

DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE UN ENSAMBLAJE DE ANUROS DE
SOTOBOSQUE ASOCIADO A UN BOSQUE RIPARIO EN EL PIEDEMONTE AMAZÓNICO DEL SUR DE
COLOMBIA

JOSÉ ERNESTO PÉREZ VILLOTA

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO

2013

DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE UN ENSAMBLAJE DE ANUROS DE
SOTOBOSQUE ASOCIADO A UN BOSQUE RIPARIO EN EL PIEDEMONTE AMAZÓNICO DEL SUR DE
COLOMBIA

JOSÉ ERNESTO PÉREZ VILLOTA

Trabajo de grado presentado como requisito para optar al título de Biólogo

DIRECTOR

BELISARIO CEPEDA QUILINDO

MAGISTER EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

UNIVERSIDAD DE NARIÑO

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

SAN JUAN DE PASTO

2013

“Las ideas y conclusiones aportadas del trabajo de grado, son responsabilidad exclusiva de su autor”.

Artículo 1° del acuerdo N° 324 del 11 de octubre de 1966, del honorable Concejo Directivo de la Universidad de Nariño.

NOTA DE ACEPTACIÓN

BELISARIO CEPEDA QUILINDO

DIRECTOR

E. AQUILES GUTIERREZ Z.

JURADO

JOHN JAIRO CALDERÓN

JURADO

DEDICATORIA

A Osvaldo, Siley y su nena y a todas las personas que viven donde nosotros estudiamos, con la esperanza que nuestros estudios se vean realmente reflejados en la dignidad del pueblo colombiano.

A toda la vida que extinguimos mientras la estudiamos, con la esperanza de retribuirle a la vida y que a través de nuestros estudios la vida perdure sobre la Tierra.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por salvarme tantas veces en la carrera y en la tesis.

Al Programa de Biología, su cuerpo docente, de laboratoristas y administrativo.

A Corpoamazonia por el permiso de investigación científica.

Al Profesor Belisario Cepeda por la dirección de este trabajo.

A los profesores Aquiles Gutiérrez y Jhon Jairo Calderón por sus aportes como jurados.

A los profesores Luís Coloma, Santiago Ron, Santiago Castroviejo, John Lynch y William Duellman por su colaboración en la identificación de los ejemplares.

A los profesores Diana Rojas, Paulo Bernarde, Oliver Wormius y Anibal Díaz por sus aportes a este trabajo.

A mis padres por permitirme jugar al ambientalista, animalista y socialista mientras tenía todo asegurado.

A mis hermanas por su compañía, risas y magia.

A mis tías, primas y primos por recibirme.

A mis tres súper amigas, un regalo de la carrera: Jhoana, Pati y Yuly, por enseñarme la inmensa valía de la amistad, de respirar profundo y seguir soñando.

A la súper tropa del Encuentro Juvenil por tantísimas experiencias y por aportarme desde lo fraterno como persona.

A las y los amigos de mi generación y de las más cercanas, al fin nos juntamos.

A las y los compas fraternos de la J y de los Independientes por juntarme en estos meses de ideas.

A las y los amigos que aportaron de manera voluntaria con derechos de grado, buses, papas, vinos. Especialmente Karen por consentirme.

A todas las generaciones y personas que conocí.

TABLA DE CONTENIDO

| | Pág. |
|--|------|
| INTRODUCCIÓN | 15 |
| 1. OBJETIVOS | 17 |
| 1.1 OBJETIVOS GENERAL | 17 |
| 1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS | 17 |
| 2. MARCO TEÓRICO | 18 |
| 2.1 BIOLOGÍA DE ANUROS | 18 |
| 2.2 BOSQUE RIPARIO | 19 |
| 2.3 DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL | 19 |
| 2.4 COMUNIDAD, ENSAMBLE Y ENSAMBLAJE | 21 |
| 2.5 ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS | 23 |
| 2.6 EFECTO DE BORDE | 24 |
| 3. ANTECEDENTES | 25 |
| 4. MATERIALES Y MÉTODOS | 27 |
| 4.1 ÁREA DE ESTUDIO | 27 |
| 4.2 DISEÑO EXPERIMENTAL | 29 |
| 4.3 MUESTREO Y DATOS ECOLÓGICOS | 31 |
| 4.4 DISEÑO ESTADÍSTICO | 33 |
| 5. RESULTADOS | 37 |
| 5.1 COMPOSICIÓN Y RIQUEZA DE ESPECIES | 37 |
| 5.2 DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DE ABUNDANCIA Y RIQUEZA DEL ENSAMBLAJE | 40 |
| 5.3 EFECTO DE LAS ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS SOBRE EL ENSAMBLAJE | 47 |
| DISCUSIÓN | 53 |

| | |
|-----------------|----|
| CONCLUSIONES | 61 |
| RECOMENDACIONES | 62 |
| BIBLIOGRAFÍA | 63 |

LISTA DE TABLAS

| | | Pag. |
|----------|---|------|
| Tabla 1. | Datos de variables ambientales (humedad relativa, temperatura y cobertura de dosel) en cada categoría de distancia. | 33 |
| Tabla 2. | Riqueza, composición y abundancia del ensamblaje de anuros. | 37 |
| Tabla 3. | Abundancia, riqueza y diversidad alfa con los índices de diversidad alfa de Shannon y Simpson, para cada categoría de distancia y del ensamblaje total de anuros de sotobosque en franjas riparias. | 39 |
| Tabla 4. | Valores de Coeficiente de similitud biogeográfica. Número de especies en común, riqueza de cada categoría de distancia y coeficientes de similitud biogeográfica. | 40 |
| Tabla 5. | Valores de representatividad de cada variable (categoría de distancia) en los componentes del análisis. | 45 |
| Tabla 6. | Valores de representatividad de variables ambientales en cada componente. | 45 |
| Tabla 7. | Diversidad de modos reproductivos de las especies de anuros registradas en el bosque ripario, Villagarzón. | 48 |
| Tabla 8. | Número de especies de anuros según las estrategias reproductivas en cada categoría de distancia, en bosque ripario, Villagarzón, Putumayo. | 49 |

LISTA DE FIGURAS

| | Pag. |
|---|------|
| Figura 1. Diagrama de Venn determinado términos de ecología de Comunidades. | 21 |
| Figura 2. Mapa del Área de Estudio. | 27 |
| Figura 3. Quebrada Sardinas, afluente del Río Guíneo, Municipio de Villagarzón, Putumayo | 28 |
| Figura 4. Representación gráfica del diseño de muestreo. | 30 |
| Figura 5. Transectas en las diferentes categorías de distancia | 31 |
| Figura 6. Curva de acumulación de especies de la riqueza observada y riqueza estimada por los estimadores no paramétricos y ocurrencia de especies únicas y dobles, del ensamblaje de anuros de sotobosque en franjas riparias. | 38 |
| Figura 7. Diagrama de clasificación de las especies de anuros registrados en bosque ripario de acuerdo con la prueba de abundancia y frecuencia de Olmstead-Tukey. | |
| Figura 8. Gráfico de similitud entre las categorías de distancia. | 41 |
| Figura 9. Curva de rango-abundancia de las especies en cada categoría de distancia. | 42 |
| Figura 10. Fenograma de agrupamiento de especies de acuerdo a la matriz de presencia-ausencia. | 44 |
| Figura 11. Diagrama de agrupamiento de especies del ensamblaje de anuros de sotobosque en franjas riparias. | 46 |
| Figura 12. Regresión lineal de las variables. A. Regresión lineal de variables | |

| | | |
|------------|---|----|
| | ambientales versus la distancia: humedad relativa, temperatura y cobertura de dosel. | 47 |
| Figura 13. | Proporción de las estrategias reproductivas de las especies de anuros en bosque ripario en las categorías de distancia. | 50 |
| Figura 14. | Pendientes y área bajo la curva o residual de regresión lineal de categorías de distancia con abundancia, con riqueza y con número de modos reproductivos. | 51 |
| Figura 15. | Pendiente esperada de regresión lineal y curva observada entre el número de modos reproductivos y la abundancia y la riqueza de las especies de anuros en bosque ripario. | 52 |

GLOSARIO

ANUROS DE SOTOBOSQUE: Sapos y ranas que habitan en un rango comprendido desde dos metros de altura hasta el sustrato

BOSQUE RIPARIO: Es la formación boscosa que se origina a lo largo de las costas de un cuerpo de agua, delimitado por la orografía de la cuenca.

COMUNIDAD: Asociación de poblaciones interactuantes, definida usualmente por la naturaleza de su interacción o el lugar en la cual habita, sin que sea conformada con base en filogenia o uso de recurso.

DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL: Distribución en un gradiente espacial de un grupo de organismos de la misma o diferentes especies, desde un cuerpo de agua.

EFEECTO DE BORDE: Influencia sobre comunidades faunísticas y florísticas en una matriz de paisaje con diferentes formaciones vegetales y grados de alteración del hábitat original.

ENSAMBLAJE: Conjunto de especies delimitadas con criterios filogenéticos o taxonómicos que hacen parte de una comunidad.

ESTRATEGIA DE REPRODUCCIÓN: Conjunto de comportamientos y uso de microhábitat, desarrollados durante el cortejo, amplexus y ovoposición.

HÁBITAT: Área determinada que ofrece requerimientos esenciales bióticos y abióticos para la ocurrencia de individuos o poblaciones.

PIEDEMONTES AMAZÓNICOS: Región mixta de la sección baja de las cadenas montañosas y la llanura amazónica.

TRANSFORMACIÓN ANTROPOGÉNICA: Cambio de la estructura de un paisaje determinado, causado por las actividades de origen humano.

RESUMEN

El bosque ripario origina un gradiente natural de distribución horizontal desde el cuerpo de agua hacia la matriz de paisaje dando lugar a variaciones que influyen sobre la riqueza y abundancia de anuros, especies muy sensibles a variables ambientales, físicas y ecológicas, también sobre su biología reproductiva. Teniendo en cuenta la degradación de ecosistemas naturales y el desconocimiento de la composición de ensamblajes de anuros cercanos a cuerpos de agua, se realizó este estudio en el municipio de Villagarzón, Departamento de Putumayo, empleando técnica de muestreo completo de sotobosque en transectas en tres categorías de distancia a tres, quince y cuarenta metros del río Guineo. Se evaluó tanto la variación de la composición del ensamblaje de anuros, como la diversidad de estrategias reproductivas. El ensamblaje se conformó por 16 especies, pertenecientes a seis familias. La diversidad fue mayor en las dos categorías de distancia más próximas al cuerpo de agua y la composición de especies fue similar, en comparación con la categoría de 40 metros, afectada principalmente por efecto de borde; resultados similares fueron encontrados en la diversidad de estrategias reproductivas, y fue el desarrollo directo la estrategia más común. Las diferencias encontradas entre las categorías más distantes comprueban el efecto de borde de la matriz del paisaje sobre el ensamblaje. La similitud en la composición del ensamblaje a mayor cercanía del cuerpo de agua, permite sugerir que el bosque ripario se comporta como una unidad ecosistémica teniendo en cuenta la diversidad de anuros de sotobosque. Finalmente se sugiere que el ancho de franja de bosque ripario requerida para la conservación de anuros sea de 88 metros, de los cuales 38 paralelos al cuerpo de agua, deben ser de conservación estricta. Alteraciones en este tipo de bosque pueden conducir a la extinción local de especies específicas de bosque ripario, para lo cual se requieren de mejores políticas en planes de manejo y conservación, y mayores esfuerzos de investigación y monitoreo de la fauna de bosque ripario.

ABSTRACT

The riparian forest is origin of natural gradients of horizontal distribution along this, variations that influence richness and abundance of anuran, which are very sensitive species to environmental, physics and ecological variations, also exists influence by reproductive strategies according to availability of courtship, mating and oviposition areas. Considering lack of knowledge about horizontal distribution effect over anuran assemblage and taking in account degradation of natural ecosystems, will be developed this study in a locality of amazon foothill to evaluate an anuran assemblage' distribution of abundance and richness in a section of riparian forest. This study was carried on Villagarzón municipality, Putumayo department, using exhaustive sampling method of understory along fixed width strips in three different categories of distance to three, fifteen and forty meters from Guineo river. Were evaluated anuran assemblage composition and diversity of reproductive strategies. The assemblage was conformed by 16 species, belong to six families. The diversity was higher in two first categories of distance, where also, species composition was similar comparing to forty meters category which was mainly affected by edge effect; similar results were found in diversity of reproductive strategies, where direct development was the most common. Regarding to the differences between the most distant categories, shows the landscape matrix border effect over the assemblage. Also the similarity of assemblage composition as near to water body, allows suggesting that riparian forest behave like a distinctive ecosystem unit according the anuran diversity. Finally the purposed area of width of riparian strips near to water bodies required to conserve this unique anuran assemblage will be of 88 meters, 38 of them parallel to water bodies should be to strict conservation. Alterations in this landscape matrix could drive to local extinctions of specific riparian species, for which is required better politics in particular plans of management and conservation, also bigger research and monitoring effort of riparian fauna.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas naturales han sido profundamente transformados en sectores amplios del neotrópico, una de las áreas con mayor biodiversidad (Myers et al., 2000; Rull, 2007). La transformación del hábitat ha generado nuevos paisajes, usualmente en forma de parches o remanentes boscosos en los cuales aún subsisten diversas formas de vida nativas de la estructura original del ecosistema (MacArthur & Pianka, 1966; Collinge, 2009). Los bosques riparios que se identifican como franjas boscosas paralelas al perímetro de los cuerpos de agua han sido afectados por esta transformación del paisaje original, degradando su función como zonas de amortiguamiento (Olson et al., 2007) para proteger las zonas interiores de los bosques de la inundación desde los cuerpos de agua y protegerlos de la desecación producto de la radiación directa, la colmatación y la sedimentación (Sanderson & Harris, 2000).

Por la cobertura de dosel, la humedad y alta productividad que ofrecen los bosques riparios, son importantes refugios de fauna silvestre, principalmente para los anfibios teniendo en cuenta la ectotermia, alta permeabilidad dérmica y los requerimientos de pozas temporales o permanentes para la reproducción (Rojas & Menin, 2010), aspectos que afectan críticamente las poblaciones y comunidades y por ello deben considerarse como un grupo de alto riesgo frente a la degradación del ambiente (Vitt & Caldwell, 2009), en este sentido, estos ecosistemas sirven como área de amortiguamiento ante fuertes tensores ambientales, tales como épocas de sequía o excesivo calor (Welhs & Ollivier, 1998).

En condiciones naturales, los anuros forman ensamblajes de acuerdo a la agrupación de especies en hábitats con particularidades bióticas y abióticas, como un subconjunto de la comunidad (Pough et al, 2004), sin embargo la degradación de hábitats ha alterado la estructura de los ensamblajes, de acuerdo a la nueva matriz de paisaje (Walls et al., 2011). La riqueza y abundancia de estos nuevos ensamblajes varían de acuerdo a los patrones de disponibilidad o fluctuación de los recursos del hábitat (Arzabe et al., 1998). Estas variaciones de riqueza y abundancia de anuros en franjas ribereñas están determinadas por un gradiente natural dado por la distancia hacia el cuerpo de agua (Williams & Hero, 1998; Ernst & Rödel, 2006), de forma tal que algunas especies que habitan únicamente en bosques riparios, prefieren dentro de este hábitat, un rango determinado de distribución, en el cual solventan sus necesidades ecológicas; algunas tienden a emplear las franjas ribereñas para algunas actividades específicas, como el cortejo, ovoposición, metamorfosis, cuidado parental (Olson et al., 2007; Vitt & Caldwell, 2009), y que estos aspectos de la biología reproductiva de los anuros influyen sobre la conformación de los ensamblajes y la distribución de los anuros a diferentes escalas de estudio (Rojas & Menin, 2010; Wilkins & Peterson, 2000). Con base en el gradiente natural de distancia al cuerpo de agua y la influencia de las estrategias de reproducción, los anuros están sometidos a presiones intrínsecas a su ecología e historia natural, aspectos gravemente afectados por la alteración de las franjas boscosas que de acuerdo al Decreto 2811 de 1974, pueden emplearse hasta 30 metros para su conservación, sin embargo la falta de control, vigilancia y contrariedad de las políticas relativas a la conservación

(Brand & Görg, 2003), confluyen en riesgo para la sobrevivencia de los anuros en estos hábitats esenciales para su sostenimiento a nivel local y regional y cuyo entendimiento es fundamental para la conservación de los anuros (Wells, 2007) en un área de gran importancia biológica como el piedemonte amazónico.

Por lo tanto con este trabajo se pretende responder las siguientes preguntas: ¿Cómo varía la riqueza y abundancia de un ensamblaje de anuros de sotobosque en un gradiente de distribución horizontal en un bosque ripario de piedemonte amazónico al sur de Colombia? Y ¿Cómo varían las estrategias de reproducción en un gradiente de distribución horizontal en un bosque ripario de piedemonte amazónico al sur de Colombia?

Para ello se plantea la siguiente hipótesis de trabajo.

- En una franja de bosque ripario la riqueza de especies y la abundancia de los anuros aumenta en las cercanías al cuerpo de agua porque ofrece notablemente mayor estabilidad en las condiciones de humedad, temperatura y productividad por lo tanto a medida que la cobertura boscosa se aleja del cuerpo de agua, estos factores son menos estables y se ven afectados por el borde de bosque y la matriz de parches del paisaje, reduciendo además la oferta de sitios para ovoposición y apareamiento, ya que la pendiente del terreno hacia el cuerpo de agua y la dinámica de crecimiento de ríos y quebradas, genera mayor número de charcos temporales o permanentes, los cuales en borde de bosque o en pastizales tienen menor tiempo de duración dada la radiación solar y la temperatura de la región.

1. OBJETIVOS

1.1 OBJETIVO GENERAL

- Evaluar la variación de la riqueza, abundancia y estrategias reproductivas de un ensamblaje de anuros de sotobosque a diferentes distancias de la franja de un bosque ripario en piedemonte amazónico al sur de Colombia

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar la composición del ensamblaje de especies de anuros de sotobosque de una franja de bosque ripario en el piedemonte amazónico al sur de Colombia.
- Establecer y analizar la relación de la riqueza y abundancia de las especies de anuros con la distribución horizontal en una franja de bosque ripario.
- Analizar la variación del tipo y número de estrategias reproductivas en la distribución del ensamblaje de anuros de sotobosque de una franja de bosque ripario.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 BIOLOGÍA DE ANUROS

Existen dos mecanismos esenciales en la evolución, fisiología y ecología de los anfibios. En primer lugar la morfología y fisiología de la piel, órgano que posee gran cantidad de capilares sanguíneos que entra en contacto con las últimas capas celulares dérmicas, además la ausencia de células queratinizadas y la falta de protección o aislamiento de la piel con el entorno permiten una interacción física y química mucho más desarrollada en estos organismos de forma que la superficie dérmica se convierte en una membrana semi-permeable a líquidos del entorno y por ello una débil barrera de protección ante agentes contaminantes o tóxicos, a pesar de algunas modificaciones evolutivas como la producción de ciertas secreciones o la formación de gránulos. Esta característica interviene en el flujo de agua corporal hacia el entorno y viceversa, de forma que estos organismos pueden soportar ciertos niveles de estrés hídrico por saturación interna o deshidratación, pero una vez superados estos rasgos de estrés, puede desencadenar la muerte. Con base en lo anterior, este factor influye sobre la adaptación y preferencia de hábitats y microhábitats óptimos, regulando no sólo la distribución de las especies en lugares con mayor o menor humedad o concentración de tóxicos, sino también la explotación de determinados nichos según la exposición al sol, la cantidad de agua disponible, el tipo de las fuentes de agua, incidiendo además sobre patrones de comportamientos y formaciones evolutivas como capullos o periodos de estivación (Vitt & Caldwell, 2009).

El segundo factor está relacionado con la capacidad de obtener energía del ambiente y acoplar su metabolismo y energética de acuerdo a dicha energía disponible, de forma tal que cuando la energía térmica del ambiente varía, la temperatura corporal como expresión de la energética y metabolismo del organismo también varía en una correlación muy marcada (Johnston & Bennett, 1996).

La degradación del hábitat o la pérdida del mismo pueden actuar de varias formas sobre las comunidades de anfibios. En primer lugar la remoción de la cobertura boscosa remueve segmentos mayoritarios de la comunidad original, especialmente cuando la remoción del bosque se realiza para construcción de núcleos de industrias, grandes carreteras o zonas de residencias, en los cuales el componente vegetal es muy diferente del original (Bell et al., 2004). Este reemplazo agudo impide que la comunidad original de anfibios permanezca y se recupere después del disturbio dado que son alterados varios componentes de la estructura ecológica, lo cual afecta prioritariamente la termoregulación, cortejo y cantos, ovoposición y desarrollo de larvas, consecución de alimento, etc. (Wells, 2007). La remoción del interior de bosque aumenta la sedimentación por erosión o escorrentía, afectando la concentración de elementos químicos y minerales fundamentales para el desarrollo de los anfibios en etapas larvales (Andreone et al., 2005). Esta sinergia de factores ambientales y ecológicos contribuye con la desaparición de varias

especies de la comunidad, y sólo aquellas especies cuya ecofisiología les permita adaptarse a la degradación y transformación del paisaje original sobrevivirán (Laurance, 1996).

A nivel mundial los anfibios están atravesando una situación dramática de estabilidad poblacional que ha llevado a considerar que este escenario puede ser el inicio del sexto evento de extinción masiva (McCallum, 2007). Stuart (2006) evaluó las categorías de amenaza de los Anfibios y el número de especies en cada categoría: el orden Anura con un total de 5067 especies, registra 1167 especies con algún riesgo de extinción, lo cual representa el 32.3% de la diversidad total de anuros. Al menos 1121 especies clasificadas en la categoría Datos Deficientes, lo cual implica que se desconoce el estado real de sus poblaciones, valor que representa el 22.1% de la diversidad de anuros. Considerando estos valores, los sapos y ranas con algún nivel de amenaza confirmado o sin confirmar representan el 54.4% de total de especies de este orden. Si consideramos además el altísimo valor de especies crípticas en la región amazónica, las cuales no tienen un carácter específico reconocido y que están descritas como otros taxones. Esta situación agrava el escenario de conservación de anuros, dado que el número de especies se está subvalorando, además que las especies crípticas ocupan rangos de distribución más restringidos de forma que son más sensibles ante la degradación del hábitat y por lo tanto la categoría de riesgo sería más grave (Funk et al., 2011).

El gran número de especies de anfibios en categorías de amenaza sustenta la gravedad de la situación de este grupo de organismos y más aun si se considera que las tasas de destrucción de hábitat y la cantidad de áreas bajo algún sistema de protección son muy reducidos y el cambio climático no muestra señales evidentes de un ajuste que permita alcanzar niveles de equilibrio (Semlitsch , 1998), de forma que tres de 10 especies tienen esperanza de sobrevivencia reducidas, incluso existen nuevas especies que son descritas a partir de especímenes colectados hace mucho tiempo, sobre las cuales no tienen probabilidades de ser encontradas nuevamente en estado silvestre y menos aun en equilibrio poblacional (Coloma, 2002).

Berger et al (1998) demostraron que el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* afecta gravemente las poblaciones de anuros, ya que actúa queratinizando las capas dérmicas, impidiendo el transporte de energía y agua al interior del organismo; aparentemente este hongo nativo de Australia fue diseminado por el contacto de varios investigadores de forma que se han encontrado poblaciones en proceso de disminución incluso en áreas protegidas, donde no se había reportado la presencia de este hongo.

2.2 BOSQUE RIPARIO

El bosque ripario comprende franjas de formaciones vegetales asociadas a las riberas de cuerpos de agua lénticos o lóticos, en las cuales prevalecen diferentes factores climáticos determinados por el espacio abierto y continuo del cuerpo de agua, factores que influyen en la historia orográfica del relieve, formando valles, cañones y pendientes hacia los sectores de interior de bosque (Vesely, 1997). Por las anteriores características no se ha delimitado o estandarizado el

ancho fijo del bosque ripario, sin embargo de acuerdo a las características de la investigación o a los requerimientos de conservación el ancho puede oscilar entre 20 – 60 metros, aunque en muchos espacios no existen franjas más amplias de cinco metros, especialmente en sistemas con gran intervención antropogénica (Vesely, 1997). Estas franjas de bosque se caracteriza además por la relativa estabilidad de las variables de humedad, radiación solar y disponibilidad de agua que genera un complejo sistema orográfico y de hábitats óptimos para especies particulares de flora y fauna, y como refugio para la mayoría de especies animales que habitan el interior de bosque y pastizales, por lo tanto contribuyen ampliamente con la diversidad regional (Naiman et al., 1993).

Para los anfibios las franjas de bosque ripario son muy importantes, ya que la gran mayoría de especies de anfibios desarrollan parte de su ciclo de vida en los cuerpos de agua y en las pozas temporales, además que la humedad estable mantiene constantes los procesos osmóticos de los anfibios, de forma que últimamente se han desarrollado programas de manejo y protección específicos para bosques riparios (Olson et al., 2007) Se propusieron mecanismos para determinar el ancho mínimo de amplitud de la franja de bosque ripario requerida, a través de la ecología de poblaciones y de comunidades de anfibios en bosque interior y bosque ripario (Crawford & Semlitsch, 2006; Marczak et al., 2010), incluyendo estos conceptos y su valor ecológico en programas de conservación de áreas de interés para la biodiversidad como son las reservas naturales y las áreas de amortiguamiento (Olson et al., 2007).

Rodriguez & Pineda (2010) determinaron que en sectores de bosque neotropical en México el conjunto de franjas riparias soportan la mitad de la riqueza de especies del bosque interior y el doble de la riqueza de pastos y cultivos. Otro estudio realizado en Oregon por Vasely (1997) demostró que la comunidad de sectores de bosque interior y bosque ripario se compone de 16 especies, 12 de las cuales usaron alternadamente áreas de franjas riparias y nueve especies han desarrollado adaptaciones específicas en su biología reproductiva, las cuales las restringen al bosque ripario.

2.3 DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL

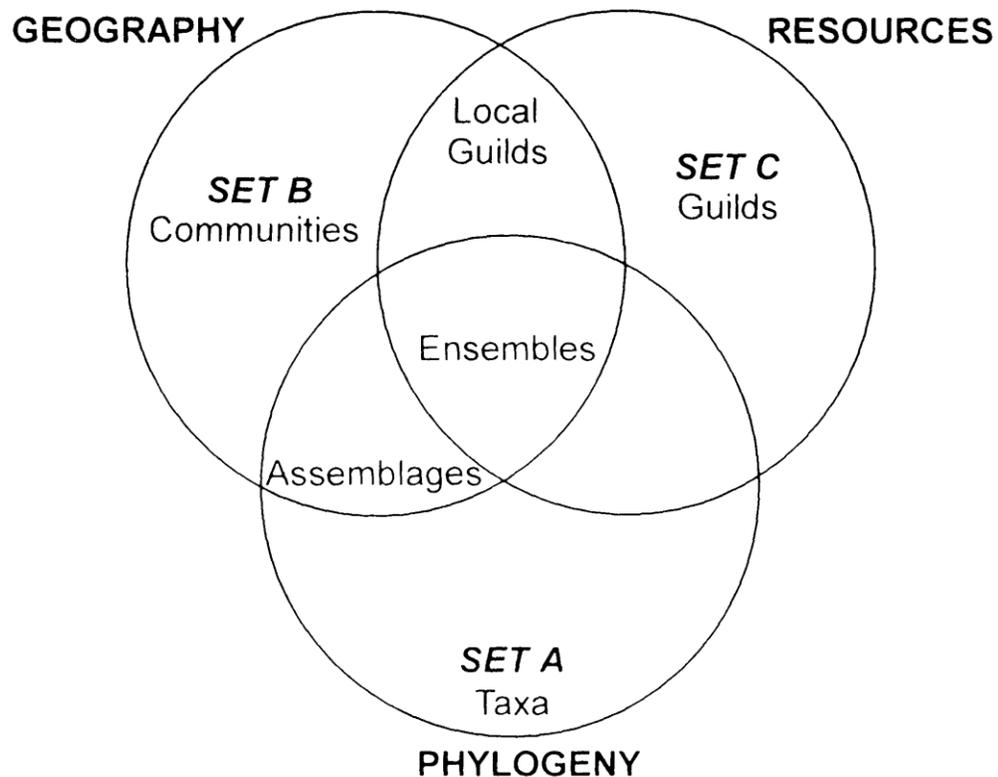
En paisajes donde existen cuerpos de agua lénticos o lóticos, se generan gradientes naturales basados en la distancia desde el cuerpo de agua hacia el interior o borde de bosque, de tal forma que este gradiente estará determinado por las variables ambientales que cambiarán a lo largo de dicho espacio. Al efecto de este gradiente sobre las especies se le llama Distribución Horizontal, que se determina por la presencia de especies a lo largo de un espacio de medida, así como la abundancia de dichas especies (García et al., 2007). Los valores de distribución ambiental en el caso de los anfibios, no sólo se relacionan con la humedad, temperatura y flujo de aire, característicos del bosque ripario, sino también con la biología reproductiva de las especies, teniendo en cuenta si existen adaptaciones particulares en la ovoposición, formación de renacuajos y metamorfosis, cuidado parental, entre otras (Vitt & Caldwell, 2009). De forma que la distribución horizontal de especies e individuos también estará relacionada con los requerimientos

espaciales y ambientales para las estrategias de reproducción de los anfibios, de tal forma se establece que anfibios que no necesitan de cuerpos de agua para liberar renacuajos, como el caso de los anuros de la familia Strabomantidae de desarrollo directo, no presentan la etapa de renacuajo, por lo tanto no requieren de fosas o charcos temporales para ovopositar, y esto implica que no sea necesaria la cercanía de cuerpos de agua (Ramirez y Rodriguez, 2011).

2.4 COMUNIDAD, ENSAMBLE Y ENSAMBLAJE

Fauth et al (1996) definieron conceptos relacionados con la ecología de comunidades con el fin de evitar que sinonimias virtuales favorezcan el uso incorrecto de terminología y conlleven a discusiones erróneas en el estudio de la ecología, a través de un diagrama de Venn en el que confluyen tres escenarios de investigación delimitados por geografía, recursos o filogenia (Figura 1.)

Figura 1. Diagrama de Venn determinando términos de ecología de comunidades.



Fuente. Fauth et al (1996)

Los escenarios geografía, recursos y filogenia, delimitan investigaciones basadas en comunidades, gremios y taxas respectivamente, de tal forma que la comunidad se determina como el conjunto de organismos que habitan un espacio y los gremios son el grupo de organismos que usan un

recurso en particular de una forma similar. Los grupos se sobrelapan según las particularidades de la investigación y de esta manera un ensamblaje es un conjunto de organismos que habitan en un espacio que pertenecen a un taxón particular. El ensamble es conformado por un grupo de organismos que viven en un mismo espacio (comunidad), pertenecientes a un taxón particular y que usan un mismo recurso de formas similares (Fauth et al., 1996).

El término de comunidad ha sido definido por varios autores, construyendo varios conceptos. Begon et al (1990) definieron comunidad como el grupo de especies que ocurren juntas en el espacio y tiempo. Ricklefs (1990) denominó comunidad a la asociación de poblaciones interactuantes, especificada por la naturaleza de esa interacción o del espacio y tiempo en que sucede. Smith (1992) definió comunidad como el grupo de plantas y animales que habitan en un área dada. Freedman (1989) designó comunidad como un ensamblaje de plantas y animales interactuantes en un área compartida. Krebs (1985) empleó el término comunidad para un grupo de poblaciones de plantas y animales en un lugar dado, considerándola como una unidad ecológica usada en un sentido amplio para incluir grupos de varios tamaños y grados de interacción.

Istock (1973) definió ensamble como un ensamblaje circunscrito localmente, basado en un sentido operacional como una colección de especies de especies similares ecológicamente, concepto que coincide con la conjugación de los tres grupos dados por Fauth et al (1996), distinguiendo ensamble y ensamblaje, porque el primero requiere descriptores que clarifiquen el recurso, el método de aprovechamiento, la relación filogenética y la interacción en el mismo espacio y tiempo de las especies, a diferencia de ensamblaje, que similar a lo comentado por Vitt & Caldwell (2009), es un subconjunto de una comunidad definido por los grupos o taxones de estudio.

Teniendo en cuenta que tanto la comunidad, el ensamble y el ensamblaje, corresponden a grupos de organismos que interactúan en un hábitat determinado, existen atributos o propiedades que hacen parte de la estructura de estas agrupaciones, con el fin de entender los procesos y mecanismos que la estructuran y que pueden ser el resultado historia evolutiva de las especies (Pough et al., 2004). Algunos atributos principales de estas agrupaciones es la composición y diversidad, determinada la composición como el conjunto de especies o representatividad e identidad taxonómica, en un hábitat que se presume estable, o en una matriz de paisaje. Este atributo además permite determinar cambios en el tiempo y espacio de esos mismos grupos en términos de la identidad taxonómica para discernir el patrón o comportamiento de ese grupo como respuesta a variables bióticas o abióticas y así predecir su comportamiento en entornos o situaciones hipotéticas como herramienta de conservación e interpretación de la biología de las especies (Vitt & Caldwell, 2009).

La riqueza se concibe como el número de especies que componen una comunidad, ensamble o ensamblaje determinado, medida que se correlaciona con la abundancia de cada especie, en valores de diversidad biológica, no sólo interpretada en un sistema biológico como el número de

especies, sino la equitatividad de esa agrupación de especies, lo que permite la interpretación de procesos y mecanismos que estructuran la agrupación estudiada en función de identificar patrones o comportamientos específicos de cada sistema u organización biológica (Wells, 2007)

2.5 ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS

La diversidad de patrones de reproducción, historias de vida y estrategias reproductivas de anfibios ofrece oportunidades casi ilimitadas para probar teorías ecológicas y evolutivas. La decisión que realizan las hembras cuando seleccionan sitios y estructura de los nidos, tiene efectos en la sobrevivencia, desarrollo, morfología e incluso el sexo de huevos y renacuajos. Los anfibios pueden reproducirse en periodos cortos o largos de tiempo, incluso saltar algunos años entre episodios reproductivos. El costo energético en la reproducción y la interacción entre el esfuerzo, estrategia y edad, ha creado una gran diversidad de patrones de historias de vida, que además son específicos según linajes, de forma que especies de taxones particulares, han desarrollado patrones de historias de vida específicos. Una de las formas de variación es el número de la puesta, de forma que entre más numerosa es la puesta, más pequeños son los individuos, aunque las variaciones del tamaño de la puesta y de los individuos, también esta influenciado por variables ambientales, disponibilidad de recurso o fenómenos estocásticos. Entre las variables ambientales más influyentes se encuentran la humedad y temperatura, las cuales van a determinar el costo de energía requerido para crear nidos y evitar la desecación de los huevos o renacuajos o por el contrario reducir la sobrevivencia en cuanto se alarga el tiempo de permanencia en los nidos, especialmente teniendo en cuenta la estacionalidad de patrones climáticos ya que si los renacuajos demoran en salir de los nidos la temporada de lluvias o de fuentes de alimento no puede coincidir (Vitt & Caldwell, 2009).

De acuerdo con Salthe & Duellman (1973) la biología reproductiva de los anuros esta determinada por la combinación de características únicas que incluyen sitio de ovoposición, características de agarre y del óvulo, rango y duración del desarrollo, estado y tamaño de las puestas y tipo de cuidado parental, si existe. Actualmente se reconocen 39 estrategias o modos reproductivos, sin embargo aspectos como el estadio y tamaño de las puestas o el rango y duración del desarrollo no han sido empleado últimamente, debido principalmente a la dificultad para obtener dicha información, por lo tanto las estrategias reproductivas se describen a partir de aspectos como sitio de ovoposición, amplexus y cuidado parental (Haddad & Prado, 2005). Estas estrategias reproductivas se agrupan en dos grandes componentes: huevos acuáticos y huevos terrestres o arbóreos. En la primera clase existen huevos depositados directamente en cuerpos de agua, o en nidos de burbujas o de espuma sobre cuerpos de agua; además de huevos completamente sumergidos en el dorso de la hembra que vive en lechos de río. Esta clase tiene un total de 16 estrategias reproductivas. La siguiente clase, de huevos terrestres y arbóreos, contiene especies que depositan sus huevos en nidos de espuma sobre huecos o depresiones en tierra firme, o que depositan los huevos en cavidades en los árboles o en las hojas de ramas suspendidas sobre cuerpos de agua; existen además especies que aprovechan depresiones sobre las rocas o túneles

hechos por sí mismas en la tierra o por otras especies, para ovopositar; finalmente especies que acarrear sus huevos y renacuajos en la espalda y aquellas que son ovovivíparas o vivíparas (Haddad & Prado, 2005).

2.6 EFECTO DE BORDE

La destrucción de bosques incrementa la fragmentación, lo cual genera parches cada vez más pequeños y aumenta el aislamiento y la proporción de borde en el paisaje, estos bordes pueden influenciar una variedad de procesos en las poblaciones y las comunidades, como dispersión e interacción de especies y cambios en estructura y composición a través de generación de gradientes ambientales complejos con cambios en disponibilidad de luz, temperatura, humedad, velocidad del viento y humedad del suelo de forma que algunas especies sensibles a las nuevas condiciones evitan el borde y restringen su movimiento; convirtiéndose los fragmentos de bosque en islas dentro de una matriz inadecuada para su dispersión y supervivencia lo cual, ocasiona cambios en el ámbito biogeográfico, en el comportamiento, la distribución y en las relaciones ecológicas de estos organismos (Meiners & Pickett, 1999).

El efecto de borde según Lidicker & Peterson (1999), se define como el cambio en la distribución de una variable en la transición entre hábitats; el mismo autor propuso dos tipos generales de efecto de borde: el efecto de matriz y el efecto de ecotono. El efecto de matriz se refiere al cambio abrupto que ocurre en la zona de borde, mientras el efecto de ecotono describe todas las posibles respuestas que se podrían presentar en la distribución de una variable y que podrían identificar al borde como un ambiente diferente.

Según Fisher & Lindenmayer (2007), el efecto de borde puede generar influencia desde unos pocos metros en variables como humedad a kilómetros en el caso de características bióticas. También se documenta una respuesta diferencial en los organismos expuestos a las condiciones presentes en los bordes, tanto desde el punto de vista interespecífico como intraespecífico (López-Barrera, 2004); por ello, el efecto de borde puede ser característico para una especie.

Las características de los relictos de bosque como el tamaño y la forma, afectan el impacto que el efecto de borde genera en estos hábitats (Laurance & Yensen, 1991). Se espera que fragmentos con mayor tamaño y formas más circulares tengan proporcionalmente menor área afectada por el efecto de borde y más hábitat adecuado para el desarrollo y establecimiento de especies de interior de bosque, estos factores deben ser tenidos en cuenta cuando se valora estos hábitats para la conservación de la vida silvestre (Laurance, 1991).

3. ANTECEDENTES

McComb (1996) determinó que en el Estado de Oregon, 16 especies anfibios requerían del bosque ripario para alguna fase de su ciclo de vida; principalmente para la ovoposición. Encontró 10 especies en la costa de este estado con alta asociación con el bosque ripario, siendo el grupo más representativo el de las salamandras del género *Plethodon* con más del 80% de los registros, grupo de la familia Plethodontidae que se caracteriza por la ausencia de pulmones, hecho que refiere el autor y también lo confirmó Crawford y Semlistch (2006), como la característica que influyó sobre la cercanía de estas especies a los cuerpos de agua, dada la necesidad continua de intercambio gaseoso a través de la piel en condiciones altas de humedad. Este hecho se confirmó por la distribución más amplia de una salamandra del género *Ensatina*, cuyo rango de distribución incluyó tierras altas a distancias superiores a los 60 metros (Kluber et al., 2008).

Rojas & Menin (2010) mencionaron que las áreas de bosque ripario son más apropiadas para los anfibios, especialmente por la presencia de cuerpos de agua como charcos o pozas temporales y permanentes, útiles en su ciclo de vida. Este estudio desarrollado en Manaos, Brasil registró 33 especies de anfibios, de las cuales 28 fueron encontrados en bosque ripario y 24 en bosque no ripario; de igual manera la abundancia también fue superior en bosque ripario, corresponde al 58.8%. Suazo et al. (2011) analizaron la comunidad de anfibios en bosque ripario al Este de México y reportaron que el 54,2% de los individuos preferían distancias entre 0 y 10 metros, el 27,8% en distancias entre 30 y 40 metros y 18% en distancias entre 50 y 60 metros. La riqueza de los anfibios también fue superior en la primera categoría de distancia, con 12 especies, la siguiente categoría reportó siete especies y finalmente la categoría más distante reportó ocho especies, en relación a especies únicas de estas categorías de distancias, la primera categoría reportó tres especies que sólo se distribuyen en este rango, la siguiente categoría reportó una única especie y la última categoría no reportó especies únicas para este rango de distribución, por lo tanto los autores consideraron que el total de la comunidad de anfibios en ese territorio estaba comprendido en un rango de hasta 40 metros de distancia del cuerpo de agua, aunque existieron registros de diferentes especies en distancias más alejadas del cuerpo de agua y aún contabilizando la siguiente categoría, no sería completamente claro el límite entre bosque ripario e interior de bosque.

Un estudio realizado al norte de Estados Unidos muy cerca de la frontera con Canadá, en el Municipio de Maine, reportó que al interior del bosque ripario, existe preferencia por los fragmentos más cercanos al cuerpo de agua, de forma que el ancho del bosque ripario está entre siete y nueve metros (Perkins & Hunter, 2006a). En otro estudio los mismos autores (Perkins & Hunter, 2006b), analizaron el comportamiento de dos salamandras del género *Plethodon* y consideran que la sensibilidad ante áreas explotadas para cultivos o tala, puede afectar tanto las poblaciones, que es necesario al menos 45 metros de ancho de franja riparia para conservar estas especies.

Crawford & Semlistch (2006) concluyeron en su estudio con salamandras, que era necesario mantener un área de amortiguamiento, donde existieran procesos de interacción entre bosque ripario y pastizales, cultivos o zonas urbanas de al menos 47 metros, y conjunto a esta área, una franja estricta de conservación de 27 metros. Este estudio empleó la distancia máxima del 95% de la abundancia de la especie con mayor distribución, como límite para establecer el ancho de franja ribereña mínimo para conservar. Posiblemente, con este mismo método es probable que la franja de bosque ripario sea muy extensa, de acuerdo a resultados de Rojas & Menin (2010) en Manaos, de 33 especies encontradas en su estudio, 18 fueron encontradas en franjas riparias y no riparias, considerando que las franjas riparias eran todas aquellas ubicadas más allá de los 100 metros del cuerpo de agua, esto implica que considerar la especie con mayor distribución para limitar la franja riparia, no sea muy útil en regiones de tierras bajas en el neotrópico. Como opción Keller et al. (2009), clasificaron a los anfibios de quebradas en Borneo en tres gremios de acuerdo a la topografía del cuerpo de agua y el tipo de estructura vegetal; anfibios de aguas quietas, anfibios de aguas rápidas y anfibios de cuerpos de agua amplios.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la vereda San José del Guineo a orillas de la Quebrada Sardinas, en la microcuenca del río Guineo, en el sector rural del Municipio de Villagarzón, ubicado en el centro del Departamento de Putumayo, a $76^{\circ}36'33.70$ Longitud Oeste y $1^{\circ}02'10.24$ Latitud Norte. El Municipio de Villagarzón limita al Norte con los Municipios de Mocoa, San Francisco y Santiago; al Oriente con los Municipios de Mocoa y Puerto Guzmán; al Sur con los Municipios de Orito y Puerto Caicedo; al Occidente con el Municipio de San Francisco y el Departamento de Nariño.

Figura 2. Mapa del Área de Estudio. La zona coloreada de color violeta, indica el área de estudio.



Fuente. Instituto Geográfico Agustín Codazzi

Figura 3. Quebrada Sardinas, Villagarzón – Putumayo.



Fuente. Este estudio.

De acuerdo al Esquema Básico de Ordenamiento Territorial (2009) el área total del Municipio de Villagarzón es de 1398,93 km², dividida en tres subregiones: Villagarzón, Puerto Umbria y La Castellana. La altitud promedio es de 500 metros y la pluviosidad promedio de 1200 mm.

Entre las más importante fuentes de agua están el Río Mocoa, Río Pepino, Río Naboyaco, Río Vides, Río San Juan, Río Guineo, Río Uchupayaco, Río Costayaco, Río San Isidro, Río El Eslabón, Río Canagucho, Río San José, Río Putumayo, Río Quebradón, Río Sardinas, Quebrada Sambico, Quebrada La Chorrera y Quebrada Chaquiriyaco.

En cuanto al uso del suelo, existen declaradas aproximadamente 2.490 Has de protección que corresponden a las franjas de los ríos y quebradas mencionadas, conjunto al área superior de las bocatomas en el Sector de La Castellana; en la subregión Puerto Umbria existen 1358.3 Has ubicada al sur oriente del Municipio y en la subregión Villagarzón están declaradas 2135.5 Has de protección.

Existe una reserva indígena denominada Nukanchipa Alpa Amukunapa Wasi, la cual es la primera reserva reconocida de carácter ancestral, en donde se desarrollan programas de protección del suelo y paisajística, ubicada en la cuenca del Río San Juan.

En el Municipio en cuanto a áreas de Conservación se han declarado tres tipos que son Reserva Forestal Protectora (áreas de protección de fuentes de agua), Zona Forestal de Uso Múltiple y Zona para la Producción Agropecuaria.

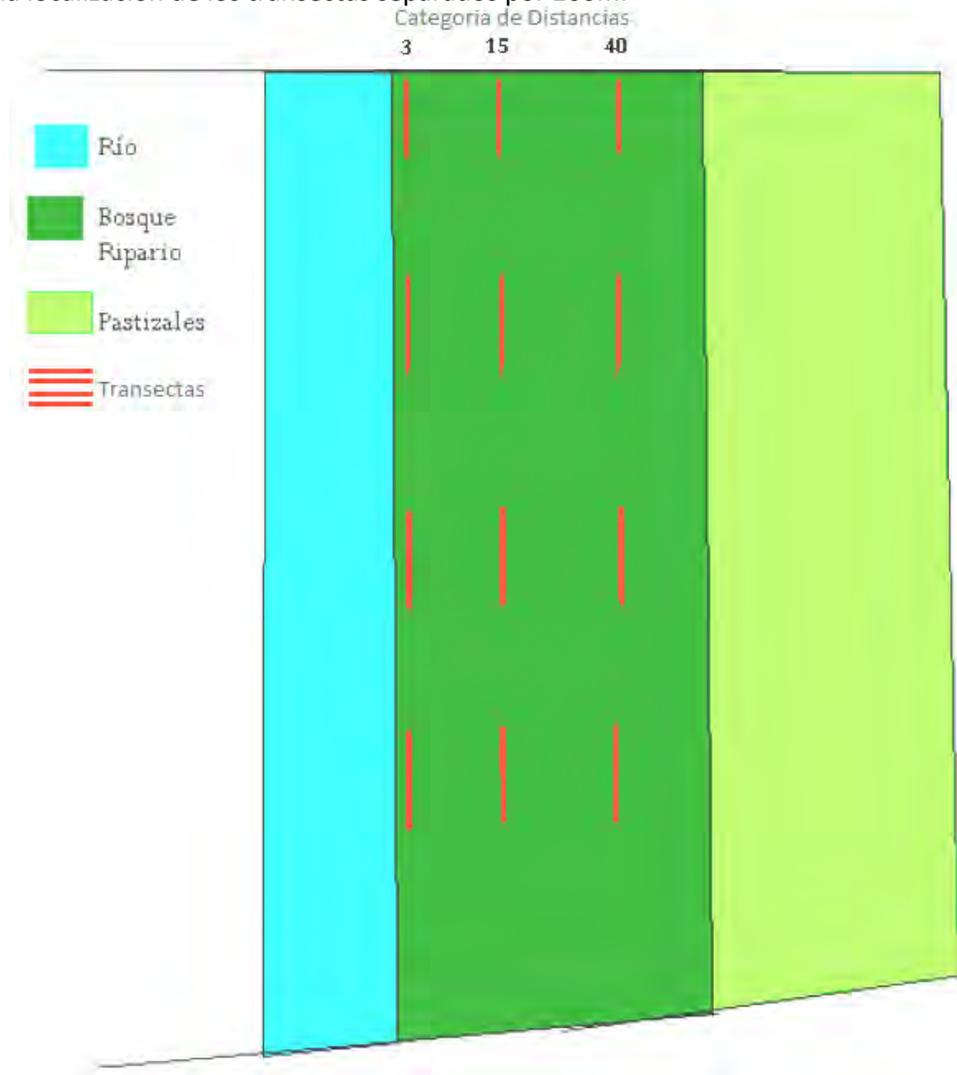
La producción pecuaria ocupa grandes espacios de laderas y tierras con pendientes menores a 25%, en donde se produce principalmente ganado vacuno y caballo, ambos sin tecnificaciones. Los principales productos agrícolas son maíz, caña, yuca, chiro, plátano y arazá. Existen planes para diversificar los cultivos y para aprovechar las zonas de uso múltiple de manera sustentable.

El área de estudio esta ubicada en la cuenca del Río Guineo hacia el occidente de la cabecera municipal de Villagarzón. De acuerdo a Corpoamazonia (2007) el Municipio de Villagarzón tiene dos sectores más o menos diferenciados de acuerdo a la vegetación, tanto terraza diluviales de rápido drenaje como bosque alto semidenso de piedemonte amazónico. La Cuenca del Río Guineo en la parte alta corresponde a bosque de piedemonte con mayor presencia de bejucos, lianas y palmas, y hacia la región de llanura amazónica la cuenca se caracteriza por menor número de bejucos y mayor presencia de epífitas. Entre las familias de plantas más comunes en el área se encuentran: *Mirysticaceae*, *Lauraceae*, *Vochysiaceae*, *Sapotaceae*, *Caesalpinaceae* y *Mimosaceae*, entre las cuales se registran especies arbóreas en peligro como el Laurel (*Aniba perutilis*).

4.2 DISEÑO EXPERIMENTAL

Para evaluar la variación de la riqueza y abundancia de especies de anuros en relación a la distancia de la fuente de agua, la franja de bosque ripario fue dividida en tres categorías de distancia desde la orilla del río, la primera a tres metros de distancia; la segunda a 15 metros y la tercera a 40 metros. En cada distancia se establecieron cuatro transectas de 100 por 2m paralelas a la margen izquierda del río Guineo, separadas una de otra por 200 metros.

Figura 4. Representación gráfica del diseño de muestreo con las tres distancias desde la orilla del río y la localización de los transectas separados por 200m.



Fuente. Este estudio.

Figura 5. Transectas en las diferentes categorías de distancia.



Fuente. Este estudio.

4.3 MUESTREO Y DATOS ECOLÓGICOS

El muestreo se realizó entre marzo y abril de 2012 durante la época lluviosa según el Plan Básico de Ordenamiento Territorial, para un total de 16 días efectivos de búsqueda. Los periodos de tiempo fueron comprendidos entre las 7:00 – 11:00 y las 18:00 – 22:00. La búsqueda manual fue exhaustiva sobre la vegetación, en ramas, troncos, hojarasca, bajo las hojas, en plantas epífitas, raíces de árboles y arbustos (Rueda et al., 2006). En cada transecta se registró la identidad taxonómica de las especies y el número de individuos de cada especie. Para evitar pseudoreplicación el muestreo se realizó en tres transectas en una misma jornada de muestreo, de forma que se cubrió una transecta por cada categoría de distancia. En la siguiente jornada de

muestreo se recorrieron otras tres transectas, igualmente una para cada categoría de distancia, de forma que el ciclo de muestreo es de cuatro días, dado que hubo cuatro transectas por cada categoría de distancia, y de esa manera se evitó sobre capturar individuos de una misma transecta, afectar las subsiguientes transectas en cada categoría de distancia y tener datos de las tres categorías en cada jornada de muestreo, de forma que cada jornada de muestreo se tomó como una unidad independiente en los análisis estadísticos. Además cada ejemplar capturado fue aislado en terrarios y posteriormente liberados sobre la misma margen de la quebrada al menos a 200 metros de la transecta más cercana. Cada recorrido por transecta duró aproximadamente una hora y cada jornada de muestreo fue desarrollada por dos observadores. En total el esfuerzo de muestreo fue de 112 horas/investigador. Todos los especímenes fueron capturados para tener el registro fotográfico y luego fueron liberados a una distancia no menor de 200 metros desde cualquier transecta.

Las variables ambientales humedad relativa y temperatura fueron medidas con un termohigrómetro fueron tomadas al inicio de cada jornada de muestreo a un metro de altura en dos puntos en las 12 transectas, durante 10 días. Los datos de cobertura de dosel se tomaron empleando un espejo convexo con cuadrícula de 50 cuadrantes, en tres puntos (inicio, medio y final) de tres transectas por cada categoría de distancia. Los datos medidos se promediaron por día, de forma que cada categoría de distancia obtuvo ocho valores de humedad relativa y temperatura correspondientes al inicio y final de cada una de las cuatro transectas por categoría de distancia y nueve valores de cobertura de dosel correspondientes a los tres puntos de medición de cada una de las cuatro transectas por categoría de distancia, representados en al Tabla 1.

La identificación se realizó con ayuda de claves taxonómicas y revisiones de bases de datos en línea del Smithsonian Institute, Kansas University y Natural History Museum of Washington. Conjunto a ello se remitieron imágenes y descripciones de los ejemplares a diferentes especialistas para confirmar la identificación. Comportamientos reproductivos fueron reportados para cada especie durante el muestreo y se registró la categoría de distancia de cada encuentro.

Se colectaron aproximadamente tres ejemplares de cada especie, bajo la autorización de colecta de CORPOAMAZONIA. El sacrificio se realizó empleando solución de roxicaina 1% y agua en razón 1ml / 9ml y fijados en un medio húmedo de formol al 10%.La preservación se realizó en una solución de Alcohol etílico 70% en envases de vidrio, siguiendo la metodología de Cortez et al. (2006). Los especímenes serán depositados en la Colección Zoológica PSO-CZ de la Universidad de Nariño.

En cada categoría de distancia y en el total del ensamblaje se registraron los tipos de estrategias reproductivas empleadas por las especies, teniendo en cuenta aquellas estrategias observadas en campo y las que indiquen en la bibliografía de cada especie, con el fin de identificar las estrategias reproductivas empleadas por los anuros de sotobosque en bosque ripario. El reporte bibliográfico

se realizó principalmente con base en Haddad y Prado (2005), quienes describen en detalle los modos reproductivos de los anuros.

Tabla 1. Datos de variables ambientales (Humedad Relativa, Temperatura y Cobertura de Dosel) en cada categoría de distancia. Color azul: primera transecta; color gris: segunda transecta; color verde: tercera transecta; color violeta: cuarta transecta. Súper índice i: inicio de transecta; súper índice m: mitad de transecta; súper índice f: final de transecta.

| | 3 metros | | | 15 metros | | | 40 metros | | |
|----------|------------------|-------------------|-----------------|------------------|-------------------|-----------------|------------------|-------------------|-----------------|
| | Humedad Relativa | Temperatura | Cobertura dosel | Humedad Relativa | Temperatura | Cobertura dosel | Humedad Relativa | Temperatura | Cobertura dosel |
| | 87 ⁱ | 29.3 ⁱ | 88 ⁱ | 84 ⁱ | 29.5 ⁱ | 86 ⁱ | 81 ⁱ | 29.9 ⁱ | 82 ⁱ |
| | 97 ^f | 28.8 ^f | 86 ^m | 96 ^f | 27.1 ^f | 84 ^m | 98 ^f | 27.2 ^f | 84 ^m |
| | 98 ⁱ | 22.4 ⁱ | 86 ^f | 98 ⁱ | 22.5 ⁱ | 86 ^f | 98 ⁱ | 22 ⁱ | 84 ^f |
| | 96 ^f | 23.5 ^f | 84 ⁱ | 97 ^f | 23.4 ^f | 82 ⁱ | 96 ^f | 22.9 ^f | 82 ⁱ |
| | 96 ⁱ | 23 ⁱ | 82 ^m | 96 ⁱ | 22.6 ⁱ | 80 ^m | 98 ⁱ | 22.5 ⁱ | 80 ^m |
| | 98 ^f | 22.4 ^f | 86 ^f | 98 ^f | 22.7 ^f | 84 ^f | 98 ^f | 22.5 ^f | 84 ^f |
| | 98 ⁱ | 22.9 ⁱ | 82 ⁱ | 98 ⁱ | 22.2 ⁱ | 80 ⁱ | 98 ⁱ | 22.5 ⁱ | 78 ⁱ |
| | 92 ^f | 26.1 ^f | 84 ^m | 90 ^f | 26.3 ^f | 86 ^m | 88 ^f | 26.1 ^f | 80 ^m |
| | | | 86 ^f | | | 84 ^f | | | 82 ^f |
| X | 95.3 | 24.8 | 84.9 | 94.6 | 24.5 | 83.6 | 94.4 | 24.5 | 81.8 |
| σ | 3.9 | 2.9 | 2.0 | 5.0 | 2.7 | 2.4 | 6.4 | 2.9 | 2.1 |

Fuente. Este estudio.

4.4 DISEÑO ESTADÍSTICO

Objetivo Especifico Número 1. Determinar la composición del ensamblaje de especies de Anuros de sotobosque de una franja de bosque ripario en el piedemonte amazónico al sur de Colombia.

En primer lugar se realizó una curva de acumulación de especies para determinar la representatividad del muestreo en el ensamblaje. Para ello se emplearon y graficaron los resultados obtenidos con tres estimadores no paramétricos de riqueza: Bootstrap y Chao de primer y segundo orden, los cuales identifican especies raras de acuerdo a la abundancia y no

requieren normalidad de la distribución de los datos de captura (Pla, 2004). Se graficó el comportamiento de avistamiento de especies únicas y dobles para determinar si las especies raras aumentaron o disminuyeron a medida que se aumentó la intensidad de muestreo. Los datos fueron obtenidos con el programa EstimateS 8.2 y las gráficas desarrolladas con el programa Microsoft Excel 2007.

Con el fin de categorizar a las especies encontradas en el ensamblaje de acuerdo a la abundancia, fue empleada la metodología de diagramas de Olmstead-Tukey los cuáles discriminan cuatro categorías raras, ocasionales, frecuentes y dominantes de acuerdo a la abundancia y a la frecuencia de ocurrencia, empleando el promedio de abundancia y de la frecuencia de ocurrencia de todo el ensamblaje, como ejes discriminantes para los cuadrantes (Ruvalcaba, 2009), finalmente los valores de frecuencia de ocurrencia y de abundancia, de cada especie se emplean para ubicar a esta especie con base en los cuadrantes creados a partir de los ejes mencionados anteriormente. Los datos fueron procesados en una gráfica de dispersión con el programa Excel 2007.

Con el fin de determinar la diversidad local o diversidad alfa, en cada categoría de distancia y en el total del ensamblaje en términos de equitatividad, fueron empleados los índices Shannon y Simpson, realizados con el programa Past 3.0.

Objetivo Específico Número 2. Establecer y analizar la relación de la riqueza y abundancia de las especies de anuros de sotobosque en un gradiente de distribución horizontal en bosque ripario.

El recambio de especies o Diversidad Beta entre las categorías de distancia, fue analizada mediante los Índices Multi-sitios de Sorensen, Simpson y de Anidamiento según la propuesta de Baselga (2010), los cuales extienden el análisis tradicionales en dos sitios, para comparaciones de más de dos sitios, empleando datos pareados de cada localidad y determinan si la variación de especies ocurre por reemplazo de especies de acuerdo a la similitud entre estas, y si existe anidamiento, es decir conjuntos de especies que se repiten entre las localidades estudiadas.

Fue empleado el Coeficiente de Semejanza Biogeográfica según la propuesta de Duellman (1990), cuya fórmula es $C = S_{ij} / P_{ij}$. Donde S_{ij} son las especies comunes en los sitios i y j , y P_{ij} es el promedio de especies en los sitios i y j . El cálculo fue realizado en el programa Microsoft Excel 2007.

Se realizó un gráfico de similitud empleando los valores de abundancia en cada categoría de distancia, con el fin de visualizar la similaridad entre las tres categorías. Se empleó para este análisis el índice cuantitativo de Morisita. Este análisis se desarrolló en el programa Past 3.

Para compara los cambios en la composición de especies en cada categoría de distancia, se empleó la curva de rango-abundancia o de Whitaker, empleando el logaritmo base 10 de la abundancia de cada especie y asignando el orden de cada una de ellas. Posteriormente se

desarrolló una gráfica de dispersión. La gráfica y los datos fueron obtenidos en el programa Microsoft Excel 2007.

La normalidad en la distribución de los registros de abundancia de las especies, fue analizada con la prueba de Shapiro-Wilk. Posterior a esta, para determinar si existen diferencias entre las abundancias de las especies en las categorías de distancia fue realizado un Análisis de Varianza y una prueba Post hoc, que determina entre cuales categorías existe diferencia. Estos análisis fueron realizados en el programa GraphPad Prism 6 for Windows.

Los datos registrados de temperatura, humedad relativa y cobertura de dosel, fueron analizados para normalidad de varianza con la prueba de Shapiro-Wilk. Teniendo en cuenta que los datos fueron tomados de los mismos puntos en diferentes días, el análisis posterior para comparar si existen diferencias en las variables ambientales mencionadas, se realizó un análisis de varianza emparejado y la prueba post hoc para determinar entre cuales categorías de distancias existen diferencias. Estos análisis fueron realizados en el programa GraphPad Prism 6 for Windows.

Con el fin de determinar si existe agrupamiento de las especies de acuerdo a la abundancia y a las variables ambientales, en las categorías de distancia fue realizado un análisis de Coordenadas Principales. De este análisis se obtuvo el fenograma y la matriz gráfica de agrupamiento de las especies. Complementando el anterior análisis se realizó el análisis de Componentes Principales para determinar cuáles variables explicaban el agrupamiento de las especies. Estos mismos análisis se desarrollaron empleando los datos de las variables ambientales y las categorías de distancia, para determinar la relación entre ellas con base en las variables ambientales y determinar cuáles de estas explican esta relación. Estos análisis fueron realizados en el programa NTSYS.

Con el fin de determinar si existen relaciones positivas o negativas entre las variables ambientales y la abundancia y riqueza de especies en las categorías de abundancia fue empleada la prueba de Correlación de Spearman y con el fin de visualizar gráficamente la tendencia de cada conjunto de valores, se empleó el gráfico de regresión lineal múltiple. Los resultados de estos análisis fueron graficados, con el fin de representar el comportamiento de las variables ambientales y de abundancia. Estos análisis y las gráficas, fueron realizados con el programa GraphPad Prism 6 para Windows.

Objetivo Específico Número 3. Analizar la variación del tipo y número de estrategias reproductivas en la distribución del ensamblaje de anuros de sotobosque de una franja de bosque ripario.

Dado que el número de estrategias reproductivas para cada categoría de distancia es menor a 10, fue empleada la prueba de Kruskal-Wallis, la cual es no paramétrica. La prueba post hoc fue la prueba de Dunns que compara cada categoría de distancia con base en la abundancia de cada tipo de estrategia reproductiva. Estos análisis fueron realizados con el programa GraphPad Prism 6 para Windows.

Para determinar si el número de especies y la abundancia tienen relación con el número de estrategias reproductivas fue empleada la prueba de Correlación de Spearman. Para determinar si los valores de número de estrategias reproductivas, abundancia y especies en cada categoría de distancia tienen relación entre sí, fueron desarrolladas las pruebas de Correlación de Spearman. Las dos pruebas anteriores fueron complementadas con las gráficas de tendencia de los valores de cada conjunto de datos a través de las gráficas de regresión lineal múltiple. Las pruebas y gráficas fueron realizadas con el programa GraphPad Prism 6 for Windows.

5. RESULTADOS

5.1 COMPOSICIÓN Y RIQUEZA DE ESPECIES

Se registraron en total 16 especies, agrupadas en las familias Centrolenidae (una especie), Leptodactylidae (dos especies), Strabomantidae (ocho especies), Leiuperidae (una especie), Hylidae (dos especies) y Bufonidae (dos especies) Tabla 2.

Tabla 2. Riqueza y abundancia de especies del ensamblaje de anuros

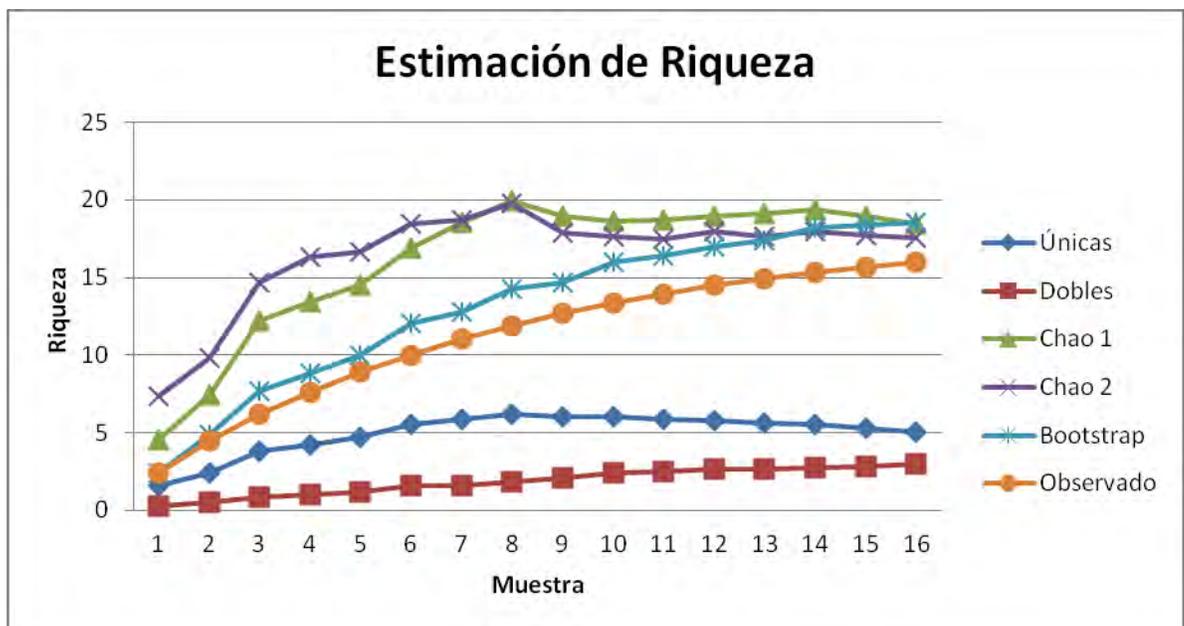
| Especie | Familia | Abundancia | | | Total Abundancia | Endemismo |
|------------------------------------|-----------------|------------|-----------|-----------|------------------|--|
| | | 3 metros | 15 metros | 40 metros | | |
| <i>Cochranella resplendens</i> | Centrolenidae | 0 | 1 | 0 | 1 | Oeste del Amazonas |
| <i>Leptodactylus petersi</i> | Leptodactylidae | 3 | 1 | 0 | 4 | Amazonas |
| <i>Lythodites lineatus</i> | Leptodactylidae | 3 | 3 | 0 | 6 | Amazonas |
| <i>Pristimantis cf carvalhoi</i> | Strabomantidae | 2 | 3 | 0 | 5 | Oeste del Amazonas |
| <i>Pristimantis conspicillatus</i> | Strabomantidae | 1 | 1 | 1 | 3 | Oeste del Amazonas |
| <i>Pristimantis lanthanites</i> | Strabomantidae | 0 | 0 | 1 | 1 | Oeste del Amazonas |
| <i>Pristimantis martiae</i> | Strabomantidae | 1 | 1 | 0 | 2 | Oeste del Amazonas |
| <i>Pristimantis quaquaversus</i> | Strabomantidae | 4 | 0 | 0 | 4 | Piedemonte amazónico este de los Andes |
| <i>Pristimantis variabilis</i> | Strabomantidae | 1 | 1 | 2 | 4 | Oeste del Amazonas |
| <i>Pristimantis sp2</i> | Strabomantidae | 2 | 4 | 0 | 6 | Indefinido |
| <i>Pristimantis sp1</i> | Strabomantidae | 1 | 0 | 0 | 1 | Indefinido |
| <i>Engystomops petersi</i> | Leiuperidae | 2 | 0 | 0 | 2 | Norte del Amazonas |
| <i>Rhinella margaritifera</i> | Bufonidae | 0 | 1 | 0 | 1 | Amazonas |
| <i>Rhinella sp1</i> | Bufonidae | 2 | 0 | 0 | 2 | Indefinido |
| <i>Hypsiboas cinerascens</i> | Hylidae | 7 | 5 | 6 | 18 | Amazonas |
| <i>Scinax garbei</i> | Hylidae | 0 | 1 | 0 | 1 | Amazonas |
| Total | | 29 | 22 | 10 | 61 | |

Fuente. Este estudio.

La representatividad del muestreo evaluada de acuerdo a los tres estimadores no paramétricos de riqueza, Bootstrap y Chao de primer y segundo orden, arrojaron una riqueza esperada de 18.93,

18,5 y 17,56 respectivamente, valores sobre los cuáles, la riqueza observada representa el 86.34%, 86,48% y 91,16%, lo cual significa que la riqueza observada estuvo muy cerca de la riqueza esperada. Las especies con un solo ejemplar, es decir las especies únicas, son *Cochranella resplendens*, *Pristimantis lanthanites*, *P. sp1*, *Rhinella margaritifera* y *Scinax garbei*. Las especies con dos registros, es decir especies dobles son *Pristimantis martiae*, *Engystomops petersi* y *Rhinella sp1*. Los valores de los estimadores, así como su comportamiento a lo largo de los 16 periodos de búsqueda, se registran en la Figura 6.

Figura 6. Curva de acumulación de especies de la riqueza observada y riqueza estimada por los estimadores no paramétricos y ocurrencia de especies únicas y dobles, del ensamblaje de anuros de sotobosque en franjas riparias.



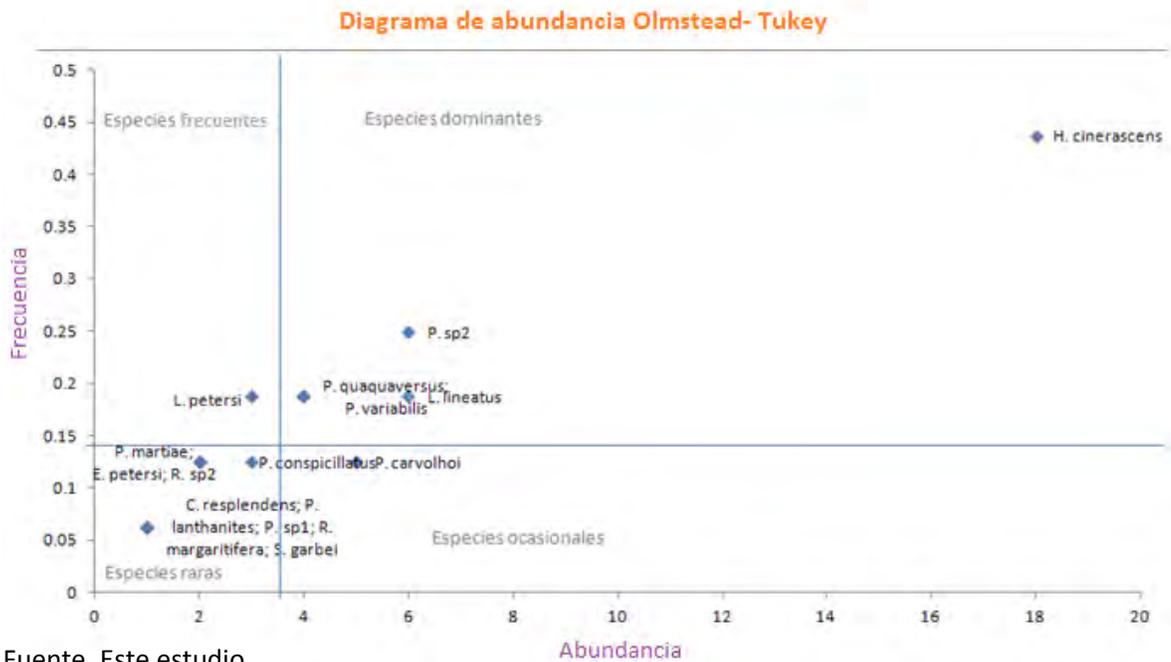
Fuente. Este estudio.

La abundancia de las especies fue analizada con base en las jerarquías de los diagramas de Olmstead-Tukey, teniendo en cuenta que el promedio de la abundancia de las especies fue 3.75 y el promedio de la frecuencia de avistamiento fue 0.15. El diagrama resultante se representa en la figura 7.

De acuerdo a este análisis, nueve especies fueron catalogadas en la categoría de especies raras, aquellas cuya frecuencia de avistamiento y cuya abundancia, no superan el promedio de todo el ensamblaje son: *Cochranella resplendens*, *Pristimantis conspicillatus*, *P. lanthanites*, *P. martiae*, *P. sp1*, *Engystomops petersi*, *Rhinella margaritifera*, *R. sp1* y *Scinax garbei*. Una especie fue catalogada en la categoría de especies ocasionales, aquellas cuya abundancia supera el promedio de todo el ensamblaje, pero que su frecuencia es inferior al promedio para el ensamblaje:

Pristimantis cf carvalhoi. Una especie fue catalogada en la jerarquía de especies frecuentes, aquellas cuya frecuencia de avistamiento es superior al promedio del ensamblaje, pero la abundancia es inferior al promedio: *Leptodactylus petersi*. Cuatro especies fueron catalogadas en la categoría de especies dominantes, aquellas cuya abundancia y frecuencia de avistamiento, superan el promedio para el ensamblaje son: *Hypsiboas cinerascens*, *Pristimantis sp2*, *P. quaquaversus*, *P. variabilis* y *Lythodites lineatus*.

Figura 7. Diagrama de clasificación de las especies de anuros registrados en bosque ripario de acuerdo con la prueba de abundancia y frecuencia de Olmstead-Tukey.



Fuente. Este estudio.

Tabla 3. Abundancia, riqueza y diversidad alfa con los índices de diversidad alfa de Shannon y Simpson para cada categoría de distancia y el ensamblaje total de anuros de sotobosque en franjas riparias

| | Transectas | | | Ensamblaje |
|-------------|------------|-----------|-----------|------------|
| | 3 metros | 15 metros | 40 metros | |
| Riqueza | 12 | 11 | 4 | 16 |
| Individuos | 28 | 22 | 10 | 61 |
| Shannon H | 2,295 | 2,174 | 1,089 | 3,071 |
| Simpson 1-D | 0,8776 | 0,8636 | 0,58 | 0,9433 |

Fuente. Este estudio.

La equitatividad del ensamblaje tiene relación con los valores de abundancia de las especies, los cuales fueron relativamente homogéneos en la mayoría de las especies, pese a que *Hypsiboas cinerascens* representa el 26,7% de la abundancia total. De acuerdo a la riqueza encontrada en la categoría de distancia de 40 metros, la equitatividad es mucho menor, dado que *H. cinerascens* representa el 60% de la abundancia para esa categoría.

5.2 DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DE ABUNDANCIA Y RIQUEZA DEL ENSAMBLAJE DE ANUROS DE SOTOBOSQUE EN FRANJAS RIPARIAS.

La diversidad Beta entendida como el recambio de especies entre localidades o el reemplazo de estas y según la propuesta de Baselga (2010), incluye el cálculo de varios índices para más de dos sitios de muestreo a ser comparados. Para este estudio las fórmulas resuelven los siguientes datos: BSimpson 0.31; BSorensen 0.45 y BAnidamiento 0.11 para el total del ensamblaje.

De acuerdo a los valores finales, el recambio de especies entre localidades es relativamente alto, entendiendo que valores cercanos a cero indican localidades completamente diferentes y valores cercanos a 1.0, implican localidades muy similares. Estos valores por tanto suponen que existen diferencias entre las localidades en cuanto a la presencia – ausencia de especies, estas diferencias probablemente estén explicadas por la escasa diversidad registrada en la categoría de distancia de 40 metros, cuya riqueza es de cuatro especies, en comparación con las categorías de distancia de 3 y 15 metros, cuyas riquezas son de 12 y 11 especie respectivamente.

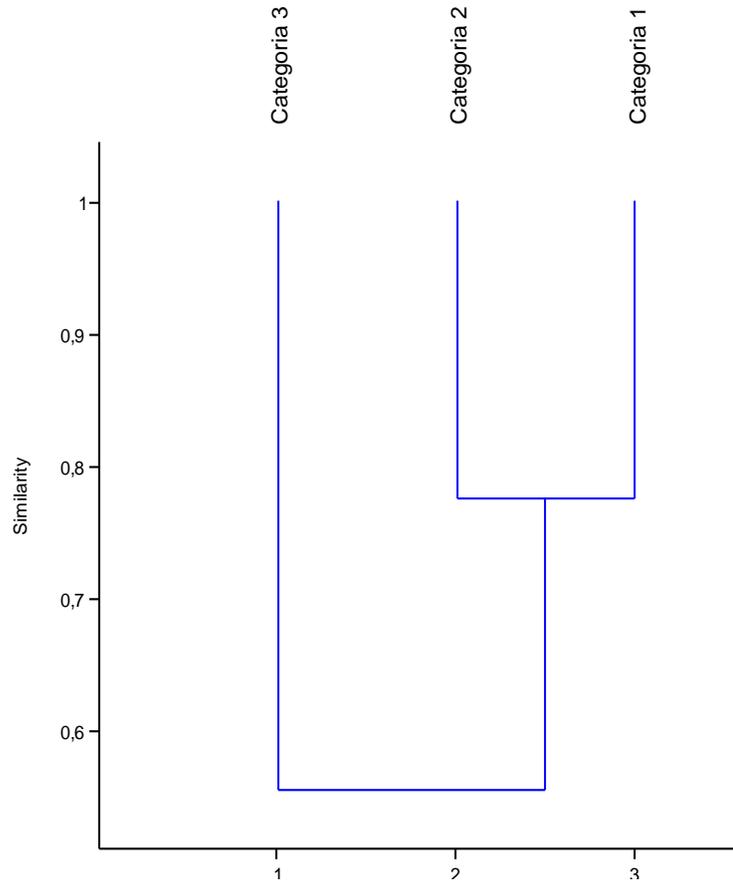
El Coeficiente de similitud biogeográfica, empleado en este estudio como medida de complementariedad entre la riqueza en las categorías de distancia, corrobora la similitud entre las dos categorías más cercanas al cuerpo de agua, según se indican los valores en la Tabla 4.

Tabla 4. Valores de Coeficiente de similitud biogeográfica. Número de especies en común (subrayado), riqueza de cada categoría de distancia (diagonal) y coeficientes de similitud biogeográfica (itálica).

| | 3 metros | 15 metros | 40 metros |
|-----------|--------------|------------|-----------|
| 3 metros | 12 | <u>8</u> | <u>3</u> |
| 15 metros | <i>0.696</i> | 11 | <u>3</u> |
| 40 metros | <i>0.375</i> | <i>0.4</i> | 4 |

Fuente. Este estudio.

Figura 8. Gráfico de similitud de las categorías de distancia; categoría 1: tres metros de distancia, categoría 2: quince metros de distancia; categoría 3: cuarenta metros de distancia.

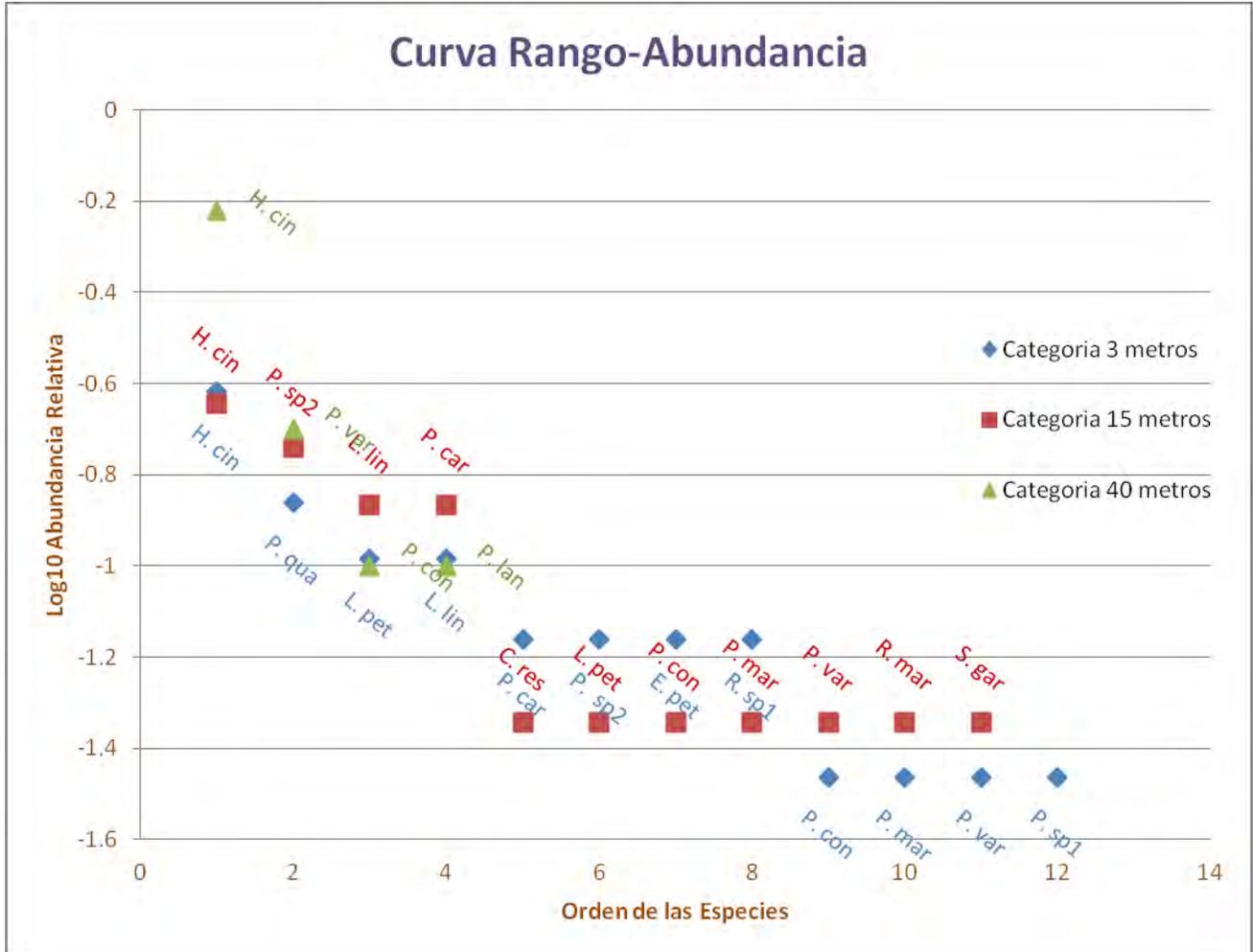


Fuente. Este estudio.

De acuerdo a los valores anteriores, la mayor afinidad de especies se encuentra entre las categorías de distancia de 3 y 15 metros, ya que coinciden en ocho especies de un promedio de 11.5 entre estas dos categorías. Lo contrario ocurre entre las categorías extrema de distancia, ya que tienen en común tres especies y poseen en promedio ocho especies. Lo cual indica preliminarmente que existe mayor similitud entre las dos categorías de distancia más próximas al cuerpo de agua, indicando que existe diferencia entre estas categorías y al más distante, probablemente pro efecto de borde o porque la última categoría recoge especies de interior de borde.

La curva de rango-abundancia de cada categoría de distancia se registra en la Figura 9.

Figura 9. Curva Rango-Abundancia. Símbolos y texto de color azul corresponde a la categoría de distancia de tres metros; color rojo a la categoría de distancia de 15 metros; color verde a la categoría de distancia de 40 metros. Cada símbolo contiene la letra inicial del género y las tres primeras letras del epíteto.



Fuente. Este estudio.

De acuerdo a la figura 9 puede observarse que el ensamblaje tiene diferencias en cuanto a la composición de cada categoría de distancia con base en las especies que se distribuyen en ellas y la abundancia de ellas. La similitud de las categorías de tres y 15 metros al cuerpo de agua, se observa no sólo en la longitud de la curva con base en el número de especies similar, sino también en que las especies representadas no cambian el orden entre ellas. Existen varios aspectos relevantes. En primer lugar la especie más abundante en las tres categorías de distancia es *Hypsiboas cinerascens*, seguida en los tres casos del complejo de especies del género *Pristimantis* y especies de la familia *Leptodactylidae* (*L. lineatus* en al categoría de 15 metros y *L. petersi* en la categoría de tres metros). Finalmente la curva culmina con especies del género *Pristimantis* ne la

categoría de tres metros, y con especies de las familias Bufonidae e Hylidae en la categoría de 15 metros, lo cual es evidencia de la variación de la composición a lo largo del ensamblaje, además de la representatividad de la especie del género *Pristimantis* en esta localidad.

La prueba de Shapiro-Wilk en cada una de las categorías de distancia, demostró que ninguna de las categorías de distancia se ajustó a una distribución normal (3 metros, p : 0.0043; 15 metros, p : 0.0022; 40 metros, p : 0.0001). Por lo tanto se realizó la prueba de Kruskal-Wallis con datos no agrupados teniendo en cuenta que los valores no corresponden a emparejamientos o controles. Esta prueba determinó que las diferencias en términos de la abundancia de las especies presentes en el ensamblaje de anuros es estadísticamente significativa (p : 0.0167). Posteriormente se aplicó la prueba de Dunns, como prueba post hoc, la cual indicó que existen diferencias entre las categorías de distancia de 3 y 40 metros (Diferencia de rango: 12.9), no en cambio entre las categorías de 3 y 15 metros (diferencia de rango 3.2), o de 15 y 40 metros (diferencia de rango: 9.6).

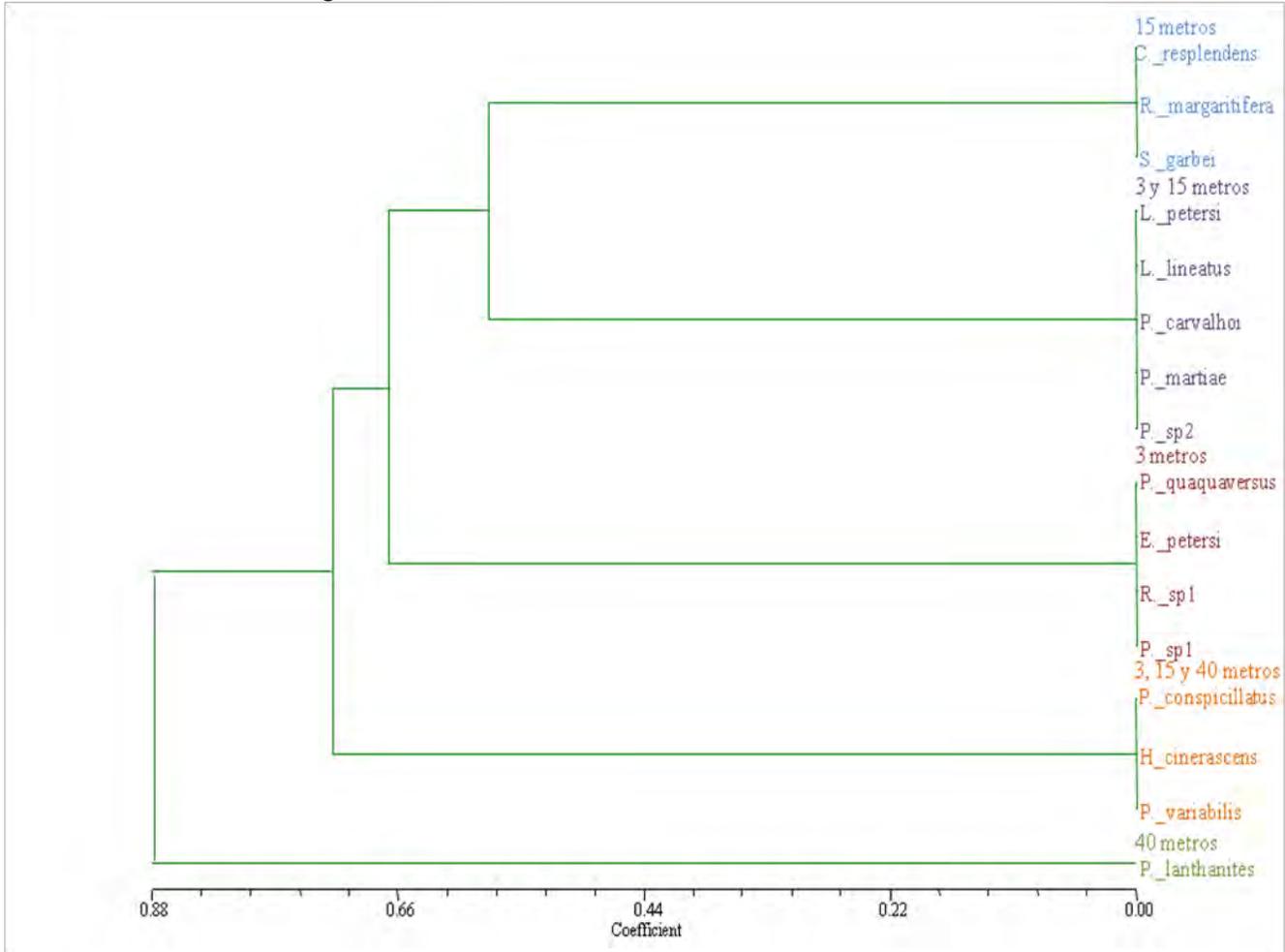
Con los datos de las variables ambientales se aplicó la prueba de Shapiro-Wilk la cual demostró que sólo la cobertura de dosel se acoplaba a una distribución normal (Shapiro-Wilk. HR: p -value 0.001; T: p -value 0.006; CD: p -value 0.074). Dado que sólo una variable tuvo distribución normal, fue empleada la prueba de Friedman como Análisis de Varianza agrupado no paramétrico con los valores de cada una de las variables, para evaluar las diferencias a lo largo de la distribución horizontal. Únicamente la variable Cobertura de Dosel reportó diferencias significativas. (Friedman. HR: p -value 0.8981; T: p -value 0.6192; CD: p -value 0.0004). Mediante la prueba posteriori de Dunns, empleada para determinar variaciones entre las categorías de distancia con base en los valores de Cobertura de Dosel, se encontraron diferencias entre la primera y la tercera categoría de distancia (Diferencia de Rango 14.5).

El Análisis de Componentes Principales, se realizó con una matriz de presencia – ausencia de especies en las diferentes categorías de distancia, de tal forma, las categorías de distancia se constituyen como variables dependientes y la composición de especies como la variable independiente.

El fenograma (Figura 10) obtenido agrupó las especies en cinco categorías, aquellas que estaban presentes únicamente en alguna de las categorías de distancia, otro grupo el de aquellas especies presentes en las categorías de 3 y 15 metros de distancia y aquellas especies presentes en todas las categorías de distancias. Cabe destacar que las matrices de presencia-ausencia, tienden a reducir el coeficiente de variación entre las especies, especialmente en este tipo de estudios en donde grupos de especies tienen la misma matriz, y además que los fenogramas de agrupamiento no logran dilucidar el patrón de agrupamiento, sin embargo se puede observar que existe relación entre las dos primeras categorías de distancia en esta gráfica, y que la categoría de 40 metros, se clasifica como el grupo más alejado de todo el ensamblaje, lo que pudiera apuntar a la

diferenciación de este grupo de especies, por efecto de borde que afecta la composición de anuros.

Figura 10. Fenograma de agrupamiento de especies de acuerdo a la matriz de presencia-ausencia en cada Categoría de Distancia.



Fuente. Este estudio.

En cuanto a la prueba de Coordenadas Principales, el 70.3% del agrupamiento se explica por las dos primeras variables en cada componente. La Tabla 5 indica las variables más influyentes en el agrupamiento de las especies del ensamblaje.

Tabla 5. Valores de representatividad de cada variable (Categoría de distancia) en los componentes del análisis.

| Categoría | Componente 1 | Componente 2 | Componente 3 |
|-----------|--------------|--------------|--------------|
| 3 metros | -0.5268 | -0.7071 | 0.4717 |
| 15 metros | 0.745 | 0 | 0.667 |
| 40 metros | -0.5268 | -0.7071 | -0.4717 |

Fuente. Este estudio.

De acuerdo con la tabla anterior, en el componente 1, las variables más influyentes son la distancia de 15 metros, la cual es resaltada, sin embargo las dos siguientes categorías tienen el mismo valor, por ello no se resalta ninguna de ellas. En el componente 2, las variables más influyentes fueron las de las distancias de 3 y 40 metros, únicas para este componente con algún valor de representatividad.

La gráfica de la matriz de agrupamiento arrojó resultados similares al del fenograma, y acorde con los valores de la Tabla 5, se distribuyen las especies en los cuadrantes de forma que los grupos representados se separan acorde a la distribución horizontal de las especies en el ensamblaje. En la figura 11 se representa el agrupamiento de las especies, las cuales son representadas con los mismos colores usados en el fenograma.

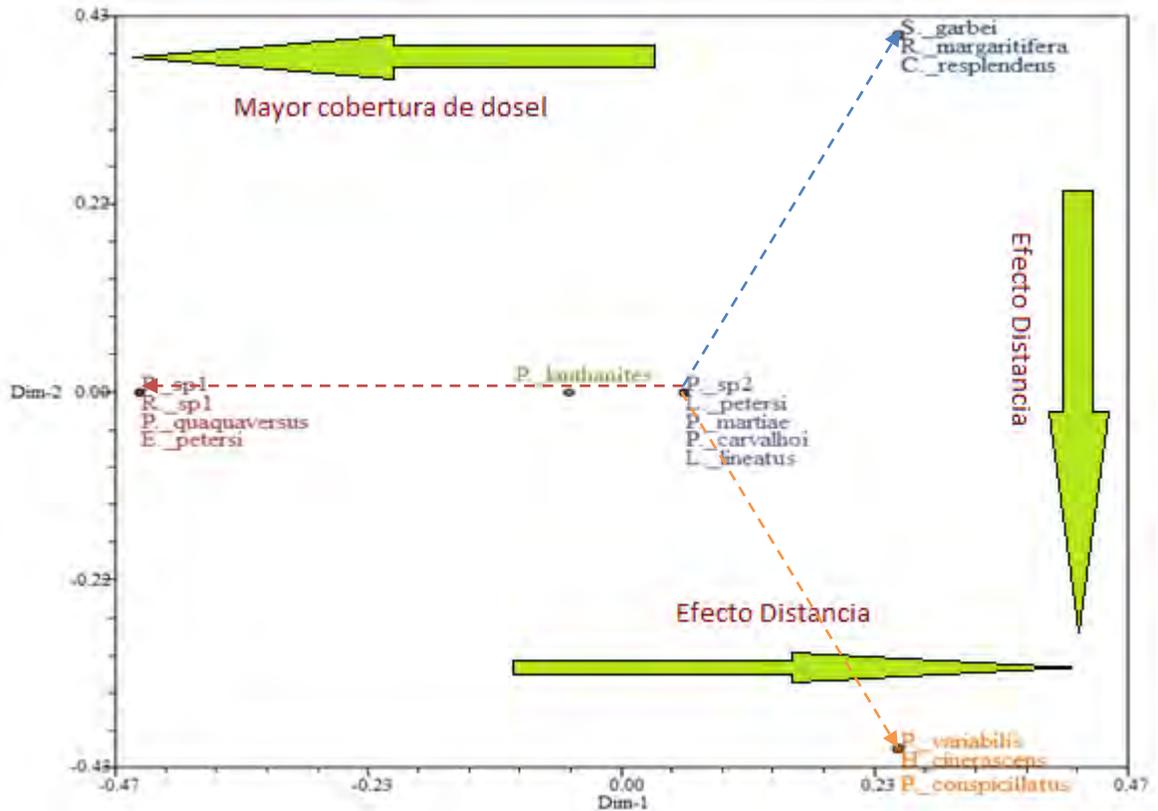
La relación entre las categorías como variable nominal y las variables ambientales y la distancia, se determinó a través de un PCA. La tabla 6 refleja las variables que más influyen en el agrupamiento y que a su vez tienen influencia en cada categoría de distancia y por lo tanto en la estructura de la comunidad.

Tabla 6. Valores de representatividad de variables ambientales en cada Componente

| Variable | Componente 1 | Componente 2 | Componente 3 |
|-------------|--------------|--------------|--------------|
| Distancia | 0.9635 | 0.2675 | 0 |
| Humedad | -0.978 | 0.2088 | 0 |
| Temperatura | -0.978 | 0.2088 | 0 |
| Dosel | -0.9883 | -0.1524 | 0 |

Fuente. Este estudio.

Figura 11. Diagrama de agrupamiento de especies del ensamblaje de anuros de sotobosque en franjas riparias. Las líneas punteadas representan los vectores del agrupamiento: línea roja: Componente uno (tres metros); línea azul: Componente dos (quince metros); línea naranja: Componente tres (cuarenta metros).

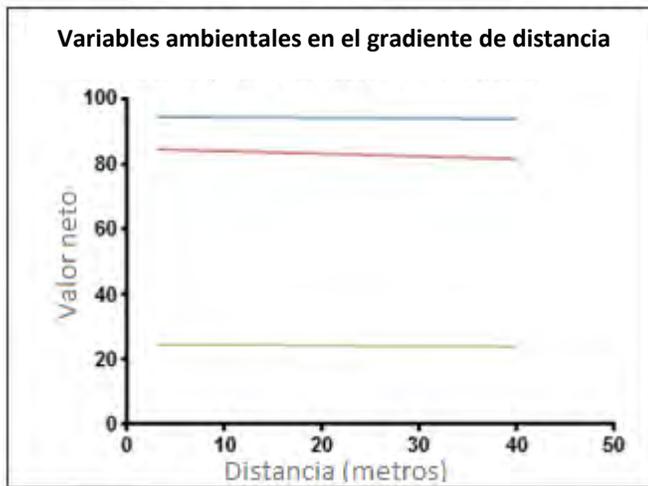


Fuente. Este estudio.

Según los resultados de la tabla 6, la cobertura de dosel y la distancia, son las variables que más influyen en la diferenciación de las categorías de distancia evaluadas, lo cual preliminarmente señala a éstas variables como las que generan mayor efecto en la distribución de las especies en el ensamblaje.

Posteriormente se realizó un análisis de correlación entre las variables ambientales y la distancia, para determinar si la variación de las variables ambientales se ajusta directamente con las categorías de distancia empleando los valores de la tabla 1 y la distancia de cada categoría. La prueba mostró que únicamente la cobertura de dosel fluctúa negativamente de acuerdo al aumento de la distancia desde el cuerpo de agua (Spearman: Categorías vs Humedad $r = 0.06353$ p-value: 0.75; vs Temperatura $r = -0.09045$ p-value: 0.65; vs Cobertura de dosel $r = -0.5216$ p-value: 0.0053).

Figura 12. Comportamiento de variables ambientales a lo largo del gradiente de distribución horizontal: Humedad Relativa (línea azul), Temperatura (línea verde) y Cobertura de Dosel (línea roja)



Fuente. Este estudio.

De acuerdo a la anterior gráfica, el comportamiento de la cobertura de dosel es decreciente en relación con el aumento de la distancia desde el cuerpo de agua.

5.3 EFECTO DE LAS ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS SOBRE LA DISTRIBUCIÓN HORIZONTAL DEL ENSAMBLAJE

Durante la fase de campo no se observaron puestas de huevos, renacuajos ni amplexus, la única evidencia de comportamiento reproductivo fueron los cantos, especialmente de *Hypsiboas cinerascens*. Por lo tanto se sigue la propuesta de Haddad y Prado (2005) acerca de las estrategias reproductivas de las familias de anfibios del Neotrópico. La tabla 7 discrimina los modos reproductivos y sus características, de las especies registradas en este estudio y la tabla 8 agrupa el número de especies para cada categoría de distancia según las estrategias reproductivas.

Tabla 7. Diversidad de modos reproductivos de las especies de anuros registradas en el bosque ripario, Villagarzon. El número y descripción de las estrategias reproductivas (columnas central e izquierda en la tabla) siguen a Haddad y Prado (2005)

| Espece | No. estrategia reproductiva | Descripción |
|-----------------------------|-----------------------------|---|
| Cochranella resplendens | 25 | Huevos arborícolas. Renacuajos exotróficos, que caen de un nido aéreo en corrientes lóaticas. |
| Leptodactylus petersi | | |
| Leptodactylus lineatus | 11 | Huevos acuáticos. Nidos de espuma flotando en poza, renacuajos exotróficos en poza. |
| Engystomops petersi | | |
| Pristimantis conspicillatus | | |
| Pristimantis lanthanites | | |
| Pristimantis martiae | | |
| Pristimantis sp3 | 23 | Huevos terrestres. Desarrollo directo de huevos terrestres. |
| Pristimantis variabilis | | |
| Pristimantis sp2 | | |
| Pristimantis sp1 | | |
| Rhinella margaritifera | | |
| Rhinella sp | | |
| Hypsiboas cinerascens | 1 | Huevos acuáticos. Huevos y renacuajos en aguas lenticas |
| Scinax garbei | | |

Fuente. Este estudio.

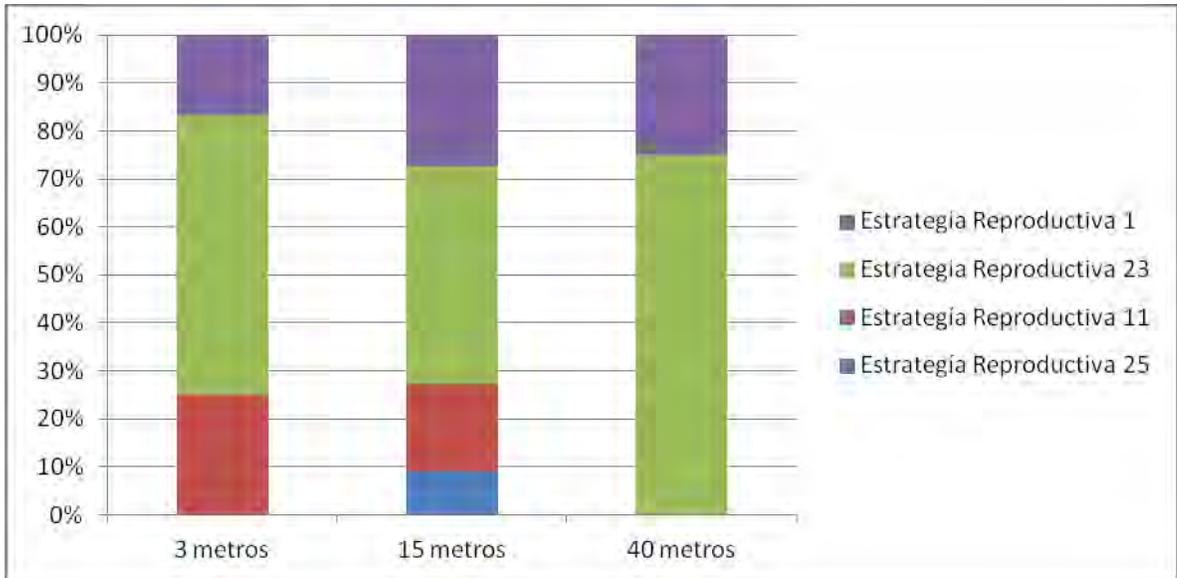
Tabla 8. Número de especies de anuros para cada estrategia reproductiva en cada categoría de distancia, en bosque ripario, Villagarzon, Putumayo.

| Número de especies por estrategia reproductiva por categoría de distancia | | | |
|---|----------|-----------|-----------|
| Estrategia reproductiva | 3 metros | 15 metros | 40 metros |
| 25 | 0 | 1 | 0 |
| 11 | 3 | 2 | 0 |
| 23 | 7 | 5 | 3 |
| 1 | 2 | 3 | 1 |
| <hr/> | | | |
| Total | | | |
| Estrategias reproductivas | 3 | 4 | 2 |
| <hr/> | | | |
| Estrategias únicas | 0 | 1 | 0 |

Fuente. Este estudio.

El gráfico de columnas apiladas de cada modo reproductivo y su riqueza de especies en cada categoría de distancia (Fig. 13), muestra la dominancia de la estrategia de desarrollo directo que corresponde al 50% de la riqueza del ensamblaje. La segunda estrategia reproductiva más común es la que emplea aguas lenticas y huevos y renacuajos acuáticos, con cuatro especies que corresponden al 25% del ensamblaje, característico de la mayoría de especies de sapos (Familia Bufonidae). Luego siguen tres especies con la estrategia reproductiva de huevos y renacuajos en nidos de espuma sobre pozas, característico de las familias Ranidae, Leptodactylidae y Leiuperidae. Finalmente la estrategia reproductiva de huevos arborícolas sobre aguas lóxicas característico de las especies de la familia Centrolenidae, con una especie *Cochranella resplendens*.

Figura 13. Proporción de las estrategias reproductivas de las especies de anuros en bosque ripario en las Categorías de Distancia. (Descripción de cada estrategia en la Tabla 7).

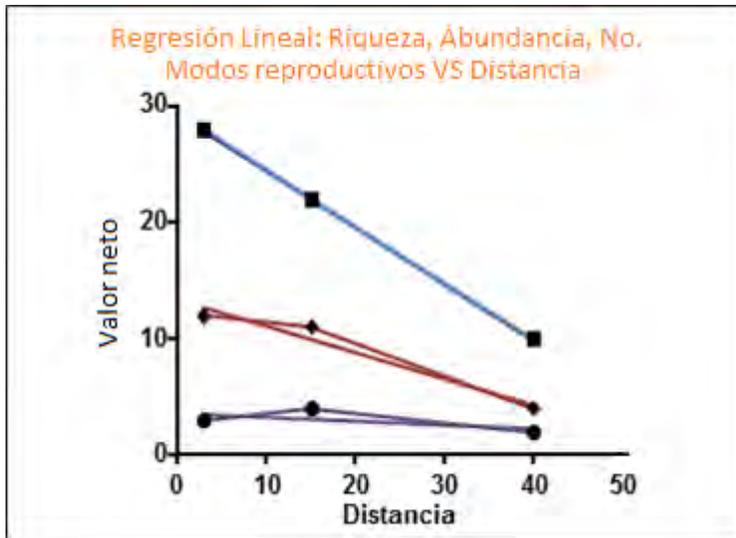


Fuente. Este estudio.

Las categorías de distancia más próximas al río muestran mayor diversidad de modos reproductivos, contrario a lo que ocurre con la última categoría de 40 metros. En el análisis de varianza de una vía no paramétrico realizado para evaluar las diferencias entre las Categorías de distancia según la riqueza de los modos reproductivos, no se encontraron diferencias significativas entre las categorías de distancia (K-W H: 2.182 p-value 0.369).

La prueba de correlación realizada para evaluar la existencia de relación entre la diversidad de modos reproductivos con la riqueza, la distancia o la abundancia de especies, no fue significativa (Spearman: Distancia vs abundancia $r = -0.5$ p-value: 0.9; vs Riqueza de especies $r = -1$ p-value: 0.33; vs número de modos reproductivos $r = -1$ p-value: 0.33).

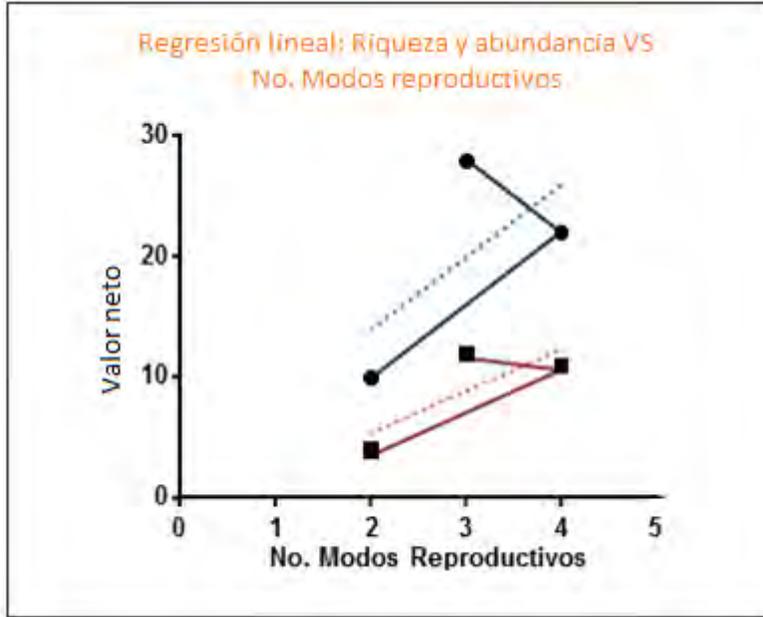
Figura 14. Pendientes y área bajo la curva o residual de regresión lineal de Categorías de distancia con abundancia (Línea azul), con riqueza (líneas rojas) y con número de modos reproductivos (líneas violetas)



Fuente. Este estudio.

Estos resultados muestran la forma como decrece la diversidad de anuros, a medida que se aleja del cuerpo de agua, aunque la pendiente puede estar sesgada por los resultados en las transectas a 40 metros del río, dado que por efecto de ancho de franja y efecto de borde, la diversidad se redujo notablemente. Pese a ello la similitud entre las dos primeras categorías de distancia, en cuanto a la riqueza, dan lugar a la variación en la pendiente esperada y la curva observada, variación que en la regresión de la riqueza, origina variación tal como se puede observar en la figura 15.

Figura 15. Pendiente esperada de Regresión lineal (líneas punteadas) y curva observada (líneas continuas) entre el número de modos reproductivos y la abundancia (líneas azules) y la riqueza (líneas rojas) de las especies de anuros en bosque ripario.



Fuente. Este estudio.

La relación no es directa entre el número de modos reproductivos y la abundancia y la riqueza (Spearman r : Número modos reproductivos vs Riqueza p -value 0.33; vs Abundancia p -value 0.33), sin embargo esta variación está dada por la presencia de *Cochranella resplendens* en uno de los transectos de 15 metros, es posible que esta especie rara pueda ser encontrada a tres metros del río, sin embargo el esfuerzo de muestreo requerido es aún mayor dado que la especie habita estratos arbóreos (Lynch, comms pers). Las líneas punteadas permiten observar que la proyección en cuanto a abundancia y riqueza aumenta acorde aumenta el número de modos reproductivos.

DISCUSIÓN

Composición del Ensamblaje de Anuros

La riqueza de especies en este estudio (16), corresponde al 19.5% de la riqueza reportada por Acosta (2000) para el Departamento del Putumayo, y con base en ese mismo trabajo, corresponde al 12.5% de la diversidad de anuros para la región del Amazonas colombiano. Según Acosta (2000), el número de especies de anuros registrados para Colombia era de 621 aunque esta cifra puede llegar actualmente a 701 especies (AmphibiaWeb, 2012), por lo tanto es posible que la representatividad sea menor del estimado con base en el listado de Acosta (2000). La baja representatividad puede deberse principalmente a que este estudio se realizó en un área muy pequeña en relación a la extensión del Departamento del Putumayo o del Amazonas colombiano, y esto tiene relevancia si se considera que la distribución espacial de los anfibios es restringida en términos altitudinales (Wells, 2007), ecofisiológicos (Vitt & Caldwell, 2011) y a que el endemismo es muy alto en piedemonte amazónico (Duellman, 1990).

Revisando los reportes y listados de especies de Acosta (2000), Lynch (2005) y Betancourth & Gutiérrez (2011) las especies *Pristimantis quaquaversus*, *Leptodactylus petersii* y *Engystomops petersi*, son nuevos registros para el Departamento del Putumayo, con lo cual la riqueza de anfibios asciende a 85 especies.

La riqueza del ensamblaje estuvo predominada por el género *Pristimantis* (Strabomantidae), con el 50% de las especies registradas en este estudio, resultado similar a otros trabajos que registran gran diversidad de este género en bosques riparios, principalmente relacionados por su estrategia reproductiva, sin embargo la familia Hylidae, una de las más diversas en el Amazonas, registró 12.5% de la diversidad de especies en este estudio, valor muy reducido según el trabajo de Ribeiro et al (2012) en bosque ripario con 30% de las especies pertenecientes a la familia Hylidae, el trabajo Lima et al (2005) en la Amazonia Central con 34% y el reporte de Lynch (1979) para la región cisandina central (amazonía de tierras bajas) con 31%.

Esto puede explicarse por dos aspectos; en primer lugar los hylidos son primordialmente arborícolas en contraste con las ranitas de lluvia del género *Pristimantis*, más asociadas a hojarasca y de acuerdo a la metodología de muestreo de este estudio enfocada a sotobosque, reflejó mayor diversidad de estas especies. Cabe mencionar en este aspecto, que otras metodologías emplean registros auditivos, los cuales aumentan la diversidad de hylidos en los trabajos, pero esta metodología no fue empleada dado que el diseño de muestreo de este estudio se basó en transectas de ancho de banda fija, de forma que los registros auditivos no permiten calcular la distancia exacta del individuo al observador.

El segundo aspecto, se relaciona con el rango de hogar y la territorialidad, considerando el primero como el área de distribución que ocupa un individuo mientras desarrolla sus necesidades básicas, como alimentación, termorregulación, reproducción, etc., y el segundo como el área más

restringida cuyos recursos son defendidos por ese individuo (Stamps & Tollestrup, 1984). Considerando el hábito arborícola de los hylidos y su tamaño, requieren mayor área de distribución, por lo tanto, franjas estrechas de bosque pueden soportar menor riqueza, en contraste con las especies del género *Pristimantis* que de acuerdo a Heinicke et al (2007) y Blair & Doan (2009) han desarrollado procesos evolutivos para reducir los efectos negativos de competencia, desarrollando estrategias de reparto de recursos y menor territorialidad, y esto les ha permitido una gran riqueza y amplia distribución en el neotrópico.

Cochranella resplendens es una especie rara, principalmente por su estrategia reproductiva, que requiere de cuerpos lenticos, los cuales no son comunes en franjas riparias asociadas a cuerpos de agua en movimiento, además que esta especie aparentemente habita estratos más altos (Lynch, coms pers). Dado que el ejemplar registrado en este estudio fue un juvenil, podría existir variaciones comportamentales relacionadas con el ciclo de vida, lo cual ocurre en algunos anfibios asociados a cuerpos de agua (Rothermel, 2004), de manera que *C. resplendens* en estado juvenil podría preferir estratos más bajos y en estado adulto prefiere estratos altos. Este registro es el segundo para ranas centrolenidas en bosque ripario en el Amazonas, conjunto a *Vitreorana oyampiesis* (Rojas & Menin, 2010).

Rojas & Menin (2010) registran 28 especies de anuros en bosques de la Amazonia Central, en áreas riparias de hasta 100 metros de distancia del cuerpo de agua, en una gran extensión de bosque conservado. Tsuji & Menin (2011) registran 17 especies de anuros en el campus de la Universidad Federal del Amazonas en el área urbana de Manaus, considerando zonas de hasta 900 metros de bosque desde el cuerpo de agua. Teniendo en cuenta que este estudio se realizó en una matriz de paisaje altamente intervenida, con franjas riparias nunca superiores a 50 metros y que no incluyó muestreos auditivos, la riqueza no es considerablemente inferior a otros estudios en el Amazonas y al igual que los trabajos mencionados, la riqueza observada no es inferior al 70% de la riqueza esperada con estimadores no paramétricos. Cabe destacar que el registro de especies únicas, fue decreciendo al final de la etapa de muestreo, y de igual forma las especies dobles aumentaron, lo cual se relaciona con la estabilización de las curvas de acumulación de especies (Figura 3.), indicando la representatividad tanto del muestreo, como de la riqueza registrada (Moreno, 2001).

La abundancia del ensamblaje siguió un patrón relativamente similar a la riqueza, en donde la familia Strabomantidae es la más abundante, seguida por Hylidae, en la cual *Hypsiboas cinerascens* fue la especie más abundante en este estudio, y es común en la región amazónica aunque no muestra preferencia notable por el bosque ripario (Rojas & Menin, 2010). Sin embargo, la distribución de esta especie se restringe a formaciones boscosas, nunca en áreas abiertas (Bernarde, 2007), similar a los resultados en este estudio, en donde hubo registros de esta especie a lo ancho de las franjas riparias, por tanto es probable que los remanentes de bosque, sean los relictos de la población original de *H. cinerascens* en la región. Las siguientes especies en abundancia fueron *Pristimantis sp2* y *Lythodites lineatus*, registradas en las dos categorías de

distancia más cercanas al cuerpo de agua, lo cual indica que estas especies están más asociadas a bosque ripario y son afectadas por el borde de bosque, sin embargo Bernarde (2007) registró a *L. lineatus* en áreas de pastaje durante épocas de lluvia, lo cual coincide con observaciones en áreas para pastoreo registradas en el área de estudio, por lo tanto es muy probable que *L. lineatus* pueda ser encontrada en la categoría de distancia más alejada del cuerpo de agua. Por otra parte, el género *Pristimantis*, tiene alta variabilidad ecológica, morfológica y fisiológica (Vitt & Caldwell, 2009), por lo tanto existen especies asociadas a áreas abiertas y cerradas (Oda et al. 2009) aunque algunos microhábitats particulares favorecen la permanencia de especies de este género, de forma que evitan exposición a variables ambientales extremas y/o a la predación (Isaacs & Urbina, 2011). Estas tres especies corresponden al 49.2% de la abundancia total, y las familias Leptodactilydae, Bufonidae, Leiuperidae y Centrolenidae con seis especies, suman el 26.22% de la abundancia del ensamblaje, resultados similares a los encontrados por otros trabajos realizados en el Amazonas (Bernarde, 2007; Menin et al. 2008; Rojas & Menin, 2010; Tsuji & Menin, 2011).

Considerando la diversidad de Shannon y Simpson relacionadas con equitatividad del ensamblaje (Tabla 3), y teniendo en cuenta que no hubo gran dominancia de especies abundantes, es probable que el ensamblaje estuviera en equilibrio (Magurran, 2004) al menos temporalmente ya que el muestreo obedece a una sola estación de lluvias, lo cual influye sobre la composición de las comunidades de anfibios en el Neotrópico (Duellman, 1990), sin embargo cabe considerar que la deforestación puede estar generando una presión por disturbio que está incidiendo sobre la composición del ensamblaje (Vitt & Caldwell, 2009), por lo tanto pese a que la diversidad fue alta para el total del ensamblaje, no hay que descartar efectos futuros sobre dicha estabilidad, o por el contrario, la diversidad encontrada, puede ser evidencia de procesos de adaptación a fenómenos de disturbio y/o a la preferencia del ecosistema de bosque ripario. Pérez & Duellman (2012) encuentran que *Gastrotheca ruizi*, una especie categorizada en la categoría Vulnerable de la UICN, restringida aparentemente a relictos de bosque ripario, tiene una población estable pese a que la matriz de paisaje ha sido alterada casi en un 40% en su área de distribución, lo cual se relaciona con la supervivencia de especies de bosque ripario y la estabilidad de sus poblaciones en áreas alteradas por actividades antropogénicas, sin embargo existen otras especies con alta preferencia de microhábitats que pueden enfrentar incluso riesgos de extinción local por la degradación del hábitat (Frias et al. 2010; Ochoa et al. 2011).

Distribución horizontal de abundancia y riqueza del ensamblaje de anuros.

De acuerdo a la propuesta de Baselga (2010) la diversidad beta puede ser evaluada en dos aspectos, como la equitatividad de la diversidad de una comunidad evaluada en más de dos sitios de muestreo y como la diversidad anidada en esa comunidad, es decir el valor de la diversidad que es común para la comunidad en los sitios de muestreo. Esta propuesta (Baselga, 2010) toma en cuenta los índices de Sorensen y de Simpson, para el primer aspecto de la diversidad beta y el de Anidamiento, todos con una escala de 0 a 1, en donde valores cercanos a cero implican mayor similitud entre los sitios de muestreo y valores cercanos a uno diferencia entre ellos. Duellman

(1990) propone un coeficiente de similitud biogeográfica, que matemáticamente evalúa el recambio de especies entre varias localidades, cuyos valores igualmente tienen una escala de 0 a 1. De acuerdo a los valores de este estudio, la equitatividad del ensamblaje se ve afectada por la abundancia de la categoría de distancia de 3 metros (47.5%) y de 15 metros (36%), además de la riqueza acumulada entre estas dos categorías (94%), de forma que la última categoría de distancia es la que genera la variabilidad al interior del ensamblaje, ya que su contribución es menor en abundancia y riqueza (16.4% y 6% respectivamente), situación que influye en el valor bajo de anidamiento, ya que únicamente 3 especies (*P. conspicillatus*, *P. variabilis* y *H. cinerascens*) fueron comunes para las tres categorías de distancia y la abundancia de estas fue mayor a medida que se acerca al cuerpo de agua.

De acuerdo a los valores del coeficiente de similitud, la mayor semejanza ocurre entre las dos primeras categorías, de forma que la más distante al cuerpo de agua, es la que más difiere al interior del ensamblaje. Estos resultados reflejan el efecto de borde sobre el ensamblaje en relación con las áreas abiertas, reduciendo la abundancia y la riqueza, lo cual evidencia el efecto negativo de la matriz del paisaje sobre los ensamblajes de anuros de sotobosque en relictos de bosque, situación demostrada en los anfibios (Vitt & Caldwell, 2009). Estos resultados coinciden con algunas variables ambientales, dado que según Rojas et al. (2012), las variaciones ambientales ocurren a lo largo del bosque ripario y el interior de bosque. En este estudio, la cobertura de dosel tuvo diferencias entre la categoría más cercana y más alejada al cuerpo de agua, como posible resultado del efecto de borde sobre el hábitat de los anuros, aspecto que puede tener relación con las diferencias de abundancia según otros reportes (Skelly et al. 2005; Strojny & Hunter, 2010; Earl, 2012), los cuales relacionan que la abundancia de anuros está regulada entre otras variables, por el estado de salud del ecosistema o de sus hábitats, de forma que un hábitat alterado brinda menos hábitat óptimo para los anuros, reduciendo el tamaño poblacional con base en la cantidad y disponibilidad de recursos en dichos hábitats.

La diferencia en la composición de anuros de sotobosque de las categorías próximas al cuerpo de agua con la más alejada, refleja que el bosque ripario actúa como un ambiente único, tal como lo manifiestan Olson et al. (2007) y Ribeiro et al. (2012) En cuanto a las diferencias entre las formaciones boscosas de interior y asociadas a cuerpos de agua, tanto en la composición de especies, como en las características ambientales, se puede considerar a estos bosques de galería, como un ecosistema diferente, hipótesis soportada por los resultados de este estudio de acuerdo a que pese al efecto de borde, el ensamblaje de anuros es único y más biodiverso; hipótesis sugerida también por Vasely (1997) y Semlischt (1998).

La Temperatura y Humedad Relativa, evaluadas en cada categoría de distancia no mostraron variaciones significativas, probablemente por la cercanía entre las transectas analizadas, aunque Olson et al. (2007) manifiestan que hacia el cuerpo de agua el ambiente es más húmedo y hacia pastizales e interior de bosque es más caliente (aunque sus datos estriban sobre 100 metros de distribución entre bosque ripario e interior de bosque en un área conservada), aunque el bosque

ripario se caracteriza por la estabilidad de las variables ambientales y por ello se lo considera como una zona de refugio (Naiman et al, 1993), probablemente la similitud en estas variables ambientales influye sobre la estabilidad de las comunidades de anfibios en esta clase de bosques (Semlitsch, 1998)

Rojas et al. (2012) y Olson et al. (2007) señalan que la distancia desde el cuerpo de agua es la variable que más influye sobre la composición del ensamblaje de anuros de bosque ripario, especialmente porque las variables de microclima se ven afectadas en función del ancho de banda de la franja riparia y que ello influye sobre la diversidad y composición de las comunidades de anfibios, resultados que apoyan los análisis de Componentes Principales, especialmente la distancia y la cobertura de dosel, como variables que estructuran el ensamblaje de anfibios de sotobosque, cuyo agrupamiento está influenciado por la distribución de las especies y sus respectivas abundancias en las tres diferentes categorías de distancia. De forma similar, las pruebas de Correlación y Regresión lineal, evidencian que sólo la cobertura de dosel interactúa directamente con el aumento de la distancia de forma negativa, hallazgos similares en parches de bosque (Earl, 2012) y en bosque ripario (Wells & Oliver, 1997), por lo tanto la cobertura de dosel se considera una de las características ambientales estructurantes del ensamblaje de anuros, considerando que las variables ambientales son en gran medida no sólo predictivas, sino condicionantes en la composición, distribución y evolución de los anfibios (Wells, 2007).

Teniendo en cuenta que la degradación del hábitat original de los anfibios es una de las causas fundamentales que contribuyen con los procesos de extinción (Myers et al. 2000; Andreone et al. 2005) y que la deforestación es la principal causa de la pérdida de hábitat de anfibios en Latinoamérica (Lips et al. 2005), y que el bosque ripario es un hábitat frecuentado o estricto de acuerdo a la distribución de varias especies de anfibios, actuando incluso como corredor biológico (Olson et al. 2007), es necesario considerar que 12 de 16 especies reportadas en este estudio, se distribuyen en las franjas más cercanas al cuerpo de agua, lo cual implica que son especies altamente adaptadas a bosque ripario, y que por tanto son las más amenazadas si no se garantiza la continuidad de hábitat, así como la protección de un ancho de franja que pueda soportar las poblaciones y que les permita comunicarse con otras a lo largo de las cuencas y microcuencas de la llanura amazónica, con el fin de evitar procesos de extinción local de las especies (Olson et al. 2007), aún más al considerar la transformación drástica sobre la composición del ensamblaje por el efecto de borde, y de esta forma prevenir riesgos de amenaza más graves que la categoría de Riesgo Menor según la IUCN.

Efecto de las estrategias reproductivas sobre la distribución horizontal del Ensamblaje.

Durante la época de campo de este estudio, se registraron juveniles de *Cochranella resplendens*, *Pristimantis cf carvalhoi* y *Rhinella sp1*, lo cual sugiere que estas especies tienen una temporada de reproducción asociada a la época de lluvias, situación muy común en anfibios del amazonas (Azevedo & Galatti, 2002; Bernarde, 2007), pacífico (Duellman, 1978), y de tierras templadas

(Adler, 2003), sin embargo es probable que las otras especies también estuvieran en temporada reproductiva, pero tanto renacuajos como juveniles se encuentren en hábitats muy específicos, como es el caso de *Lythodites lineatus* (Lamar & Wild, 1995) y ello pudo afectar el avistamiento de posturas, huevos o renacuajos, aunque durante la época de lluvia por la oferta de sitios de ovoposición, es cuando ocurren las época de apareamiento (Duellman, 1990), por tal razón es probable que huevos o renacuajos puedan ser encontrados al final de la estación de lluvias o durante la época seca.

Hödl (1990) reconoció cuatro modos reproductivos en áreas de bosque ripario para las tierras bajas del Amazonas, de los cuales tres están asociados con especies de las familias Hylidae, Craugastoridae y Bufonidae, que desarrollan huevos acuáticos. En este estudio son registrados cuatro modos reproductivos, ampliando el número a seis modos reproductivos para áreas de bosque ripario en el Amazonas, siendo los modos 23 (Género *Pristimantis*; desarrollo directo) y 25 (Familia Centrolenidae; huevos arborícolas) desconocidos para este tipo de bosque. Una revisión más a fondo, podría aumentar el número de modos reproductivos asociados a bosque ripario en el Amazonas, así como estudios comportamentales, ya que diversos modos reproductivos han sido registrados por seguimiento de especies (Duellman, 1978; De la Riva, 1995).

Haddad & Prado (2005) realizaron la última actualización aceptada de los modos reproductivos de anfibios, para un total de 39 modos reproductivos, de los cuales los autores determinan que 22 modos diferentes existen en el Amazonas, para un total del 56.4% de la diversidad. De acuerdo a estos valores, el bosque ripario reporta el 15.4% y el 27.3% de la diversidad de modos reproductivos en relación a la diversidad global y del Amazonas respectivamente. Aunque el número de modos reproductivos parezca menor, es necesario considerar estudios en diferentes localidades que oscilan en el bioma de Cerrado entre cuatro y siete modos reproductivos y en el norte del Amazonas brasileño entre nueve y 12 modos reproductivos entre dos reservas (Bitar et al. 2012), además el número de modos reproductivos parece oscilar con las características ecológicas relacionadas con la oferta de microhábitats en un área determinada (Pombal & Haddad, 2005).

En cuanto al número de modos reproductivos a lo largo de la distribución horizontal, la categoría de distancia más alejada del cuerpo de agua, reportó la mitad de modos reproductivos en comparación con áreas más próximas al cuerpo de agua, evidencia relacionada con la riqueza de especies entre estas áreas, como lo señala Hödl (1990), quien reportó menor número de modos reproductivos en áreas intervenidas, lo cual puede significar para este estudio, menor número de modos reproductivos por efecto de borde (Earl, 2012).

El género *Pristimantis* el cual reportó la mayor riqueza en este estudio (siete especies) permite que el modo reproductivo 23 (Desarrollo directo de huevos terrestres) sea el más abundante, estrategia que ha sido relacionada con la gran diversidad de especies de este género (Lynch & Duellman, 1997). Biter et al. (2012) reportaron el modo reproductivo 1, como el más abundante

en un ensamblaje de anuros en bosque amazónico transicional, contrario a este estudio, dado principalmente por la alta riqueza de especies del género *Pristimantis*, en comparación con una sola especie en el trabajo anterior, además de la baja riqueza de Hylidos en este estudio, principalmente por la ausencia de registros auditivos y porque este estudio se enfocó en anuros de sotobosque, mientras que las ranas arborícolas prefieren estratos más altos (Duellman, 1990), sin embargo es probable que por la amplitud de la franja de bosque ripario, las especies de la familia Hylidae demanden mayor espacio para sus requerimientos ecológicos, especialmente aquellos relacionados con rango de hogar o territorio (Jansen & Kohler, 2008).

Bernarde y Macedo (2008), en un estudio en dos localidades al norte de la amazonia brasileña reportaron siete modos reproductivos, pero diferente riqueza entre ellas, por lo tanto evidenciaron que no existen relaciones directas entre el número de especies y el número de modos reproductivos, resultados similares a los de este estudio, ya que los análisis de correlación y de regresión lineal no muestran correspondencia entre la riqueza y la diversidad reproductiva.

Ancho de franja de bosque ripario necesaria para conservar el ensamblaje de anuros Amazónicos del sur de Colombia.

El Decreto 2811 de 1974 (Presidencia de la Republica, 1975), concibe que hasta 30 metros de bosque ripario puede ser de estricta conservación con el fin de conservar el recurso hídrico, sin embargo la falta de control en esta política y la vaguedad en la expresión “hasta”, permiten que el daño sobre el bosque ripario llegue hasta el cuerpo de agua, a través de diferentes actividades propias de las actividades humanas (Foster et al, 2002).

Con el fin de establecer el tamaño de las áreas de bosque ripario para la conservación de la diversidad de anfibios, varios trabajos (Vesely, 1997; Crawford & Semlitsch, 2006; Olson & Rugger, 2007) sugieren diferentes medidas del ancho de la franja de bosque, que oscilan entre 6 y 76 metros. Olson et al. (2007) realizan un análisis de los estudios en bosque ripario con anfibios y otras clases incluyendo peces y aves, concluyendo que no sólo se requiere de una franja estricta de cero extracción, sino también una franja de amortiguamiento al bosque ripario con el fin de reducir el efecto de borde. Vesely (1997) sugiere que se requieren 50 metros adicionales como área de amortiguamiento.

Los trabajos anteriores consideran que el ancho del bosque ripario debe considerar al menos el 95% de la abundancia de la especie con mayor distribución o el 95% de la riqueza del ensamblaje o comunidad evaluado. Con base en la primera opción, existen tres especies con amplia distribución en las categorías de distancia evaluadas, que son *Hypsiboas cinerascens*, *Pristimantis conspicillatus* y *P. variabilis*, lo cual implica que el 95% de su área de distribución es de 38 metros. Según la siguiente opción, y considerando que a 40 metros se distribuye el ensamblaje de anuros de sotobosque en este estudio, el 95% de su diversidad estará confinado en 38 metros nuevamente. Teniendo en cuenta la coincidencia de ambas propuestas, y agregando la franja de amortiguamiento, este estudio sugiere 38 metros de franja riparia de estricta conservación, para

un total de 88 metros de área asociada a cuerpos de agua para la conservación del ensamblaje de anuros de sotobosque. Esta propuesta es relativamente similar con la propuesta de Crawford & Semlitsch (2007) quienes sugieren para una especie 92 metros de área de conservación, y para el 95% del ensamblaje de anfibios 70 metros, recomendando el primer valor para conservación, dado que supera el mínimo requerido por el total del ensamblaje, garantizando así la conservación no sólo del ensamblaje, sino la estabilidad poblacional de la especie más abundante, para este caso correspondería a *Hypsiboas cinerascens*, una especie arborícola, cuya área de distribución en este estudio, incluye 11 especies más asociadas a bosque ripario, considerando que *Leptodactylus petersi*, *Pristimantis lanthanites*, *Lythodites lineatus* y *Rhinella margaritifera* habitan también áreas abiertas o de interior de bosque (Rojas & Menin, 2010; Tsuji & Menin, 2011). Cabe resaltar que esta propuesta beneficiaría a *Cochranella resplendens*, especie rara y a *Engystomops petersii*, especies nuevas para el departamento y exclusivas de formaciones boscosas asociadas a cuerpos de agua, además de que pueda servir como corredor biológico para otras especies de anfibios y de diversas clases según lo indican Olson et al. (2007).

CONCLUSIONES

El ensamblaje de anuros de sotobosque de bosque ripario en la quebrada Sardinias en la localidad Guineo del Municipio de Villagarzón en piedemonte amazónico durante la primera época de lluvias encontrado se compone de 16 especies, ocho pertenecientes a la familia Strabomantidae, dos pertenecientes a la familia Hylidae, dos pertenecientes a la familia Bufonidae, dos pertenecientes a la familia Leptodactylidae, una perteneciente a la familia Leiuperidae y una perteneciente a la familia Centrolenidae. El género *Pristimantis* fue el más diverso con ocho especies. La especie más abundante fue *Hypsiboas cinerascens*.

La categoría de distancia de tres metros albergó la mayor riqueza y abundancia del ensamblaje (12 especies y 29 individuos), con una composición muy similar a la categoría de distancia de 15 metros (0,69), contrastando ambas, con la categoría de 40 metros por efecto de borde, reduciendo la diversidad beta y de anidamiento en el ensamblaje.

La distancia y la cobertura de bosque fueron las principales variables que estructuran el ensamblaje conjunto al efecto de borde, dando lugar a dos subgrupos al interior del ensamblaje, tan diferenciados que ratifican al bosque ripario como una unidad ecológica particular en una matriz de paisaje.

Existen cuatro modos reproductivos en el ensamblaje, aumentando la cantidad de modos reproductivos registrados para el Amazonas y para el bosque ripario. El modo reproductivo más común es de desarrollo directo (*Pristimantis*). La ecología reproductiva del ensamblaje no refleja relación directa entre la distancia al cuerpo de agua y el número de estrategias reproductivas.

Para conservar el ensamblaje de anuros de sotobosque en la localidad de estudio se requieren 38 metros de ancho de banda de conservación estricta y 50 metros adicionales de área de amortiguamiento, para un total de al menos 88 metros de ancho de banda para conservar el 95% de la diversidad de anuros de sotobosque en bosque ripario en el piedemonte amazónico.

RECOMENDACIONES

Es necesario realizar estudios de monitoreo para determinar la estabilidad ecológica del ensamblaje de anuros de bosque ripario en Villagarzón. Este monitoreo deberá incluir investigación etológica y de ecología de poblaciones, para profundizar el conocimiento biológico del ensamblaje apuntando a planes particulares de conservación dada la particularidad y fragilidad de los anuros de sotobosque en bosque ripario.

Deben realizarse transectas intermedias a 20 y 30 metros del cuerpo de agua, para observar con mayor detalle el comportamiento de distribución de la riqueza y abundancia a lo largo del gradiente de distribución horizontal.

Deben emplearse técnicas de muestreo auditivo y muestreo de especies arborícolas y subterráneas para profundizar el conocimiento de la diversidad de la comunidad de anfibios.

Deben realizarse estudios en localidades cercanas en franjas de bosque más amplio para evaluar la propuesta de ancho de banda para la conservación de anuros de bosque ripario en piedemonte amazónico y extender la investigación a llanura amazónica en el departamento del Putumayo.

Deben realizarse estudios biogeográficos que confirmen la independencia del bosque ripario y su cualidad como ecosistema único de acuerdo a nodos de origen y dispersión de especies.

Es necesario fortalecer las relaciones interinstitucionales para garantizar el tiempo del estudio, así como la continuidad de las investigaciones.

Es necesario crear un equipo multidisciplinario que evalúe efectivamente la protección inmediata de los bosques riparios teniendo en cuenta las actividades antropogénicas, así como la amenaza que representan las actividades extractivas y de deterioro social en la región, para la investigación y conservación de la vida en el piedemonte amazónico colombiano.

Realizar estudios de la fenología reproductiva de los anuros de áreas riparias para entender la dinámica poblacional con relación a la variación de los factores ambientales y el grado de intervención del ecosistema aledaño.

Desarrollar escenarios de socialización de estos resultados con la autoridad ambiental, la administración local y regional y la comunidad de áreas urbanas y rurales, con el fin de concertar la ampliación de la franja de protección y de amortiguamiento de bosque ripario para la conservación de la vida silvestre y la estabilidad y potabilidad del recurso hídrico.

BIBLIOGRAFÍA

- Acosta G., Andrés R. (2000). Ranas, salamandras, y caecilias (Tetrapoda:Amphibia) de Colombia. *Biota Colombiana* 1(3): 289-319
- Adler, K. (2003). Salamander classification and reproductive biology: An historical overview. In *Reproductive Biology and Phylogeny of Urodela*. D. M. Sever (Ed.). Pp. 1–29. Science Publishers, Inc., Nefield, NH
- Amézquita, Adolfo; Cesar Molina & Juan E. García-P. Diseño Experimental y Análisis Estadístico. En Angulo A., Rueda-Almonacid, J. V., Rodríguez-Mahecha, J. V. & La Marca, E. (Eds). 2006. Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina. Conservación Internacional. Serie Manuales de Campo N° 2. Panamericana Formas e Impresos S.A., Bogotá D.C. 298 pp.
- AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation. [web application]. 2012. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Recuperado 1 de Julio de 2012. <http://amphibiaweb.org>
- Andreone, F., Cadle, J. E., Cox, N., Glaw, F., Nussbaum, R. A., Raxworthy, C. J., Stuart, S. N., Vallan, D., and Vences, M. 2005. Species review of amphibian extinction risks in Madagascar: Conclusions from the global amphibian assessment. *Conservation Biology* 19: 1790–1802.
- Azevedo Ramos, C. & Galatti, U. 2002. Patterns of amphibian diversity in Brazilian Amazônia: conservation implications. *Biological Conservation* 103:103-111.
- Baselga, Andrés. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of Beta diversity. *Global Ecol. Biogeogr.* 19, 134 – 143.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1990. *Ecology: individuals, populations and communities*. 2nd edition. Blackwell Scientific, Cambridge, Massachusetts.
- Bell, B. D., Carver, S., Mitchell, N. J., and Pledger, S. 2004. The recent decline of a New Zealand endemic: How and why did populations of Archey's frog *Leiopelma archeyi* crash over 1996–2001? *Biological Conservation* 120: 189–199.
- Berger, L., R. Speare, P. Daszak, D.E. Green, A.A. Cunningham, C.L. Goggin, R. Slocombe, .A. Ragan, A.D. Hyatt, K.R. McDonald, H.B. Hines, K.R. Lips, G. Marantelli, y H. Parkes. 1998. Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rainforests of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 95:9031-9036.

- Bernarde, Paulo Sergio. 2007. Ambientes e temporada de vocalização da anurofauna no Município de Espigão do Oeste, Rondônia, Sudoeste da Amazônia - Brasil (Amphibia: Anura). *Biota Neotrop.* Vol7(2) 87-92
- Bernarde, P. & L. Macedo. 2008. Impacto do desmatamento e formação de pastagens sobre a anurofauna de serapilheira em Rondônia. *Iheringia, Série Zoológica* 98 (4): 454-459.
- Betancourth-C., Mileidy & Gutierrez, Aquiles. 2011. Aspectos ecológicos de la herpetofauna del Centro Experimental Amazónico, Putumayo, Colombia. *Ecotrópicos* 23(2): 61-78
- Bitar, Youszef, Pinheiro, Leandra, Abe, Pedro & Maria Santos. 2012. Species composition and reproductive modes of anurans from a transitional forest, Brazil. *Zoologia (Curitiba)* vol 29 no. 1: 19-26
- Blair, Christopher & Doan, Tiffany. 2009. Patterns of community structure and microhabitat usage in Peruvian *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae). *Copeia* 2, 303 – 312.
- Brand, Ulrich & Görg, Cristopher. 2003. The state and the regulation of biodiversity International biopolitics and the case of Mexico. *Geoforum* 34, 221 – 233.
- Cannatella, D. C., & Trueb, L. (1988). Evolution of pipoid frogs: Morphology and phylogenetic relationships of Pseudhymenochirus. *Journal of Herpetology* 22: 439–456.
- Collinge, Sharon K. 2009. *Ecology of Fragmented Landscapes*. The Johns Hopkins University Press. 340 pp.
- Coloma, Luis. 2002. Two species of *Atelopus* (Anura: Bufonidae) from Ecuador. *Herpetologica* 58: 229-252.
- CORPOAMAZONÍA. 2007. Atlas ambiental del Putumayo.
- Cortez, Claudia, Ángela Suarez-Mayora & Francisco López. 2006. Preparación y preservación de material científico. En Angulo A., Rueda-Almonacid, J. V., Rodríguez-Mahecha, J. V. & La Marca, E. (Eds). 2006. *Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina*. Conservación Internacional. Serie Manuales de Campo Nº 2. Panamericana Formas e Impresos S.A., Bogotá D.C. 298 pp.
- Crawford, Jhon & Raymond Semlitsch. 2006. Estimation of Core Terrestrial Habitat for Stream-Breeding Salamanders and Delineation of Riparian Buffers for Protection of Biodiversity. *Conservation Biology*, 21: 152–158. doi: 10.1111/j.1523-1739.2006.00556.x
- De La Riva I. 1995. A new reproductive mode for the genus *Adenomera* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae): Taxonomic implications for certain Bolivian and Paraguayan populations. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 30: 15–29.

- Duellman, W. E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. University of Kansas, Museum of Natural History Miscellaneous Publications 65:1-352.
- Duellman, W. E. 1990. Herpetofaunas in Neotropical rainforest: comparative composition, history, and resources use. In: Four Neotropical Rainforest, H. Gentry (Ed.), pp. 255 – 505. Yale University Press. New Haven.
- Earl, Julia E. 2012. Effects of spatial subsidies and canopy cover on pond communities and multiple life stages in amphibians. PhD Dissertation. University of Missouri. 182 pp.
- Ebach, Malte & Tangney, Raymond. 2007. Biogeography in a changing world. The Systematics Association Special Volume Series 70. CRC Press. 208 pp.
- Evans, S. E., Milner, A. R., and Werner, C. (1996). Sirenid salamanders and a gymnophionan amphibian from the Cretaceous of the Sudan. *Palaeontology* 39: 77–95.
- Fauth J. E., J. Bernardo, M. Camara, W. J. Resetarits, Jr. J. Van Bursbick & S. A. McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *American Naturalist*, vol. 147, pp. 282 – 286.
- Fisher J. & Lindenmayer D., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*. 16: 265-280.
- Foster, Stephen, Ricardo Hirata, Daniel Gomes, Monica D'Elia & Marta Paris. 2002. Protección de la Calidad de Agua Subterránea. Banco Internacional de Reconstrucción y Fomento/Banco Mundial. 120 pp.
- Freedman, B. 1989. Environmental ecology: the impact of pollution and other stresses on ecosystem structure and function. Academic Press. New York.
- Frías-Alvarez, P., Zúñiga-Vega, J., Flores-Villela, O., 2010. A general assessment of the conservation status and decline trends of Mexican amphibians. *Biodivers. Conserv.* 19, 3699–3742.
- Frost, Darrel R. 2011. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.5 (31 January, 2011). Recuperado 31 de marzo de 2013. <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>
- Funk C., M. Caminer & S. Ron. 2011. High levels of cryptic species diversity uncovered in Amazonian frogs. *Proc. R. Soc. B* doi: 10.1098/rspb.2011.1653
- García, J., H. Cárdenas & F. Castro. 2007. Relación entre la diversidad de anuros y los estados sucesionales de un bosque muy húmedo montano bajo del Valle del Cauca, Suroccidente Colombiano. *Caldasia* 29 (2): 363-374

- Haddad, C. & Prado C. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *Bioscience* 55 (3): 207-217.
- Heinicke, M. P., W. Duellman & B. Hedges. 2007. Major caribbean and central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:10092–10097.
- Hödl, W. 1990. Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. - *Fortschritte d. Zoologie* 38, 41-60.
- Isaacs C., Paola J. & Urbina C., José N. 2011. Anthropogenic Disturbance and Edge Effects on Anuran Assemblages Inhabiting Cloud Forest Fragments in Colombia. *Natureza & Conservacao* 9(1): 1-8.
- Istock, C. 1973. Populations characteristics of a species ensemble of waterboatmen (Corixidae). *Ecology* 54: 535 -544
- IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. Recuperado 30 de octubre de 2012. www.iucnredlist.org
- Jansen, Martin & Kohler, Jörn. 2008. Intraspecific combat behavior o *Phyllomedusa boliviana* (Anura: Hylidae) and the possible origin of visual signaling in nocturnal treefrogs. *Herpetological Review*. 39(3): 290-293.
- Johnston, Ian & Bennett, Albert. 1996. *Animals and Temperature. Phenotypic and evolutionary adaptation.* Cambridge University Press.
- Keller, Alexander, Mark-Oliver Rödel, K. Eduard Linsenmair and T. Ulmar Grafe. 2009. The importance of environmental heterogeneity for species diversity and assemblage structure in Bornean stream frogs. *Journal of Animal Ecology* 2009, 78, 305–314
- Kluber, M., D. Olson & K. Puettmann. 2008. Amphibians distributions in riparian and upslope areas and their habitat associations on managed forest landscapes in Oregon Coast Range. *Forest Ecology and Management* 256: 529-535.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance.* 3rd edition. Harper & Row. New York.
- Lamar, W. W. & Wild, E. R. 1995. Comments on the natural history of *Lithodytes lineatus* (Anura: Leptodactylidae), with description of the tadpole. *Herpetol. Nat. Hist.* 3:135-142.
- Laurance, W. F. 1991. Effects in tropical forest fragments: Application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57: 205-219.

- Laurance, W. F. 1996. Catastrophic declines of Australian rainforest frogs: Is unusual weather responsible? *Biological Conservation* 77: 203–212.
- Laurance W. & Yensen E. 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55: 77-92.
- Lidicker W. & Peterson J. 1999. Responses of small mammals to habitat edges. En: *Landscape Ecology of Small Mammals* (Eds. Barret, G. W. y Peles, J. D.) pp. 211-227, Springer – verlag, berlin, Germany.
- Lima, Albertina; William Magnuson, Marcelo Menin, Luciana Erdtmann, Domingos Rodríguez, Claudia Keller & Walter Hödl. 2005. *Guía de sapos da Reserva Alfonso Ducke, Amazonia Central*. Manaus: Átterna Editorial Dessigns.
- Lips, K., P. Burrowes, J. Mendelson & G. Parra. 2005. Amphibian declines in Latin America: Widespread population declines, extinctions and impacts. *Biotropica* 37(2): 163-165.
- López-Barrera, F. 2004. Estructura y función en bordes de bosques. *Ecosistemas*. 13(1): 67-77.
- Lynch, John D. 1979. Amphibians of lowland tropical forests. En: *The south American herpetofauna: It's origin, evolution and dispersal*. Editor: William Duellman. Monograph of the Museum of Natural History. The University of Kansas. Number 7.
- Lynch, John D. 2005. Discovery of the richest frog fauna in the world-an exploration of the forests to the north of Leticia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 29 (113): 581-588.
- Lynch, J. D and W. E. Duellman. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in western Ecuador: systematycs, ecology and biogeography. *The University of Kansas. Natural History Museum. Special Publications* 23: 1–236.
- Magurran, A. E. 2004 *Measuring biological diversity*. Oxford: Blackwell Science. 256 pp.
- Marczak, L., T. Sakamaki, S. Turvey, I. Deguise, S. Wood & J. Richardson. 2010. Are forested buffers an effective conservation strategy for riparian fauna? An assessment using meta-analysis. *Ecological Applications*, 20(1) 126-134.
- MacArthur, R. H. & Pianka, E. C. 1966. On optimal use of patchy environment. *The American Naturalist*. Vol. 100 No. 916
- McCallum, Malcolm. 2007. Amphibian decline or extinction? Current Declines Dwarf Background Extinction Rate. *Journal of Herpetology*, Vol. 41, No. 3, pp. 483–491

- Meiners, S. J. & Pickett, S. T. A. 1999. Changes in community and population responses across a forest- field gradient. *Ecography* 22: 261-267.
- Menin, M., F. Waldez & A. Lima. 2008. Temporal variation in the abundance and number of species of frogs in 10,000 ha of a forest in Central Amazonia, Brazil. *South American Journal of Herpetology*, v. 3, p. 68-81
- Moreno, Claudia. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 pp.
- Municipio de Villagarzón. 2009. Esquema de Ordenamiento Territorial. Documento Resumen.
- Myers N, R. A. Mittermeier & C. G. Mittermeier. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853 – 858.
- Naiman, R.J., H. Décamps, and M. Pollock. 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecol. Appl.*, 3:209-2 12.
- Ochoa O., Leticia M., Bezaury C., Juan E., Vázquez, Luis B. & Oscar Flores V. 2011. Choosing the survivors? A GIS-based triage support tool for micro-endemics: Application to data for Mexican amphibians. *Biological Conservation*. 144: 2710-2718
- Oda, Fabricio H., Bastos, Rogerio P. & Mariana A., Lima. Taxocenose de anfíbios anuros no Cerrado do Alto Tocantins, Niquelândia, Estado de Goiás: diversidade, distribuição local e sazonalidade. *Biota Neotrop.* 9(4): 219-232
- Olson, D., P. Anderson, C. Frissell, H. Welsh & D. Bradford. 2007. Biodiversity management approaches for stream-riparian areas: Perspectives for pacific northwest headwater forests, microclimates and amphibians. *Forest Ecology and Management*. 246(1): 81–107.
- Olson, D. & Rugger, C. 2007. Preliminary study of the effects of headwater riparian reserves with upslope thinning on stream habitats and amphibians in western Oregon. *For. Sci.* 53, 331-342.
- Pérez V., José E. & Duellman, William E. 2012. Distribution, habitat, and abundance of a Marsupial frog, *Gastrotheca ruizi* (Anura: Hemiphractidae), in southern Colombia. *Herpetology Notes* 5: 193-196
- Perkins, Dustin W. & Hunter, Malcolm L. 2006.a Effects of riparian timber management on amphibians in Maine. *Journal of Wildlife Management*, 70 (3): 657-670
- Perkins, Dustin W. & Hunter, Malcolm L. 2006.b Use of amphibians to define riparian zones of headwater streams. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 2124-2130

- Pla, Laura. 2006. Biodiversidad: Inferencia basada en el índice de Shannon y la riqueza. *INCI*, vol.31, no.8, p.583-590
- Pombal Jr., & C. Haddad. 2005. Estratégias e modos reprodutivos de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 45 (15): 201-213.
- Presidencia de la República. 1975. Decreto 2811 de 1974, por el cual se crea el Código Nacional de Recursos Naturales Renovables y de Protección al Medio Ambiente. *Diario Oficial*. 34.243
- Ramírez J., S.M. & M.L. Rodríguez B. 2011. Estado poblacional y relaciones ecológicas de *Gastrotheca riobambae* (Anura: Hemiphractidae) en dos localidades del Volcán Pasochoa, Pichincha – Ecuador. *Boletín Técnico 10, Serie Zoológica 7: 69-97*
- Ribeiro, José, Albertina Lima & William Magnuson. 2012. The effect of riparian sites on species diversity of frogs in Amazonian forests. *Copeia* 3, 375 – 381.
- Ricklefs. R. 1990. *Ecology*. 3d edition W. H. Freeman. New York.
- Rodríguez-M, Clara & Pineda Eduardo. 2010. Importance of riparian remnants for frog species diversity in a highly fragmented rainforest. *Biology Letters* 6, 781-784.
- Rojas, Diana, Víctor Lemes & Marcelo Menin. 2012. Role of environmental and spatial processes in structuring anuran communities across a tropical rain forest. *Austral Ecology* 37, 865 – 873.
- Rothermel, Betsie. 2004. Migratory success, of juveniles: a potential constraint on connectivity for pond breeding amphibians. *Ecological Applications*, 14(5): 1535 – 1546.
- Ruvalcaba-Ortega, Irene. 2009. Análisis jerárquico de la comunidad de aves asociada al hábitat ribereño dominado por *Taxodium mucronatum* en el río Sabinas, Coahuila de Zaragoza, México. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Nuevo León. 173 pp.
- Rueda, J. Vicente; Fernando Castro & Claudia Cortez. Técnicas para el inventario y muestreo de anfibios: Una compilación. En Angulo A., Rueda-Almonacid, J. V., Rodríguez-Mahecha, J. V. & La Marca, E. (Eds). 2006. *Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina*. Conservación Internacional. Serie Manuales de Campo N° 2. Panamericana Formas e Impresos S.A., Bogotá D.C. 298 pp.
- Rull, Valenti. 2007. On the origin of present Neotropical biodiversity: a preliminary meta-analysis about speciation timing using molecular phylogenies. *Osiris* 22, 108 – 119.

- Salthe SN, Duellman WE. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. Pages 229–249 in Vial JL, ed. *Evolutionary Biology of the Anurans*. Columbia: University of Missouri Press.
- Sanderson, Jim & Harris, Larry D. 2000. *Landscape Ecology. A top-down approach*. Lewis Publishers. CRC Press LLC. 241 pp
- Semlitsch, R. D. 1998. Biological delineation of terrestrial buffer zones for pond-breeding salamanders. *Conservation Biology* 12: 1113–1119.
- Skelly, David K., Halverson, Anders, Freinderburg, Kealoha & Mark C. Urban. 2005. Canopy closure and amphibian diversity in forested wetlands. *Wetlands Ecology and Management* 13: 261–268
- Smith, R. L. 1992. *Elements of Ecology*. 3rd edition. HarperCollins. New York.
- Stamps, J. A. & Tollestrup, K. 1984. Prospective resource defense in a territorial species. *The American Naturalist* Vol 123 99-114.
- Strojny, C. A. & Hunter, M. L., Jr., 2010. Relative abundance of amphibians in forest canopy gaps of natural origin vs. timber harvest origin. *Animal Biodiversity and Conservation*, 33.1: 1–13.
- Stuart, Simon, Janice Chanson, Neil Cox & Bruce Young. El estado global de los anfibios. En Angulo A., Rueda-Almonacid, J. V., Rodríguez-Mahecha, J. V. & La Marca, E. (Eds). 2006. *Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina*. Conservación Internacional. Serie Manuales de Campo N° 2. Panamericana Formas e Impresos S.A., Bogotá D.C. 298 pp.
- Suazo-Ortu, Javier Alvarado-Diaz & Miguel Martinez-Ramos. 2011. Riparian Areas and Conservation of Herpetofauna in a Tropical Dry Forest in Western Mexico. *BIOTROPICA* 43(2): 237–245
- Urbina-Cardona, Nicolas, Mario Olivares-Pérez & Victor Hugo Reynoso. 2006. Herpetofauna and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, México. *Biological Conservation* 132: 61 – 75.
- Urbina-Cardona, Nicolas & Cecilia Londoño-Murcia. 2008. Dinámica espacio temporal en la diversidad de serpientes en cuatro hábitats con diferente grado de alteración antropogénica en le Parque Nacional Gorgona, pacífico colombiano. *Caldasia* 30(2): 479-493

- Vesely, David G. 1997. Terrestrial amphibian abundance and species richness in headwater riparian buffer strips, Oregon coast range. Master dissertation. Oregon State University.
- Vitt J. Laurie & Caldwell, Janalee. P. 2009. Herpetology. 3rd Edition. Academic Press. U. S. A. 698 pp.
- Wells, Kentwood. 2007. Ecology and behavior of amphibians. University of Chicago Press. 1148 pp.
- Welsh, Hartwell & Ollivier, Lisa M. 1998. Stream amphibians as indicators of ecosystem stress: a case study from California's redwoods. *Ecological Applications*, 8(4), pp. 1118-1132
- Wilkins, R. Neal & Peterson, N. Phil. 2000. Factors related to amphibian occurrence and abundance in headwater streams draining second-growth Douglas-fir forests in southwestern Washington. *Forest Ecology and Management* 139: 79 – 91.