* 35: 503-519
- GALINDO-LEAL, C., CEDEÑO-VÁZQUEZ, J.R., CALDERÓN, R. & AUGUSTINE, J. 2003. Arboreal frogs, tank bromeliads and disturbed seasonal tropical forest. *Contemp. Herpetol.* 1: 1-16.
- GOTELLI, N.J. & GRAVES, G.R. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- GOTELLI, N.J. & ENTSMINGER, G.L. 2001. ECOSIM: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. software published at: <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>
- GUTIÉRREZ-CÁRDENAS, P.D.A. 2005. Diversidad y segregación de nichos en anfibios de montaña en la Reserva La Forzosa (Anorí, Antioquia). Tesis de Maestría para optar al título de Maestría en Bosques y Conservación Ambiental. Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín. Medellín, Colombia. 43 pp.
- GUTIÉRREZ-LAMUS, D.L., SERRANO, V.H. & RAMÍREZ-PINILLA, M.P. 2004. Composición y abundancia de anuros en dos tipos de bosque (natural y cultivado) en la Cordillera Oriental Colombiana. *Caldasia* 26: 245-264
- HERRERA-MONTES, A., OLAYA-M., L.A. & CASTRO-H., F. 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: 265-274
- HUTCHISON, V.H. & DUPRÉ, R.K. 1992. THERMOREGULATION. Pp. 206-249. En: *Environmental Physiology of the Amphibians* (Feder, M.E. & Burggren, W.W., eds.). The University of Chicago Press, Chicago
- IDEAM 2003. Datos climatológicos del área del Complejo Volcánico Doña Juana.
- INGER, R.F. & COLWELL, R.K. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. *Ecol. Monog.* 47: 229-253
- KATTAN, G.H. 2001. Extinción de especies y fragmentación del hábitat en el Neotrópico. Pp. 205-206. En: *Fundamentos de Conservación Biológica* (Primack, R., Rozzi, R., Feinsinger, P., Dirzo, R. & Massardo, F., eds.) Fondo de Cultura Económica, México
- LA MARCA, E., LIPS, K.R., LÖTTERS, S., PUSCHENDORF, R., IBÁÑEZ, R., RUEDA-ALMONACID, J.V., SCHULTE, R., MARTY, C., CASTRO, F., MANZANILLA-PUPPO, J., GARCÍA-PÉREZ, J.E., BOLAÑOS, F., CHAVES, G., POUNDS, J.A.,

- TORAL, E. & YOUNG, B.E. 2005. Catastrophic population declines and extinctions in Neotropical harlequin frogs (Bufonidae: Atelopus). *Biotropica* 37: 190-201
- LARSEN, L.O. 1992. Feeding and digestion. Pp. 378-394. En: *Environmental Physiology of the Amphibians* (Feder, M.E. & Burggren, W.W., eds.). The University of Chicago Press, Chicago
- LIPS, K.R., REASER, J.K. & YOUNG, B.E. 1999. El monitoreo de anfibios en América Latina. Un manual para coordinar esfuerzos. The Nature Conservancy, Washington. 43 pp
- LIPS, K.R., MENDELSON III, J.R., MUÑOZ-ALONSO, A., CANSECO-MÁRQUEZ, L. & MULCAHY, D.G. 2004. Amphibian population declines in montane southern Mexico: resurveys of historical localities. *Biol. Conserv.* 119: 555-56
- LYNCH, J.D. 1976. Three new leptodactylid frogs (genus *Eleutherodactylus*) from the Andean slopes of Colombia and Ecuador. *Herpetologica* 32: 310-317
- LYNCH, J.D. 1981. Leptodactylid frogs of the genus *Eleutherodactylus* in the Andes of northern Ecuador and adjacent Colombia. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 72: 1-46
- LYNCH, J.D. 1984. A new species of *Eleutherodactylus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) from southern Andean Colombia. *Herpetologica* 40: 234-237
- LYNCH, J.D. 1986. Origins of the high Andean herpetological fauna. Pp. 478-499. En: *High Altitude Tropical Biogeography* (Vuilleumier, F. & Monasterio, M., eds.). Oxford University Press, Oxford
- LYNCH, J.D. 1999. Ranas pequeñas, la geometría de la evolución, y la especiación en los Andes Colombianos. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 23: 143-159
- LYNCH, J.D. & BURROWES, P.A. 1990. The frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Family Leptodactylidae) at the La Planada Reserve in southwestern Colombia with descriptions of eight new species. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 136: 1-31
- LYNCH, J.D. & DUELLMAN, W.E. 1980. The *Eleutherodactylus* of the Amazonian slopes of the Ecuadorian Andes (Anura: Leptodactylidae). *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 69: 1-86
- LYNCH, J.D. & DUELLMAN, W.E. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in Western Ecuador: systematics, ecology and Biogeography. Special publication No. 23. Natural History Museum The University of Kansas, Lawrence, Kansas. 336 pp.

- LYNCH, J.D. & SUÁREZ-MAYORGA, A.M. 2002. Análisis biogeográfico de los anfibios paramunos. *Caldasia* 24: 471-480
- LÜDDECKE, H. 2001. Effects of water temperature and body size on dive time of the Andean frog *Hyla labialis*. *Amphibia-Reptilia*. 22: 373 - 377
- LÜDDECKE, H. 2002. Variation and trade-off in reproductive output of the Andean frog *Hyla labialis*. *Oecologia* 130: 403-410
- LUTEYN, J.L. 1999. Paramos. A checklist of plant diversity, geographical distribution and botanical literature. The New York Botanical Garden, Bronx, New York
- MATTISON, E.H.A. & NORRIS, K. 2005. Bridging the gaps between agricultural policy, land-use and biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 20: 610-616
- MIYAMOTO, M.M. 1982. Vertical habitat use by *Eleutherodactylus* frogs (Leptodactylidae) at two Costa Rican localities. *Biotropica* 14: 141-144
- Morin, P.J. 1999. *Community Ecology. Evolution & Natural Resources*, New Jersey.
- MORIN, P.J. 1999. *Community Ecology. Evolution & Natural Resources*, New Jersey
- MUESES-CISNEROS, J.J. 2003. El género *Osornophryne* (Amphibia: Bufonidae) en Colombia. *Caldasia* 25: 419-427
- MUNAR, D.M., CEVALLOS, C.E. & CASAS, C. 2004. Caracterización florística y fisonómica de un área boscosa de la Reserva Santa Helena, La Cruz, Nariño, Colombia. Trabajo de grado para optar al título de Biólogo. Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Departamento de Biología, Universidad del Cauca, Popayán.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 10: 58-62
- NARVÁEZ-E., M.T. 2000. Distribución ecológica de anuros en áreas de conservación de la cuenca alta del Río Guamuez, sur oriente de Nariño. Trabajo de grado. Programa de Biología. Universidad de Nariño.
- NARVÁEZ, I.H. & NARVÁEZ, C.A. 2002. Evaluación ecológica de anuros en las Lagunas de Telpis y Mejía Santuario de Flora y Fauna Galeras. Trabajo de grado. Programa de Biología. Universidad de Nariño.
- NAVAS, C. 1994. Implicaciones ecológicas de la fisiología y el comportamiento en anuros del páramo de Chingaza. Fundación para la promoción de la investigación y la Tecnología. 83pp.
- NAVAS, C.A. 1996. Implications of microhabitat selection and patterns of activity on the thermal ecology of high elevation Neotropical anurans. *Oecologia* 108: 617-626

- NAVAS, C.A. 1999. Biodiversidad de anfibios y reptiles en el páramo: una visión eco-fisiológica. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 23: 465-474
- NAVAS, C.A. 2003. Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology. *Comp. Biochem. Physiol. Part A* 133: 469-485
- 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.* 23: 347-356
- PARMELEE, J.R. 1999. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. *Sci. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas* 11: 1-59
- PIANKA, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74
- PIANKA, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 71: 2141-2145
- PIANKA, E.R. 1986. *Ecology and Natural History of Desert Lizards*. Princeton University Press. Princeton, N.J. 208 pp.
- PINEDA, E. & HALFFTER, G. 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biol. Conserv.* 117: 499-508
- POUGH, F.H. 1980. The advantages of ectothermy for tetrapods. *Am. Nat.* 115: 92-112.
- POUGH, F.H., ANDREWS, R.M., CADLE, J.E., CRUMP, M.L., SAVITZKY, A.L. & WELLS, K.D. 2001. *Herpetology*. 2nd ed. Prentice Hall, New Jersey. 612 pp.
- PRIMACK, R., ROZZI, R., FEINSINGER, P., DIRZO, R. & MASSARDO, F. 2001. *Fundamentos de conservación biológica*. Fondo de Cultura Económica, México. 797 pp.
- RANGEL, O. (ED). 2000. *La región de vida paramuna*. Colombia Diversidad Biótica III. Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá.
- RENJIFO, L.M. 1999. Composition changes in a subandean avifauna after long-term forest fragmentation. *Conserv. Biol.* 13: 1124-1139
- RINCÓN-FRANCO, F. & CASTRO-H., F. 1998. Aspectos ecológicos de una comunidad de *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) en un bosque de niebla del occidente de Colombia. *Caldasia* 20: 193-202

- RICKLEFS, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171
- RICKETTS, T. & IMHOFF, M. 2003. Biodiversity, urban areas, and agriculture: locating priority ecoregions for conservation. *Conserv. Ecol* 8: 1
- ROME, L.C., STEVENS, E.D. & JOHN-ALDER, H.B. 1992. The influence of temperature and thermal acclimation on physiological function. Pp. 183-205. En: *Environmental Physiology of the Amphibians* (Feder, M.E. & Burggren, W.W., eds.). Chicago.
- ROSE, F.E. 2004. Declaratoria como Reserva Natural al predio Santa Helena localizado en la vereda Loma Larga Municipio de La Cruz, dep. Nariño.
- ROOT, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.*, 37: 17-350
- ROTBERRY, J.T. & WIENS, J.A. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. *Ecology* 61: 1228-1250
- RUEDA-ALMONACID. J.V., LYNCH. J.D. & AMEZQUITA. A (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.
- SÁNCHEZ-BARACALDO, P. 2004. Phylogenetics and biogeography of the Neotropical fern genera *Jamesonia* and *Eriosorus* (Pteridaceae). *Am. J. Bot.* 91: 274-284
- SATO, Y., KUMAGAI, T., KUME, A., OTSUKI, K. & OGAWA, S. 2004. Experimental analysis of moisture dynamics of litter layers – the effects of rainfall conditions and leaf shapes. *Hydrol. Process.* 18: 3007-3018
- SAUNDERS, D.A., HOBBS, R.J. & MARGULES, C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv. Biol.* 5: 18-32
- SCOTT, N.J., JR. 1976. The abundance and diversity on the herpetofaunas of tropical forest litter. *Biotropica* 8: 41-58
- SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39
- SIMMONS, J.E. 1987. Herpetological Collecting and Collections Management. Herpetological Circular No. 16. Society for the Study of Amphibians and Reptiles.

- SIMPSON, E.H. 1949: Measurement of diversity. *Nature* 163: 688
- SINSCH, U. 1999. Migration and orientation in anuran amphibians. *Ethol. Ecol. Evol.* 2: 65-79
- TOFT, C.A. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia* 45: 131-141
- TOFT, C.A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985: 1-21.
- THOMAS, G.M. 2000. Bio-DAP. A biodiversity analysis package. Software available at: <http://nhsbig.inhs.uiuc.edu/www/populations.html>
- TORAL-C., E., FEISINGER, P. & CRUMP, M.L. 2002. Frogs and a cloud-forest edge in Ecuador. *Conserv. Biol.* 16: 735-744
- URBINA-C., J.N. & LONDOÑO-M., M.C. 2003. Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la Isla Gorgona, Pacífico colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 27: 105-113
- 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
- VITT, L.J., SOUZA, R.A., SARTORIUS, S.S., DE AVILA-PIRES, T.C.S. & ESPÓSITO, M.C. 2000. Comparative ecology of sympatric *Gonatodes* (Squamata: Gekkonidae) in the western Amazon of Brazil. *Copeia* 2000: 83-95
- VONESH, J.R. 2001. Patterns of richness and abundance in a tropical African leaf-litter herpetofauna. *Biotropica* 33: 502-510
- YOUNG, B.E., LIPS, K.R., REASER, J.K., IBÁÑEZ, R., SALAS, A.W., CEDEÑO, J.R., COLOMA, L.A., RON, S., LA MARCA, E., MEYER, J.R., MUÑOZ, A., BOLAÑOS, F., CHAVES, G. & ROMO, D. 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conserv. Biol.* 15: 1213-1223
- WINEMILLER, K.O. & PIANKA, E.R. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecol. Monogr.* 60: 27-55.
- WISHEU, I.C. 1998. How organisms partition habitats: different types of community organization can produce identical patterns. *Oikos* 83: 246-25

ANEXOS

ANEXO A. DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES REGISTRADAS EN LOS BOSQUE DE SANTA HELENA COMPLEJO VOLCÁNICO DOÑA JUANA.

Eleutherodactylus buckleyi (Boulenger)

Distribución: bosques de niebla y páramos, Cordillera Central de Colombia (ca. 3° 30' N) sur del nudo de los pastos; Cordillera Occidental en Ecuador (Cordillera de Intac); Cordillera Oriental en Ecuador, al sur del Nudo de Cayambe (entre 2400-3700 msnm). Los adultos son grandes con tamaños entre (24.5 - 48.8mm). Esta fue la especie más abundante en Santa Helena, observándose en los tres estados sucesionales, y ocupando todos los habitats y la mayoría de los microhábitats estudiados. El tamaño corporal tiene muchas variaciones de acuerdo a la localidad donde se encuentre. En este estudio, los individuos adultos fueron grandes con un promedio de 32.3 mm (rango 24.0-48.6, n = 25); en interior de bosque, los individuos de *E. buckleyi* fueron más pequeños (\bar{X} = 18.6 mm, 17.4-19.7, n = 2) que en el borde de bosque (\bar{X} = 27.5, 22.5-32.5, n = 2).

Eleutherodactylus leoni Lynch

Distribución: bosques de niebla y páramos (2710–3400 msnm) en el flanco occidental de la Cordillera Occidental y en sitios a 2590–2700 msnm en la vertiente Amazónica de la Cordillera Central y en los Andes al norte del Ecuador y sur de Colombia. En este estudio se registró sólo en el bosque maduro, al interior de éste y en la mayoría de microhábitats estudiados. El tamaño corporal de adultos se encuentra entre 18.2–35.0 mm y los animales registrados en este estudio fueron pequeños a medianos (\bar{X} = 14.71 mm, 9.5-22.0, n = 20).

Eleutherodactylus repens Lynch

Distribución: es una especie endémica de Colombia, que hasta el momento ha sido registrada sólo en la localidad típica (Volcán Galeras, Km 9–12 de la carretera a la torre de televisión, departamento de Nariño, municipio de Pasto, 3220–3720 msnm; ca. 1° 10' N - 77° 25' We)¹⁹⁸. Observada sólo en interior del bosque maduro y en la mayoría de microhábitats registrados. Es una rana pequeña con tamaños corporales entre 12– 5.4 mm (\bar{X} = 13.67, n = 9). En este estudio, el registro de *E. repens* en Santa Helena, al norte del Nudo de los Pastos, representa una ampliación de rango

¹⁹⁸ Lynch, J.D. 1984. A new species of *Eleutherodactylus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) from southern andean Colombia. *Herpetologica*. 40: 234-237

de distribución geográfico, extendiéndolo ca. 62 km NE desde la localidad típica, hacia la parte norte de la Cordillera Central de Colombia.

Eleutherodactylus unistrigatus (Gunther)

Distribución: desde el Nudo de los Pastos en Colombia al Sur de Riobamba en Ecuador. Esta especie se caracteriza por tener variaciones en el tamaño del cuerpo de acuerdo a la zona donde se localice. Se encontró únicamente en interior del bosque en regeneración; fue la especie observada en menos microhábitats. Ranas pequeñas a medianas que pueden variar entre 17.2-25.9 mm ($\bar{X} = 22.24$, n = 5).

ANEXO B. FOTOGRAFÍAS DE LAS ESPECIES REGISTRADAS EN SANTA HELENA



Eleutherodactylus buckleyi



Eleutherodactylus leoni

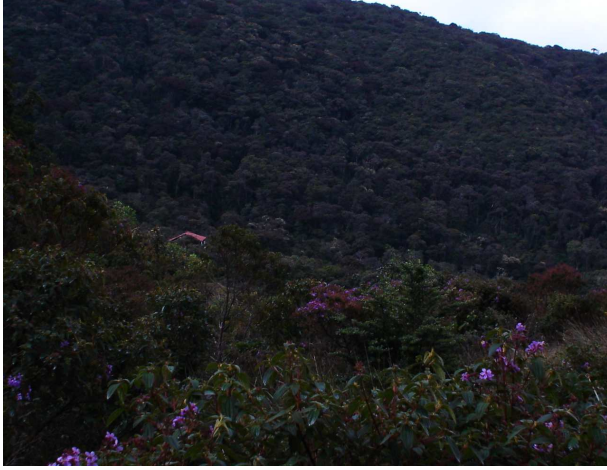


Eleutherodactylus repens



Eleutherodactylus unistrigatus

Anexo C. Coberturas vegetales en la Reserva Natural Santa Helena. A) Bosque Maduro, B) Zona de Regeneración, C) Pastizales



A



B



C

