



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA**

Caracterización de la dieta de *Engystomops pustulosus* (Anura: Leptodactylidae) durante la época reproductiva en la Hacienda La Guáquira, Estado Yaracuy, Venezuela

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la ilustre Universidad Central de Venezuela por el Bachiller José Luis Viña Albornoz como requisito parcial para optar al título de Licenciado en Biología.

**Tutores: Dr. Cesar Molina†
Dra. Zaida Tárano**

Caracas, Venezuela

Abril, 2015



**Universidad Central de Venezuela
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología**

El presente Trabajo Especial de Grado titulado "**Caracterización de la dieta de *Engystomops pustulosus* (Anura: Leptodactylidae) durante la época reproductiva en la Hacienda La Guáquira, Estado Yaracuy, Venezuela**" fue defendido públicamente por el Br. José Luis Viña Albornoz el veinticuatro de abril de dos mil quince, como requisito parcial para optar al título de Licenciado en Biología, siendo aprobado por el siguiente jurado evaluador:

A handwritten signature in black ink, appearing to be "Zaida Tárano", written over a horizontal line.

Profa. Zaida Tárano Miranda (Tutora)

A handwritten signature in black ink, appearing to be "Luis Gonzalo Morales", written over a horizontal line.

Prof. Luis Gonzalo Morales (Jurado Principal)

A handwritten signature in black ink, appearing to be "Salvador Boher", written over a horizontal line.

Prof. Salvador Boher (Jurado Principal)

Dedicatoria

Dedico este trabajo de grado a mi hijo José Atahualpa y mi compañera de vida Rosemary Muñoz quienes me motivan cada día a mejorar, en función de su bienestar.

A dos de mis grandes maestros de vida que aunque no me acompañan físicamente, su memoria siempre estará presente, mi padre Luis Viña y mi tutor y amigo César Molina.

Agradecimientos

Agradezco a todas las personas que de una u otra forma han influido positivamente en mí, y me han brindado el apoyo necesario para culminar este trabajo de grado.

En primer lugar agradezco a mis padres, Luis Viña y Petra Albornoz de Viña quienes con su esfuerzo y dedicación moldearon lo que soy. A mi hijo José Atahualpa y mi compañera de vida Rosemary Muñoz quienes me motivan cada día a salir adelante.

A mi hermana Luisana y al Sr. Efrain quienes han creído en mí desde el comienzo de mi vida académica.

A mis dos tutores Cesar Molina y Zaida Tárano quienes con su compromiso, dedicación y amor a la investigación me han ensañado grandes cosas, no solo académicas sino de la vida.

A mi mejor amigo Ricardo López y su familia quienes se han transformado en mi segunda familia.

Al Dr. Carlos Rivero Blanco quien fue pieza fundamental en la ejecución de este proyecto junto al Sr. Orlando, en la Hacienda La Guáquira.

A mis amigos con quienes tuve la dicha de compartir buenos momentos en mi vida universitaria: Christian, Igor, Carlos, Luis, Paola, Ramsses, Javier, Kimberlyn, Juan Vicente, Grecia, Ingrid, Raibel y Marcos Rubén. Todos pusieron su granito de arena cada día para hacerme feliz ya sea en la facultad, en las salidas de campo o en los momentos de ocio.

A mi instructor de yoga y amigo Joel Sandoval de quien he aprendido grandes cosas de la vida mediante la disciplina del yoga.

A Daniel Llavaneras quien con su conocimiento en artrópodos fue fundamental en la identificación de las categorías de presas en este trabajo. Y finalmente a cada ejemplar colectado.

TABLA DE CONTENIDOS

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
ANTECEDENTES	7
OBJETIVOS	9
MATERIALES Y MÉTODOS	10
Especie objeto de estudio	10
Área de estudio	11
Trabajo de campo	14
Trabajo de laboratorio	14
Descripción de la dieta	15
Análisis estadísticos	17
RESULTADOS	20
1. Composición de la dieta	20
2. Morfometría y dieta	29
2.1. Condición reproductiva de las hembras y la dieta.	33
DISCUSIÓN	35
CONCLUSIONES	42
LINEAS DE INVESTIGACION FUTURAS	43
BIBLIOGRAFÍA	44

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Composición global de la dieta de *Engystomops pustulosus* en la Hacienda La Guáquira (N = 151 estómagos). N_i = número de individuos por categoría de presa i , S_i = número de estómagos con la categoría de presa i , %N = composición numérica porcentual, %F = frecuencia de aparición porcentual, V = volumen de cada categoría, %V = volumen porcentual, I = índice de importancia relativa..... 22

Tabla 2. Composición de la dieta de los machos de *Engystomops pustulosus* en la Hacienda La Guáquira (N = 112 estómagos). N_i = número de individuos por categoría de presa i , S_i = número de estómagos con la categoría de presa i , %N = composición numérica porcentual, %F = frecuencia de aparición porcentual, V = volumen de cada categoría, %V = volumen porcentual, I = índice de importancia relativa..... 23

Tabla 3. Composición de la dieta de las hembras de *Engystomops pustulosus* en la Hacienda La Guáquira (N = 35 estómagos). N_i = número de individuos por categoría de presa i , S_i = número de estómagos con la categoría de presa i , %N = composición numérica porcentual, %F = frecuencia de aparición porcentual, V = volumen de cada categoría, %V = volumen porcentual, I = índice de importancia relativa..... 24

Tabla 4. Composición de la dieta de los jóvenes de *Engystomops pustulosus* en la Hacienda La Guáquira (N = 4 estómagos). N_i = número de individuos por categoría de presa i , S_i = número de estómagos con la categoría de presa i , %N = composición numérica porcentual, %F = frecuencia de aparición porcentual, V = volumen de cada categoría, %V = volumen porcentual, I = índice de importancia relativa..... 24

Tabla 5. Diversidad, nicho trófico (global y por sexo) y superposición de nicho entre machos y hembras de *Engystomops pustulosus*. H' = índice de diversidad de Shannon-Wiener, $N1$ = segundo número de la serie de Hill (diversidad de Hill), J' = índice de equidad de Pielou, B = amplitud de nicho de Levins o recíproco de Simpson, Ch = índice de superposición de nicho de Morista, O_{jk} = índice de superposición de nicho de Pianka..... 28

Tabla 6. Comparación de la dieta por sexo basada en todas las categorías de presa por estómago. Los valores para cada variable corresponden al promedio \pm d.e. y el tamaño de la muestra (entre paréntesis).. 32

Tabla 7. Comparación de la dieta por sexo basada únicamente en las categorías comunes a ambos sexos. Los valores para cada variable corresponden al promedio \pm d.e. y el tamaño de la muestra (entre paréntesis).. 33

Tabla 8. Relación entre la morfometría de los machos y de las hembras y las características de las presas. Se indica el valor del coeficiente de correlación de Spearman y la significancia (entre paréntesis)..... 33

Tabla 9. Relación entre la fecundidad de la hembra y características de las presas. Se muestra el valor del coeficiente de correlación de Spearman y la significancia (entre paréntesis). 34

Tabla 10. Comparación morfométrica y de la dieta de hembras ovadas y no ovadas con alimento en sus estómagos. Se muestra el promedio \pm la desviación estándar y el tamaño de la muestra (entre paréntesis). 34

INDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Macho de *Engystomops pustulosus* vocalizando en una charca (Foto C. Molina).....11
- Figura 2.** Ubicación geográfica, mapa hidrográfico y de relieve de la Hacienda La Guáquira, Municipio San Felipe, Estado Yaracuy. La línea roja gruesa representa los límites de la hacienda.....12
- Figura 3.** Carretera principal de la Hacienda La Guáquira mostrando charcos temporales donde vocaliza y nidifica *E. pustulosus* (Foto C. Molina).....13
- Figura 4.** Curvas de acumulación de categorías de presas basadas en 100 aleatorizaciones. a) Global (n= 151; 40 categorías, b) Machos (n= 112, 34 categorías), c) Hembras (n=35, 13 categorías). Las líneas punteadas representan el percentil inferior (5%) y el superior (95%).21
- Figura 5.** Abundancia numérica de las categorías alimentarias. a) Global, b) Machos, c) Hembras. Se consideran solo las categorías con un $N_i > 10$ (Term: Termitidae, Para: Parasitengona, Form: Formicidae, Smin: Sminthuridae, Isop: Isopoda, Isot: Isotomidae Aca ind: Acari indeterminado, Gast: Gastropoda, Stap: Staphylinidae).....26
- Figura 6.** Abundancia volumétrica de las categorías alimentarias. a) Global, b) Machos, c) Hembras. Se consideran solo las categorías con un volumen alimentario $(V_i \times N_i) > 10 \text{ mm}^3$ (Term: Termitidae, Para: Parasitengona, Isop: Isopoda, Form: Formicidae, Ecto: Ectobiidae, Gast: Gastropoda).....27
- Figura 7.** Distribución de las categorías de LHC en la población de *E. pustulosus* en la Hacienda La Guáquira (Machos=158; Hembras= 48; Jóvenes = 4).....30
- Figura 8.** Asociación entre el tamaño corporal y el ancho a nivel de las comisuras de la boca. a) Toda la población, b) Machos, c) Hembras. La línea punteada corresponde a la tendencia de la nube de puntos de la correlación.....31

RESUMEN

En el presente trabajo se caracterizó la dieta de la rana túngara o sapito de pústulas *Engystomops pustulosus* (Anura: Leptodactylidae), un anuro neotropical de tierras bajas con una amplia distribución en Venezuela. Los ejemplares fueron colectados en la Hacienda La Guáquira (Edo. Yaracuy), durante el período reproductivo. En campo, se fijaron en formol, se extrajo el estómago en el laboratorio y se inspeccionaron las gónadas para determinar la edad (joven-adulto) y el sexo. Asimismo, se midieron dos variables morfométricas (longitud hocico-cloaca y ancho de la boca a nivel de las comisuras) con el fin de explorar su relación con el tamaño de las presas. Se identificaron las presas a nivel de orden-familia y se determinó la diversidad de la dieta y el ancho de nicho, global y por sexo, y la superposición de nicho entre los sexos. Se identificaron 40 categorías de presa en los contenidos estomacales, pero la dieta estuvo dominada por tres familias: Termitidae, Formicidae y Parasitengona (aprox. 92%). En consecuencia, la diversidad global de la dieta fue baja ($H' = 0,40-1,32$ volumétrica y numérica respetivamente), el ancho de nicho correspondió a los valores reportados de especies “especialistas” del género (Levins: 1,15–2,55, volumétrica y numérica respetivamente) y la superposición de nicho entre machos y hembras fue alta (aprox. 0,95). No se encontró diferencia en la diversidad de la dieta (H') entre los sexos ni en otras características de la dieta, pero cuando se consideraron solamente las presas comunes a ambos sexos (Termitidae, Parasitengona, Formicidae, Staphyliniade y Gastropoda), se encontró que los machos consumen mayor cantidad de presas (por estómago) que las hembras. La condición reproductiva de las hembras, con sus abdómenes llenos de huevos o recién desovadas, explicaría el menor número de presas respecto a los machos. No se encontró relación entre la morfometría de los individuos y el tamaño de las presas, a nivel global, sin embargo, por sexo se encontró una asociación negativa débil entre la LHC de los machos y la longitud de las presas. La falta de relación entre las variables morfométricas y la dieta, que es típica en muchos anuros, puede deberse a la dominancia de presas relativamente pequeñas. Los resultados de este trabajo coinciden con los reportados para las especies “especialistas” del género y corresponden a las tendencias intragenéricas que indican dietas más “generalistas” en las especies dentadas que en las edentadas (*E. pustulosus* es edentada). Se concluye que *E. pustulosus*, durante la época reproductiva, consume principalmente termitas, ácaros y hormigas. Se debe evaluar la disponibilidad de presas en el ambiente a fin de determinar el grado de especialización trófica.

INTRODUCCIÓN

Los anfibios son uno de los grupos clave en el flujo de energía de las tramas tróficas en ambientes acuáticos y terrestres (Stebbins y Cohen, 1995). Estos vertebrados constituyen una parte importante de la biomasa en muchos ecosistemas y por lo general son vulnerables a cambios ambientales, esto último los hace excelentes indicadores de calidad ambiental (Zaracho y col., 2005). Sin embargo, aunque los anfibios cumplen un papel ecológico fundamental donde habitan, existe un vacío de información en muchos de los aspectos de su historia natural. Específicamente, se ha considerado que la dieta es uno de los aspectos menos conocidos de este grupo, ya que para una alta proporción de las especies existe poca o ninguna información (Wiggins, 1992).

La dieta, particularmente, puede incidir en las interacciones bióticas de una especie (Caldwell, 1996) y definir el tipo y grado de competencia intra e interespecífica, así como las interacciones de depredación (Simon y Toft, 1991), los períodos de actividad y algunos aspectos de la ecología reproductiva (Polis y col., 1989). En general, los anfibios han sido considerados consumidores oportunistas o generalistas (Menéndez-Guerrero, 2001; Santos y col., 2004), siendo las presas más comunes en su dieta los invertebrados, principalmente artrópodos (Toft, 1980a,b, 1981; Menéndez-Guerrero, 2001), vertebrados pequeños como roedores, algunos reptiles e incluso otras ranas (Duellman y Lizana, 1994). Sin embargo, un consumidor generalista puede ser considerado como tal cuando su dieta incluye la mayoría de las presas disponibles, (entendiendo por disponibles no simplemente las que están presentes sino las que son potencialmente consumibles por sus características o hábitos), en la misma proporción en la que éstas se encuentran en el ambiente (Simon y Toft, 1991; Duellman y Trueb, 1994). La mayoría de los trabajos que suponen a los anuros como generalistas se han realizado sin ningún tipo de medida de disponibilidad de presa en el ambiente, probablemente porque es un parámetro difícil de estimar (Christian, 1982; Simon y Toft, 1991); esta deficiencia ocasiona que las

conclusiones de esos trabajos sean cuestionables (Simon y Toft, 1991). Los pocos trabajos que han evaluado la disponibilidad de presas (ej., Toft, 1980a, 1981, 1995; Christian, 1982; Simon y Toft, 1991; Hirai y Matsui, 2000) han demostrado que para algunos anuros existe selección de presas específicas, por lo que se podría hablar de un cierto grado de especialización en la dieta. En este caso, los especialistas consumen grupos particulares y excluyen la mayoría de presas disponibles (Toft, 1995; Hirai y Matsui, 2000).

El grado de especialización en la dieta o falta de ella está ligada a la morfología del depredador en relación al tamaño de las presas, a su comportamiento alimentario y a los posibles modos de defensa de las presas (Toft, 1980a). Por ejemplo, los anuros neotropicales de hojarasca que se alimentan de artrópodos pueden ser agrupados en tres gremios alimentarios: especialistas en hormigas, no especialistas en hormigas y generalistas (Toft, 1980a). Los especialistas en hormigas generalmente se caracterizan por ser especies venenosas, de boca estrecha (i.e., ancho de la boca $1/3$ de la longitud hocico-cloaca aproximadamente) y con preferencia por artrópodos de cuerpo duro, mientras que los no especialistas en hormigas son de boca ancha (ancho de la boca $2/5$ de la longitud hocico-cloaca aproximadamente) y prefieren presas de cuerpo blando (Toft, 1980a). Por su parte, los generalistas tienen un patrón de preferencia de presas intermedio respecto a los antes mencionados (Toft, 1980a, 1981). De acuerdo con esto, los bufónidos y dendrobátidos se consideran especialistas en hormigas, mientras que los leptodactílicos son considerados no especialistas en hormigas y generalistas (Toft, 1980a).

Con respecto al tamaño de presa y al comportamiento de búsqueda del alimento, los anuros pueden ser considerados como consumidores activos cuando escudriñan su ambiente buscando el alimento, el cual, por lo general, consta de numerosas presas pequeñas, o consumidores de acecho (característico de no especialistas en hormigas y generalistas), cuando permanecen inmóviles y

esperan, alimentándose de presas grandes y en menor número que las especies de comportamiento activo (Toft, 1981).

Algunos trabajos han demostrado que existe una relación entre la dieta y el comportamiento alimentario (Emerson, 1985; Duelman y Lizana, 1994), las características de las presas, tales como la dureza, tamaño y velocidad, y también algunas características en la morfología del depredador como el ancho de la boca, antes mencionado, y la presencia o ausencia de dientes (Emerson, 1985; Wells, 2007). Esta última ha sido poco analizada en anuros, sin embargo, la variación en la dentición es un carácter que ha sido utilizado para explicar la diversificación filogenética en los anfibios y puede revelar aspectos particulares en su historia natural (Fabrezi, 2001). De acuerdo con esto, la dentición puede influir fuertemente en la selección o preferencia por las diferentes categorías de presas en la dieta (Narváez y Ron, 2013).

De lo expuesto hasta ahora se desprende que cada uno de los gremios alimentarios en anuros (especialistas en hormigas, no especialistas en hormigas y generalistas) presenta diferentes hábitos alimentarios, los que a su vez pueden verse influenciados por varios factores, en los que se incluyen los cambios estacionales, cambios ontogénicos (en tamaño corporal), competencia intra e interespecífica y diferencias entre sexos (Duellman y Trueb, 1994). Por ejemplo, los cambios estacionales pueden influir en la disponibilidad de los diferentes ítems alimentarios (Toft, 1980a,b; Woolbright y Stewart, 1987), y en algunos trabajos se ha reportado que los anuros de hojarasca pueden consumir categorías de presas o presas más pequeñas durante la temporada de sequía que en la temporada de lluvia, en la cual, además, consumen mayor cantidad de presas en general que en la época de sequía (Toft, 1980a; Santos y col., 2004).

Los cambios ontogénicos en los individuos también pueden determinar diferencias en cuanto al tipo, número y tamaño de las presas consumidas, siendo el tamaño corporal y el ancho de la boca del anuro buenos determinantes del

tamaño de las presas (Christian, 1982; Woolbright y Stewart, 1987). Dado que los anfibios no mastican su alimento, el consumo de una presa en particular depende de su tamaño y de la posibilidad de ser ingerida entera. De esta manera, anuros más grandes, con bocas más anchas, consumirán presas de mayor variedad de tamaños, y en general más grandes, que aquellos de menor tamaño corporal y bocas más estrechas (Lima y Moreira, 1993).

La diferencia comportamental entre los sexos, por ejemplo, a través de utilización diferencial de hábitat o microhábitat, también puede ser un factor que determine la utilización del recurso alimentario (Christian, 1982). Sin embargo, dado que el tamaño corporal de las hembras adultas generalmente es mayor que el de los machos en muchas especies de anuros (Woolbright, 1983), es probable que las diferencias en el número y tamaño de las presas estén principalmente influenciadas por este factor (Woolbright y Stewart, 1987). Por otra parte, se ha sugerido que la actividad de vocalización en los machos adultos puede limitar la posibilidad de buscar alimento durante la época reproductiva (Woolbright, 1983), mucho más que otras actividades reproductivas como la defensa de territorios o la construcción y/o protección de nidos. En *Eleutherodactylus coqui*, una especie territorial, el tiempo dedicado a las vocalizaciones reproductivas puede limitar considerablemente el tiempo y el éxito de búsqueda de alimento (Woolbright y Stewart, 1987), incrementando la proporción de individuos con estómagos vacíos. Asimismo, Hirai y Matsui (2000) encontraron alta frecuencia de estómagos vacíos o con poco contenido y pocos tipos de presa en *Hyla japonica* durante la estación reproductiva, y la asociaron a las limitaciones impuestas por las actividades reproductivas y no a cambios en la disponibilidad de las presas. Esto indica que la dieta y la condición reproductiva de los individuos están muy relacionadas entre sí.

La fecundidad, uno de los factores más representativos de la ecología reproductiva de los anuros, además de estar relacionada con los diferentes modos reproductivos (Duellman y Trueb, 1994), también puede estar asociada a la dieta. Las hembras necesitan un aporte importante de grasas y proteínas, el cual es

utilizado en la producción de huevos (Duellman y Trueb, 1994). No obstante, la búsqueda de alimento por parte de las hembras puede verse limitada por la actividad reproductiva (búsqueda de pareja y cópula) y por la cantidad de huevos en su abdomen. Aunque existen pocos reportes de la conducta de las hembras durante la búsqueda de parejas y de los factores que la afectan (ej., Lynch y col., 2005), en general, se supone que en los periodos reproductivos, y especialmente a medida que se acerca el momento del desove (el cual depende de su estado hormonal), las hembras invierten más tiempo y esfuerzo en la búsqueda de pareja que en la alimentación, la cual podrían retomar tras el desove (Z. Tárano, com. pers.).

En el presente trabajo se caracterizó la dieta de una especie de anuro edentada, *Engystomops pustulosus* (Leptodactylidae), relativamente común en Venezuela y con una temporada reproductiva prolongada, en una localidad del nor-occidente del país, ubicada en el municipio San Felipe del Edo. Yaracuy.

ANTECEDENTES

La información que existe acerca de *Engystomops pustulosus* se ha concentrado en el análisis del sistema de comunicación acústica, utilizando un enfoque multifactorial que va desde aspectos morfológicos y neurofisiológicos de la conducta vocal hasta evolutivos (revisiones en Ryan, 1985; 2010, 2011, Ryan y Rand, 2003). Sin embargo, poco se sabe de otros aspectos de la historia natural de esta especie, en particular, la dieta y los hábitos alimentarios están poco representados en la literatura, salvo una referencia eventual (Ryan, 1985) y una comunicación corta (Gonzales-Durán y col., 2012). No obstante, para algunas especies del género *Engystomops* y de la subfamilia Leiuperinae (donde se incluyen los géneros *Engystomops*, *Physalaemus* y *Pleurodema*) se cuenta con algunos trabajos más completos (se mencionan más adelante).

Para los géneros *Engystomops* y *Physalaemus* se ha sugerido que existe una preferencia por termitas y hormigas, aunque muchas de las especies han sido consideradas de hábitos generalistas (Da Rosa y col., 2002; Santos y col., 2004; Santana y Juncá, 2007; Attademo y col., 2007; Narváez y Ron, 2013). Solo unas pocas especies, como *E. petersi*, *E. freibergeri* y *E. pustulosus*, se reportan como especialistas en termitas y en segundo término en hormigas (Duellman, 1978; Ryan, 1985; Gonzales-Durán y col., 2012). Para el género *Pleurodema* se ha caracterizado la dieta de *P. brachyops* y *P. thaul*, siendo las hormigas y coleópteros las presas más importantes para la primera (Díaz, 2008), y los dípteros de la familia Tipulidae para la segunda (Díaz-Páez y Ortiz, 2003).

En especies como *P. ephippifer* y *P. gracilis* se han reportado diferencias en la dieta ligadas a la estacionalidad y la disponibilidad de recursos alimentarios (Da Rosa y col., 2002; Rodrigues y dos Santos-Costa, 2014). En *P. ephippifer* y *P. biligonigerus* se han evaluado las diferencias en la dieta entre machos y hembras de una misma población (Attademo y col., 2007; Rodrigues y dos Santos-Costa, 2014), encontrando que no hay una divergencia significativa entre sexos para ambas especies.

Dada la carencia de trabajos referentes a la dieta de *E. pustulosus* en Venezuela, y en general en su intervalo de distribución, se propone este trabajo de investigación a fines de ampliar el conocimiento de este aspecto de la historia natural de esta especie.

OBJETIVOS

Objetivo general

Caracterizar la dieta de *Engystomops pustulosus* en el periodo reproductivo, en la Hacienda La Guáquira, estado Yaracuy, Venezuela.

Objetivos específicos

1. Describir la composición de la dieta de individuos adultos de *Engystomops pustulosus* colectados en el área de estudio.
2. Evaluar la relación entre dos variables morfométricas de los individuos y algunas características de las presas consumidas.
3. Evaluar posibles diferencias en la dieta entre individuos de diferentes sexos.
4. Evaluar la relación entre la fecundidad de las hembras y las características de las presas consumidas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie objeto de estudio

Engystomops pustulosus (antes nombrado como *Physalaemus pustulosus*) es conocido comúnmente como rana túngara o sapito de pústulas (Figura 1), pertenece a la familia Leptodactylidae, subfamilia Leiuperinae (Frost, 2014). Actualmente el género *Engystomops* está dividido en dos clados hermanos denominados Duovox y Edentulus (Ron y col., 2006). *E. pustulosus* forma parte del grupo Edentulus, caracterizado por la ausencia de dientes, junto a *E. freibergi* y *E. petersi*, mientras que en el grupo Duovox, que presenta dientes, se encuentran incluidas las especies *E. pustulatus*, *E. puyango*, *E. guayaco*, *E. coloradorum*, *E. montubo* y *E. randi* (Ron y col., 2006). Las especies del género están distribuidas desde el centro de Veracruz (México) hasta la cuenca del Amazonas, y en las tierras bajas del oeste de Ecuador y noroeste de Perú (Ron y col., 2006), y en Venezuela solamente se ha reportado *E. pustulosus* (La Marca, 1992).

Esta especie se caracteriza por su piel de coloración marrón con dos morfos (uno homogéneo y otro con dos bandas oscuras de hocico a ingle) y con abundantes tubérculos (pústulas), lo cual la asemeja con los bufónidos (sapos verdaderos). El tamaño de los machos adultos es de 30 mm aproximadamente desde el hocico hasta la cloaca, mientras que las hembras son ligeramente más grandes (Ryan, 1985). En Venezuela, *E. pustulosus* está ampliamente distribuido en las tierras bajas y pueden ser encontrado en sabanas, bosques montanos de tierras bajas, bosques tropicales secos, pastizales e incluso ambientes perturbados (Rivero-Blanco y Dixon, 1979; Lotzkat, 2007; Tárano, 2010). El grado de amenaza que presenta esta especie es de preocupación menor (IUCN, 2014).



Figura 1. Macho de *Engystomops pustulosus* vocalizando en una charca (Foto C. Molina).

Este leptodactílido es un reproductor prolongado (Tárano, 2010) y los machos adultos vocalizan en la noche mientras flotan en charcas temporales, poco profundas que se forman en los caminos de tierra o en otros cuerpos de agua efímeros con abundantes gramíneas, donde construyen nidos de espuma contentivos de sus huevos (Ryan, 1985, Tárano, 2010). La espuma se produce al batir las secreciones mucosas que acompañan a los huevos que son liberados por la hembra, debido a los movimientos o patadas ejecutados por el macho en amplexo (Heyer, 1977; Wells, 2007). La espuma protege a los huevos de la desecación durante la incubación (Downie, 1988).

Área de estudio

El trabajo de campo se realizó en la Hacienda La Guáquira, localizada en el Municipio San Felipe del estado Yaracuy (Figura 2). Esta hacienda está ubicada en el complejo montañoso denominado Macizo de Nirgua, el cual se encuentra en la parte más occidental de la Cordillera de la Costa, junto a las elevaciones de la Sierra de Aroa y la Serranía de María Lionza. La hacienda tiene una superficie de 2.500 hectáreas a lo largo de los márgenes del río Yaracuy, extendiéndose en la vertiente Noroccidental del Cerro Zapatero (Runemark y col., 2005). El relieve varía entre 100 m.s.n.m. en el margen del río Yaracuy y 1.400 m.s.n.m. en la cumbre del Cerro Zapatero (Figura 2).

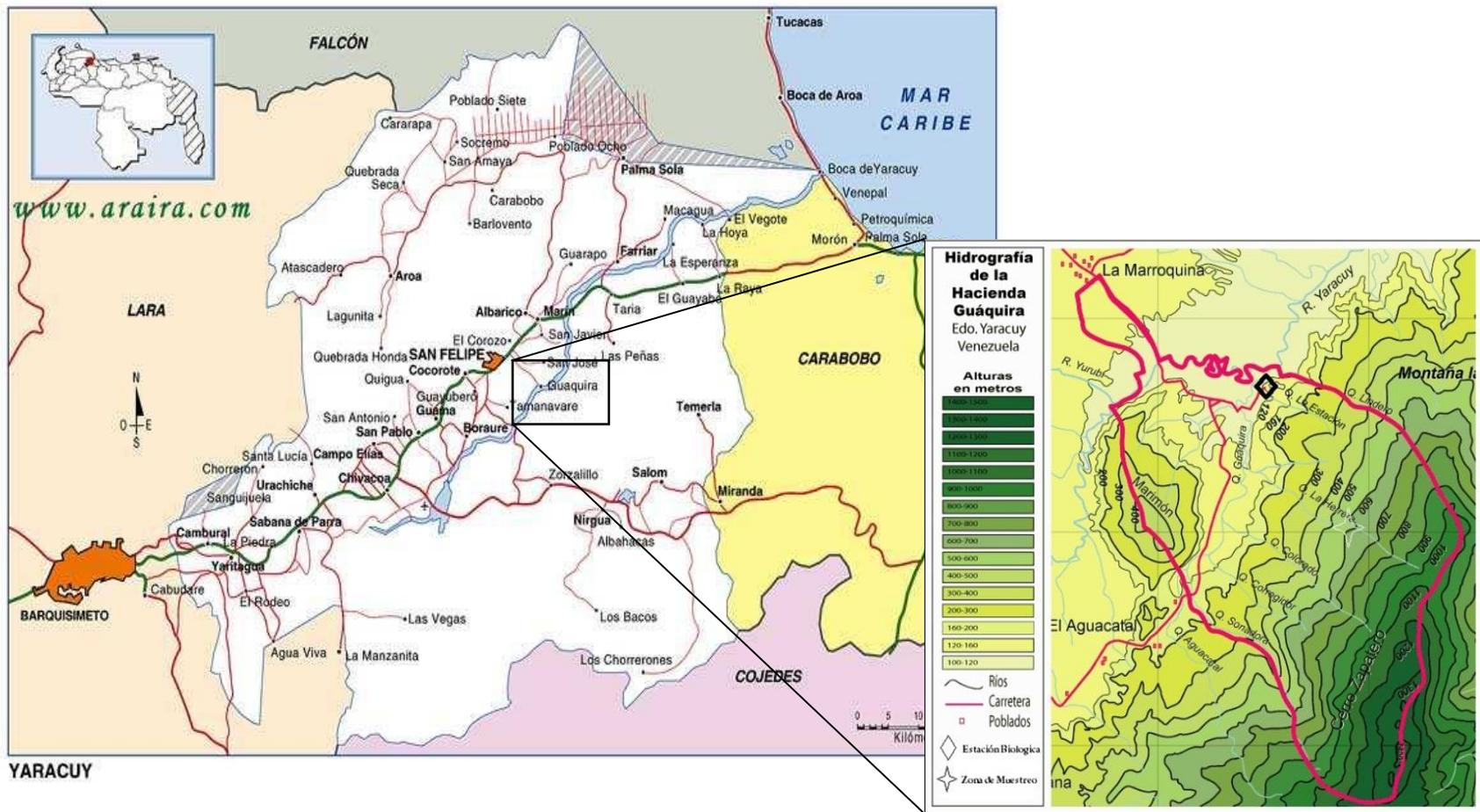


Figura 2. Ubicación geográfica, mapa hidrográfico y de relieve de la Hacienda Guáquira, Municipio San Felipe, Estado Yaracuy. La línea roja gruesa representa los límites de la hacienda (<http://www.mucubaji.com/guaquira>, Consulta 09/08/2012).

La vegetación está representada por bosques húmedos tropicales semidecíduos en las tierras bajas del Cerro Zapatero; a partir de los 900 m de altitud el bosque semidecuido es reemplazado por un bosque nublado (Lotzkat, 2007) donde se encuentran muchos representantes de las familias Rubiaceae, Melastomataceae y Hypericaceae, de los cuales, 11 especies son endémicas para el Macizo de Nirgua (W. Meier, com. pers.). Gran parte de la extensión de las tierras bajas del Cerro Zapatero ha sido sustituida por cultivos de arroz, maíz y pasto para el ganado (Lotzkat, 2007). El trabajo de campo se llevó a cabo en los potreros y zonas de cultivo adyacentes a la carretera principal de la hacienda, comenzando desde el puente del Río Yaracuy hasta la estación ecológica La Guáquira que se encuentra a 100 m.s.n.m. En esta carretera se forman charcas temporales por acumulación de agua de lluvia, donde ocurren los eventos de reproducción (Figura 3).



Figura 3. Carretera principal de la Hacienda la Guáquira mostrando charcos temporales donde vocaliza y nidifica *E. pustulosus* (Foto C. Molina).

Las temperaturas medias mensuales se mantienen casi constantes a lo largo del año, con un promedio anual de 27°C y precipitación media anual de 1.022 mm; la estación de lluvia va desde el mes de abril hasta noviembre y la estación de sequía de diciembre a marzo (Lotzkat, 2007). El trabajo de campo se realizó entre junio y septiembre, en plena época de lluvia.

Trabajo de campo

Se realizaron tres salidas al área de estudio, de cuatro días cada una, en los meses de julio y septiembre de 2012 y junio de 2013, durante la estación de lluvias. Los ejemplares fueron colectados manualmente durante la noche, entre las 08:00 y 12:00 pm y se fijaron en formol al 4%, para garantizar la interrupción del proceso digestivo y la preservación del contenido estomacal (Toft, 1980a; Caldwell, 1996).

El número de individuos capturados para el análisis de la dieta fue 210, correspondiente a 158 machos adultos, 48 hembras adultas y 4 jóvenes. Del total de hembras capturadas 30 se encontraron en amplexo, y fueron introducidas en bolsas de plástico (junto con los machos) y trasladadas inmediatamente a la estación ecológica para realizar otras medidas no relacionadas con el presente trabajo, para luego ser sacrificadas para extraer los estómagos.

Trabajo de laboratorio

Cada uno de los individuos fijados en formol al 4% fue almacenado en etanol al 70% en el Laboratorio de Biología y Conservación de Anfibios y Reptiles del Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET) de la Facultad de Ciencias de la UCV. Para cada ejemplar fueron tomadas medidas de longitud hocico-cloaca (LHC) y ancho entre las comisuras de la boca (ancho de la boca) con un calibrador (Vernier) de 0,1 mm de precisión. Para las hembras encontradas en amplexo se contó el número de huevos y se midió su diámetro.

Se removieron los estómagos de los ejemplares por disección de la cavidad abdominal y el contenido de cada estómago se colocó en una cápsula de Petri, donde se analizó mediante el uso de un microscopio estereoscópico (AmScope SE306R-PZ). En lo posible las presas se identificaron hasta orden y familia.

Para cada presa completa se midió la longitud y ancho corporal (a nivel medio del cuerpo) con un calibrador (Vernier) de 0,1 mm de precisión. Estas medidas permitieron estimar el volumen de cada presa usando la fórmula de un esferoide prolato (se explica más adelante; Caldwell, 1996). Las presas que no estaban completas no se incluyeron en el cálculo de volumen de presa, pero sí para la composición numérica y frecuencia de aparición.

Se realizó una curva de acumulación de presas en función del número de estómagos llenos para determinar si el número de ejemplares de *E. pustulosus* colectados era representativo para caracterizar su dieta. Esta curva fue realizada con el programa EstimateS, v. 9.1.0 con 100 aleatorizaciones.

Una vez terminado el estudio, los animales colectados se depositaron en el Museo de Biología de la Facultad de Ciencias UCV (MBUCV).

Descripción de la dieta

Se describió la dieta de *E. pustulosus* a partir de las siguientes variables:

- a) Número de órdenes y familias, por cada contenido estomacal.
- b) Tamaño de las presas, en volumen, utilizando la fórmula de un esferoide prolato (Caldwell, 1996): $V = 4/3 \pi (l/2)(w/2)^2$ donde el l corresponde al largo y w al ancho de cada categoría de presa. Debido a que algunas categorías eran muy abundantes solo se midieron aleatoriamente entre 20 y 50 ejemplares para calcular el volumen.
- c) Volumen del contenido estomacal por categoría (V_i): para determinar el volumen del contenido por categoría, los valores de volumen de presa (tamaño) fueron multiplicados por el número de presas de esa categoría (N_i).

- d) Composición numérica: la cual corresponde al número de individuos de una categoría i en todos los estómagos (N_i) en relación con el número total de individuos de todas las categorías (N_t) (Piñero y Durán, 1993):

$$N = N_i/N_t$$

- e) Frecuencia de aparición: correspondiente al número de estómagos con una categoría i (S_i) en relación al total de estómagos llenos (S_t) (Piñero y Durán, 1993):

$$F = S_i/S_t$$

- f) Índice de Importancia de presa (I): el cual representa la contribución o importancia porcentual de cada categoría en la dieta (Biavati y col., 2004) y viene dado por:

$$I = \frac{\%F + \%N + \%V}{3}$$

donde $\%N = \left(\frac{N_i}{N_t}\right) \times 100$; $\%F = \left(\frac{S_i}{S_t}\right) \times 100$; $\%V = \left(\frac{V_i}{V_t}\right) \times 100$

- g) Diversidad: mediante el índice de Shannon-Wiener ($H' = - \sum p_i \ln p_i$) y el segundo número de Hill ($N1 = e^{H'}$) (Hill, 1973). Las unidades de este último son en número o categorías de presas, por lo tanto su interpretación resulta más sencilla que para el de Shannon-Wiener (Hill, 1973). El p_i del índice de Shannon-Wiener corresponde a la abundancia proporcional de una categoría i expresada en composición numérica o volumétrica.
- h) Equidad: fue calculada con el índice de Pielou $J = H'/H_{max}$ ya que no sobreestima la equidad, a diferencia otros índices (Krebs, 2014). Esta variable expresa una relación entre la diversidad observada y la máxima diversidad esperada que se describe como $H_{max} = \log S$, donde S corresponde a la riqueza de categorías de presa.

- i) Amplitud de nicho alimentario de machos y hembras: se calculó mediante el índice de Levins $B = 1/\sum p_i^2$, donde p_i es la proporción de individuos que consumió la categoría i . Este índice tiene como valor máximo el número total de categorías, el cual representa una dieta generalista, mientras que un valor de 1 expresa un especialista estricto (Avila y col., 2008).
- j) Superposición de nicho entre machos y hembras: debido a la disparidad en el número de categorías entre machos y hembras se utilizó el índice de superposición de Morisita: $C_H = 2(\sum_i^n p_{ij} p_{ik})/(\sum_i^n p_{ij}^2 + \sum_i^n p_{ik}^2)$ ya que es menos sensible a esta diferencia (Krebs, 2014). Adicionalmente se calculó el índice de superposición de Pianka: $O_{jk} = \sum_i^n p_{ij} p_{ik} / \sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2}$ dado que muchos autores lo usan y esto hace comparable los resultados con lo reportado en la literatura. Ambos índices están acotados entre 0 (cuando no hay recurso en común) y 1 (coincidencia completa) (Krebs, 2014). En ambos índices, p_{ij} corresponde a la proporción de la categoría i utilizada por el sexo j y p_{ik} la proporción de la categoría i utilizada por el sexo k (Krebs, 2014).

Análisis estadísticos

Debido a que los datos no se distribuyeron normalmente se utilizaron pruebas no paramétricas para analizarlos. Primero, se compararon las distribuciones de tamaños de hembras y machos, así como los tamaños promedio utilizando las pruebas Kolmogorov-Smirnov y U Mann-Whitney respectivamente (Zar, 1999). Luego, se determinó la asociación entre LHC y el ancho de la boca (para el total de la población y por sexo) utilizando el coeficiente de correlación de Spearman, porque típicamente estos parámetros están relacionados. También se determinó la asociación entre la LHC, el ancho de la boca y el número de presas por estómago, la longitud corporal y el volumen de las presas, para toda la población y por sexo, utilizando el coeficiente de correlación de rangos de

Spearman.

Las diferencias entre los sexos en el número promedio de categorías de presa, número promedio de presas y volumen promedio de las presas fueron determinadas a través de la prueba U Mann-Whitney. Adicionalmente, para determinar si había diferencia estadística en los índices de diversidad H' entre sexos, se aplicó la prueba t de Hutchenson (1970) la cual somete a prueba la hipótesis nula de que las diversidades de dos poblaciones muestreadas son iguales con la siguiente ecuación (Zar, 1999):

$$t = \frac{H'_1 - H'_2}{S_{(H'_1 - H'_2)}}$$

dónde:

$$S_{(H'_1 - H'_2)} = \sqrt{S^2_{H'_1} + S^2_{H'_2}}$$

siendo S la varianza de los índices de cada una de las poblaciones que se puede aproximar mediante la siguiente fórmula:

$$S^2_{H'} = \frac{\sum f_i \log f_i^2 - (\sum f_i \log f_i)^2 / 2}{\sum f_i^2}$$

dónde: f_i corresponde a los valores de N_i (número de individuos de la categoría i).

Los grados de libertad asociados a t se pueden aproximar por:

$$v = \frac{(S^2_{H'_1} + S^2_{H'_2})^2}{\frac{(S^2_{H'_1})^2}{n_1} + \frac{(S^2_{H'_2})^2}{n_2}}$$

En este cálculo se pueden utilizar logaritmos para cualquier base, sin embargo el que se utiliza con más frecuencia es el logaritmo natural (ln) (Zar, 1999) y fue el usado en este estudio.

Para determinar si había preferencia por algún tipo de presa en relación al sexo se utilizó la prueba χ^2 , basada en la frecuencia numérica (N_i), incluyendo solamente las categorías de presa (órdenes o familias) comunes a ambos sexos que tuvieran un número de presas > 5 , ya que esta prueba requiere al menos 80% de las celdas de la tabla de contingencia con valores mayores que 5 (Sokal y Rohlf, 1995). Debido a que la prueba fue significativa (χ^2 , $p \geq 0.05$), se usó el análisis de residuos estandarizados para determinar cuál(es) categorías eran preferidas o rechazadas por cada sexo, utilizando el estadístico que viene dado por: $Z = \frac{(O-E)}{\sqrt{E}}$, donde O es el valor observado y E es esperado por azar. Los valores obtenidos se compararon con los valores de $Z_{crit} = \pm 1,96$ ($\alpha = 0,05$) y $\pm 2,56$ ($\alpha = 0,01$). De esta forma, categorías con valores residuales mayores que $+Z_{crit}$ o menores que $-Z_{crit}$ indican que ellas han contribuido a la dieta en mayor o menor proporción (respectivamente) que el esperado por azar (Quinn y Keough, 2002).

Para analizar la relación entre la fecundidad y la dieta, se evaluó la asociación entre la LHC y número de huevos, y entre la fecundidad de las hembras (número de huevos, diámetro de los huevos) y las características del contenido estomacal (número de presas, número de categorías de presa, longitud de presa, volumen de las presas y volumen total del contenido estomacal) a través del coeficiente de correlación de rangos de Spearman. Finalmente, se comparó la LHC, ancho de la boca y las características del contenido estomacal (número de categorías, número de presas, longitud y volumen de las presas) entre las hembras ovadas y no ovadas utilizando la prueba U Mann-Whitney.

Los análisis se realizaron con el programa Statistica, versión 10.0 o partir de hojas de cálculo en Excel (Microsoft).

RESULTADOS

Se colectó un total de 210 individuos de *Engystomops pustulosus*, distribuidos en 158 machos adultos, 48 hembras adultas y 4 jóvenes (determinado a partir del desarrollo de las gónadas). Los jóvenes se usaron solo para estimar la composición global de la dieta de la especie ya que por el escaso número de ejemplares jóvenes no pudo hacerse ningún análisis de la dieta por edad.

1. Composición de la dieta

Se examinaron los estómagos de los 210 ejemplares colectados, encontrándose 59 sin presas (37 vacíos y 22 solo con arena o materia vegetal). Los 151 estómagos en los que se encontraron presas correspondieron a 112 machos, 35 hembras y 4 jóvenes.

Las curvas de acumulación de presas, globales y por sexo, indicaron que el número de estómagos evaluados no fue suficiente, ya que las mismas no llegaron a alcanzar la saturación (Figura 4). Sin embargo, este resultado no implica que la muestra no sea representativa para la caracterización de la dieta; esto se discute en la próxima sección.

Se encontraron 2405 presas en los contenidos estomacales. El grupo más frecuente en la dieta fue el de los insectos, seguido por el de los arácnidos, mientras que los grupos menos abundantes fueron los diplópodos, gastrópodos e isópodos (Tabla 1). Fueron identificadas 32 categorías a nivel de familia, 6 a nivel de orden y 2 a nivel de clase, para un total de 40 categorías alimentarias (Tabla 1). En los machos se encontraron más categorías de presas que en las hembras (machos: 34 categorías; hembras: 13 categorías) (Tablas 2 y 3), pero en ambos sexos, tres (Termitidae, Formicidae y Parasitengona) fueron las más abundantes. Para los jóvenes se reportan 10 categorías de presas, siendo las categorías más abundantes las familias Isotomidae y Formicidae; por otra parte, las categorías de presa Termitidae y Parasitengona no fueron encontrados en la dieta de los jóvenes (Tabla 4).

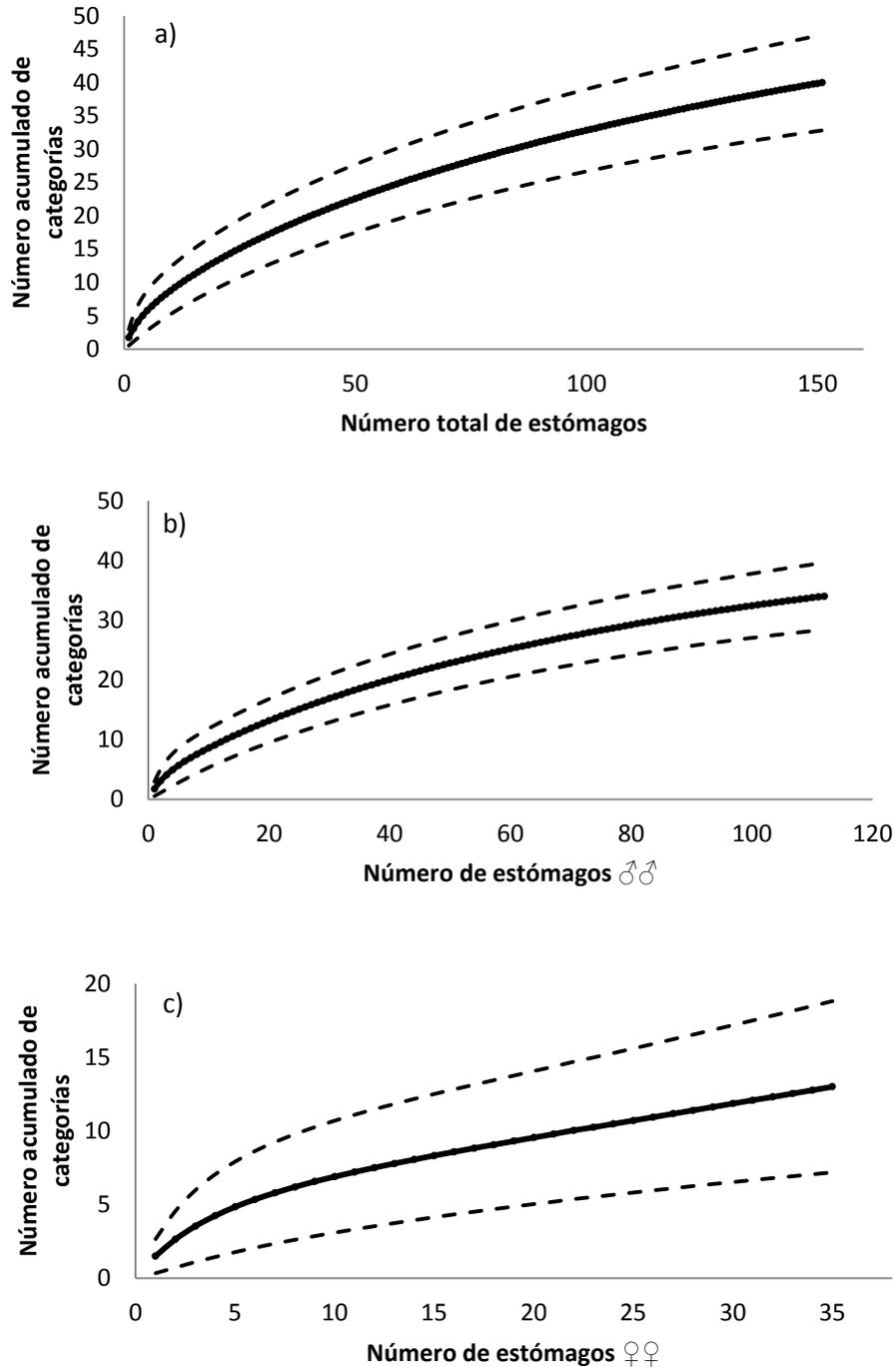


Figura 4. Curvas de acumulación de categorías de presas basadas en 100 aleatorizaciones. a) total (N= 151; 40 categorías, b) Machos (N= 112, 34 categorías), c) Hembras (N=35, 13 categorías). Las líneas punteadas representan el percentil inferior (5%) y el superior (95%).

Tabla 1. Composición global de la dieta de *Engystomops pustulosus* en la Hacienda La Guáquira (N = 151 estómagos). N_i = número de individuos por categoría de presa i , S_i = número de estómagos con la categoría de presa i , %N = composición numérica porcentual, %F = frecuencia de aparición porcentual, V = volumen de cada categoría, %V = volumen porcentual, I = índice de importancia relativa.

Clase	Categoría de Presa		Número		Frecuencia		Volumen		Importancia	
	Orden	Familia	N_i	%N	S_i	%F	V (mm ³)	%V	I	
Arachnida	Ixodida	Argasidae	3	0,12	3	1,99	1,13	0,03	0,71	
		Trombidiformes	Trombididae	4	0,17	2	1,32	1,02	0,02	0,50
	Acari (indeterminado)	Parasitengona	Parasitengona	645	26,82	42	27,81	123,32	2,90	19,18
			indeterminado	14	0,58	11	7,28	3,47	0,08	2,65
		Araneae	Theridiidae	1	0,04	1	0,66	0,17	0,00	0,24
		Pseudoscorpionida	indeterminado	1	0,04	1	0,66	0,49	0,01	0,24
Diplopoda	indeterminado	indeterminado	4	0,17	4	2,65	1,50	0,04	0,95	
Entognatha	Collembola	Isotomidae	19	0,79	4	2,65	1,68	0,04	1,16	
		Sminthuridae	25	1,04	7	4,64	0,67	0,02	1,90	
Insecta	Coleoptera	Anobiidae	1	0,04	1	0,66	0,08	0,00	0,24	
		Carabidae	1	0,04	1	0,66	0,07	0,00	0,24	
		Coccinellidae	1	0,04	1	0,66	0,45	0,01	0,24	
		Curculionidae	1	0,04	1	0,66	0,32	0,01	0,24	
		Elateridae	7	0,29	3	1,99	7,48	0,18	0,82	
		Lampyridae (larva)	2	0,08	2	1,32	4,56	0,11	0,50	
		Passalidae	3	0,12	2	1,32	6,83	0,16	0,54	
		Staphylinidae	13	0,54	13	8,61	7,52	0,18	3,11	
		Staphylinidae (larva)	1	0,04	1	0,66	0,37	0,01	0,24	
		indeterminado	1	0,04	1	0,66	0,73	0,02	0,24	
		indeterminado (larva)	3	0,12	3	1,99	1,20	0,03	0,71	
		Diptera	Ceratopogonidae	5	0,21	3	1,99	1,14	0,03	0,74
			Ceratopogonidae (larva)	8	0,33	2	1,32	1,20	0,03	0,56
			Ephydriidae	1	0,04	1	0,66	0,22	0,01	0,24
	Ephydriidae (larva)		1	0,04	1	0,66	0,06	0,00	0,24	
	Phoridae		1	0,04	1	0,66	0,68	0,02	0,24	
	Stratiomyidae (larva)		1	0,04	1	0,66				
	Tephritidae		2	0,08	1	0,66	0,58	0,01	0,25	
	Dolichopodidae		1	0,04	1	0,66	0,41	0,01	0,24	
	indeterminado (larva)		3	0,12	2	1,32	4,70	0,11	0,52	
	Sphaeroceridae (larva)		2	0,08	2	1,32	0,31	0,01	0,47	
	Hemiptera		Miridae	2	0,08	2	1,32	0,66	0,02	0,47
			Tingidae	2	0,08	2	1,32	1,34	0,03	0,48
	Hymenoptera		Formicidae	252	10,48	65	43,05	39,92	0,94	18,15
	Blattodea	Ectobiidae	1	0,04	1	0,66	19,09	0,45	0,38	
	Isoptera	Termitidae	1333	55,43	57	37,75	3943,62	92,81	61,99	
	Lepidoptera	indeterminado (larva)	indeterminado (larva)	1	0,04	1	0,66			
indeterminado (crisálide)			1	0,04	1	0,66	0,23	0,01	0,24	
Psocidae			1	0,04	1	0,66	0,30	0,01	0,24	
Gastropoda	indeterminado	indeterminado	14	0,58	12	7,95	13,56	0,32	2,95	
Malacostraca	Isopoda	indeterminado	23	0,96	5	3,31	58,08	1,37	1,88	

Tabla 2. Composición de la dieta de los machos de *Engystomops pustulosus* en la Hacienda La Guáquira (N = 112 estómagos). N_i = número de individuos por categoría de presa i , S_i = número de estómagos con la categoría de presa i , %N = composición numérica porcentual, %F = frecuencia de aparición porcentual, V = volumen de cada categoría, %V = volumen porcentual, I = índice de importancia relativa.

Clase	Categoría de presa		Número		Frecuencia		Volumen		Importancia	
	Orden	Familia	N_i	%N	S_i	%F	V (mm ³)	%V		
Arachnida	Ixodida	Argasidae	3	0,16	3	2,68	1,13	0,04	0,96	
		Trombidiformes	Trombididae	4	0,21	2	1,79	1,02	0,03	0,68
		Parasitengona	566	29,93	33	29,46	108,21	3,59	20,99	
		Acari (indeterminado)	indeterminado	11	0,58	9	8,04	2,37	0,08	2,90
		Pseudoscorpionida	indeterminado	1	0,05	1	0,89	0,49	0,02	0,32
Diplopoda	indeterminado	indeterminado	3	0,16	3	2,68	1,13	0,04	0,96	
Entognatha	Collembola	Isotomidae	2	0,11	2	1,79	0,02	0,00	0,63	
		Sminthuridae	22	1,16	4	3,57	0,59	0,02	1,58	
Insecta	Coleoptera	Anobiidae	1	0,05	1	0,89	0,08	0,00	0,32	
		Carabidae	1	0,05	1	0,89	0,07	0,00	0,32	
		Coccinellidae	1	0,05	1	0,89	0,45	0,02	0,32	
		Curculionidae	1	0,05	1	0,89	0,32	0,01	0,32	
		Elateridae	6	0,32	2	1,79	6,63	0,22	0,77	
		Lampyridae (larva)	2	0,11	2	1,79	4,56	0,15	0,68	
		Passalidae	3	0,16	2	1,79	6,83	0,23	0,72	
		Staphylinidae	8	0,42	8	7,14	3,99	0,13	2,57	
		Staphylinidae (larva)	1	0,05	1	0,89	0,37	0,01	0,32	
		indeterminado (larva)	2	0,11	2	1,79	1,91	0,06	0,65	
		Diptera	Ceratopogonidae	5	0,26	3	2,68	1,14	0,04	0,99
			Ceratopogonidae (larva)	8	0,42	2	1,79	1,20	0,04	0,75
			Phoridae	1	0,05	1	0,89	0,68	0,02	0,32
	Stratiomyidae (larva)		1	0,05	1	0,89				
	Tephritidae		2	0,11	1	0,89	0,58	0,02	0,34	
	indeterminado (larva)		3	0,16	2	1,79	4,70	0,16	0,70	
	Hemiptera	Miridae	1	0,05	1	0,89	0,30	0,01	0,32	
		Tingidae	2	0,11	2	1,79	1,34	0,04	0,65	
	Hymenoptera	Formicidae	208	11,00	48	42,86	32,20	1,07	18,31	
	Blattodea	Ectobiidae	1	0,05	1	0,89	19,09	0,63	0,53	
	Isoptera	Termitidae	990	52,35	46	41,07	2753,20	91,30	61,58	
	Lepidoptera	indeterminado (larva)	1	0,05	1	0,89				
		indeterminado (crisálide)	1	0,05	1	0,89	0,23	0,01	0,32	
Psocodea	Psocidae	1	0,05	1	0,89	0,30	0,01	0,32		
Gastropoda	indeterminado	indeterminado	8	0,42	6	5,36	8,38	0,28	2,02	
Malacostraca	Isopoda	indeterminado	20	1,06	4	3,57	51,99	1,72	2,12	

Tabla 3. Composición de la dieta de las hembras de *Engystomops pustulosus* en la Hacienda La Guáquira (N = 35 estómagos). N_i = número de individuos por categoría de presa i , S_i = número de estómagos con la categoría de presa i , %N = composición numérica porcentual, %F = frecuencia de aparición porcentual, V = volumen de cada categoría, %V = volumen porcentual, I = índice de importancia relativa.

Clase	Categoría de Presa		Número		Frecuencia		Volumen		Importancia
	Orden	Familia	N_i	%N	S_i	%F	V (mm ³)	%V	I
Arachnida	Trombidiformes	Parasitengona	79	16,81	9	25,71	13,85	1,14	14,55
	Acari (indeterminado)	indeterminado	1	0,21	1	2,86	0,07	0,01	1,03
	Araneae	Theridiidae	1	0,21	1	2,86	0,17	0,01	1,03
Diplopoda	indeterminado	indeterminado	1	0,21	1	2,86			
Entognatha	Collembola	Sminthuridae	1	0,21	1	2,86	0,07	0,01	1,03
Insecta	Coleoptera	Elateridae	1	0,21	1	2,86	0,81	0,07	1,05
		Staphylinidae	5	1,06	5	14,29	3,62	0,30	5,22
		indeterminado	1	0,21	1	2,86	0,73	0,06	1,04
	Diptera	Dolichopodidae	1	0,21	1	2,86	0,41	0,03	1,03
	Hemiptera	Miridae	1	0,21	1	2,86	0,36	0,03	1,03
	Hymenoptera	Formicidae	30	6,38	15	42,86	7,76	0,64	16,63
	Isoptera	Termitidae	343	72,98	11	31,43	1187,42	97,37	67,26
Gastropoda	indeterminado	indeterminado	5	1,06	5	14,29	4,19	0,34	5,23

Tabla 4. Composición de la dieta de los jóvenes de *Engystomops pustulosus* en la hacienda La Guáquira (N = 4 estómagos). N_i = número de individuos por categoría de presa i , S_i = número de estómagos con la categoría de presa i , %N = composición numérica porcentual, %F = frecuencia de aparición porcentual, V = volumen de cada categoría, %V = volumen porcentual, I = índice de importancia relativa.

Clase	Categoría de Presa		Número		Frecuencia		Volumen		Importancia
	Orden	Familia	N_i	%N	S_i	%F	V (mm ³)	%V	I
Arachnida	Acari (indeterminado)	indeterminado	2	4,55	2	50	1,31	16,47	23,67
Entognatha	Collembola	Isotomidae	17	38,64	2	50	1,65	20,71	36,45
		Sminthuridae	2	4,55	2	50	0,04	0,45	18,33
Insecta	Coleoptera	indeterminado (larva)	1	2,27	1	25	0,12	1,45	9,57
		Diptera	Ephydriidae	1	2,27	1	25	0,22	2,78
		Ephydriidae (larva)	1	2,27	1	25	0,06	0,77	9,35
		Sphaeroceridae (larva)	2	4,55	2	50	0,31	3,85	19,47
	Hymenoptera	Formicidae	14	31,82	3	75	0,58	7,29	38,04
Gastropoda	indeterminado	indeterminado	1	2,27	1	25			
Malacostraca	Isopoda	indeterminado	3	6,82	1	25	3,69	46,24	26,02

Las categorías de presa Termitidae, Formicidae y Parasitengona representaron más del 92% de la dieta en términos del número de presas, tanto en la dieta global como por sexo (Figura 5); esto corresponde con los altos valores de importancia de presa (I) registrados (Tablas 1, 2, 3). Los resultados volumétricos fueron análogos a los anteriores, pero la dominancia de Termitidae fue mayor, representando más del 91% de la dieta global y por sexo (Figura 6). Particularmente, en las hembras, 97% de la dieta estuvo representada por esta categoría (Figura 6c).

La diversidad global de presas calculada con el índice de Shannon-Wiener, numérica y volumétrica, fue de 1,32 y 0,40 respectivamente, mientras que en los machos fue de 1,32 y 0,47 respectivamente y en las hembras de 0,90 y 0,16 respectivamente (Tabla 5). La diferencia entre sexos no fue significativa (t de Hutcheson, número de presas: $t = 0,069$, $p > 0,05$). Debido a la dominancia en la dieta de las categorías de presa Termitidae, Formicidae y Parasitengona los valores de $N1$ fueron bajos (Tablas 5, volumétrico < numérico). El ancho de nicho mostró valores cercanos a uno, tanto para la población total como por sexo (Tabla 5); esto indica un nicho trófico estrecho, lo cual se esperaba debido a la marcada dominancia (numérica o volumétrica) de tres categorías de presa (Termitidae, Formicidae y Parasitengona). En cuanto a la superposición de nicho entre sexos, los índices de Morisita y Pianka indicaron una alta superposición (Tabla 5), ya que la dieta de las hembras está representada casi en su totalidad por categorías encontradas en la dieta de los machos, exceptuando a tres categorías de presa: Dolichopodidae, Therididae y un coleóptero sin identificar. Las abundancias relativas de las tres categorías de presa dominantes fueron similares entre sexos, lo cual también influye en los altos valores de superposición de nicho (numérico y volumétrico).

Para evaluar la relación entre el sexo y el tipo de presa consumida se incluyeron sólo las categorías con $N_i > 5$ en ambos sexos: Termitidae, Formicidae, Parasitengona, Staphylinidae y Gastropoda). La prueba χ^2 indicó que el consumo no era homogéneo (g.l.= 4, $T = 60,8$, $p < 0,0001$) y el análisis de residuos reveló

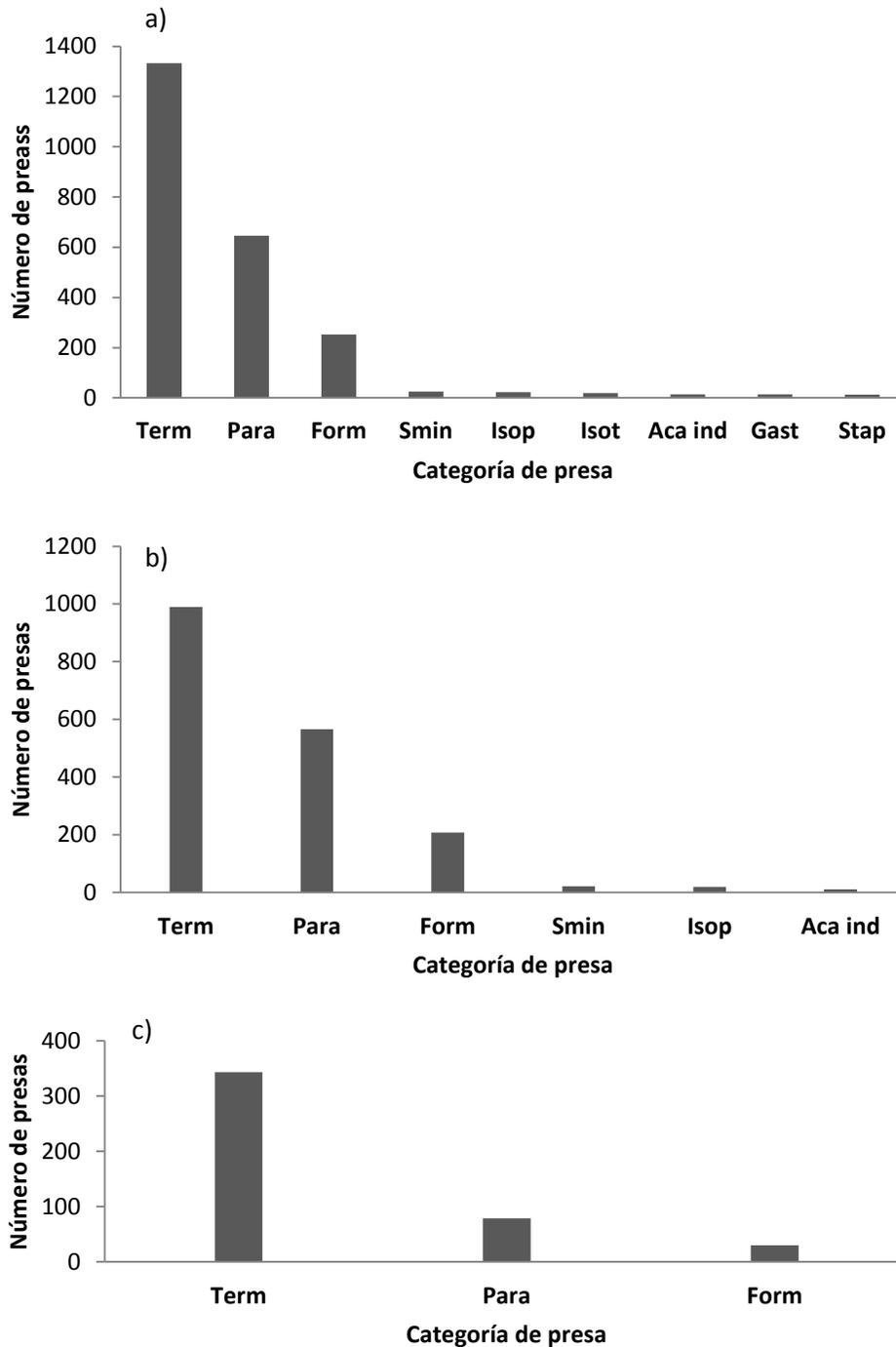


Figura 5. Abundancia numérica de las categorías alimentarias. a) Global, b) Machos, c) Hembras. Se consideran solo las categorías con un $N_i > 10$ (**Term**: Termitidae, **Para**: Parasitengona, **Form**: Formicidae, **Smin**: Sminthuridae, **Isop**: Isopoda, **Isot**: Isotomidae, **Aca ind**: Acari indeterminado, **Gast**: Gastropoda, **Stap**: Staphylinidae).

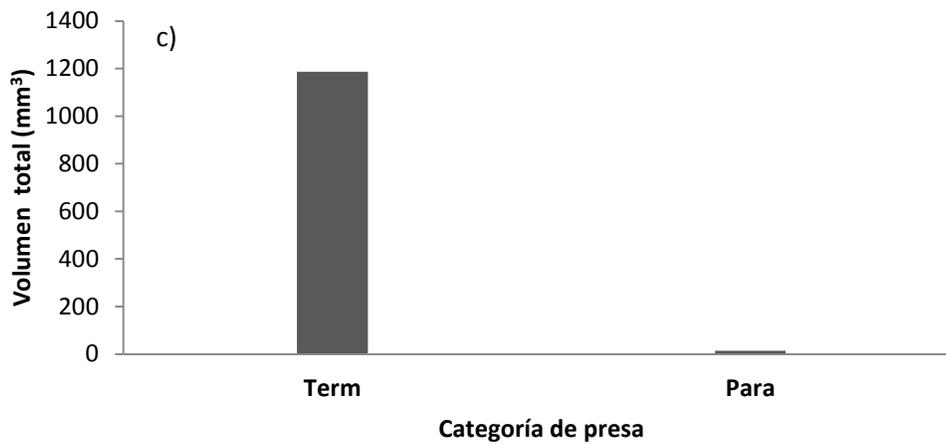
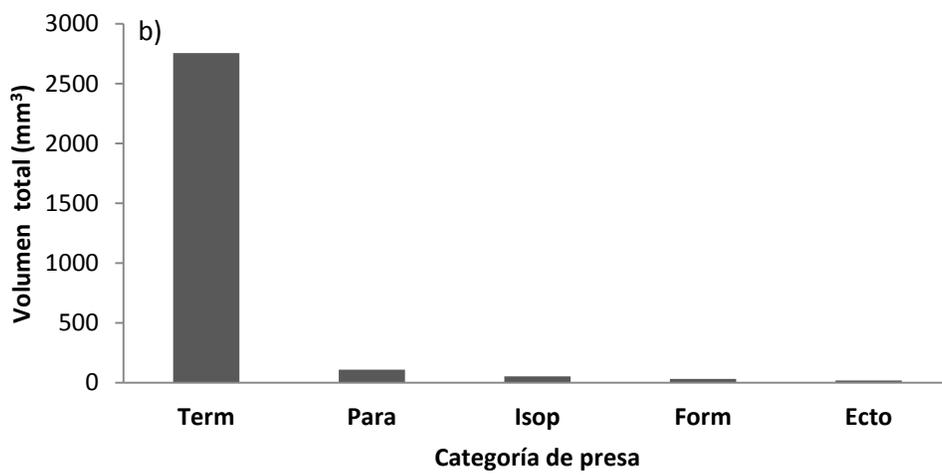
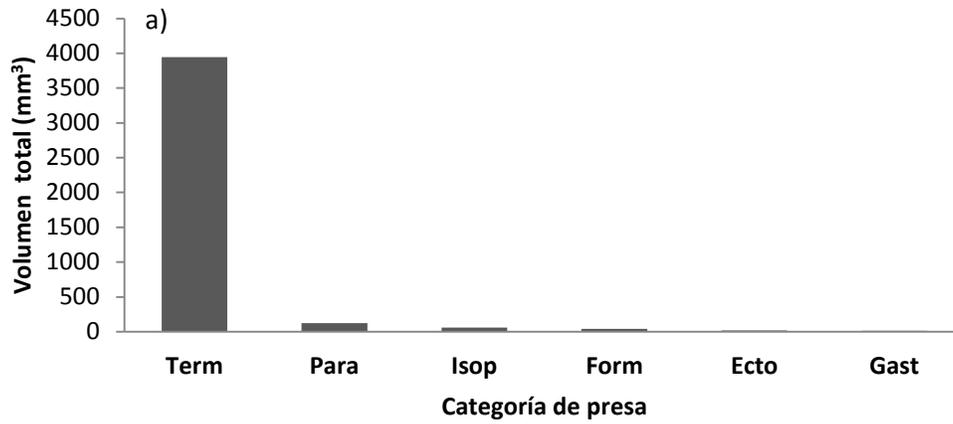


Figura 6. Abundancia volumétrica de las categorías alimentarias. a) Global, b) Machos, c) Hembras. Se consideran solo las categorías con un volumen alimentario ($V_i \times N_i$) $> 10 \text{ mm}^3$ (**Term**: Termitidae, **Para**: Parasitengona, **Isop**: Isopoda, **Form**: Formicidae, **Ecto**: Ectobiidae, **Gast**: Gastropoda).

Tabla 5. Diversidad, nicho trófico (global y por sexo) y superposición de nicho entre machos y hembras de *Engystomops pustulosus*. H' = índice de diversidad de Shannon-Wiener, $N1$ = segundo número de la serie de Hill (diversidad de Hill), J' = índice de equidad de Pielou, B = amplitud de nicho de Levins o recíproco de Simpson, Ch = índice de superposición de nicho de Morista, O_{jk} = índice de superposición de nicho de Pianka.

			Machos	Hembras	Global
Diversidad	H'	Numérica	1,32	0,90	1,32
		Volumétrica	0,47	0,16	0,40
	$N1$	Numérica	3,58	2,42	3,75
		Volumétrica	1,60	1,18	1,50
Equidad	J'	Numérica	0,37	0,35	0,36
		Volumétrica	0,13	0,06	0,11
Ancho de nicho trófico	B	Numérica	2,66	1,73	2,55
		Volumétrica	1,20	1,05	1,15
Superposición de nicho	\hat{Ch}	Numérica			0,933
		Volumétrica			0,997
	\hat{O}_{jk}	Numérica			0,954
		Volumétrica			0,999

que las categorías Termitidae y Parasitengona contribuyen más de lo esperado por azar en la dieta de ambos sexos, (residuos: machos: +2,10 y +2,38, respectivamente, $p < 0,03$; hembras: +4,12 y +4,68 respectivamente, $p < 0,0001$). Las hembras también consumen Formicidae en mayor proporción que la esperada (residuo: +2,72, $p = 0,006$), siendo la única diferencia en la dieta entre machos y hembras para las presas comunes a ambos.

2. Morfometría y dieta

La LHC de la población total varió entre 12,70 – 30,50 mm ($n = 210$, promedio \pm d.e.: 26,01 \pm 2,55 mm). El tamaño de los machos fue en promedio 25,79 (d.e.: \pm 1,79 mm; min – max: 21,40 – 29,90 mm; $n = 158$); mientras que el de las hembras fue en promedio 27,73 (d.e.: \pm 1,59 mm; min – max: 23,65 – 30,50 mm; $n = 48$), siendo estas diferencias significativas (U Mann-Whitney: $Z = 4,15$, $p < 0,001$). Los jóvenes colectados presentaron LHC entre 12,70 y 16,35 mm (promedio \pm d.e.: 13,94 \pm 1,68 mm, $n = 4$). La distribución de las medidas de LHC mostró un patrón unimodal tanto en la población total, como en cada uno de los sexos (Figura 7), pero la distribución de medidas de LHC de las hembras estuvo levemente sesgada hacia valores más altos que la de los machos, siendo las distribuciones significativamente diferentes entre sexos (Figura 7, Komogorov-Simirnov: $p < 0,01$, Max Neg: -0,47).

El ancho a nivel de las comisuras de la boca de la población global fue en promedio 7,65 mm (\pm d.e. = \pm 0,765 mm; min – max: 4,40 – 9,25 mm), en los machos fue 7,66 mm (\pm d.e. = \pm 0,63 mm; min – max: 6,00 – 9,10 mm), mientras que en las hembras fue 7,87 mm (\pm d.e.= \pm 0,63 mm; min – max: 6,70 – 9,25 mm). En los jóvenes el ancho a nivel de las comisuras de la boca vario entre 4,40 – 4,70 mm (promedio \pm d.e.: 4,56 \pm 0,125 mm, $n = 4$). Se encontró asociación positiva significativa entre la LHC y el ancho a nivel de las comisuras de la boca, tanto a nivel poblacional como por sexo (Spearman: global, $r_s = 0,78$, $p < 0,05$; machos $r_s = 0,79$, $p < 0,05$; hembras, $r_s = 0,81$, $p < 0,05$; Figura 8).

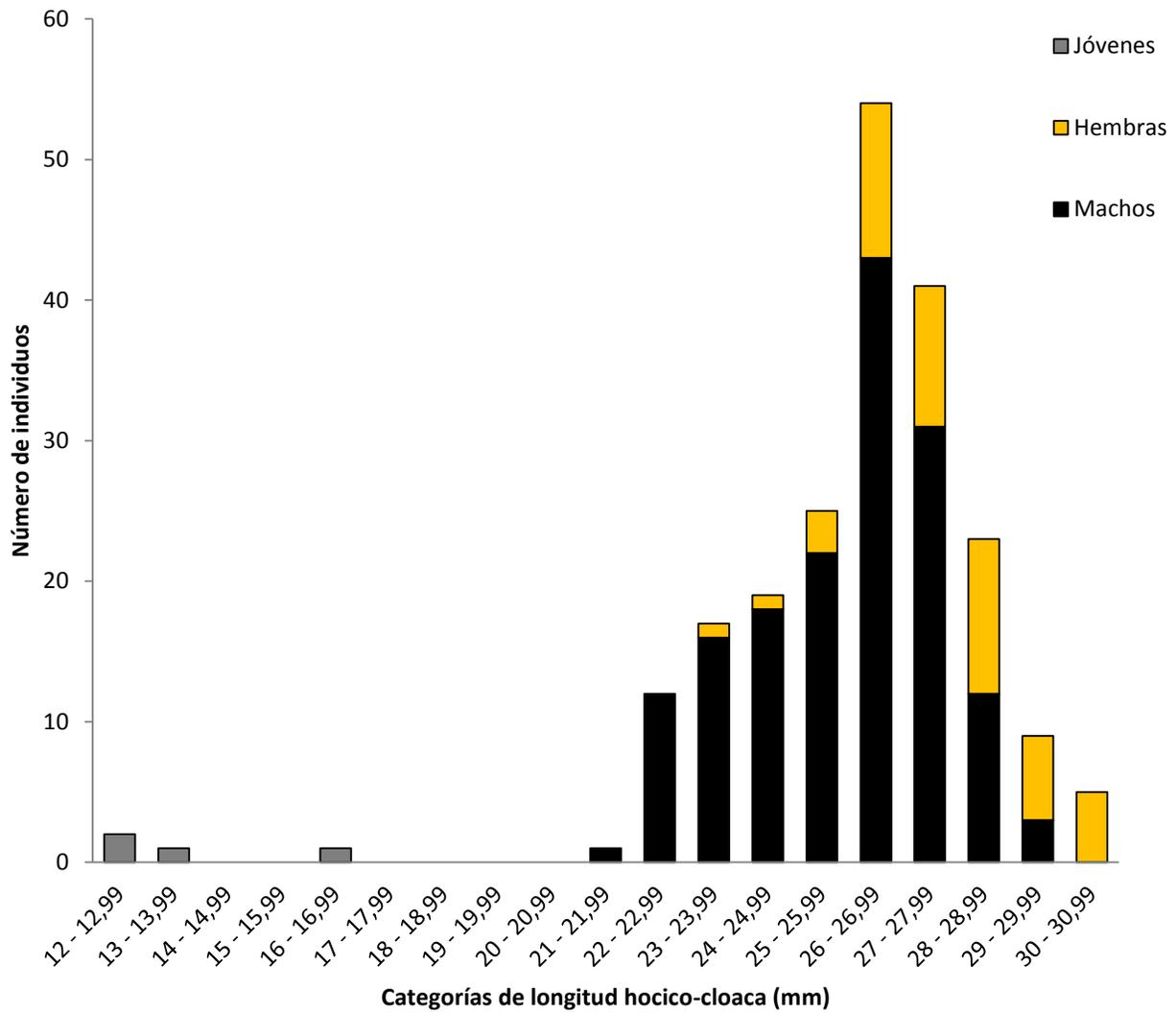


Figura 7. Distribución de las categorías de LHC en la población de *E. pustulosus* en la Hacienda la Guáquira (Machos =158; Hembras = 48; Jóvenes = 4).

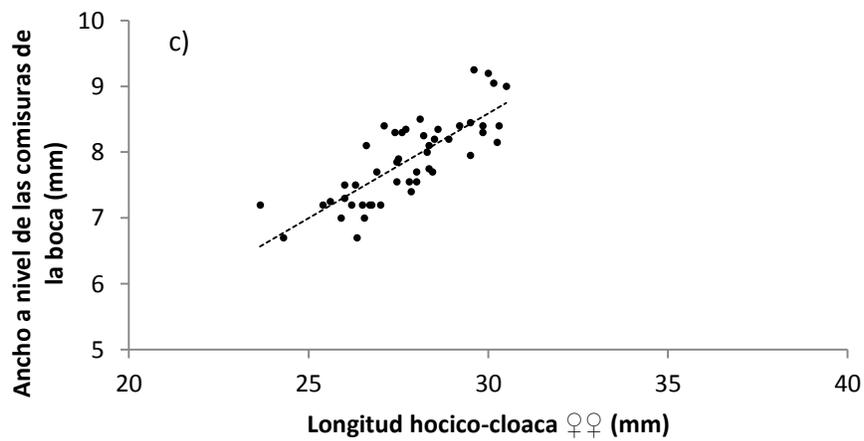
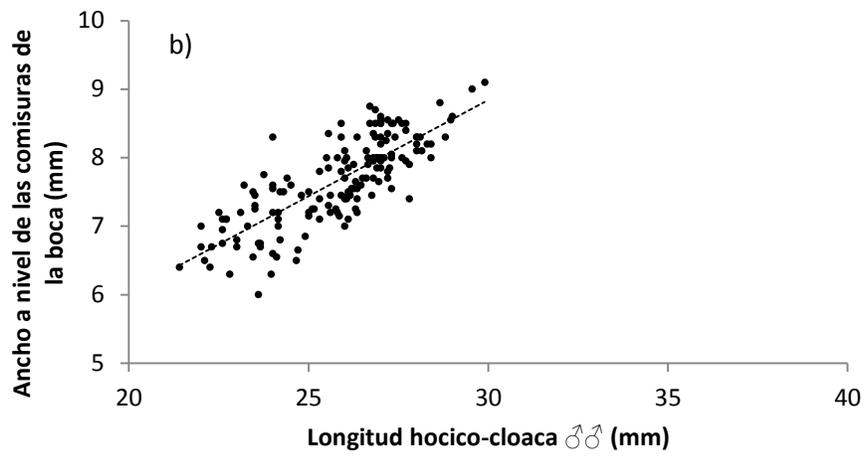
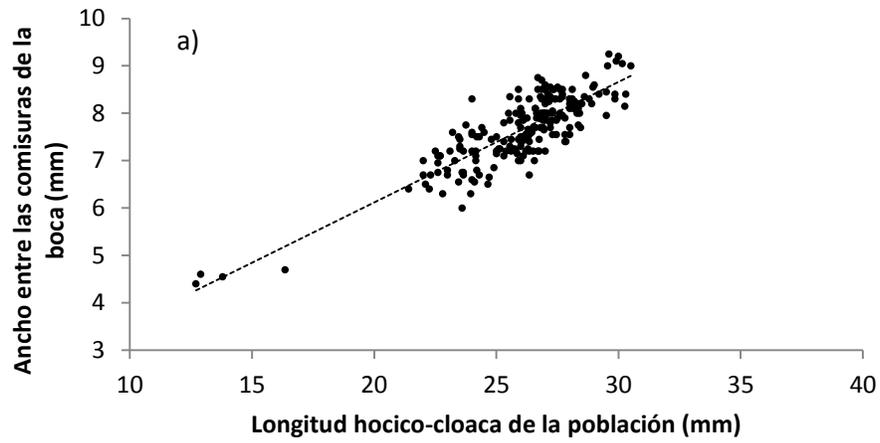


Figura 8. Asociación entre la LHC y el ancho a nivel de las comisuras de la boca. a) Global, b) Machos, c) Hembras. La línea punteada corresponde a la tendencia de la nube de puntos de la correlación.

La longitud corporal de las presas fue, en promedio, 2,26 mm (\pm d.e. = \pm 1,28 mm; min – max: 0,50 – 6,35 mm), el volumen promedio de las presas fue 0,94 mm³ (\pm d.e. = \pm 1,78, min – max: 0,01 y 19,90 mm³, el número promedio de presas por estomago fue 16,06 (\pm d.e. = \pm 24,34; min – max: 1 – 119) y el número promedio de categorías diferentes por estómago fue 1,67 (\pm d.e. = \pm 1,17; min – max: 1 – 9). No se encontró diferencia en la longitud corporal de las presas, volumen de las presas, número de presas ni número de categorías por estómago entre los sexos (Tabla 6), cuando se consideraron todos los tipos de presa. Sin embargo, al realizar el análisis considerando únicamente las presas comunes a ambos sexos (Termitidae, Parasitengona, Formicidae, Staphyliniade y Gastropoda) se encontró que los machos tienen más presas por estómago que las hembras (Tabla 7), a pesar de que los machos son de menor tamaño. Esto último se corresponde con que no se encontró asociación entre la LHC, ni el ancho de la boca con el número de presas por estómago, su volumen o su longitud, tanto a nivel poblacional como por sexo (Tabla 8); sin embargo, se encontró una asociación negativa débil entre la LHC de los machos y la longitud corporal de las presas, posiblemente relacionada con la preferencia a las presas de pequeño tamaño (Tabla 8).

Tabla 6. Comparación de la dieta por sexo basada en todas las categorías de presa por estómago. Los valores para cada variable corresponden al promedio \pm d.e. y el tamaño de la muestra (entre paréntesis).

Variable	Macho	Hembra	U Mann-Whitney	
			Z	p
Número de presas	16,88 \pm 24,66 (112)	13,42 \pm 23,43 (35)	1,44	0,149
Número de categorías	1,72 \pm 1,25 (112)	1,51 \pm 0,85 (35)	0,99	0,32
Longitud de presas (mm)	2,23 \pm 1,24 (112)	2,36 \pm 1,40 (35)	-0,14	0,88
Volumen de presas (mm ³)	0,95 \pm 1,91 (112)	0,92 \pm 1,25 (35)	0,001	0,999

Tabla 7. Comparación de la dieta por sexo basada únicamente en las categorías comunes a ambos sexos. Los valores para cada variable corresponden al promedio \pm d.e. y el tamaño de la muestra (entre paréntesis).

Variable	Macho	Hembra	U Mann-Whitney	
			Z	p
Número de presas	17,80 \pm 25,45 (102)	13,76 \pm 23,70 (34)	-2,04	0,04
Longitud de presas (mm)	2,15 \pm 1,19 (102)	2,42 \pm 1,44 (34)	0,53	0,596
Volumen de presas (mm ³)	0,74 \pm 1,00 (102)	0,96 \pm 1,29 (34)	0,41	0,68

Tabla 8. Relación entre la morfometría de los machos y de las hembras y las características de las presas. Se indica el valor del coeficiente de correlación de Spearman y la significancia (entre paréntesis).

Morfometría	Número categorías	Número de presas	Longitud de presa (mm)	Volumen promedio de presa (mm ³)
Machos				
LHC (mm)	-0,128 (0,18)	-0,01 (0,92)	-0,249 (0,015)	-0,143 (0,16)
Ancho boca (mm)	-0,160 (0,09)	-0,00 (0,999)	-0,10 (0,327)	-0,014 (0,89)
Hembras				
LHC (mm)	-0,05 (0,776)	-0,016 (0,927)	0,22 (0,245)	-0,011 (0,95)
Ancho boca (mm)	-0,169 (0,337)	-0,098 (0,575)	0,10 (0,595)	-0,039 (0,839)

2.1. Condición reproductiva de las hembras y la dieta.

El número promedio de huevos maduros hallados en el oviducto fue en promedio 321 (\pm d.e. = \pm 124, min – max: 164 – 690; n = 30 hembras), mientras que el diámetro de los huevos varió entre 1,05 – 1,70 mm (promedio \pm d.e.: 1,29 \pm 0,09 mm, n = 8832). Se encontró relación positiva entre el tamaño corporal de las hembras ovadas y la cantidad de huevos (Spearman, r_s = 0,69, p < 0,05). No hubo relación entre el tamaño de la ovada (número de huevos, diámetro de los huevos) y el número de presas, el número de categorías, la longitud de las presas, ni el volumen de las presas por estómago (Spearman, p > 0,05; Tabla 9). Tampoco se encontró relación entre el volumen total de la ovada y el volumen total del

contenido estomacal (Spearman, $r_s = -0,007$, $p = 0,98$). Adicionalmente, no hubo diferencia en las variables morfométricas (LHC y ancho de la boca) ni tróficas (número de categorías, número de presas, longitud de las presas y volumen de las presas) entre hembras ovadas y no ovadas (U Mann-Whitney, $p > 0,05$; Tabla 10).

Tabla 9. Relación entre la fecundidad de la hembra y características de las presas. Se muestra el valor del coeficiente de correlación de Spearman y la significancia (entre paréntesis).

Fecundidad	Número categorías	Número de presas	Longitud de presa (mm)	Volumen promedio de presa (mm ³)
Número de huevos	-0,150 (0,50)	-0,173 (0,44)	0,229 (0,36)	-0,193 (0,44)
Diámetro promedio de los huevos (mm)	0,406 (0,06)	0,181 (0,42)	-0,435 (0,07)	-0,277 (0,265)

Tabla 10. Comparación morfométrica y de la dieta de hembras ovadas y no ovadas con alimento en sus estómagos. Se muestra el promedio \pm la desviación estándar y el tamaño de la muestra (entre paréntesis).

Variable	Hembras ovadas	Hembra no ovadas	U Mann-Whitney	
			Z	p
LHC (mm)	28,00 \pm 1,60 (30)	27,27 \pm 1,52 (18)	1,53	0,13
Ancho de la boca (mm)	7,94 \pm 0,59 (30)	7,74 \pm 0,70 (18)	1,37	0,18
Número de presas	16,00 \pm 27,89 (22)	9,08 \pm 12,72 (13)	-0,566	0,59
Número de categorías	1,55 \pm 0,96 (22)	1,46 \pm 0,66 (13)	-0,196	0,85
Longitud de presas (mm)	2,58 \pm 1,51 (13)	1,98 \pm 1,16 (13)	0,27	0,79
Volumen de presas (mm ³)	1,09 \pm 1,43 (22)	0,63 \pm 0,82 (13)	0,06	0,98

DISCUSIÓN

La dieta de *Engystomops pustulosus* en el sitio de estudio y durante la época de lluvia, incluye una variedad de artrópodos, distribuidos en 5 grandes grupos (insectos, arácnidos, isópodos, diplópodos y gastrópodos), aunque existe una marcada dominancia de tres categorías, las cuales representan más del 90% del consumo de presas (Termitidae, Formicidae y Parasitengona), lo cual sugiere que la población analizada podría ser especialista. No obstante, en sentido estricto, una especie (o una población) es considerada especialista cuando consume una categoría alimentaria en mayor proporción a la encontrada en el ambiente (Simon y Toft, 1991; Hirai y Matsui, 2000).

La dominancia de las termitas, hormigas y ácaros en la dieta de *E. pustulosus* había sido reportada por Ryan (1985) quien examinó unos pocos estómagos (16 estómagos llenos) en una población en una zona con escasa perturbación antrópica en Panamá (isla Barro Colorado), y por González-Durán y col., 2012) a partir de 78 estómagos provenientes de una población en Colombia.; en estos trabajos, las termitas representaron más del 81% de la dieta (numérica y volumétricamente). También se había reportado esta misma tendencia en otras especies de los géneros *Engystomops* y *Physalaemus*, como *E. petersi* y *E. freibergi* (Duellman, 1978), *E. pustulatus* (Narváez y Ron, 2013), *P. gracilis* (Da Rosa y col., 2002), *P. biligonigerus* (Attademo y col., 2007), *P. cf. cicada* (Santana y Juncá, 2007), *P. cuvieri* (Santos y col., 2004) y *P. ephippifer* (Caldwell y Vitt, 1999; Rodrigues y Dos Santos-Costa, 2014). Debido a que en los ecosistemas tropicales se ha encontrado que las termitas y hormigas constituyen una parte importante de la biomasa de artrópodos (Fittkau y Klinger, 1973; Traniello y Leuthold, 2000), posiblemente, la alta abundancia de estas dos categorías en la dieta de *E. pustulosus* y otras especies relacionadas, se deba principalmente a su alta disponibilidad en el ambiente y a sus hábitos gregarios (coloniales). Sin embargo, Toft (1981) reportó que las termitas y las hormigas representan sólo 32% de las presas disponibles en la hojarasca en un sitio de la población de

Gamboa (Panamá) cercano al lugar donde Ryan (1985) colectó las ranas para el análisis de contenido estomacal, pero estas dos categorías representaron 60% de la dieta (Ryan 1985), lo cual sugiere que fueron seleccionadas activamente; sobre este punto se discuten otros detalles más adelante.

Anteriormente se pensaba que todos los anuros eran generalistas (Toft, 1980a, 1981; Menéndez-Guerrero, 2001; Santos y col., 2004), sin embargo, algunos autores indican que existe una tendencia evolutiva hacia la especialización (Toft, 1995; Fabrezi, 2001). Según varios autores, la especialización se relaciona con algunas características de las presas como su dureza, tamaño y hábitos, y con algunas las características del anuro depredador, como la forma del cráneo, el cierre de las mandíbulas, la presencia y forma de la lengua y los dientes (Emerson, 1985; Wells, 2007). La dentición, por ejemplo, es característica de especies que se alimentan de presas grandes y duras, mientras que está ausente en especies que se alimentan de presas pequeñas y de cuerpo blando como las termitas y algunas hormigas (Das y Coe, 1994). Para el género *Engystomops*, la dentición es un carácter importante que divide a las especies en dos grupos taxonómicos hermanos (Edentulus y Duovox); *E. pustulosus* está incluido en el grupo Edentulus (sin dientes), junto a las especies *E. freibergi* y *E. petersi* (Ron y col., 2006). Un reporte corto sobre la dieta de *E. freibergi* y *E. petersi* indica que las termitas representan casi la totalidad de la ingesta (Duellman, 1978), si bien el reporte se basa en un número muy bajo de ejemplares (n = 6).

Basados en sus propios resultados y en los de Duellman (1979), Narváez y Ron (2013) sugirieron una relación entre la ausencia de dientes y la preferencia por termitas y hormigas en *Engystomops*. Los resultados del presente trabajo apoyarían esa hipótesis, sin embargo, ésta debe ser puesta a prueba adecuadamente incluyendo a más especies del género, porque estas dos presas también son abundantes en la dieta de especies con dientes como *P. biligonigerus* (Attademo y col., 2007), *P. ephippifer* (Caldwell y Vitt, 1999; Rodrigues y Dos

Santos-Costa, 2014) y *E. pustulatus* (Narváez y Ron, 2013), aunque corresponden a menos del 60% de la dieta.

En la literatura se han identificado dos tipos de conductas alimentarias en anuros, la búsqueda activa y el acecho (Toft, 1981; Duelman y Trueb, 1994). Cada una de estas conductas está asociada a diferencias en los tipos y la abundancia de las presas consumidas (Toft, 1981; Duelman y Trueb, 1994). En general, los buscadores activos consumen principalmente grandes cantidades de unos pocos tipos de presas pequeñas, con cuerpos quitinosos y defensas químicas, que típicamente tienden a formar agregaciones como las hormigas y termitas (Toft, 1981). Los acechadores, en cambio, consumen muchos tipos de presas, más grandes y en menor proporción que los especialistas; estas presas a menudo son de cuerpo blando y sin defensa química. La dominancia de dos tipos de presa en el presente trabajo, sugiere que *E. pustulosus* sería un buscador activo, lo cual debe ser evaluado en estudios futuros ya que no hay referencias sobre la conducta alimentaria de esta especie.

Las características de las presas consumidas por *E. pustulosus* dan indicios de que es capaz de seleccionar a sus presas, tal como lo haría un buscador activo con tendencia a la especialización. Por ejemplo, la familia Termitidae estuvo representada por tres castas (soldados, obreras y un macho reproductivo) pertenecientes al mismo género (*Nasutitermes*). Las obreras fueron más abundantes en la dieta (1237 obreras) que los soldados (95 soldados). En las termitas y otros insectos sociales que forman colonias sésiles, las obreras se especializan en la recolección de alimento, saliendo del nido al medio circundante donde buscan y colectan el alimento de la colonia (Traniello y Leuthold, 2000). Debido a que *E. pustulosus* no puede entrar en los nidos de las termitas, y suponiendo que esta especie busca su alimento, la probabilidad de captura de individuos de esta casta (obreras) se favorece, respecto a los soldados y a los alados, debido a sus hábitos. Las obreras forman largas hileras de individuos que van desde el nido hasta las fuentes de alimento (principalmente madera), las

cuales pueden estar muy alejadas del nido (Traniello y Leuthold, 2000), y también forman grupos que reparan las galerías dañadas. De modo que, una vez que se encuentra una obrera, la probabilidad de encontrar otras es muy alta. Los soldados, en cambio, se mueven a lo largo de las galerías y además, poseen defensas químicas y morfológicas (espinas cefálicas y nasuto). Estas diferencias en la conducta y características de las castas explican fácilmente su abundancia relativa en la dieta de *E. pustulosus*. En cuanto a las hormigas, se encontraron al menos diez morfos que posiblemente correspondan a gremios alimentarios distintos (Fernández y Sharkey, 2006). Los morfos de hormigas más abundantes correspondieron a obreras de pequeño tamaño (aprox. $1,67 \pm 0,20$ mm) y de exoesqueleto blando, mientras que los menos abundantes fueron soldados de mayor tamaño (aprox. $3,14 \pm 0,86$ mm), de exoesqueleto más rígido y con espinas. Esto último sugiere selección por hormigas más fáciles de capturar, tragar o digerir.

Se ha documentado que los ácaros son abundantes en algunos sustratos, principalmente en el suelo y entre la hojarasca (Toft, 1981), pero en cambio, constituyen una fracción relativamente pequeña en la dieta de muchas especies de anuros, donde se reportan como ingestas accidentales, entre ellas, varias especies de los géneros *Engystomops* y *Physalaemus* (ej., *E. pustulatus*, Narváez y Ron, 2013; *P. bilogonigerus*, Attademo y col., 2007; *P. cuvieri*, Santos y col., 2004; *P. ephippifer*, Caldwell y Vitt, 1999; Rodrigues y Dos Santos-Costa, 2014). Sin embargo, algunos autores sugieren que la ingesta de ácaros es frecuente y abundante en algunas especies de anuros de hojarasca (desde 15% hasta más del 80% en número y volumen) (Simon y Toft, 1991; Da Rosa y col., 2002; Bonansea y Vaira, 2007; Valderrama-Vernaza y col., 2009; González-Durán y col., 2012). Por ejemplo, en *P. gracilis* los ácaros representan 15,9% de la dieta en número (Da Rosa y col., 2002), un valor similar al encontrado en el presente trabajo (27% en número, 3% en volumen). Los resultados del presente trabajo, sin embargo, no permiten resolver el dilema (ingesta accidental vs activa) porque no se determinó la abundancia de ácaros en el ambiente, y porque, además, se ha

documentado una asociación ecológica entre ácaros e insectos sociales (Eickwort, 1990, Hölldobler y Wilson, 1990), de modo que el alto consumo de termitas y hormigas favorecería la ingesta de ácaros.

En el presente trabajo se encontró arena y materia vegetal en la mayoría de los estómagos analizados (92,7%). Aunque típicamente la ingesta de arena y plantas se ha considerado accidental, algunos autores consideran que la digestión de artrópodos de exoesqueleto duro y de presas con defensas químicas, como termitas y hormigas, podría facilitarse mediante la ingesta de minerales y materia vegetal, que permitirían neutralizar las toxinas y a la vez promover la desintegración de los exoesqueletos, facilitando la absorción de nutrientes (Anderson y col., 1999; Santos y col., 2004). Sin embargo, esta hipótesis no ha sido puesta a prueba, y a partir de los datos del presente trabajo no es posible inferir si la ingesta fue activa o accidental.

Dado que los anuros tragan las presas enteras, el ancho de la boca restringe las dimensiones de las presas consumidas (Lima y Moreira, 1993; Duellman y Trueb, 1994). A nivel interespecífico, los dendrobátidos, bufónidos y microhílidos, de bocas relativamente estrechas, consumen presas más pequeñas (como las hormigas) en relación a su tamaño corporal, mientras que muchos hílidos y leptodactílidos, de cabezas más anchas que los grupos anteriores, consumen presas relativamente grandes (Toft, 1980a, 1981; Christian, 1982; Parmelee, 1999). Sin embargo, también se ha reportado que en algunas especies de anuros no existe relación entre la LHC o el ancho a nivel de las comisuras de la boca y las características morfométricas de las presas, como el volumen, largo y ancho corporal (Sanabria y col., 2005; Cossovich y col., 2011). Debido a que *E. pustulosus* consume principalmente tres categorías de presa, de tamaños relativamente pequeños en relación al ancho de su boca (Termitidae = 2,96 mm³; Formiciade = 0,16 mm³, Parasitengona = 0,19 mm³) no se esperaba una relación entre el volumen de las presas y la LHC o el ancho de la boca de *E. pustulosus*. Algo similar ocurre en *Pleurodema thaul*, en la que no existe relación entre el

tamaño de presa y tamaño de la rana, posiblemente debido a la preferencia por dípteros de la familia Tipulidae, muy pequeños en relación al ancho de la boca (Díaz-Páez y Ortiz, 2003).

En cuanto a la dieta según el sexo de los individuos, se encontró que las hembras consumen presas de menos categorías y en menor número que los machos. Estas diferencias podrían deberse al desbalance en el tamaño de la muestra entre hembras y machos (112 y 35 respectivamente). Teniendo en cuenta que un gran número de categorías, especialmente en los machos, está representado por una sola presa (un único ítem), es probable que el incremento moderado del tamaño muestral no permita lograr una muestra representativa (i.e., saturación de las curvas de acumulación de presas), ni discernir si la diferencia entre los sexos es real o muestral. Debido a que tanto machos como hembras se encontraban en actividad reproductiva (vocalización en los machos y búsqueda de pareja en las hembras) en el periodo de colecta, las diferencias en el número de presas entre machos y hembras podrían deberse al efecto de la masa de huevos, la cual ocupa espacio y representa un porcentaje importante de la masa corporal de las hembras (Ryan, 1985). Sin embargo, debido a que no se encontró relación entre la fecundidad y las características del contenido estomacal, ni diferencia entre hembras con y sin huevos, no es posible explicar satisfactoriamente la diferencia entre machos y hembras.

Para finalizar, la diferencia en el número de categorías consumidas por machos y hembras no se traduce en una diferenciación sexual en la dieta, porque ambos sexos comparten las mismas tres categorías dominantes (Termitidae, Formicidae y Parasitengona), las cuales representan 93,3% de la dieta de los machos y 96,1% de dieta de las hembras (superposición de nicho entre 0.93 y 0.99). En *P. ephippifer* también se ha reportado una alta superposición de nicho trófico entre machos y hembras (Rodrigues y Dos Santos-Costa, 2014). La no segregación en el nicho trófico de machos y hembras potencialmente incrementaría la competencia entre sexos (Caldwell y Vitt, 1999); sin embargo, la

disponibilidad de las presas y ligeras diferencias en los patrones de uso del hábitat (ej., divergencia en las horas de actividad trófica) reducirían el riesgo de competencia intersexual (Toft, 1980a; Caldwell y Vitt, 1999; Sabagh y col., 2012).

CONCLUSIONES

1. *Engystomops pustulosus*, en el sitio de estudio y época, consume principalmente termitas, hormigas y ácaros entre 40 tipos de presas, por lo cual su nicho trófico es estrecho.
2. Las presas principalmente consumidas son relativamente pequeñas en relación al ancho de la boca y por tanto no hay relación entre ambas variables.
3. No hay diferenciación trófica entre machos y hembras, ambos consumen principalmente los mismos tipos de presas.
4. La diferencia en el número de tipos de presas en los estómagos de machos y hembras no puede explicarse satisfactoriamente, quedando por determinar si es debida al desbalance muestral entre sexos o al efecto de las actividades reproductivas; la diferencia en LHC entre los sexos no la explica.
5. La fecundidad (número de huevos, presencia, ausencia de huevos) no tuvo efecto sobre las características de las presas consumidas.

LINEAS DE INVESTIGACION FUTURAS

1. Evaluar la dieta en otras localidades del país junto con la disponibilidad de presas.
2. Poner a prueba la hipótesis de la asociación entre la presencia o ausencia de dientes y los hábitos generalista-especialista, para lo cual sería necesario un trabajo multinacional.
3. Evaluar la conducta alimentaria de *E. pustulosus* a través de ensayos en el laboratorio dada la dificultad de hacerlo en campo.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, A. M., Haukos, D. A., Anderson, J. T. 1999. Diet composition of three anurans from the Playa Wetland.e. of northwest Texas. *Copeia*, **1999**: 515-520.
- Attademo, A. M., Peltzer, P. M., Lajmanovich, R. C. 2007. Feeding habits of *Physalaemus biligonigerus* (Anura: Leptodactylidae) from a soybean field of Córdoba Province, Argentina. *Russian Journal Herpetology*, **14**: 1-6.
- Avila, R. W., Ferreira, V. L., Maidana, C. 2008. Reproductive biology and feeding habits of *Stenocercus caducus* (Iguanidae) in semideciduous forest in central Brazil. *South American Journal of Herpetology*, **3**: 112-117.
- Biavati, G. M., Wiederhecker, H. C., Colli, G. R. 2004. Diet of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in a Neotropical savanna. *Journal of Herpetology*, **38**: 510-518.
- Bonanseca, M. I., Vaira, M. 2007. Geographic variation of diet *Melanophryniscus rubriventris* (Anura: Bufonidae) in northwestern Argentina. *Journal of Herpetology*, **41**: 231-236.
- Caldwell, J. P. 1996. The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frogs (Family Dendrobatidae). *Journal of Zoology*, **240**: 75-101.
- Caldwell, J. P., Vitt, L. J. 1999. Dietary asymmetry in leaf litter frogs and lizard.e. in a transitional northern Amazonian rain forest. *Oikos*, **84**: 383-397.
- Christian, K. A. 1982. Change in the food niche during postmetamorphic ontogeny of the frog *Pseudacris triseriata*. *Copeia*, **1982**: 73-80.
- Cossovich, S., Aun, L., Martoti, R. 2011. Análisis trófico de la herpetofauna de la localidad de Alto Alegre (Dto. Unión, Córdoba, Argentina). *Cuadernos de Herpetología*. **25**: 11-19.
- Da Rosa, I., Canavero, A., Maneyro, R., Naya, D. E., Camargo, A. 2002. Diet of

- four sympatric anuran species in a temperate environment. *Boletín de la Sociedad de Biología de Uruguay*, **13**: 12-20.
- Das, I., Coe, M. 1994. Dental morphology and diet in anuran amphibians from south India. *Journal of Zoology*, **233**: 417-427
- Díaz, E. B. 2008. Composición de las dietas de *Rhinella beebei* y *Pleurodema brachyops* en los llanos orientales del estado Anzoátegui. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Díaz-Páez, H., Ortiz, J. C. 2003. Hábitos alimentarios de *Pleurodema thaul* (Anura, Leptodactylidae), en Concepción, Chile. *Gayana*, **67**: 25-32.
- Downie, J. R. 1988. Function of the foam in the foam-nesting leptodactylid *Physalaemus pustulosus*. *Herpetological Journal*, **1**: 302-307.
- Duellman, W. E. 1978. The Biology of an Equatorial Herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas*, **65**: 1-352.
- Duellman, W. E., Lizana, M. 1994. Biology of a sit-and-wait predator, the Leptodactylid frog *Ceratophrys cornuta*. *Herpetologica*, **50**: 51-64.
- Duellman, W. E., Trueb, L. 1994. Biology of Amphibians. The John Hopkins University Press, Londres.
- Eickwort, G. C. 1990. Associations of mites with social insects. *Annual Review of Entomology*, **35**: 469-488.
- Emerson, B. S. 1985. Skull shape in frogs: correlations with diet. *Herpetological*, **41**: 177-188.
- Fabrezi, M. 2001. Variación morfológica de la dentición en anuros. *Cuadernos de Herpetología*, **15**: 17-28.
- Fernández, F., Sharkey, M. J. 2006. Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical. Sociedad Colombiana de Entomología, Bogotá.

- Fittkau, E. J., Klinge, H. 1973. On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, **5**: 2-14.
- Frost, D. R. 2014. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0. American Museum of Natural History, New York, USA. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>
- González-Durán, G., Gutiérrez-Cárdenas, P. D. A., Lasso, S. E. 2012. *Physalaemus pustulosus* (túngara frog) diet. *Herpetological Review*, **43**: 124-125.
- Heyer, W. R. 1977. Foam nest construction in the Leptodactylid frogs *Leptodactylus pentadactylus* and *Physalaemus pustulosus* (Amphibia; Anura; Leptodactylidae). *Journal of Herpetology*, **11**: 225-228.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequence. *Ecology*, **54**: 427-432.
- Hirai, T., Matsui, M. 2000. Myrmecophagy in a ranid frog *Rana rugosa*: specialization or weak avoidance to ant eating. *Zoological Science*, **17**: 459-466.
- Hölldobler, B., Wilson, E. D. 1990. The Ants. The Belknap Press of Harvard University, Cambridge.
- Krebs, C. J. 2014. Ecological Methodology. 3era, Edition. Benjamin Cummings, An imprint of Addison Wesley Longman, Inc., Nueva York.
- La Marca, E. 1992. Catálogo taxonómico, biogeográfico y bibliográfico de las ranas de Venezuela. Cuadernos Geográficos Vol. 9. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Lima, A. P., Moreira, G. 1993. Effect of prey size and foraging mode on the ontogenetic change in feeding niche of *Colostethus stephensi* (Anura: Dendrobatidae). *Oecologia*, **95**: 93-102.
- Lotzkat, S. 2007. Taxonomía y Zoogeografía de la Herpetofauna del Macizo de Nirgua, Venezuela. Tesis de Grado, Departamento de Ciencias Biológicas

Johann Wolfgang Goethe-Universität, Frankfurt am Main, Alemania.

Lynch, K. S., Rand, A. S., Ryan, M. J., Wilczynski, W. 2005. Plasticity in female mate choice associated with changing reproductive states. *Animal Behaviour*, **69**: 689-699.

Menéndez-Guerrero, P. A. 2001. Ecología trófica de la comunidad de anuros del Parque Nacional Yasuní en la Amazonía Ecuatoriana. Tesis de Licenciatura. Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.

Narváez, A. E., Ron, S. R. 2013. Feeding habits of *Engystomops pustulatus* (Anura: Leptodactylidae) in western Ecuador. *South American Journal of Herpetology*, **8**: 161-167.

Parmelee, J. R. 1999. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. *Scientific Papers, Natural History Museum, The University of Kansas*, **11**: 1-59

Piñero, B. J., Durán, P. 1993. Dieta y hábitat de una comunidad de anuros de selva nublada en Los Andes Merideños. *Ecotrópicos*, **6**: 1-9.

Polis, G. A., Myers, C. A., Holt, R. D. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**: 297-330.

Quinn, G. P. y Keough, M. J. 2002. Experimental Design and Data Analysis for Biologists. Cambridge University Press, Cambridge.

Rivero-Blanco, C., Dixon, J. R. 1979. Origin and distribution of the herpetofauna of the dry lowland regions of northern South America. Pp. 281-307. En: Duellman W. E. (ed.). The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal. Monographs of the Museum of Natural History, The University of Kansas, Kansas.

Rodrigues, L. C., Dos Santos-Costa, M. C. 2014. Trophic ecology of *Physalaemus ephippifer* (Anura: Leptodactylidae) in eastern Amazonia. *Journal of Herpetology*, **48**: 532-536.

- Ron, S. R., Santos, J. C., Cannatella, D. C. 2006. Phylogeny of the túngara frog genus *Engystomops* (= *Physalaemus*) *pustulosus* species group; Anura: Leptodactylidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **39**: 392-403.
- Runemark, A., Perera, F., Carrero, J. C., Camacho-Agüero, L. A., Medina, R., Jimenez, R., Hernández, V. De los Llanos, V., Urrutia-Guada, V. 2005. Proyecto para el establecimiento de la Reserva Natural La Guáquirá en el Cerro Zapatero, estado Yaracuy. Departamento de Estudios Ambientales, Universidad Simón Bolívar, Sartenejas.
- Ryan, M. J. 1985. The Túngara Frog. A Study Sexual Selection and Communication. The University of Chicago Press, Chicago.
- Ryan, M. J. 2010. The túngara frog: A model for sexual selection and communication. Pp. 453-461. En: Breed, M. D., Moore, J. (ed.e..). *Encyclopedia of Animal Behavior*, Vol. 3. Academic Press, Oxford.
- Ryan, M. J. 2011. The brain as a source of selection on the social niche: examples from the psychophysics of mate choice in túngara frogs. *Integrative and Comparative Biology*, **51**: 756-770.
- Ryan, M. J., Rand, A. S. 2003. Mate recognition in túngara frogs: a review of some studies of brain, behavior, and evolution. *Acta Zoologica Sinica*, **49**: 713-726.
- Sabagh, L. T., Mello, R. S., Rocha, C. F. D. 2012. Food niche overlap between two sympatric leaf-litter frog species from Central Amazonia. *Zoologia*, **29**: 95-98.
- Sanabria, E. A., Quiroga, L. B., Acosta, J. C. 2005. Dieta de *Leptodactylus ocellatus* (Linnaeus, 1758) (Anura: Leptodactylidae) en un humedal del oeste de Argentina. *Revista Peruana de Biología*, **12**: 472-477.
- Santana, A. S., Juncá, F. A. 2007. Diet of *Physalaemus cf. cicada* (Leptodactylidae) and *Bufo granulosus* (Bufonidae) in a semideciduous forest. *Brazilian Journal of Biology*, **67**: 125-131.
- Santos, E. M., Almeida, A. V., Vasconcelos, S. D. 2004. Feeding habits of six

- anuran (Amphibia: Anura) species in a rainforest fragment in Northeastern Brazil. *Iheringia, Série Zoologia*, **94**: 433-438.
- Simon, M. P., Toft, C. A. 1991. Diet specialization in small vertebrates: mite-eating in frogs. *Oikos*, **61**: 263-278.
- Sokal, R. R., Rohlf, F. J. 1995. Biometry: The Principles and Practice of statistics in Biological Research. W. H. Freeman and Company, Nueva York.
- Stebbins, R. C., Cohen, N. W. 1995. A Natural History of Amphibians. Princeton University Press, New Jersey.
- Tárano, Z. 2010. Advertisement calls and calling habits of frogs from a flooded savanna of Venezuela. *South American Journal of Herpetology*, **5**: 221-240.
- Toft, C. A. 1980a. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anuran in a seasonal tropical environment. *Oecologia*, **45**: 131-141.
- Toft, C. A. 1980b. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: a comparison of wetter and drier sites. *Oecologia*, **47**: 34-38.
- Toft, C. A. 1981. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology*, **15**: 139-144.
- Toft, C. A. 1995. Evolution of diet specialization in Poison-dart frogs (Dendrobatidae). *Herpetologica*, **51**: 202-216.
- Traniello, J. F. A., Leuthold, R. H. 2000. Behavior and Ecology of Foraging Termites. Pp. 141-168. En: Abe, T., Bignel, D. E. y Higashi, M. (ed.e.). Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. Kulwer Academic Publishers, Londres.
- Valderrama-Vernaza, M., Ramírez-Pinilla, M. P., Serrano-Cardozo, V. H. 2009. Diet of the Andean frog *Ranitomeya virolinensis* (Athesphatanura: Dendrobatidae). *Journal of Herpetology*, **43**: 114-123.
- Wells, K. D. 2007. The Ecology and Behavior of Amphibians. The University of

Chicago Press, Chicago.

Wiggins, D. A. 1992. Foraging success of leopard frogs (*Rana pipiens*). *Journal of Herpetology*, **26**: 87-88.

Woolbright, L. L. 1983. Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibians. *American Naturalist*, **121**: 110-119.

Woolbright, L. L., Stewart, M. M. 1987. Foraging success of tropical frog, *Eleutherodactylus coqui*: the cost of calling. *Copeia*, **1987**: 69-75.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, New Jersey.

Zaracho, V. H., Céspedes, J. A., Álvarez, B. B. 2005. Aspectos reproductivos de anfibios de las provincias de Corrientes y Chaco, Argentina. *INSUGEO, Misceláneas*, **14**: 417-426.

Consultas en línea:

AmphibiaWeb. Information on amphibian biology and conservation. 2012. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Disponible en: http://amphibiaweb.org/cgi-bin/amphib_query?query_src=aw_maps_geosoam&table=amphib&special=one_record&wheregenus=Engystomops&wherespecies=pustulosus. (consulta: 11/11/2012).

IUCN 2014. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. 2014. Disponible en: <http://www.iucnredlist.org/search>. (consulta: 17/04/2014).

Hacienda La Guáquira. 2012. Disponible en: <http://www.mucubaji.com/guaquira/EEGGeografia.html>. (consulta: 09/08/2012).