



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

**Uso de microhábitat y dieta de *Dendropsophus microcephalus* y
Scarthyla vigilans (Anura: Hylidae, Hylinae) en la Hacienda
La Guáquira, edo. Yaracuy**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la Ilustre Universidad Central de Venezuela, por la bachiller **Kimberlyn A. Fonseca Pérez** como requisito parcial para optar al título de Licenciado en Biología

Tutores: César Molina †
Zaida Tárano Miranda

CARACAS – VENEZUELA
MAYO – 2015

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	ii
RESUMEN.....	iv
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES.....	5
OBJETIVOS	7
General.....	7
Específicos	7
MATERIALES Y METODOS	8
Sitio de Estudio.....	8
Especies focales.....	8
Trabajo de Campo	12
Caracterización del microhábitat	13
Trabajo de Laboratorio.....	13
Análisis de Datos	14
1. Uso de microhábitat.....	14
2. Dieta	14
RESULTADOS.....	18
1. Uso de microhábitat.....	18
2. Dieta	20
DISCUSIÓN	35
CONCLUSIONES	41
LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN FUTURAS	42
BIBLIOGRAFÍA	43

A mi mamá, mi regalo más grande.
A la memoria de mi abuelo, mi primer y gran maestro.
A Juan, mi apoyo incondicional.
Al Dr. César Molina, tutor y padre de este trabajo.
A los anfibios e insectos,
que hacen de este un mundo más interesante.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Central de Venezuela, por invertir en mi formación como ciudadana, profesional e investigadora. Un orgullo estar en tus pasillos, recorrer tus rincones y sentirme siempre como en casa, “la que vence las sombras”.

A los propietarios de la Hacienda La Guáquira y al Dr. Carlos Rivero Blanco, por permitirme utilizar la estación como sitio de estadía así como el permiso para la realización del trabajo de campo en el área de reserva de la Hacienda. A Israel Guevara por su apoyo logístico y técnico, a Daniel Llavaneras por siempre ayudarme en la identificación de algunos insectos y al Grupo de Herpetología del Semestre I-2012 por ayudarme en la colecta de individuos en mi primera salida de campo.

A César Molina, ese profesor que daba miedo, pero que en el camino se convirtió en amigo y padre, con sus consejos, regaños y anécdotas, con el que compartí muchas experiencias profesionales y académicas, al que le debo mi amor por la fauna silvestre del país, y aunque no te haya alcanzado la vida para acompañarme, sé que estás en algún lugar, regañándome por cualquier cosa, ¡te extraño viejo! A Sheila Marques-Pauls, mi mamá en la Universidad, esa profesora que conocí en cuarto semestre, con una tremenda sabiduría, entusiasmo e interés en el desarrollo de mi carrera, a la que doy gracias por inculcarme y aumentar mi amor por los invertebrados, una persona excepcional y súper importante en mi vida. A Zaida Tárano, quien asumió la batuta de este proyecto ante la partida de César y me ayudó incansablemente, dándome todo su apoyo y ánimo para alcanzar esta meta. A Hedelvy Guada y Salvador Boher por sus correcciones al manuscrito.

A mi familia que siempre me ha apoyado en todos los ámbitos, mi abuelo “Lalo” Eduardo Pérez, que aunque dejó este mundo hace algunos años sin verme graduada, mi éxito y amor por la carrera se los debo a él; a mi mamá, Solange Pérez, que me acompañó en mis traspasos, mis crisis, mis tristezas y alegrías, que me ha apoyado en todas mis decisiones y la que con rol de padre-madre me hizo hoy lo que soy, te amo; a mi abuela “Kena”, Eugenia de Pérez, que me enseñó a amar la vida y a agradecer por todo lo que nos rodea, a mis tíos Bárbara Pérez, Javiera Pérez, Rodrigo Pérez, Alexander Morales y a Jorge Ramírez, quienes de alguna u otra forma estuvieron siempre allí

pendientes de mí, dándome ánimos y apoyándome durante todo este largo camino, a mi hermana y primos Katherine, Marcel, Johnny, Jesús y Ariadna, este logro es para ustedes.

La universidad me colmó de hermanos, ese grupo de amigos tan unidos con los que recorrí este camino y que aunque se graduaron hace mucho forjamos juntos nuestro amor por la biología, mis compañeros de estudio, de laboratorio, de salidas de campo y de bochinche: Raibel Núñez “Rai”, Eleinis Ávila “Ele”, Jennifer Triviño “Jenni”, Carolina Correia “Caro”, Yaremis Chacón “Yare”, Alicia Sanabria “Ali”, Migdelis Alejos “Mimi”, Roberto Andrade “Teto”, Erick Morales, Alejandro Ángel “Ale” y Robert González “Rob”, muchísimas gracias a todos. Otro grupo de amigos, con los que compartí el sufrimiento de la tesis, con los que la conexión fue más allá de simplemente ser todos tutelados por César Molina: José Luis Viña, Juan Carlos Amilibia, Ingrid Márquez, Ygrein Roos, Grecia De la Cruz Melo y Nelson Castro, gracias por la ayuda en todo (ayudantes de campo, de laboratorio, de estadística, logística, oídos para desahogarme, etc.) son lo máximo.

También quiero agradecerle enormemente a mi segunda familia, la Familia Malpica, en especial a las Sras. Ilse y Bethania y al Sr. Napoleón por sus palabras de apoyo durante el tiempo que llevo conociéndolos, atentos en todo momento del desarrollo de mi carrera y tesis, también a Andrés Goldstein por su apoyo como amigo incondicional y por el préstamo del calibrador para la medición de mis ranas.

Y a ti Juan Vicente Hernández-Villena, que apareciste fugazmente en mi vida, que me diste tu hombro para llorar y me levantaste cuando sentía que no podía más, gracias por la paciencia, por los traspasos, por toda la ayuda que me brindaste, por el sinfín de cosas que aprendimos y logramos juntos, te debo la mitad de mi éxito en este trabajo, gracias por no dejarme caer, mi pedacito de cielo, el primer gran logro... ¡y los que vienen! te amo.

RESUMEN

Los estudios de dieta y uso de microhábitat son fundamentales en la comprensión de las relaciones de repartición de recursos en comunidades de anfibios. La expansión geográfica del hílido *Scarthyla vigilans* en Venezuela es una oportunidad para evaluar la potencial competencia con una especie nativa como *Dendropsophus microcephalus*. Este estudio evaluó el uso de microhábitat y dieta en individuos post-metamórficos de ambas especies en dos lagunas de la Hacienda La Guáquira, estado Yaracuy. Se hicieron registros a diferentes intervalos de altura, sitio percha y tipo de sustrato, obteniéndose homogeneidad en el uso del hábitat. A los individuos capturados se les midió la longitud hocico-cloaca (LHC) y ancho de la boca (AB), se determinó su sexo y edad y se analizó el contenido estomacal. Todas las presas eran artrópodos y se identificaron 36 categorías de presas (hasta orden o familia), 15 compartidas por ambas especies. Las categorías de presas con los Índices de Importancia Relativa (IIR) mas altos fueron Agelenidae, Tachinidae y *Lepidóptera para *D. microcephalus*, y Gryllidae, Cicadidae y Cicadellidae para *S. vigilans*. Hubo correlación positiva entre la LHC y AB y el tamaño de las presas para todos los individuos, adultos, y sexos de *S. vigilans*, y machos de *D. microcephalus*. *D. microcephalus* tuvo riqueza, diversidad, equidad y ancho de nicho mayores que *S. vigilans*; no se observó una diferencia entre los tamaños de presas en ambas especies, ni entre sexos para *S. vigilans*. No hubo correlación entre el AB y tamaño de la presas en ambas especies, mientras que hubo una correlación positiva débil entre el AB y el logaritmo del volumen promedio de presas en *S. vigilans*. El ACP indicó superposición en la dieta de ambas especies y la superposición de nicho fue 0,33 (índice de Schoener). Los resultados sugieren una alta probabilidad de competencia por el uso de microhábitat de canto y una baja probabilidad de competencia por el nicho trófico, debido a que las presas compartidas son consumidas en diferentes proporciones por ambas especies. Se requieren estudios de uso de hábitat y disponibilidad de presas, en toda el área de simpatría, a lo largo de toda época de actividad y a lo largo de la noche, ya que el presente estudio tiene un alcance muy limitado para evaluar la competencia entre ambas especies, y la probabilidad de coexistencia prolongada.

INTRODUCCIÓN

El análisis de la dieta de una especie nos permite conocer varios aspectos de su historia natural; por ejemplo, la cantidad y calidad del alimento tienen efectos en la calidad y número de eventos reproductivos y condición de los descendientes, lo cual puede condicionar su supervivencia y reproducción futura. Adicionalmente, la composición de la dieta junto con el modo de búsqueda del alimento nos permiten inferir varios aspectos de la historia de vida de una especie particular, tal como los patrones de utilización de la energía (Anderson y Karasov, 1981), la inversión reproductiva (Vitt y Congdon, 1978; Vitt y Price, 1982), la estacionalidad de la reproducción (Vitt, 1990) y los potenciales competidores (Polis y col., 1989).

Es bien conocido que los anfibios son eslabones importantes en el flujo de energía dentro de la cadena trófica de sistemas acuáticos y terrestres (Stebbins y Cohen, 1995); es por ello que el estudio de su dieta es fundamental para conocer la estructura comunitaria y tener una comprensión de las relaciones tróficas dentro de los ensamblajes y comunidades de anuros (Duellman, 1967; Caldwell, 1996). De allí que el estudio de la dieta de las especies ha sido fundamental para el desarrollo de mucha de la teoría ecológica comunitaria (Toft, 1985). Se entiende por ensamble al conjunto de especies relacionadas filogenéticamente que utilizan el mismo grupo de recursos dentro de una comunidad (Fauth y col., 1996). Los estudios de competencia, partición de recursos y estructura de tramas tróficas dependen de un conocimiento de lo que los individuos consumen y las potenciales interacciones entre ellos al adquirir el alimento (Caldwell y Vitt, 1999). Sin embargo, Duellman (1993) ha señalado que la dieta es la característica menos conocida para las ranas tropicales y este vacío impide establecer con claridad las interacciones que pueden estar ocurriendo en el seno de las comunidades de anfibios.

Los estudios descriptivos de la historia natural de anuros se han centrado en el uso de microhábitat y hábitos alimentarios de una sola especie, otros han trabajado sobre asociaciones locales de ranas de dos o más especies y realmente pocos se han centrado en trabajos comunitarios (Wells, 2007). Estos estudios han demostrado que casi todos los anuros en su fase adulta consumen invertebrados, con algunas excepciones que se alimentan de vertebrados. La mayoría son generalistas,

en el sentido de que consumen una enorme variedad de presas, aunque la composición taxonómica depende principalmente del tamaño corporal y del patrón de uso de los macro y microhábitats (Toft, 1980a).

La composición taxonómica de las dietas de los anfibios ha sido relacionada con el tamaño y el sexo de los individuos, así como con el espectro de tamaños de las presas y el comportamiento de las presas y los anuros depredadores (Lima, 1998; Parmelee, 1999). Algunos estudios muestran que la dieta de algunas especies difiere cualitativamente y/o cuantitativamente entre sexos, lo cual puede ser el resultado de un mecanismo que reduce la competencia intersexual o de las diferencias morfológicas asociadas al sexo. Por otra parte, en términos generales, la composición de la dieta, así como el tamaño de las presas varían con los cambios ontogénicos de los individuos (Labanick, 1976; Christian, 1982; Strussmann y col., 1984; Woolbright y Stewart, 1987; Donnelly, 1991; Wiggins, 1992). Debido a que los anuros tragan sus presas enteras, se ven limitados a consumir aquellas cuyos tamaños se adecúen al ancho de su boca, el cual cambia con la edad y el tamaño del individuo (Lima y Moreira, 1993; Parmelee, 1999).

Se han encontrado correlaciones entre la morfología de la cabeza, el comportamiento y la dieta de los anuros (Parmelee, 1999). Anuros que consumen presas relativamente pequeñas y lentas poseen mandíbulas cortas y ciclos simétricos de alimentación, en lo que el tiempo invertido en atrapar la presa es igual al tiempo en llevarla a la boca; mientras que anuros que consumen presas más grandes y lentas poseen mandíbulas grandes y ciclos asimétricos de alimentación (Emerson, 1985). En términos temporales, la composición de la dieta puede variar en el tiempo a escalas pequeñas (cambios estacionales o anuales); muchos de estos cambios parecen obedecer a cambios en la disponibilidad de los recursos.

La amplitud (diversidad de presas consumidas) y la superposición (similitud de la dieta) del nicho trófico son medidas importantes para comprender las relaciones tróficas dentro de una comunidad. Estas medidas, y en particular la superposición del nicho, se han correlacionado con la diversidad de especies en una determinada comunidad. La superposición varía a través del tiempo en las comunidades, ya sea anual o estacionalmente (Schoener, 1982), debido, entre otras cosas, a

cambios estacionales o anuales en la disponibilidad de los recursos tróficos.

Pocos han sido los estudios referidos a la partición del nicho alimentario de las comunidades de anuros (Piñero y Durant, 1993; Parmelee, 1999). La mayoría de las investigaciones se han concentrado en pocos grupos taxonómicos (Caldwell, 1996; Lima, 1998). Toft (1980b, 1985) ha resaltado que la forma en que los recursos espacio, dieta y tiempo son repartidos entre las especies y cómo son usados, es de gran importancia para la estructuración de las comunidades de anuros; así, las interacciones competitivas son factores importantes que dan estructura a las comunidades. Los resultados de investigaciones realizadas con anuros indican que existen, por lo general, diferencias importantes en el uso del microhábitat (nicho espacial), alimento (nicho trófico) y el tiempo de actividad (nicho temporal) entre individuos de una misma especie (Schoener, 1974; Toft, 1985). El nicho espacial ha sido considerado como el factor más importante cuando se quiere disminuir la competencia entre especies de anuros y por ende facilitar la coexistencia entre especies (Toft, 1985; Muñoz-Guerrero y col., 2007).

La coexistencia de dos especies similares ecológicamente ha sido uno de los temas más interesantes que han sido abordados, tanto en anfibios como en reptiles (Toft, 1985; Gordon, 2000). Muchos investigadores han concluido que debe existir al menos una mínima diferencia en el uso de los recursos similares entre las especies, lo cual reduce la competencia interespecífica y facilita la coexistencia (Pianka, 1974; Gordon, 2000). Esto se puede traducir en diferencias en los patrones y sitios de búsqueda de alimento, en las estrategias de alimentación (buscadores activos y cazadores de acecho) y en los sitios y tiempos en que se realiza la actividad reproductiva (Toft, 1985). La dieta, a pesar de ser considerada una de las dimensiones de menor importancia del nicho, puede tener efecto sobre la coexistencia entre especies si los recursos alimentarios o presas son limitados y hay superposición en el nicho espacial y temporal entre ellas. De allí, que aquellas situaciones en que dos o más especies de tamaños corporales similares están en sintopía y con ciclos de actividad semejantes, hay la posibilidad de que puedan ocurrir interacciones de competencia entre ellas por algunos de los recursos compartidos.

Las ranas arborícolas tienden a ser estrictamente nocturnas y durante el día permanecen

escondidas o adoptan posturas que conservan el agua cuando se encuentran en hojas expuestas. La mayoría de las especies son depredadoras de acecho (“sit and wait”) que consumen presas relativamente grandes (Muñoz-Guerrero y col., 2007). Los estudios en ensamblajes de especies de anuros neotropicales han demostrado que en particular, las especies de hílidos constituyen un gremio importante para el estudio de comunidades, principalmente por su comportamiento y morfología, y un uso similar del hábitat y microhábitat (Duellman, 1967). Por ejemplo, Duellman (1967) y Bevier (1997) observaron que para las especies de hílidos neotropicales la superposición en el uso del hábitat es minimizado por las diferencias en el uso particular del microhábitat en relación con el tamaño corporal.

Scarthyla vigilans (Hylidae) es un anfibio que al momento de su descripción estaba restringido a la zona del Lago de Maracaibo (La Marca, 1992; Barrio-Amorós, 1998). Sin embargo, estudios más recientes lo han ubicado en zonas de tierras bajas hacia el noreste del país (Falcón, Yaracuy, Miranda y Delta Amacuro), lo cual sugiere que esta especie está en un proceso de expansión geográfica, ya sea por medios naturales o antrópicos (Rojas-Runjaic y col., 2008), aunque se cuenta con referencias verbales de que esta especie ya se encontraba en todos estos “nuevos sitios” sin reportarse formalmente (S. Boher, com. pers.). Esta situación supone una gran oportunidad para evaluar los efectos potenciales de competencia de esta especie exótica, en términos de biorregiones (MINAMB, 2000) con una especie nativa relacionada evolutivamente y con características similares en cuanto a tamaño corporal, hábitos, y uso de microhábitat, como es *Dendropsophus microcephalus* (Hylidae).

ANTECEDENTES

La dieta de los anuros, en términos de su composición taxonómica y de los aspectos cuantitativos, ha sido explorada en varios niveles de complejidad, que van desde la descripción detallada de una sola especie (Van Sluys y col., 2001; González-Durán y col., 2011, 2012) hasta los trabajos con ensambles relacionados filogenéticamente (Muñoz-Guerrero y col., 2007) o en comunidades (Piñero y Durant, 1993; Parmelee, 1999; Menéndez-Guerrero, 2001; Vignoli y Luiselli, 2011). A nivel nacional, se han realizado estudios de la dieta de especies individuales, entre ellas *Atelopus oxyrhyncus* (Dole y Durant, 1974), *Rhinella marina* (Evans y Lampo, 1996; Lampo y Medialdea 1996), *Mannophryne herminae* (Pradeiro, 1985) y *Pipa parva* (Measey y Royero, 2005), y en menos casos con un enfoque comunitario (Piñero y Durant, 1993; Suárez, 1999) o comparativo entre pares de especies *Rhinella beebei* y *Pleurodema brachyops* (Díaz, 2008).

Por otra parte, se ha investigado mucho sobre el uso de hábitat de especies individuales (Armesto y col., 2009) y en ensambles taxonómicos (Muñoz-Guerrero y col., 2007), a nivel nacional e internacional. En Venezuela se ha trabajado sobre el uso y selección del hábitat en *Rhinella marina* (Evans y Lampo, 1996) y *Mannophryne herminae* (Molina, 2003). Duellman, en 1997, presentó un estudio de segregación de hábitat de comunidades de anfibios de la región de La Escalera, en la Gran Sabana. Otros trabajos más generales se han centrado en distribución y uso de hábitat de anuros en los Andes (Dole y Durant, 1974, 1977; Péfaur y Díaz de Pascual, 1982), los Llanos (Fouquette, 1968; Dixon y Staton, 1976; Staton y Dixon, 1977; Rivero-Blanco y Dixon, 1979; Péfaur y Díaz de Pascual, 1987), la Cordillera de la Costa (Manzanilla y col., 1995) y Delta del Orinoco (Señaris y Ayarzagüena, 2004).

En cuanto a trabajos sobre dieta o uso de hábitat realizados con las dos especies objeto de este estudio (*Dendropsophus microcephalus* y *Scarthyla vigilans*) en Sur América, son pocos; dos de ellos, realizados en Colombia, demostraron que ambas especies comparten el mismo microhábitat y se superponen en la dieta y el tiempo de actividad (Muñoz-Guerrero y col., 2007; Armesto y col., 2009). Por otra parte, un estudio con dos especies del género *Dendropsophus* en La Selva, encontró que sus dietas eran similares, indicando una superposición de nicho moderada, pero evitaban la competencia por la gran heterogeneidad en la estructura de la vegetación, lo cual les proporcionaba una diversidad

de ambientes en los cuales podían alimentarse sin establecer interacciones de competencia (Jiménez y Bolaños, 2012). Con estos escasos antecedentes, resulta oportuno aprovechar la reciente presencia *Scarthyia vigilans* en la Hacienda La Guáquira, estado Yaracuy, para evaluar la posible competencia por recursos tróficos y espaciales con una especie residente y relacionada filogenéticamente, *Dendropsophus microcephalus*, la cual tiene características semejantes en cuanto a comportamiento, uso de hábitat y tamaño corporal (Muñoz-Guerrero y col., 2007). Ambas especies se encuentran en simpatría en la zona de estudio y existe superposición en el nicho de las poblaciones (Lomolino y col., 2006), en este caso, superposición en el microhábitat.

OBJETIVOS

General

Evaluar la potencial competencia entre individuos post-metamórficos de *Dendropsophus microcephalus* y *Scarthyla vigilans* en condición de sintopía en dos lagunas de la Hacienda La Guáquira, estado Yaracuy.

Específicos

- Caracterizar los sitios de percha de individuos post-metamórficos de ambas especies.

- Caracterizar la dieta de individuos de ambas especies.

- Comparar cuantitativamente el uso del microhábitat y la dieta entre ambas especies.

MATERIALES Y METODOS

Sitio de Estudio

La Hacienda La Guáquira (Figura 1) se encuentra ubicada en el complejo montañoso del Macizo de Nirgua, conformando la porción más occidental de la Cordillera de la Costa, junto con algunas elevaciones de la Sierra de Aroa y la Serranía de María Lionza. Está ubicada en el Municipio San Felipe del Estado Yaracuy y posee una superficie de 2.500 hectáreas a lo largo de los márgenes del río Yaracuy hasta la vertiente Noroccidental del Cerro Zapatero. El relieve varía entre los 100 m.s.n.m., en el Río Yaracuy, y los 1.400 m.s.n.m. en la cumbre del Cerro Zapatero (Runemark y col., 2005).

Los datos meteorológicos recabados en la Estación Biológica de la Guáquira muestran que la temperatura media mensual es 25,7°C y la temperatura máxima y mínima mensual son 32° C y 19°C, respectivamente. La precipitación anual es 1022 mm, con una corta estación seca entre diciembre y abril y una estación de lluvias que va desde mayo hasta noviembre (Lotzkat, 2007).

La vegetación de la Hacienda La Guáquira incluye: bosques nublados en la porción altitudinal superior con alta diversidad y endemismos (Meier, com. pers.) y bosques semi-decíduos, y áreas cultivadas en las zonas bajas. Específicamente el trabajo de campo se realizó en las tierras bajas de la hacienda, en los potreros de ganado vacuno y en las áreas cultivadas, las cuales poseen cuerpos de agua permanentes y temporales, en una matriz de vegetación dominada por gramíneas con parches de vegetación arbustiva.

Especies focales

Dendropsophus microcephalus (Cope, 1886) (Hylidae: Hylinae) es una especie de rana llamativa por su patrón de coloración: dorso amarillo claro con varias marcas de color marrón de distintas tonalidades; sin embargo su coloración es muy variable y muchos individuos poseen una mancha en forma de “X” en el dorso o dos barras longitudinales combinadas con una perpendicular mancha en forma de “X” en el dorso o dos barras longitudinales combinadas con una perpendicular (Figura 3) (AmphibiaWeb, 2015). No existe dimorfismo sexual en cuanto al patrón de coloración, sólo

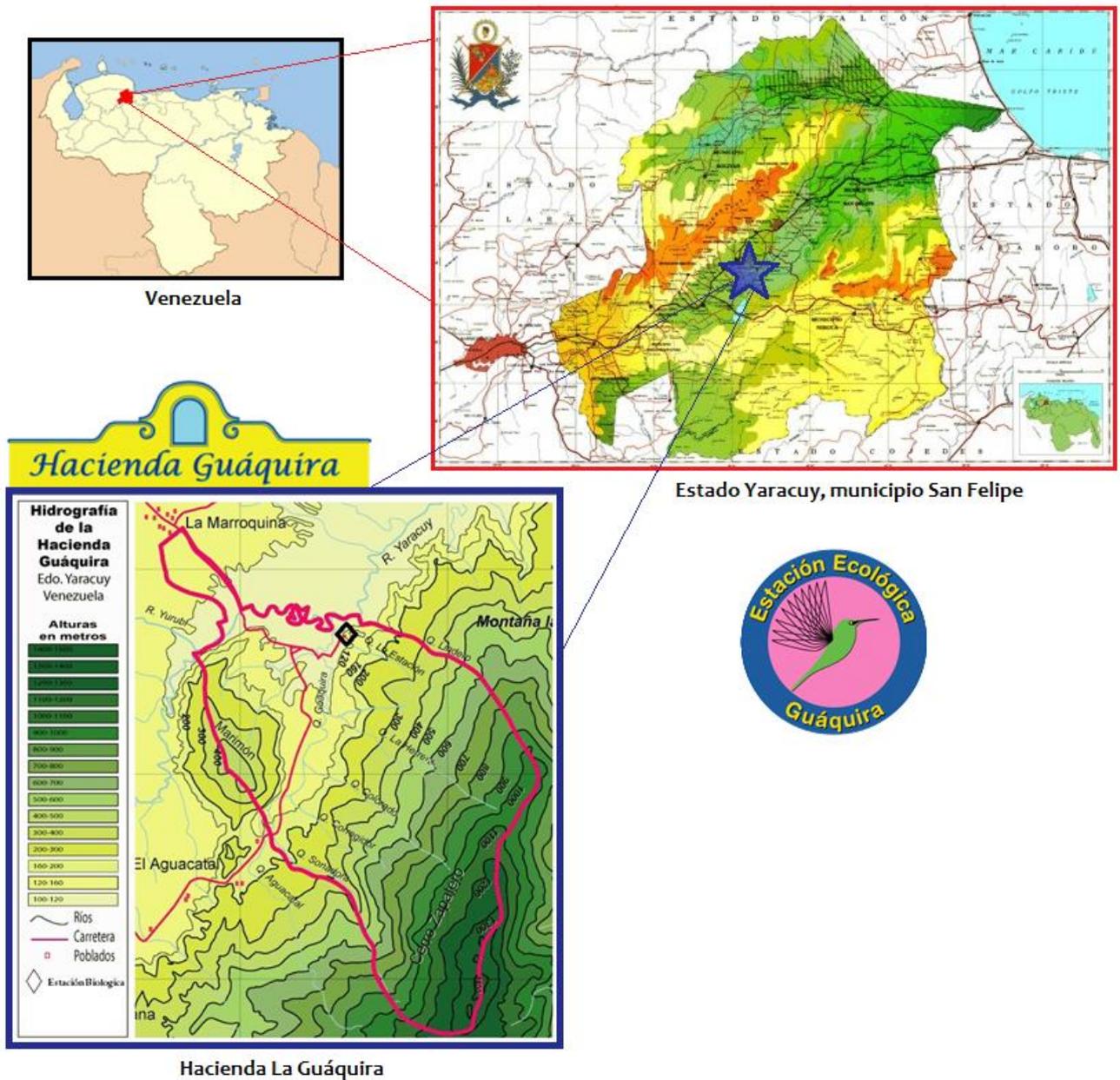


Figura 1. Ubicación de sitio de estudio y mapa hidrográfico y de relieve de la Hacienda La Guáquira. La línea rosada gruesa representa los límites de la hacienda. (<http://www.mucubaji.com/guaquira>, Consulta 22 abril 2013).

en tamaño (hembras más grandes y robustas que machos). Los machos adultos presentan un tamaño (longitud hocico cloaca) de 18 a 25 mm y las hembras adultas alcanzan un tamaño de 24 a 31 mm (Duellman, 2001; Savage, 2002). Es una especie nocturna que habita en zonas bajas con perturbación antrópica, con una amplia distribución en los estados Anzoátegui, Apure, Aragua, Barinas, Bolívar, Carabobo, Cojedes, Distrito Capital, Falcón, Guárico, Mérida, Miranda, Portuguesa, Sucre, Trujillo, Yaracuy y Zulia (Barrio-Amorós, 1998). Continentalmente se encuentra en la zona norte de Suramérica (Venezuela, Colombia, Brasil, Guyana, Guayana Francesa, Surinam, Perú, Ecuador, Trinidad y Tobago) y Centroamérica (Panamá, Costa Rica, Nicaragua, Honduras, El Salvador, Belice, Guatemala y México) (AmphibiaWeb, 2015). Se encuentra en espacios abiertos, pastizales con charcas temporales o permanentes (Armesto y col., 2009). Durante la época reproductiva, los machos se encuentran formando grupos que vocalizan desde gramíneas en el borde el agua o desde la vegetación emergente de los cuerpos de agua (Táran, 2010; AmphibiaWeb, 2015). Esta especie se encuentra en la categoría de Preocupación Menor en la lista roja internacional (IUCN, 2013) y en la lista roja nacional (Rodríguez y Rojas-Suárez, 2008).



Figura 2. Individuo de *Dendropsophus microcephalus* en la Hacienda La Guáquira, edo. Yaracuy (Foto: Alfredo S. Tójar) Fuente: <http://www.flickr.com/photos/atojar/6164087370/in/set-72157626668845202/>

Scarthyla vigilans (Solano, 1971) (Hylidae: Hylinae) es una rana arbórea con un tamaño (longitud hocico cloaca) de hasta 21 mm, las hembras adultas alcanzan un tamaño promedio de 19,5 mm y son más grandes que los machos adultos que miden en promedio 15,6 mm (Solano, 1971); es

poco conspicua de cuerpo alargado y delgado, de hábitos nocturnos. No existe dimorfismo sexual en cuanto al patrón de coloración, sólo en tamaño (hembras más grandes y robustas que machos). Su coloración general es verde lima, con líneas indiferenciadas y con partes ventrales transparentes (Barrio-Amorós y col., 2006) (Figura 4). Es muy abundante en zonas con vegetación de gramíneas con una lámina de agua (Armesto y col., 2009). Los machos vocalmente activos se observan con mayor frecuencia que las hembras, y se ubican en las gramíneas altas o las hojas de plantas flotantes; las hembras permanecen en los niveles más bajos de las plantas. Está distribuida ampliamente en el noroeste de Venezuela, en los estados Zulia, Mérida, Táchira, Trujillo, Yaracuy, Falcón, Miranda y en las llanuras de Apure, Barinas y Delta Amacuro (Barrio-Amorós y col., 2006; Rojas-Runjaic y col., 2008). Aunque esta especie fue descrita para la cuenca del Lago de Maracaibo (Solano, 1971) y se creía endémica de esta biorregión (La Marca, 1992), en la actualidad se conoce que tiene una amplia distribución en Colombia y Venezuela (Barrio-Amorós y col., 2006; Rojas-Runjaic y col., 2008; Armesto y col., 2009) producto de una expansión geográfica que se sucede en la actualidad (Barrio-Amorós y col., 2006) además de encontrarse en Trinidad y Tobago (Smith y col., 2011). Esta especie se encuentra en la categoría de Preocupación Menor en la Lista Roja Internacional (IUCN, 2013) y en la Lista Roja Nacional (Rodríguez y Rojas-Suárez, 2008). Existen reportes de que *S. vigilans* está infectada con el hongo quitridio *Batrachochytridium* (referencias en Molina y col. 2009).



Figura 3. Individuo de *Scarthyla vigilans* en la Hacienda La Guáquira, edo. Yaracuy (Foto: Alfredo S. Tójar). Fuente: <http://www.flickr.com/photos/atojar/6084894817/in/set-72157626668845202>

Trabajo de Campo

Se realizaron dos salidas de campo a la Hacienda La Guáquira durante la estación de lluvias del año 2012, tiempo en el que la abundancia relativa de las especies *Dendropsophus microcephalus* y *Scarthyia vigilans* es mayor. La primera salida se realizó el 6 de julio y tuvo una duración de dos noches efectivas, y la segunda se realizó el 5 de septiembre, con una duración de tres noches efectivas.

El trabajo se realizó en dos lagunas ubicadas a aproximadamente 3 km de la entrada a la Reserva Ecológica La Guáquira, con coordenadas 10°17'49''N, 68°40'08''O y 10°17'46''N, 68°40'11''O denominadas Laguna 1, la más próxima al camino de tierra principal y la más pequeña en sus dimensiones espaciales con un área aproximada de 3.392 m², y Laguna 2, cercana a la primera, más alejada del camino principal y de mayor tamaño con un área de 12.155 m² aprox. (Figura 5). Estas lagunas se recorrieron entre las 20:00 y 01:00 horas realizando una búsqueda activa de individuos, ya sea que fueran avistados o por detección de los cantos de los machos.



Figura 4. Ubicación de las áreas de trabajo dentro de la Hacienda. La línea roja representa el camino de tierra principal desde la entrada a la Reserva Ecológica La Guáquira, a 3 km de ésta se ubican dos lagunas, Laguna 1 (área pequeña) y Laguna 2 (área mayor). Imagen Satelital de Google Earth © 2013.

Caracterización del microhábitat

Para cada individuo avistado de cada especie, previo a su captura, se hicieron descripciones de los microhábitat que utilizaban, considerando si estaba asociado o no a una lámina de agua, el tipo de planta en el que estaba ubicado (monocotiledónea o dicotiledónea) y el sitio de percha (hoja o tallo), así como la altura del individuo desde el suelo o la superficie del agua, medida en centímetros (cm) con una cinta métrica rígida. Se determinó el sexo en campo cuando fue posible la visualización de los huevos sin fecundar en el abdomen de la hembra y en los machos mientras vocalizaban. La edad se estimó comparando el tamaño entre los individuos: jóvenes con tamaño menor que 15 mm y adultos con tamaño mayor que 15 mm. Estos datos de sexo y edad para individuos avistados se utilizaron únicamente para el análisis de uso de microhábitat. La mayoría de estos individuos se colectaron para analizar el contenido estomacal y se sacrificaron colocándolos en bolsas o frascos con formalina (10%) inmediatamente después de su captura, lo cual también permitió preservarlos y de detener el proceso de digestión. Posteriormente, se almacenaron en alcohol etílico al 70% hasta que se extrajesen los tractos digestivos en el laboratorio.

Trabajo de Laboratorio

A cada individuo preservado se le asignó una etiqueta con un número de colecta único en el laboratorio, se le midió la longitud hocico-cloaca (LHC) y ancho de la boca (AB) con un calibrador (Kanon) metálico de una precisión de 0,1 mm. Los individuos se disecaron para extraer el estómago, realizando una incisión longitudinal por la zona ventral, el cual fue almacenado en alcohol etílico (70%). Durante este proceso se determinó la edad y el sexo de los individuos por medio del examen de sus órganos reproductivos (testículos y ovarios); los jóvenes no tienen gónadas desarrolladas.

Posteriormente se retiró el contenido estomacal y las presas se separaron e identificaron hasta el nivel taxonómico de Orden, en primera instancia y luego a nivel de Familia, con apoyo en la clave de Smith y Silva (1970), utilizando un microscopio estereoscópico (AmScope, Modelo SE306R-PZ-E), con aumentos de 20x, 40x y 80x. Dado que el volumen de la presa permite estimar la contribución energética relativa de los diferentes tipos de presa (Caldwell, 1996), a cada una de las presas se le midió su longitud (desde el rostro hasta el ano) y su ancho (a nivel de la región más ancha de su cuerpo) utilizando una lupa “cuenta hilos” con escala de precisión de 0,01 mm; con estos datos se calculó su

volumen usando la fórmula de un esferoide prolato (Vitt, 1991):

$$V = \frac{4}{3}\pi\left(\frac{l}{2}\right)\left(\frac{w}{2}\right)^2$$

donde l es el largo total de la presa y w es el ancho de la presa.

Análisis de Datos

1. Uso de microhábitat

Para cada una de las especies estudio, *Dendropsophus microcephalus* y *Scarthyia vigilans*, se calculó la frecuencia de individuos ubicados en sitios con y sin lámina de agua, en los diferentes tipos de planta (monocotiledóneas o dicotiledóneas), en las diferentes ubicaciones o perchas sobre la planta (hoja o tallo) y diferentes intervalos de altura desde el suelo o la superficie del agua. Para determinar si el uso del microhábitat es independiente de la especie, se utilizó el estadístico Chi-cuadrado (χ^2) (Zar, 1999) bajo la hipótesis de homogeneidad de proporciones.

2. Dieta

2.1 Análisis morfométrico de los individuos colectados para el análisis de dieta

Se determinó si había relación entre la longitud corporal (LHC) y el ancho de la boca (AB), a nivel poblacional y por sexo, para ambas especies, utilizando el Coeficiente de Correlación de Spearman porque los datos no cumplieron con las suposiciones de las pruebas paramétricas (Zar, 1999). Asimismo, se determinó si había relación entre estas variables y el volumen promedio de las presas por estómago y la mayor longitud corporal de la presa utilizando el Coeficiente de Correlación de Spearman (Zar, 1999).

2.2. Análisis de la dieta

Para estos análisis no se incluyeron aquellos individuos con estómagos vacíos. Para cada estomago se determinó:

- **Número de presas por categoría por estómago o frecuencia numérica (Ni):** el número de presas por categoría “ i ” que fueron encontrados por cada uno de los estómagos disecados.
- **Número de estómagos que contenían una presa particular (Fi):** el número de estómagos disecados que contenían una presa particular de la i -ésima categoría.

- **Volumen de presas por contenido estomacal:** para calcular el volumen total del contenido estomacal de cada individuo, se realizó la sumatoria de los volúmenes de todas las presas encontrados en el estómago (Evans y Lampo, 1996).

Para evaluar los patrones de diversidad de la dieta se utilizaron los siguientes índices:

- **Riqueza de la dieta (S):** se refiere al número de familias y órdenes consumidos por cada individuo y especie. Adicionalmente se realizó la curva de acumulación de presas a los fines de ver cuán representativo fue el muestreo para cada especie (Colwell y Coddington, 1994).
- **Diversidad de la dieta:** cuando sólo se describe la composición de una dieta en términos del número de especies, se ignora la estructura numérica de la misma, ya que ésta posee especies raras y otras muy abundantes. Por ello se utilizó el índice de Shannon–Weaver (H') que mide el grado promedio de incertidumbre al predecir a cuál categoría (Orden-Familia) pertenecerá una presa escogida al azar de una colección (Zar 1999), suponiendo que todas las categorías están representadas en la muestra. El índice adquiere valores entre cero, cuando hay una sola categoría, y el logaritmo de S, cuando todas las categorías están representadas por el mismo número de presas:

$$H' = - \sum_{i=1}^k p_i \ln(p_i),$$

donde k es el número de categorías y p_i es la proporción de las observaciones en la categoría i ($p_i = \frac{f_i}{n}$) siendo n el tamaño muestral y f_i el número de observaciones en la categoría i . Esto sólo fue calculado para el número de presas totales por cada especie.

Para determinar si la diversidad trófica difería entre especies, se aplicó la prueba t de Hutcheson (1970) que pone a prueba la hipótesis nula de que la diversidad trófica de dos poblaciones muestreadas es igual (Zar, 1999), con la siguiente ecuación:

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

donde S es la varianza de los índices de cada una de las poblaciones:

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

y se puede aproximar mediante la siguiente fórmula:

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

Para éste análisis se utilizó el programa PAST 2.17 (Hammer y col., 2001).

- **Equidad de la dieta:** la equidad es el grado en que el número de presas están equitativamente distribuidos entre las diferentes categorías tróficas (composición relativa), y tiene valores entre 0 y 1. Para este estudio se utilizó el índice de equidad de Alatalo (1981):

$$F = \frac{(N_2 - 1)}{(N_1 - 1)},$$

donde N_1 es el antílogaritmo del índice de Shannon-Weaver (H') y N_2 es el recíproco del índice de Simpson ($1/\lambda$):

$$N_1 = e^{H'} \quad \text{donde} \quad H' = - \sum p_i \ln p_i$$

$$N_2 = \frac{1}{\lambda} \quad \text{donde} \quad \lambda = \sum p_i^2$$

- **Índice de Importancia Relativa (IIR):** Este índice permite comparar la importancia relativa que cada presa representa en la dieta total de la especie depredadora y varía entre (0, 1). Para calcular el índice de importancia relativa de los diferentes componentes de la dieta de cada especie, se calculó previamente la:

- **Frecuencia numérica (N_i):** número de individuos de una presa particular i en todos los estómagos en relación al número total de individuos de todas las presas (Piñero y Durant, 1993):

$$N = \frac{P_i}{P_t}$$

- **Frecuencia de aparición (F):** número de estómagos con una presa particular i en relación al total de estómagos llenos (Piñero y Durant, 1993):

$$F = \frac{\# \text{ estómagos con } i}{\# \text{ total de estómagos}}$$

- **Frecuencia por volumen de cada presa (V):**

$$V = \frac{\text{vol de cada presa}}{\text{vol total de todas las presas}}$$

Con estos datos combinados se calculó un índice de importancia ponderado (Powell y col., 1990):

$$IIR = \frac{(N + F + V)}{3}$$

- **Ancho del nicho:** se utilizó el índice de Levins estandarizado (1968):

$$\hat{B} = \frac{1}{\sum_i (p_j)^2}$$

donde p_j es la proporción de individuos encontrados o utilizando el recurso j (categoría de presa).

Se usó la estandarización de Hurlbert (1978).

$$\hat{B}_a = \frac{\hat{B} - 1}{n - 1}$$

donde n es el número de posibles estados del recurso; este índice varía entre 0 y 1.

- **Superposición de nicho:** varios índices han sido propuestos para calcular la superposición de nicho trófico, pero en este trabajo se utilizó el índice simétrico de superposición de nicho de Schoener (1968):

$$D = 1 - \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n |P_{x,i} - P_{y,i}|$$

donde $P_{x,i}$ y $P_{y,i}$ son las frecuencias de las especies x e y , respectivamente, para la i -ésima categoría, este índice varía entre 0 y 1.

El bajo número de presas por categoría no permitió realizar pruebas de inferencia estadística (prueba de hipótesis) para comparar la dieta de ambas especies, por esto se realizó un Análisis de Componentes Principales con el volumen y la cantidad de presas de las diferentes presas de ambas especies, a los fines de explorar cuál de las categorías alimentarias o conjunto de ellas determinaban en mayor medida las diferencias o semejanzas de la dieta entre especies (Uriel y Aldás, 2005). Se utilizó el programa PAST 2.17 (Hammer y col., 2001).

Finalmente, se comparó el volumen promedio de las presas por estómago y la longitud máxima corporal de presa, entre especies utilizando de la prueba U de Mann-Whitney ya que los datos no cumplieron con las suposiciones de las pruebas paramétricas (Zar, 1999). Se realizaron comparaciones tanto para el total de individuos de cada especie como por sexo, para cada especie.

RESULTADOS

1. Uso de microhábitat

Se registró el uso de microhábitat de un total de 193 individuos, 95 individuos de *Dendropsophus microcephalus* (31 machos, 3 hembras, 9 jóvenes, 52 no determinado) y 94 individuos de *Scarthyla vigilans* (10 machos, 7 hembras, 8 jóvenes, 59 no determinado). En cuanto a su actividad, 41 individuos estaban vocalizando el momento del avistamiento (*D. microcephalus*: 36; *S. vigilans*: 5) y siete en amplexo (*D. microcephalus*: 3; *S. vigilans*: 4), para el resto de los individuos (n =145) no fue posible determinarla. Se observaron 94 individuos en la laguna 1 y 95 en la laguna 2, siendo la frecuencia de ambas especies similar en ambas lagunas (Figura 5).

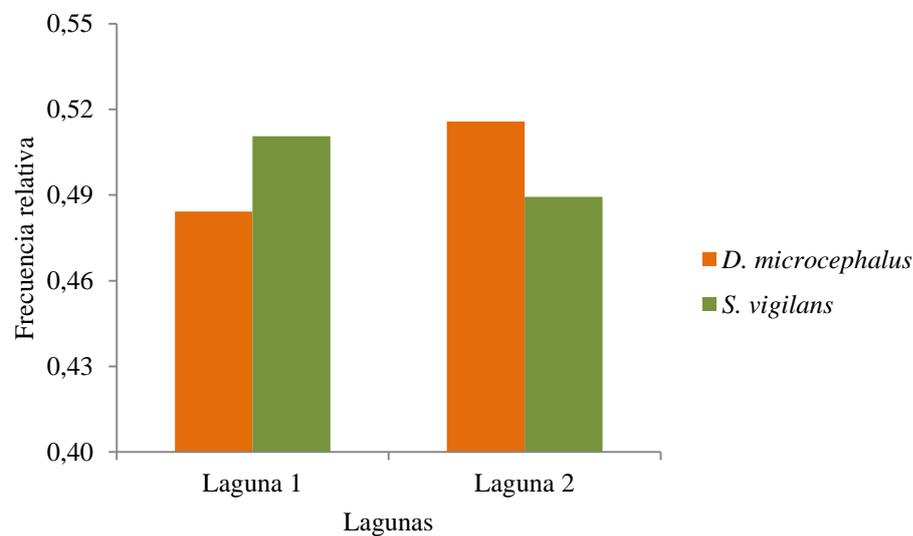


Figura 5. Frecuencias relativas de individuos por especie en cada laguna en seis noches de muestreo (Laguna 1, n = 94; Laguna 2, n = 95).

Los individuos de ambas especies estaban sobre vegetación emergente, en un intervalo de altura entre 5 y 54 cm (media \pm d.e. = $24 \pm 16,2$ cm; n = 94) para *S. vigilans*, y en entre 0,5 y 93 cm (media \pm d.e. = $22,7 \pm 9,5$ cm; n = 96) para *D. microcephalus*. Para analizar la distribución vertical de ambas especies se establecieron estratos según la altura de la percha a intervalos de 10 cm, desde 0 cm hasta 90 cm (Figura 6). Cualitativamente, a alturas entre 11 y 30 cm sobre la lámina de agua, *S. vigilans* es ligeramente más frecuente que *D. microcephalus*, mientras que *D. microcephalus* es más frecuente a alturas cercanas (0-10 cm) y lejanas a la lámina de agua (> 30 cm). Sin embargo, ambas especies son más comunes en el intervalo de 21 a 30 cm que en otros estratos. Al realizar la prueba χ^2 se encontró

que la distribución por altura es homogénea entre especies ($\chi^2 = 9,52$, $p > 0,05$, g.l. = 7) de modo que podría haber competencia por los sitios de percha.

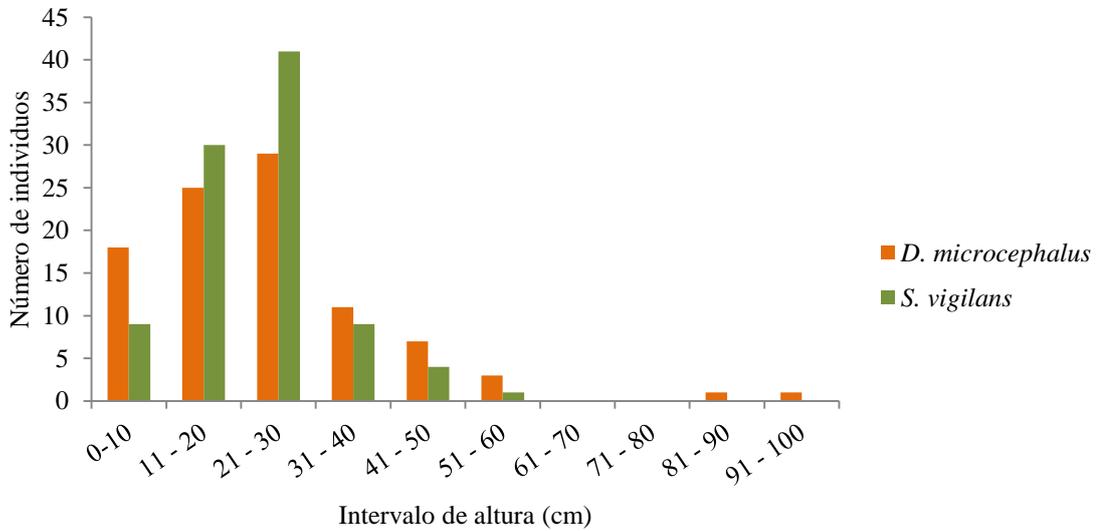


Figura 6. Número de individuos de *Scarthyla vigilans* y *Dendropsophus microcephalus* encontrados en distintos intervalos de altura.

En cuanto al tipo de sustrato (monocotiledóneas vs. dicotiledóneas), cualitativamente ambas especies utilizan las monocotiledóneas en mayor proporción que las dicotiledóneas (Figura 7), pero estadísticamente, la distribución fue homogénea entre especies y tipo de sustrato ($\chi^2 = 0,89$, $p > 0,05$, g.l. = 1), esto es, ambas especies utilizan el mismo tipo de plantas en proporciones iguales.

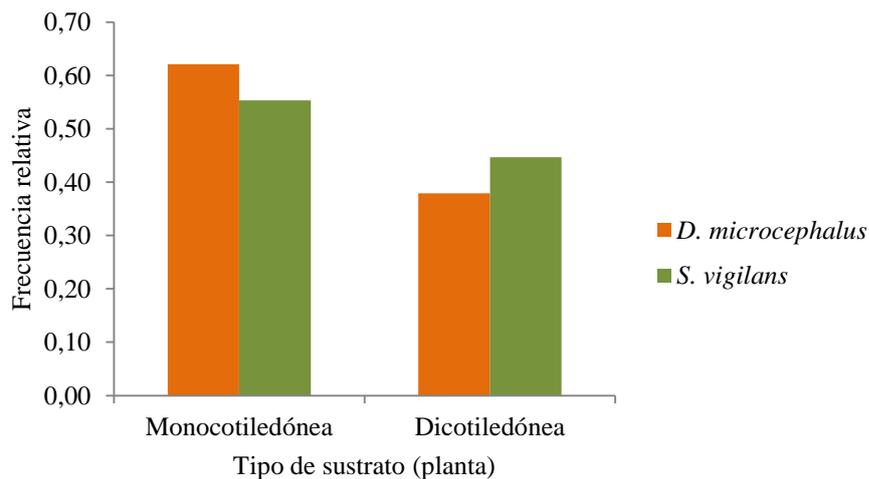


Figura 7. Frecuencia relativa de individuos de *Scarthyla vigilans* (n = 94) y *Dendropsophus microcephalus* (n = 95) en los dos sustratos (monocotiledóneas y dicotiledóneas).

En cuanto al sitio de percha en la planta, se observó que hubo una proporción equitativa de ambas especies en ambos tipos de percha (tallo y hoja) (Figura, 8; $\chi^2 = 0,021$, $p > 0,05$, g.l. = 1).

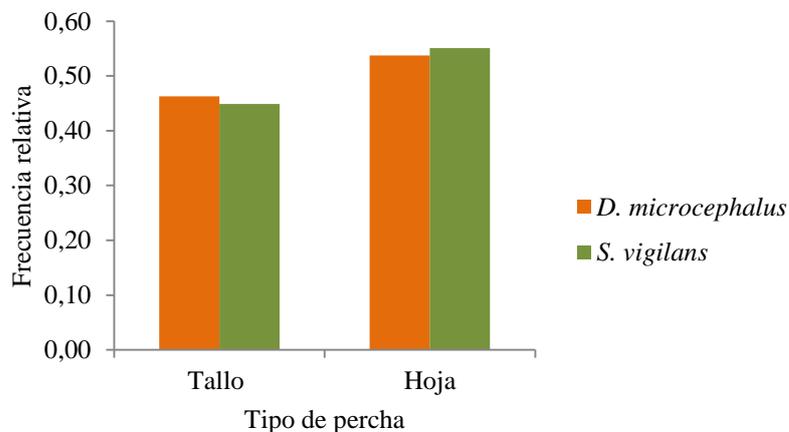


Figura 8. Frecuencias relativas de los individuos de *Scarthyla vigilans* (n = 94) y *Dendropsophus microcephalus* (n = 95) sobre los sustratos sitio de percha sobre la planta: Tallo y Hoja.

2. Dieta

2.1 Análisis morfométrico de los individuos colectados para el análisis de dieta

Se colectó un total de 209 individuos de ambas especies para el análisis de dieta, 99 individuos de *Dendropsophus microcephalus* de los cuales 93 eran adultos (88 machos y 6 hembras) y 5 eran jóvenes, y 110 individuos de *Scarthyla vigilans* de los cuales 106 eran adultos (68 machos y 38 hembras) y 4 eran jóvenes. Se consideraron como jóvenes los individuos sin gónadas desarrolladas.

En ambas especies los machos fueron de menor tamaño que las hembras (Figuras 13 y 14). La LHC de los machos de *D. microcephalus* fue en promedio 19,47 mm (d.e. = $\pm 1,05$) y el de las hembras fue 20,53 mm (d.e. = $\pm 2,94$). Las clases de tamaño más frecuentes en los machos fueron 19 – 19,99 y 20 – 20,99 mm (Figura 9); el tamaño de los jóvenes varió entre 7 y 9,99 mm. El AB fue en promedio 6,51 mm (d.e. = $\pm 0,89$; mín = 2,54; máx = 8,52). En *S. vigilans* la longitud HC de los machos fue en promedio 15,98 mm (d.e. = $\pm 1,06$) y el de las hembras fue 19,69 mm (d.e. = $\pm 2,48$). Las clases de tamaño más frecuentes en los machos fueron 15 – 15,99 y 16 – 16,99 mm, y en las hembras 20 – 20,99 mm (Figura 10); el tamaño de los jóvenes varió entre 9 y 14,99 mm. El AB fue en promedio 5,46 mm (d.e. = $\pm 0,75$; mín = 3,12; máx = 7,32).

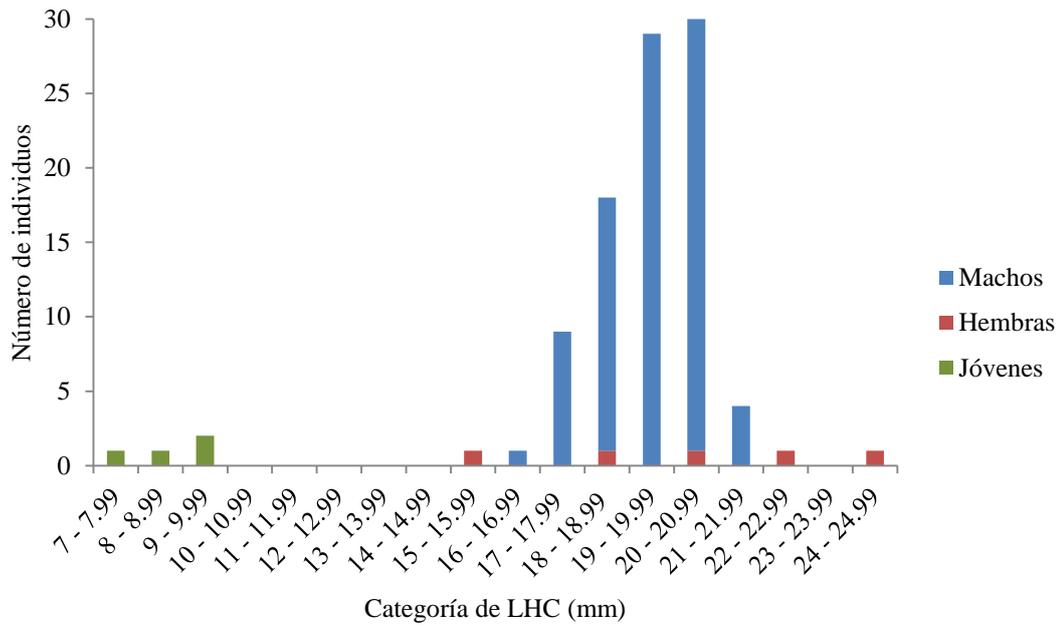


Figura 9. Número de individuos por categorías de sexo y edad de la especie *Dendropsophus microcephalus*, según categorías de longitud hocico cloaca (LHC) (machos n = 89; hembras n = 5; jóvenes n = 4).

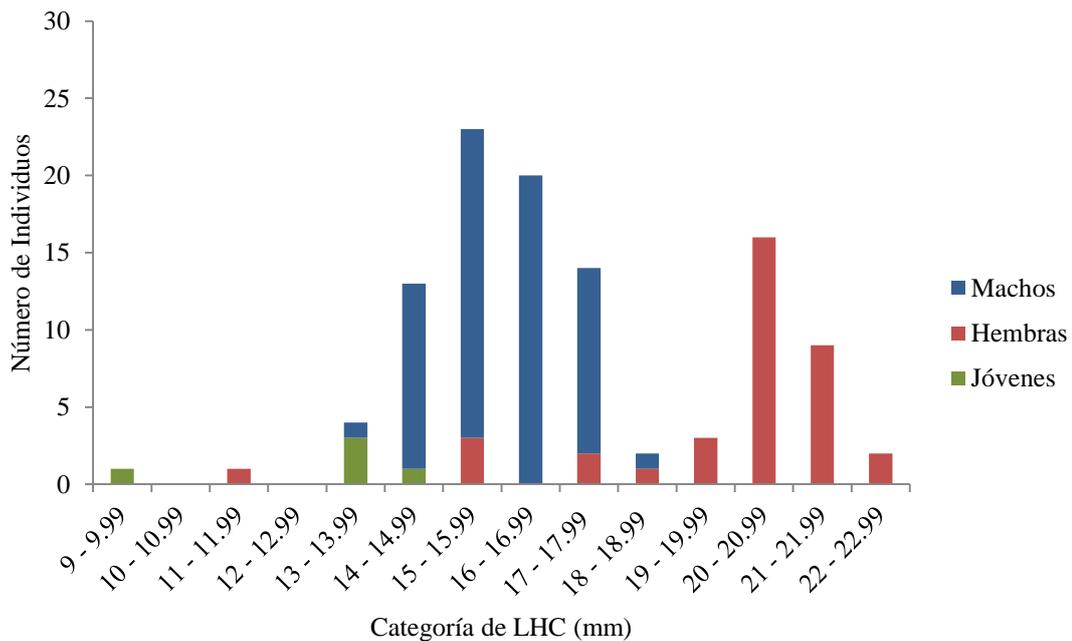


Figura 10. Número de individuos por categorías de sexo y edad de la especie *Scarthyla vigilans*, según categorías de longitud hocico cloaca (LHC) (machos n = 66; hembras n = 37; jóvenes n = 5).

Para los individuos de *D. microcephalus* se evidenció una correlación positiva débil entre las la LHC y el AB de todos los individuos (Spearman, $r_s = 0,52$ $p < 0,0001$, Figura 11A); la relación positiva se mantiene pero se debilita considerablemente al tener en cuenta sólo los individuos adultos (Spearman, $r_s = 0,44$, $p = 0,00001$, Figura 11B), o sólo los machos (Spearman, $r_s = 0,41$, $p = 0,0001$,

Figura 11C); no se calculó la relación para las hembras debido a la escasa muestra. Para *S. vigilans* también se evidenció una correlación positiva entre la longitud HC y AB de todos los individuos (Figura 12, Spearman, $r_s = 0,74$, $p < 0,00001$); la relación positiva se mantiene cuando se consideran sólo los individuos adultos (Spearman, $r_s = 0,71$, $p < 0,00001$), o cada sexo por separado (machos: $r_s = 0,37$, $p = 0,002$; hembras: $r_s = 0,51$, $p = 0,001$, Figura 13) aunque se debilita considerablemente.

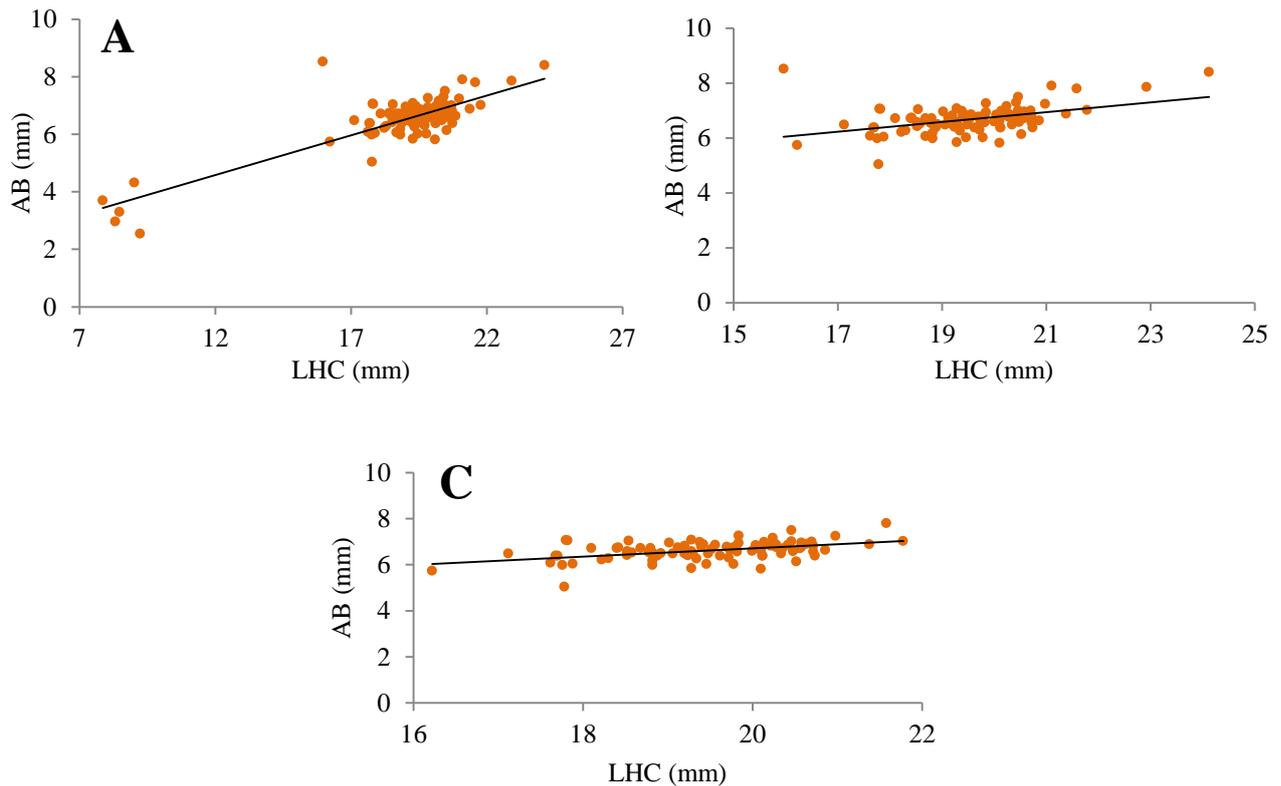


Figura 11. Relación entre la Longitud Hocico-Cloaca (LHC) y el Ancho de la Boca (AB) de los individuos de *Dendropsophus microcephalus*. A) todos los individuos, B) adultos y C) machos.

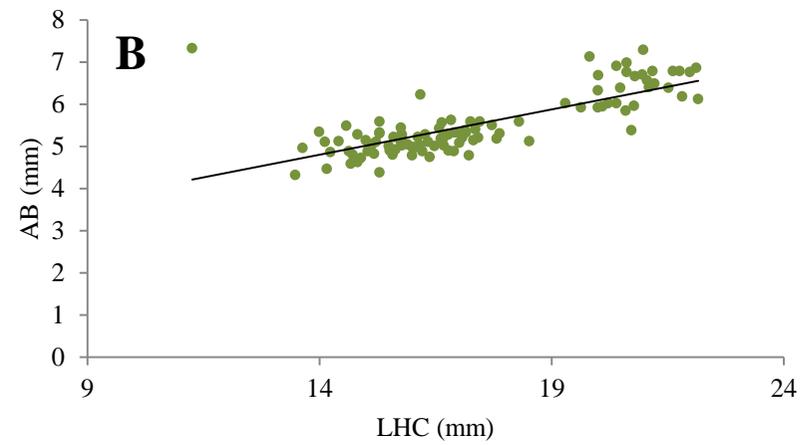
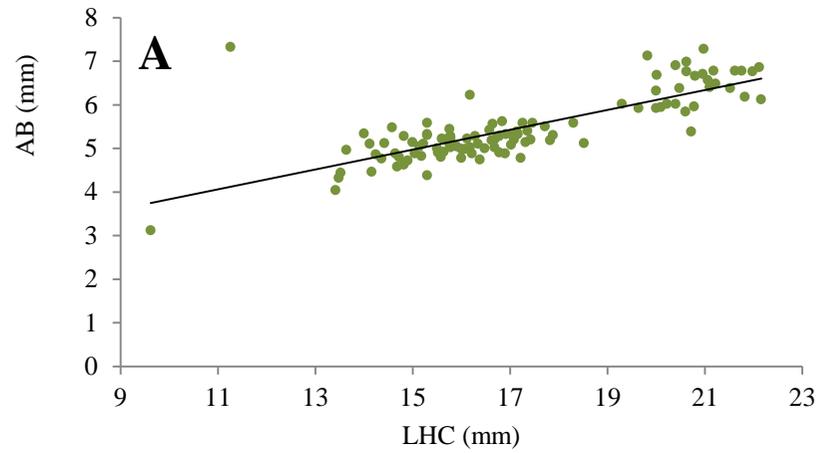


Figura 12. Relación entre la Longitud Hocico-Cloaca (LHC) y el Ancho de la Boca (AB) de los individuos de la especie *S. vigilans*. A) todos los individuos y B) adultos.

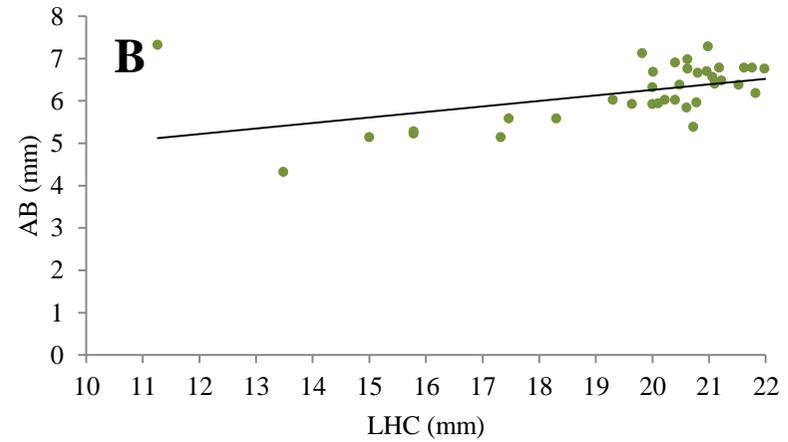
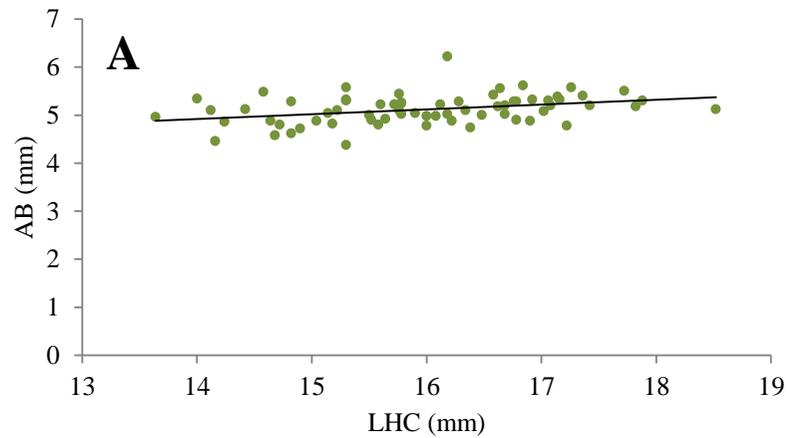


Figura 13. Relación entre las medidas de Longitud Hocico-Cloaca (LHC) y el Ancho de la Boca (AB) por sexo de los individuos de *Scarthyla vigilans*. A) machos y B) hembras.

2.2 Análisis de la dieta

Al disecar los 210 estómagos, se encontraron 81 estómagos llenos (50 de *D. microcephalus* y 31 de *S. vigilans*), 37 estómagos vacíos (14 estómagos de *D. microcephalus* y 23 estómagos de *S. vigilans*) y 91 estómagos con contenido que no fue posible identificar debido a que estaba muy digerido (35 estómagos de *D. microcephalus* y 56 estómagos de *S. vigilans*); por tanto, sólo 39% de los estómagos disecados aportaron información. Entre los 50 estómagos llenos de *D. microcephalus*, 48 eran de machos, uno de hembra y uno de joven, mientras que entre los 31 estómagos llenos de *S. vigilans*, 12 de machos, 18 eran de hembras y uno de joven. Las curvas de acumulación de presas mostraron que tanto para *D. microcephalus* (Figura 14A) como para *S. vigilans* (Figura 14B) no se alcanzó una estabilización, resultado que implica que la muestra no fue representativa (pero ver comentarios en la discusión).

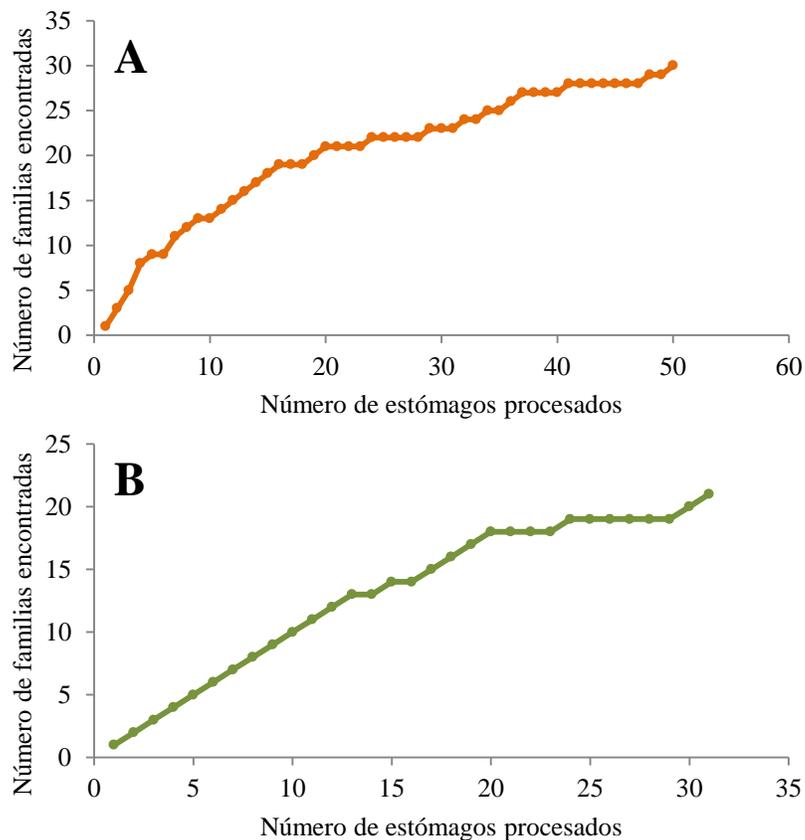
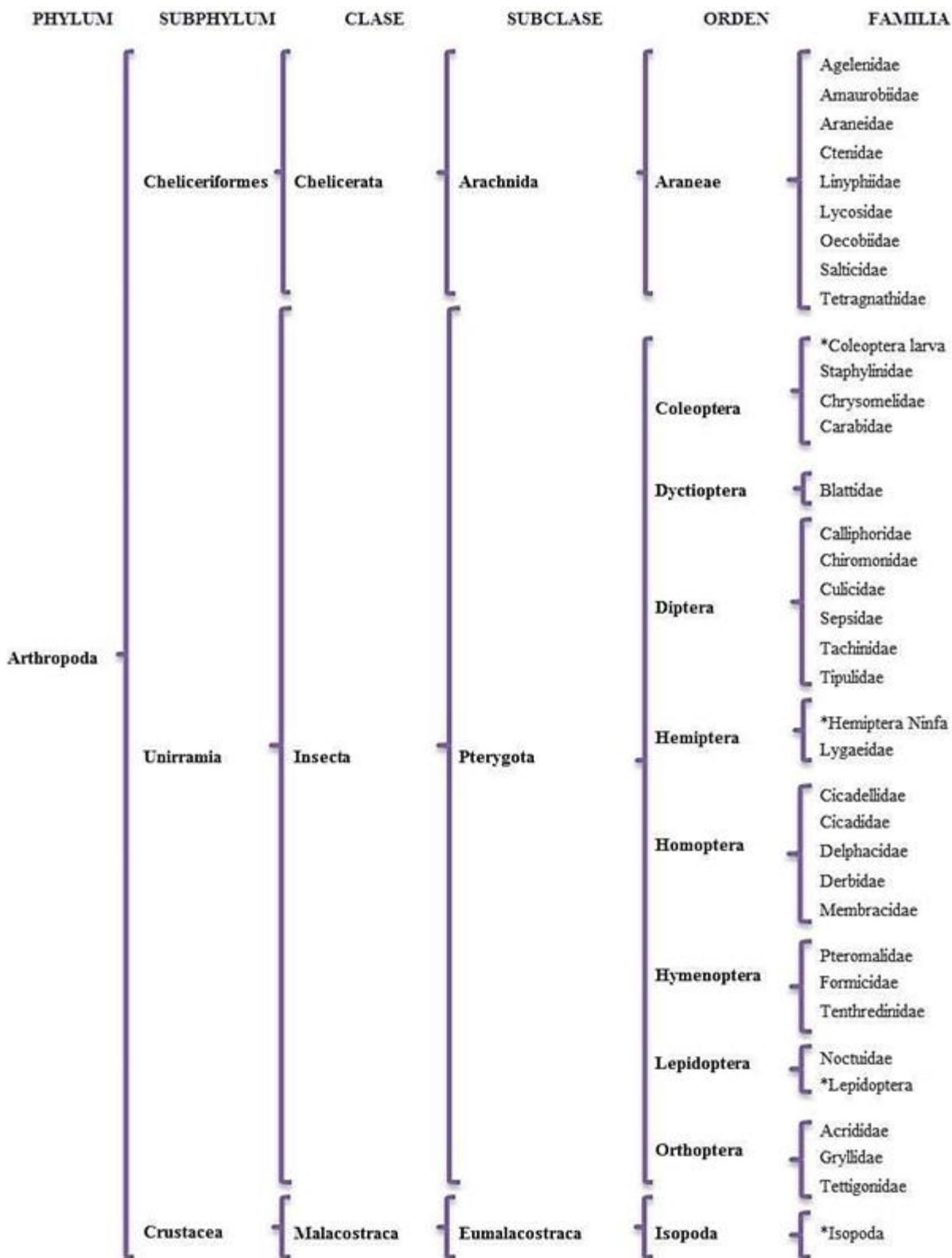


Figura 14. Curvas de acumulación de presas para los estómagos disecados de A) *Dendropsophus microcephalus* y B) *Scarthyla vigilans*.

Todos los estómagos llenos disecados de ambas especies poseían presas pertenecientes al Phylum Arthropoda, distribuidas en los Subphyla Cheliceriformes (1 Orden y 9 Familias identificadas), Unirramia (8 Órdenes y 23 Familias identificadas) y Crustacea (1 Orden identificado) (Figura 15), a excepción de un estómago de *D. microcephalus* que contenía sólo semillas y no fue tomado en cuenta para los análisis. Se identificaron 36 categorías taxonómicas finales, 32 pertenecientes a Familias (Figura 15) y 4 restantes que sólo pudieron a nivel de Orden (indicadas con un asterisco). En *Dendropsophus microcephalus* el número de presas por categoría final (Figura 16A, Figura 18) se destacan en orden de importancia numérica ($n > 3$) las categorías Tachinidae, Agelenidae, Cicadellidae, *Lepidoptera (larvas y adultos), Tetragnathidae, Chrysomelidae, Formicidae, Blattidae y Derbidae con 3 presas. En cuanto al número de estómagos (Figura 16B) las categorías más frecuentes fueron Agelenidae, Cicadellidae Tachinidae y *Lepidoptera, Chrysomelidae y Formicidae, Tetragnathidae, Blattidae y Derbidae. En *Scarthyia vigilans*, en cuanto al número de presas por categoría (Figura 17A, Figura 18) se destacan las categorías Gryllidae, Tachinidae y Cicadidae, Cicadellidae y Lycosidae, *Coleoptera Larva, Delphacidae y *Lepidoptera. En cuanto al número de estómagos (Figura 17B) las categorías más frecuentes fueron Cicadellidae, Cicadidae y Gryllidae, *Coleoptera Larva, Tachinidae, Delphacidae y *Lepidoptera.

En términos numéricos y volumétricos, para *D. microcephalus* se encontró un promedio de 1,61 (d.e. $\pm 0,884$) presas por estómago, con un volumen promedio de presas por contenido estomacal de 7,71 (d.e. $\pm 13,48$) mm³; (máx. = 62,38 mm³, mín. = 0,14 mm³), la riqueza (S) fue 30 categorías, la diversidad (H') fue 3,175 y la equidad (F) de 0,76. Los mayores IIR fueron para las categorías Agelenidae (0,125), Tachinidae (0,105) y *Lepidoptera (0,090) (Tabla 1), y el ancho de nicho según el índice de Levins (B_w) fue 0,54. Para *S. vigilans* se encontró un promedio de 1,48 (d.e. $\pm 0,996$) presas por estómago, con un volumen promedio de las presas por contenido estomacal de 18,03 (d.e. $\pm 27,97$) mm³ (máx. = 128,70 mm³, mín. = 0,44 mm³); la riqueza (S) fue 21 categorías, la diversidad (H') fue 2,887 y la equidad (F) de 0,82. Los mayores IIR fueron para las familias Gryllidae (0,155), Cicadidae 0,100) y Cicadellidae



*Presas que no pudieron identificarse hasta el nivel de Familia y se dejaron a nivel de Orden.

Figura 15. Identificación taxonómica de las presas halladas en los estómagos llenos de *Dendropsophus microcephalus* y *Scarthyia vigilans*.

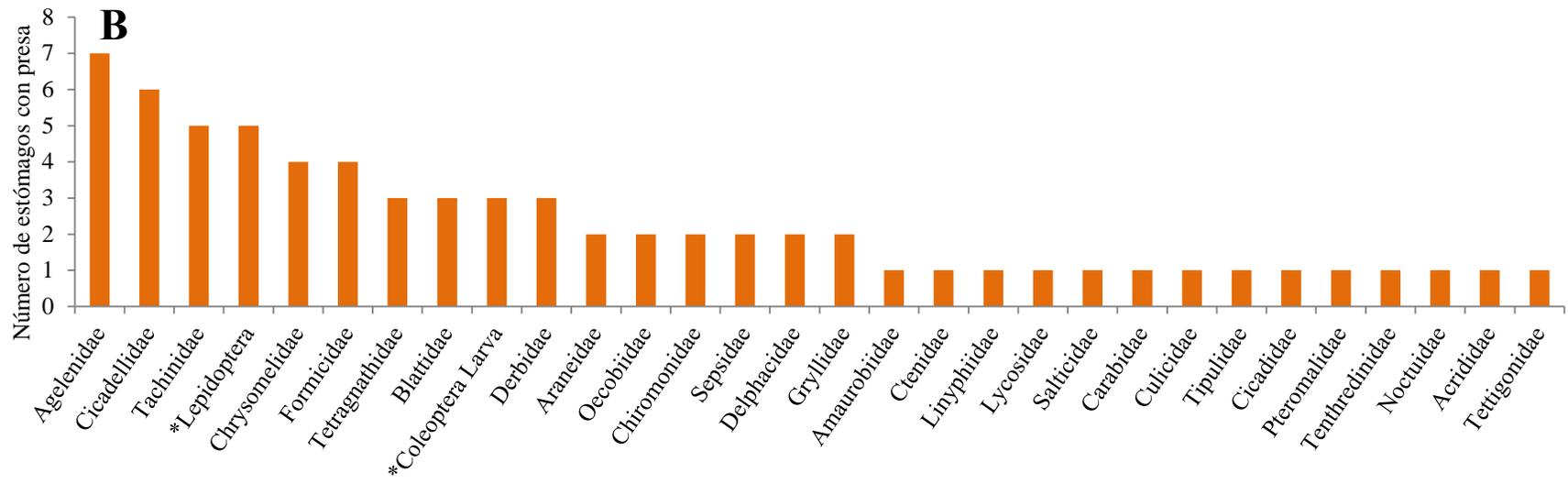
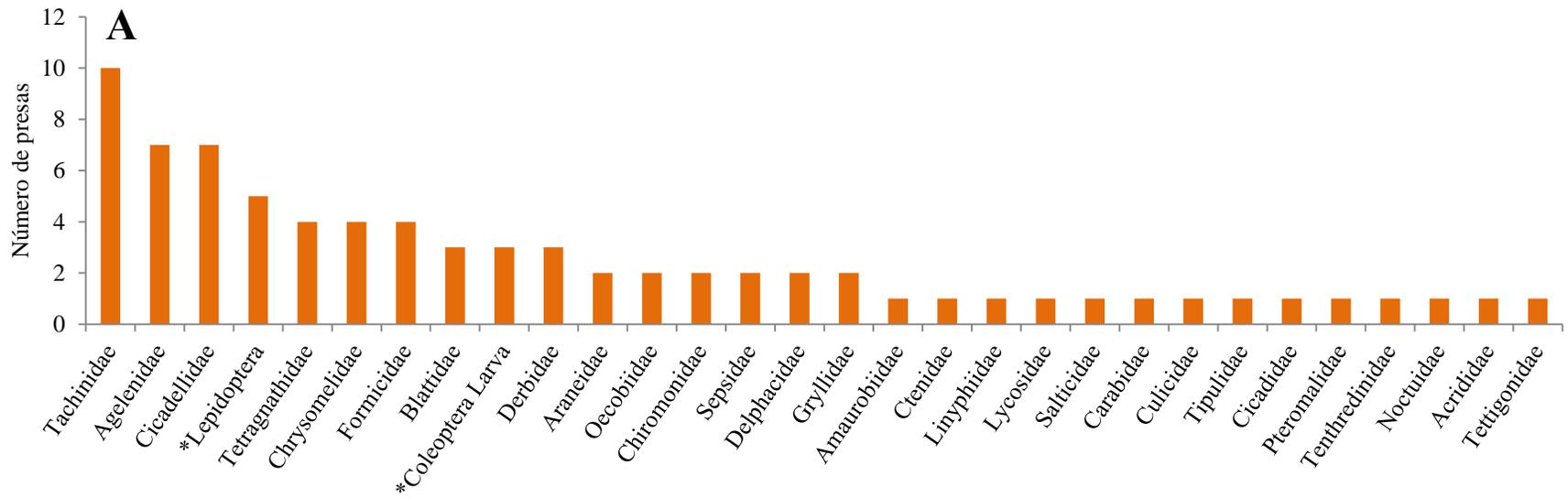


Figura 16. Número de presas (A) y número de estómagos con presa (B) para cada una de las categorías de presa de *Dendropsophus microcephalus*.

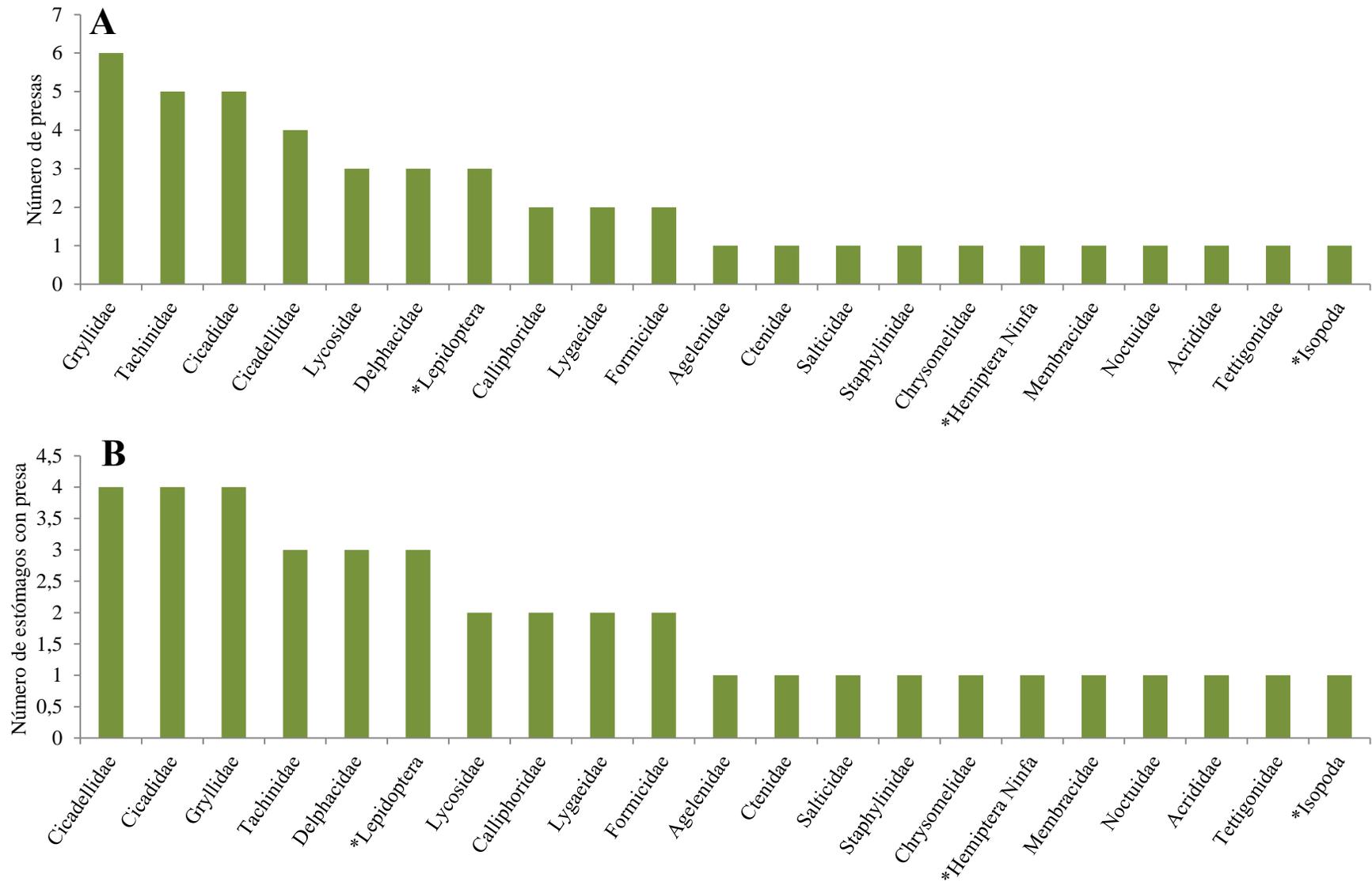


Figura 17. Número de presas (A) y número de estómagos con presa (B) para cada una de las categorías de presa de *Scarthyla vigilans*

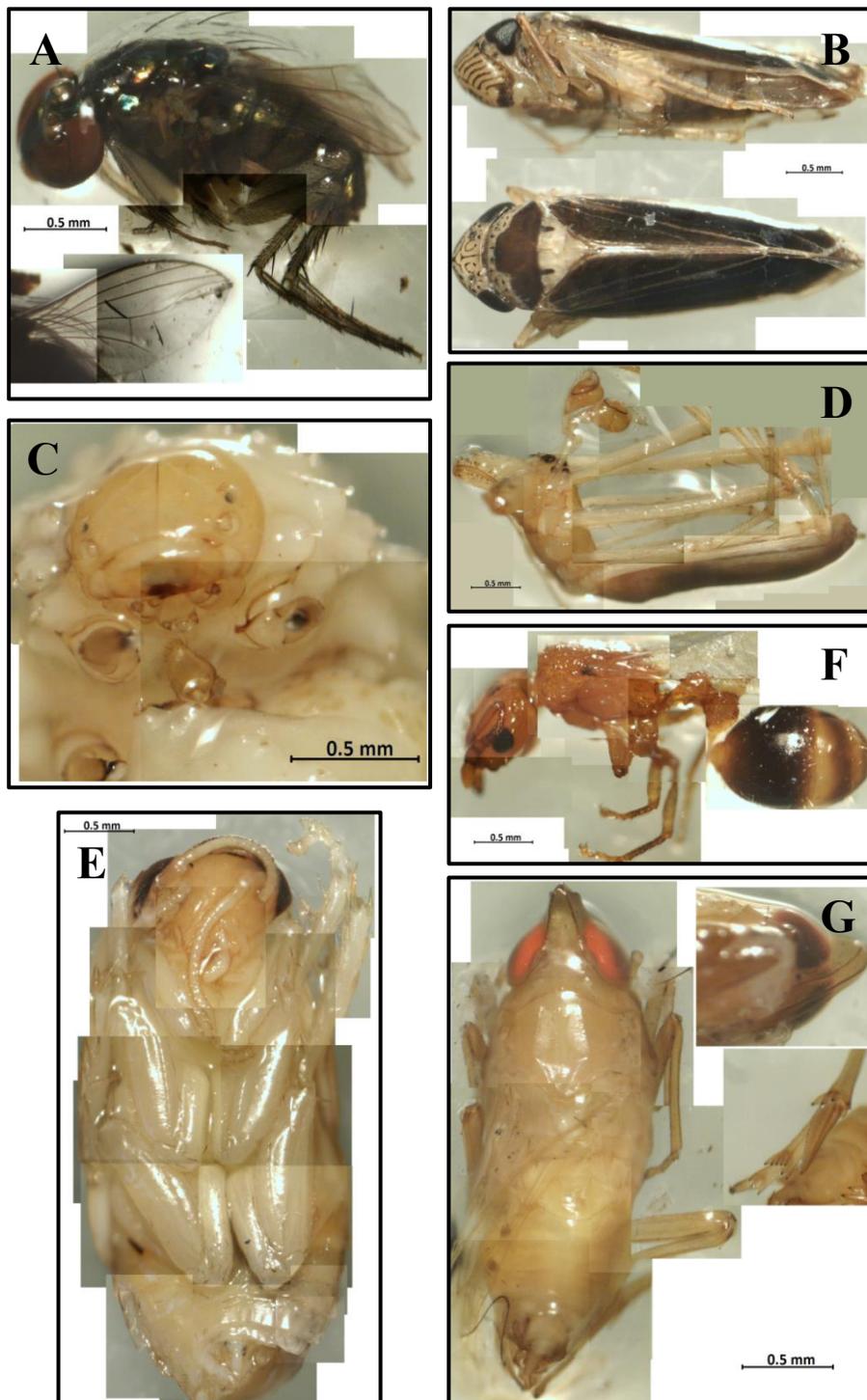


Figura 18. Algunas de las presas más comunes de *Dendropsophus microcephalus* y *Scarthyla vigilans*. A) Tachinidae, B) Cicadellidae, C) Lepidoptera (larva), D) Tetragnathidae, E) Blattidae, F) Formicidae v G) Derbidae.

Tabla 1. Frecuencia numérica (N), frecuencia de aparición (F), frecuencia por volumen de cada presa (V) e índice de importancia relativa (IIR) de cada uno de los presas alimentarios consumidos por *S. vigilans* y *D. microcephalus*. Las casillas en gris representan los mayores valores de IIR para cada una de las especies. * Presas que solo pudieron identificarse hasta nivel de Orden.

Presa alimentario	<i>Dendropsophus microcephalus</i>				<i>Scarthyia vigilans</i>			
	N	F	V	IIR	N	F	V	IIR
CHELICERATA								
Arachnida								
Agelenidae	0,092	0,140	0,142	0,125	0,022	0,032	0,001	0,018
Amaurobiidae	0,013	0,020	0,000	0,011	-	-	-	-
Araneidae	0,026	0,040	0,079	0,049	-	-	-	-
Ctenidae	0,013	0,020	0,004	0,012	0,022	0,032	0,013	0,022
Linyphiidae	0,013	0,020	0,002	0,012	-	-	-	-
Lycosidae	0,013	0,020	0,003	0,012	0,065	0,065	0,046	0,059
Oecobiidae	0,026	0,040	0,006	0,024	-	-	-	-
Salticidae	0,013	0,020	0,004	0,012	0,022	0,032	0,012	0,022
Tetragnathidae	0,053	0,060	0,013	0,042	-	-	-	-
INSECTA								
Coleoptera								
*Coleoptera Larva	0,039	0,060	0,124	0,074	-	-	-	-
Staphylinidae	-	-	-	-	0,022	0,032	0,002	0,019
Chrysomelidae	0,053	0,080	0,072	0,068	0,022	0,032	0,007	0,020
Carabidae	0,013	0,020	0,026	0,020	-	-	-	-
Dictyoptera								
Blattidae	0,039	0,060	0,107	0,069	-	-	-	-
Diptera								
Calliphoridae	-	-	-	-	0,043	0,065	0,004	0,037
Chiromonidae	0,026	0,040	0,008	0,025	-	-	-	-
Culicidae	0,013	0,020	0,003	0,012	-	-	-	-
Sepsidae	0,026	0,040	0,004	0,023	-	-	-	-
Tachinidae	0,132	0,100	0,084	0,105	0,109	0,097	0,031	0,079
Tipulidae	0,013	0,020	0,001	0,011	-	-	-	-
Hemiptera								
*Hemiptera Ninfa	-	-	-	-	0,022	0,032	0,001	0,018
Lygaeidae	-	-	-	-	0,043	0,065	0,020	0,043
Homoptera								
Cicadellidae	0,092	0,120	0,050	0,087	0,087	0,129	0,057	0,091
Cicadidae	0,013	0,020	0,016	0,016	0,109	0,129	0,061	0,100
Delphacidae	0,026	0,040	0,037	0,035	0,065	0,097	0,102	0,088
Derbidae	0,039	0,060	0,019	0,040	-	-	-	-
Membracidae	-	-	-	-	0,022	0,032	0,021	0,025
Hymenoptera								
Pteromalidae	0,013	0,020	0,003	0,012	-	-	-	-
Formicidae	0,053	0,080	0,009	0,047	0,043	0,065	0,012	0,040
Tenthredinidae	0,013	0,020	0,006	0,013	-	-	-	-
Lepidoptera								
Noctuidae	0,013	0,020	0,006	0,013	0,022	0,032	0,062	0,039
*Lepidoptera	0,066	0,100	0,103	0,090	0,065	0,097	0,062	0,075
Orthoptera								
Acrididae	0,013	0,020	0,015	0,016	0,022	0,032	0,166	0,073
Gryllidae	0,026	0,040	0,030	0,032	0,130	0,129	0,205	0,155
Tettigonidae	0,013	0,020	0,022	0,019	0,022	0,032	0,017	0,024
CRUSTACEA								
*Isopoda	-	-	-	-	0,022	0,032	0,101	0,052

(0,091) (Tabla 1). El ancho de nicho según el índice de Levins (B_n) fue 0,42. El índice de superposición de nichos de Schoener (D) fue 0,327. La prueba t de Hutchenson indicó que los índices de diversidad fueron significativamente diferentes entre especies ($t = 2,157$, $p = 0,033$). Finalmente, no se encontró diferencia significativa en los tamaños de las presas entre especies (U Mann Whitney, longitud: $Z = -0,680$, $p = 0,496$; volumen, $Z = -1,705$, $p = 0,088$), ni entre sexos para *S. vigilans* (U Mann Whitney, longitud: $Z = -0,703$, $p = 0,433$; volumen, $Z = -1,609$, $p = 0,108$); no se hicieron análisis por sexo en *D. microcephalus* porque todos los individuos capturados, excepto uno, eran machos.

El Análisis de Componentes Principales (ACP) indicó una extensa superposición trófica entre ambas especies tanto en términos numéricos (número de presas) como volumétricos (Figura 19). El porcentaje de varianza explicado por los dos primeros componentes fue bajo (aprox. 50%), tanto en términos del número de presas como del volumen, y se requieren al menos seis componentes para explicar más del 80% de la variación de los datos (Tabla 2). Por tanto, el ACP no permite reducir sustancialmente el número de categorías necesarias para explicar la variación en la dieta entre ambas especies. En cuanto al número de presas por categoría, Tachinidae es la más importante en PC1 y Gryllidae y Cicadellidae en PC2 (Figura 19A y Tabla 3). En cuanto al volumen de presas por categoría, la mayor importancia en el PC1 corresponde a las categorías Acrididae, y en el PC2 a Gryllidae y *Lepidoptera (Figura 19B y Tabla 3).

En cuanto a la relación morfométrica entre los individuos y sus presas, en *D. microcephalus* no se encontró correlación entre el AB y la mayor longitud corporal de presa (Figura 20A; $r_s = -0,182$, $p > 0,05$) ni tampoco entre el AB y el logaritmo del volumen promedio de presas (Figura 20B; $r_s = -0,075$, $p > 0,05$). Se utilizó la transformación logarítmica del volumen de las presas debido a que los datos tenían una distribución asimétrica y así lograr una distribución normal. Para *S. vigilans* tampoco se observó correlación entre el AB y la mayor longitud corporal de presa (Figura 21A, $r_s = 0,241$, $p > 0,05$) pero hubo una correlación positiva débil entre el AB y el logaritmo del volumen promedio de presas (Figura 21B; $r_s = 0,41$, $p = 0,02$).

Tabla 2. Autovalores y porcentaje de varianza del Análisis de Componentes Principales (ACP) de las 15 categorías de presas compartidas en la dieta de *Dendropsophus microcephalus* y *Scarthyla vigilans*. Los valores en gris representan los componentes que explican aproximadamente 50% de la variación y los indicados en azul $\leq 40\%$. PC: Componente Principal.

Número de presas por categoría de presa por estómago			Volumen de presas por categoría de presa por estómago		
PC	Autovalores	% varianza	PC	Autovalores	% varianza
1	0,550	35,572	1	92,313	29,632
2	0,236	15,270	2	62,547	20,077
3	0,172	11,177	3	53,269	17,099
4	0,122	7,922	4	35,980	11,549
5	0,096	6,226	5	23,735	7,618
6	0,075	4,893	6	12,820	4,115
7	0,075	4,858	7	9,496	3,048
8	0,054	3,533	8	6,008	1,928
9	0,033	2,190	9	5,369	1,723
10	0,033	2,190	10	4,443	1,426
11	0,028	1,850	11	2,639	0,847
12	0,025	1,679	12	1,398	0,448
13	0,025	1,624	13	1,024	0,328
14	0,015	1,010	14	0,423	0,135
15	8,11E-33	0,000	15	0,067	0,021

Tabla 3. Importancia de las 15 categorías de presas compartidas en la dieta de *Dendropsophus microcephalus* y *Scarthyla vigilans* para los dos primeros componentes principales. Los valores en gris representan las categorías más relevantes de cada componente. PC: Componente Principal.

Categoría de presa	Número de presas por categoría de presa por estómago		Volumen de presas por categoría de presa por estómago	
	PC1	PC2	PC1	PC2
Agelenidae	-0,052	0,077	-0,018	-0,035
Ctenidae	-0,011	-0,002	-0,001	-0,001
Lycosidae	0,115	-0,033	-0,009	-0,063
Salticidae	-0,011	-0,012	-0,001	-0,001
Chrysomelidae	-0,031	-0,015	-0,008	-0,015
Tachinidae	0,984	0,049	-0,010	-0,023
Cicadellidae	-0,069	-0,369	-0,008	-0,020
Cicadidae	-0,038	0,178	-0,007	0,051
Delphacidae	-0,026	-0,026	-0,013	-0,023
Formicidae	-0,033	-0,051	-0,001	-0,003
Noctuidae	-0,009	-0,008	-0,005	-0,008
*Lepidoptera	0,028	-0,136	-0,043	-0,268
Acrididae	-0,009	-0,008	0,997	0,037
Gryllidae	-0,066	0,891	-0,0532	0,957
Tettigonidae	-0,013	-0,069	-0,002	-0,004

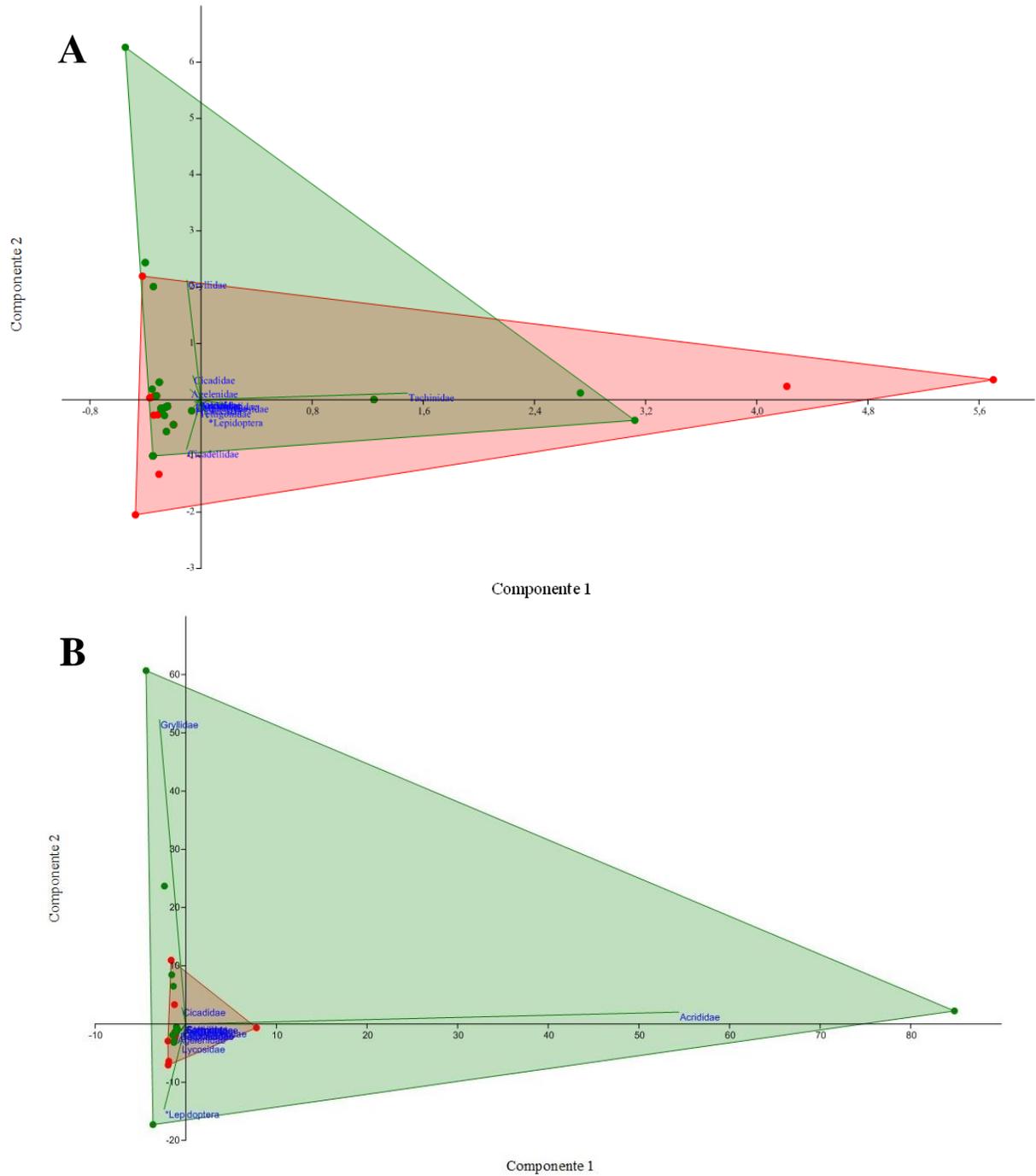


Figura19. Análisis de Componentes Principales (ACP) de A) Número de ítems por categoría de presa por estómago, cuyos Componentes 1 y 2 retienen el 50,842% de la información original; y B) Volumen de ítems por categoría de presa por estómago, cuyos Componentes 1 y 2 retienen el 49,709% de la información original (ver Tabla 1). Rojo: *Dendropsophus microcephalus*, Verde: *Scarthyla vigilans*.

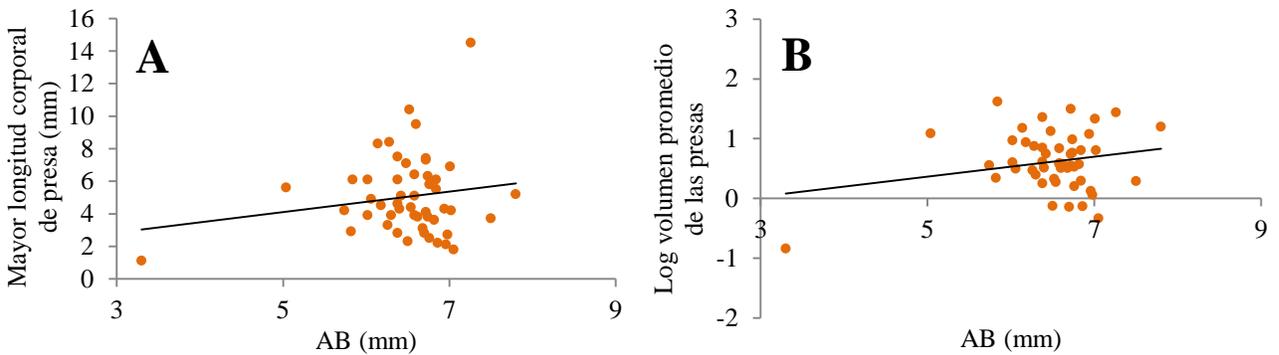


Figura 20. Relación entre la morfometría de *Dendropsophus microcephalus* y la de sus presas A) Relación entre las medidas de ancho de la boca (AB) y la mayor longitud corporal de presa en, B) Relación entre las medidas de ancho de la boca (AB) y el logaritmo del volumen promedio de las presas. Las correlaciones no son significativas (Spearman, $p > 0,05$)

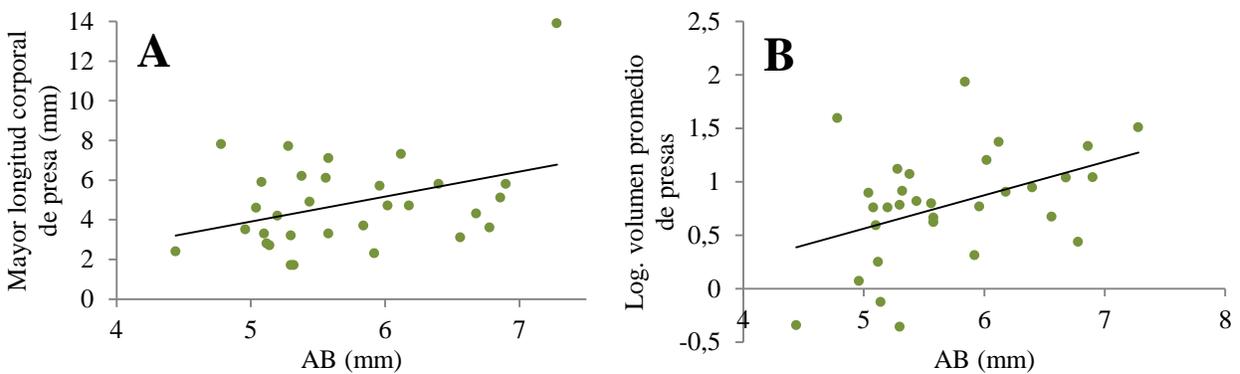


Figura 21. Relación entre la morfometría de *Scarthyla vigilans* y la de sus presas. A) Relación entre el ancho de la boca (AB) y la mayor longitud corporal de presa, B) Relación entre las medidas de ancho de la boca (AB) y el logaritmo del volumen promedio de las presas. La correlación es significativa solo entre AB y el log del volumen (Spearman, $p = 0,02$).

DISCUSIÓN

De acuerdo a los resultados obtenidos, existe una alta probabilidad de competencia por el recurso espacial y baja probabilidad de competencia por el alimento entre *Dendropsophus microcephalus* y *Scarthyla vigilans*, en las dos lagunas del sitio de estudio y durante los meses de registro, debido a que ambas especies están presentes en proporciones iguales en los sitios de percha (tallos y hojas), tanto de plantas monocotiledóneas como de dicotiledóneas emergentes de las dos lagunas muestreadas, y a que sus dietas se superponen. Sin embargo, esta coincidencia no necesariamente implicaría una competencia espacial directa, porque ligeras diferencias en los patrones de uso del microhábitat podrían limitar la probabilidad de encuentro entre ambas especies. Asimismo, la disponibilidad de las presas y los momentos del día en que cada especie busca el alimento, reducirían también la probabilidad de competencia trófica. Estas últimas hipótesis deben ser evaluadas adecuadamente en futuros estudios.

La sintopía de estas dos especies ha sido documentada por varios autores (Muñoz-Guerrero y col., 2007; Armesto y col., 2009; Paternina y col., 2013). Muñoz-Guerrero y col. (2007) hallaron que las similitudes de tamaño entre ambas especies las hacían compartir el espacio de percha y la altura de la misma, segregándose levemente a lo largo de las plantas emergentes cuando se encuentran simultáneamente. Varios autores afirman que las especies de comunidades de anuros tropicales se segregan en el uso de microhábitat, dieta, métodos de búsqueda de alimento y tiempo de la actividad reproductiva, evitando así la competencia entre ellas y permitiendo la coexistencia (Duellman 1978, Toft y Duellman 1979, Toft 1980a,b). Schoener (1974) también señaló que existe una repartición de los recursos entre las especies a lo largo de tres dimensiones como son el tiempo, el espacio y el alimento. La mayor cantidad de machos de *D. microcephalus* que de *S. vigilans* encontrados vocalizando en este estudio sugiere un desfase en los ciclos de actividad de ambas especies que permitiría la coexistencia en el microhábitat que ofrecen las dos lagunas. Sin embargo, esta hipótesis debe ponerse a prueba realizando registros de la actividad de individuos de ambas especies durante toda la temporada lluvia y desde el crepúsculo hasta inicios de la madrugada, para así determinar los intervalos de actividad de ambas especies. Muñoz-Guerrero y col. (2007) encontraron que *S. vigilans* posee un intervalo corto de actividad

durante la temporada de lluvias (pocos meses), mientras que *D. microcephalus* es activa casi toda la temporada.

Los análisis morfométricos, coincidiendo con la literatura, mostraron que los machos de ambas especies son de menor tamaño que las hembras (Solano, 1971; Duellman, 2001; Savage, 2002), pero el promedio de los tamaños de machos y hembras sitúan a *D. microcephalus* como una especie de mayor tamaño que *S. vigilans*, siendo los jóvenes de la última más grandes, aunque el tamaño de la muestra es muy bajo. El tamaño del cuerpo es típicamente un indicador de la habilidad competitiva (i.e., de la probabilidad de éxito en un encuentro directo) en muchas especies (Duellman y Trueb, 1986) de modo que, potencialmente, *D. microcephalus* tendría mayor probabilidad de desplazar a *S. vigilans*, en caso de que llegasen a competir directamente por un recurso.

En el presente trabajo, un alto porcentaje de estómagos fueron encontrados vacíos o con material altamente digerido, siendo imposible su identificación. Caldwell (1996) y Parmelee (1999) demostraron que la pérdida de información dietética está relacionada con el tiempo transcurrido desde la captura hasta el sacrificio del anuro (a más tiempo, mayor pérdida), es decir, lo ideal para describir la dieta de anuros sería coleccionarlos y sacrificarlos tan pronto como sea posible, evitando así que los procesos digestivos continúen. Aunque esta precaución fue tomada en cuenta en este trabajo, los resultados pueden deberse a que los individuos se hayan alimentado horas antes de la colecta, permitiéndoles la digestión de las presas ya consumidas. De ser así, esto indicaría que durante la noche y en el periodo reproductivo, los individuos se dedicarían principalmente a las actividades reproductivas y no a la alimentación.

En anuros existe poca información de las actividades de los individuos durante el día o de los sitios de refugio y alimentación, especialmente para las especies no territoriales, que no permanecen en los sitios de actividad nocturna. Parmelee (1999), en un estudio de la ecología trófica de un ensamble de anuros tropical, halló que más de 40% de los hílidos no poseía presas en el tracto digestivo, explicando que este resultado era esperado por dos razones: la primera, porque los miembros de esta familia suelen esperar que las presas se acerquen a ellos y capturarlas (depredadores de acecho, Toft, 1985) y

probablemente se alimenten en intervalos irregulares, a diferencia de los depredadores activos que comen muchas presas diariamente; y la segunda, porque muchos de los individuos de las especies de hílidos que son avistados y posteriormente capturados, son machos vocalizando, los cuales suspenden sus actividades alimenticias durante la actividad vocal. Woolbright y Stewart (1987), Jiménez y Bolaños (2012) y Solé y Pelz (2007) hallaron estos mismos resultados para *Eleutherodactylus coqui*, dos especies del género *Dendropsophus* y para tres especies de hílidos, respectivamente. Esto permitiría explicar los estómagos vacíos de *D. microcephalus*, debido a que la gran mayoría de los individuos eran machos (96%). Sin embargo, el mismo tipo de razonamiento podría explicar los resultados si los estómagos provinieran de las hembras, ya que estas van a los coros a buscar pareja y no a alimentarse (Ryan, 1985).

La dieta *D. microcephalus* y *S. vigilans* consistió totalmente en artrópodos, específicamente de arácnidos e insectos de diversos grupos, en distintas cantidades y tamaños, coincidiendo con la encontrada por Muñoz-Guerrero y col. (2007) aunque en ese caso la identificación de las presas sólo llegó al nivel taxonómico de Orden. La presencia de semillas en un estómago de *D. microcephalus* puede ser accidental, al momento de la captura de las presas (Whitaker y col., 1977; Stebbins y Cohen, 1995; Anderson y col., 1999), pero no existe claridad respecto a su importancia dentro de la dieta de los anuros. Algunos autores argumentan que podrían ser consumidas activamente por su valor como un medio de arrastre, ayudando en la eliminación de parásitos intestinales y los exoesqueletos de los invertebrados que consumen (Evans y Lampo, 1996); otros hablan de una posible contribución a la nutrición (si fueran digestibles), y/o como fuente de agua adicional previniendo la desecación (Anderson y col. 1999), sin embargo, no hay evidencias concretas.

En este estudio se identificaron 15 categorías de presas compartidas entre ambas especies. Las categorías Agelenidae, Tachinidae y *Lepidoptera obtuvieron IIR mas altos para *D. microcephalus*, representando en conjunto aproximadamente el 32% de la dieta, mientras que para *S. vigilans* las familias Gryllidae, Cicadidae y Cicadellidae fueron las presas más relevantes en los IIR, correspondientes a 35% de la dieta, indicando que no existe una preferencia marcada por una categoría de presa específica en ninguna de las especies. Además, las presas compartidas son consumidas en distintas proporciones por

ambas especies y las más importantes en la dieta de *D. microcephalus* son poco importantes en la dieta de *S. vigilans* y viceversa, lo cual reduciría la probabilidad de competencia trófica entre ellas (se explica más adelante). Los valores de índices de diversidad de la dieta de ambas especies fueron relativamente altos, y estadísticamente diferentes, la diferencia es fácilmente atribuible a que la riqueza de presas es mayor en *D. microcephalus* que en *S. vigilans*. Ambas especies poseen un nicho trófico medio, sugiriendo que no hay una preferencia por categorías de presas específicas, tal como lo indican los índices de equidad, relativamente altos, lo cual sugiere que ambas especies tienden a ser generalistas. Sin embargo, es necesario un estudio más riguroso, en el cual se evalúe la disponibilidad de las presas, para poner a prueba esta hipótesis.

Cualitativa y cuantitativamente existe una superposición en la dieta de *Dendropsophus microcephalus* y *Scarthyla vigilans*. En el ACP se observó que aunque algunas presas como Gryllidae y Cicadellidae son consumidas en mayor número por *S. vigilans* y Tachinidae por *D. microcephalus*, y en mayor volumen de presas Gryllidae, Acrididae y *Lepidoptera por *S. vigilans*, mientras que *D. microcephalus* no se vio representado; el resto de las categorías de presa son consumidas en igual proporción. También se encontró que ambas especies poseen una superposición de nicho trófico media (alrededor de 33%), debido a que comparten una cantidad considerable de categorías de presas pero las consumen en distintas proporciones, sugiriendo una baja probabilidad de competencia por el recurso. Van Sluys y Rocha (1998) y Menin y col. (2005) también encontraron una baja superposición de nicho entre especies sintópicas de hylidos en los bosques de Brasil. Por otra parte, un valor particular de superposición de nicho no necesariamente indica competencia, porque si los recursos no son escasos, dos organismos pueden compartirlos sin perjudicarse mutuamente (Pianka, 1974). La coexistencia de las especies no siempre se explica por la partición de nicho trófico, como sugieren algunos autores (ej., Gordon, 2000), pudiendo haber repartición de recursos en otras dimensiones del nicho (Muñoz-Guerrero y col., 2007). Aunque algunas especies de anuros son selectivas en su alimentación, los anfibios son generalmente considerados oportunistas, ya que se supone (existen pocos trabajos en los que se haya medido la disponibilidad, ej., Hirai y Matsui, 2000) que sus dietas reflejan la disponibilidad del tipo y tamaño de las

presas (Duellman y Trueb, 1986; Menéndez-Guerrero, 2001); sin embargo, Parmelee (1999) encontró que algunos hílidos tienen dietas amplias, mientras que otros parecen ser especialistas en presas grandes. La similitud en la composición de la dieta de *D. microcephalus* y *S. vigilans* podría estar relacionada con la disponibilidad ambiental de los recursos (ambas estarían expuestas a un potencial espectro de presas similar) y a que poseen un ancho de boca similar; no obstante, no es posible llegar a concluir que las especies son especialistas o generalistas sin tener datos acerca de la oferta ambiental, por tanto es indispensable evaluar la disponibilidad de presas en el sitio de estudio para poder contrastar el consumo de presas por parte de ambas especies con la presencia y abundancia de las mismas en el ambiente.

El número de individuos colectados para el análisis de la dieta de ambas especies con contenido estomacal identificable fue relativamente bajo (39% de las capturas; 51% para *D. microcephalus* y 31% para *S. vigilans*). Kovács y Török (1997) estimaron que el número de individuos necesarios para describir la diversidad trófica de las especies que estudiaron (*Bombina bombina*, *Pelobates fuscus*, *Bufo bufo*, *Hyla arborea*, *Rana temporaria* y *Rana arvalis*) estaba entre 60 y 80, y que el tamaño necesario de muestra está directamente relacionado con la diversidad de la dieta. Es por ello, que a pesar de que el tamaño muestral de este estudio fue pequeño, basado en Kovács y Török (1997) se puede considerar que la muestra permitiría estimar a nivel grueso la composición y la diversidad de la dieta de ambas especies. Las curvas de acumulación de presas de ambas especies no alcanzaron una estabilización, pero tomando en cuenta el amplio espectro de presas que consumen ambas especies sería poco probable alcanzar dicha estabilización con una muestra mayor: sin duda, un estudio con un tamaño de muestra mayor podría describir mejor el nicho trófico de ambas especies.

Debido a que los anuros tragan a las presas enteras, las dimensiones de la boca restringen el tamaño máximo que pueden consumir (Duellman y Trueb, 1986; Lima y Moreira, 1993; Van Sluys y Rocha, 1998; Duré y Kehr, 2001; Van Sluys y col., 2001). Conforme con esto, se esperaría que *D. microcephalus*, al ser de mayor tamaño que *S. vigilans*, y las hembras de ambas especies (al ser más grandes que los machos), consumieran presas de mayor tamaño (o intervalo de tamaños mayor), pero eso no fue observado en este estudio. Aunque, generalmente se ha hallado una correlación positiva entre el

tamaño del cuerpo/boca y el tamaño de la presa (Toft, 1980a, 1981, 1985; Lima, 1998; Parmelee, 1999), esta generalización tiene una aplicación limitada, independientemente del hábito de la especie (generalista o especialista) (Lynch y Duellman, 1997), porque, en todo caso, limita el tamaño máximo de las presas, pero no implica que solamente sean consumidas presas de ese tamaño.

En resumen, existe una alta probabilidad de competencia por el microhábitat entre *D. microcephalus* y *S. vigilans*, pero sería necesario evaluar si existe un uso diferencial a lo largo de la noche o en la época reproductiva; mientras que la probabilidad de competencia trófica es baja. Los resultados obtenidos en este estudio representan parcialmente del uso de microhábitat y dieta de ambas especies en las dos lagunas de la Hacienda La Guáquira, ya que estuvo sesgado en términos de sexo y edad de los individuos capturados, tiempo (temporada de lluvia muy avanzada y cantidad de muestreos) y falta de información sobre la disponibilidad de las presas en el ambiente.

CONCLUSIONES

- Existe una alta probabilidad de competencia por el uso de microhábitat de ambas especies, pero una baja probabilidad de competencia por el recurso trófico.
- Las dos especies se alimentan únicamente de artrópodos (arácnidos e insectos), consumiendo algunas categorías de presas únicas y compartiendo otras. Las categorías de presas más importantes para *D. microcephalus* fueron Agelenidae, Tachinidae y *Lepidoptera, mientras que las más importantes de *S. vigilans* fueron Gryllidae, Cicadidae y Cicadellidae.
- Ambas especies comparten menos de la mitad de las categorías de presas identificadas en sus dietas en igual proporción, y la superposición de nicho es intermedia a baja, sugiriendo que a pesar de ser sintópicas la competencia por el alimento entre ambas podría ser escasa.
- No existe una correlación entre la morfometría de los individuos de ambas especies con el tamaño de la presa.

LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN FUTURAS

- Estimar la disponibilidad ambiental de presas en el sitio de muestreo y en otras localidades.
- Determinar la dieta en otras localidades del intervalo de distribución de ambas especies.
- Evaluar el uso del hábitat y microhábitat en otras localidades, durante la época de lluvia y a lo largo de la noche para establecer patrones en la actividad reproductiva de ambas especies.
- Realizar el estudio en un intervalo de varios años para así asegurar que la información obtenida es representativa de la ecología de las especies y no se deba a la ocurrencia de eventos estocásticos.
- Asegurar una colecta equitativa de individuos de ambos sexos, edad y actividad (amplexos y vocalización) para así poder determinar diferencias en el uso de los recursos.
- Realizar la identificación de los individuos al momento de su captura de manera que la información del microhábitat registrada se asocie con la información obtenida del individuo en el laboratorio.

BIBLIOGRAFÍA

- Alatalo, R. V. 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos* **37**: 199-204.
- Anderson, R. A., Karasov, W. H. 1981. Contrasts in energy intake and expenditure in sit-and-wait and widely foraging lizards. *Oecologia* **49**: 67-72.
- Anderson, A., Haukos, D., Anderson, J. 1999. Diet composition of three anurans from the Playa wetlands of northwest Texas. *Copeia* **1999**: 515-520.
- Armesto, O., Esteban, B., Torrado, R. 2009. Fauna de anfibios del Municipio de Cúcuta, Norte de Santander, Colombia. *Herpetotropicos* **5**: 57-63.
- Barrio-Amorós, C. L. 1998. Sistemática y biogeografía de los anfibios (Amphibia) de Venezuela. *Act. Biol. Venez.* **18**:1-93.
- Barrio-Amorós, C. L., Díaz de Pascual, A., Mueses-Cisneros, J., Infante, E., Chacón, E. 2006. *Hyla vigilans*, Solano, 1971, a second species of the genus *Scarthyla*, redescription and distribution in Venezuela y Colombia. *Zootaxa* **1349**: 1-18.
- Bevier, C. R. 1997. Breeding activity and chorus tenure of two neotropical hylids frogs. *J. Herpetol.* **32**: 607-611.
- Caldwell, J. P. 1996. The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frogs (Family Dendrobatidae). *J. Zool. (London)* **240**: 75-101.
- Caldwell, J. P., Vitt, L. J. 1999. Dietary asymmetry in leaf litter frogs and lizards 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.
- Colwell, R. K., Coddington, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. T. Roy. Soc. London B.* **345**: 101-118.
- Cope, E. D. 1886. Thirteenth contribution to the herpetology of tropical America. *Proc. Amer. Phil. Soc.* **23**: 271-287.
- Díaz, E. 2008. Composición de las dietas de *Rhinella beebei* y *Pleurodema brachyops* en los Llanos Orientales del Estado Anzoátegui. Tesis de Licenciatura. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Dixon, J. R., Staton, M. A. 1976. Some aspects of the biology of *Leptodactylus macrosternum* Miranda-Ribero (Anura, Leptodactylidae) of the Venezuelan llanos. *Herpetologica* **32**: 227-232.
- Dole, J. W., Durant, P. 1974. Movements and seasonal activity of *Atelopus oxyrhynchus* (Anura: Atelopodidae) in a Venezuelan cloud forest. *Copeia* **1974**: 230-235.
- Dole, J., Durant, P. 1977. Amphibian ecology of the Venezuelan Andes. *Herpetol. Rev.* **8**: 7.
- Donnelly, M. A. 1991. Feeding patterns of the Strawberry Poison Frog *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae). *Copeia* **1991**: 723-730.
- Duellman, W. E. 1967. Courtship isolating mechanism in Costa Rican frogs. *Herpetologica* **23**: 169-183.
- Duellman, W. E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Misc. Pub. Univ. Kans.* **65**: 1-352.
- Duellman, W. E., Trueb, L. 1986. Biology of Amphibians. McGraw-Hill, Nueva York.
- Duellman, W. E. 1993. Amphibians in Africa and South America: evolutionary history and ecological comparisons. Pp. 200-243. *En* Goldblatt, P. (ed.). Biological relationship between Africa and South America. Yale University Press.
- Duellman, W. E. 1997. Amphibians of La Escalera region, southeastern Venezuela: taxonomy, ecology and biogeography. *Sci. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kans.* **2**: 1-57.
- Duellman W. E. 2001. The Hylids frogs of Middle America. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Ithaca, New York.

- Duré, M., Kehr, A. 2001. Differential exploitation of trophic resources by two pseudid frogs from Corrientes, Argentina. *J. Herpetol.* **35**: 340-343.
- Emerson, S. B. 1985. Skull shape in frogs. Correlations with diet. *Herpetologica* **41**: 177-188.
- Evans, M., Lampo, M. 1996. Diet of *Bufo marinus* in Venezuela. *J. Herpetol.* **30**: 73-76.
- Fauth, J. E., Berbarido, J., Camara, M., Resetarits Jr., W. J., Van Buskirk, J., McCollum, S. A. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *Am. Nat.* **147**: 282-286
- Fouquette, M. J. Jr. 1968. Some frogs from the Venezuelan Llanos and the status of *Hyla misera* Werner. *Herpetologica* **24**: 321-325.
- González- Durán, G. A., Gutiérrez-Cárdenas, P. D. A., Escobar-Lasso, S. 2011. *Leptodactylus fragilis* (Mexican White-lipped Frog) diet. Natural History Notes. *Herpetol. Rev.* **42**: 583-584.
- González- Durán, G.A., Gutiérrez-Cárdenas, P. D. A., Escobar-Lasso, S. 2012. *Physalaemus pustulosus* (Tungara frog) diet. Natural History Notes. *Herpetol. Rev.* **43**: 124-125.
- Gordon, C. E. 2000. The coexistence of species. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **73**:175-198
- Hirai, T., Matsui, M. 2000. Myrmecophagy in a ranid frog *Rana rugosa*: specialization or weak avoidance to ant eating. *Zool. Sci.* **17**: 459-466.
- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* **59**: 67-77.
- Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *J. Theor. Biol.* **29**: 151-154.
- Jiménez, R., Bolaños, F. 2012. Use of food and spatial resources by two frogs of the genus *Dendropsophus* (Anura: Hylidae) from La Selva, Costa Rica. *Phyllomedusa* **11**: 51-62
- Kovács, T., Török, J. 1997. Determination of minimum sample size to estimate diet diversity in anuran species. *Herpetol. J.* **7**: 43-47.
- Labanick, G. M. 1976. Prey availability, consumption and selection in the cricket frog, *Acris crepitans* (Amphibia, Anura: Hylidae). *J. Herpetol.* **10**: 293-298.
- La Marca, E. 1992. Catálogo Taxonómico, Biogeográfico y Bibliográfico de las Ranas de Venezuela. *Cuadernos Geográficos* 9. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Lampo, M., Medialdea, V. 1996. Energy allocation pattern in *Bufo marinus* from two habitats in Venezuela. *J. Trop. Ecol.* **12**: 321-331.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton University Press, Princeton New Jersey.
- Lima, A. P. 1998. The effects of size on the diets of six sympatric species of postmetamorphic litter anurans in Central Amazonia. *J. Herpetol.* **32**: 392-399.
- Lima, A. P., Moreira, G. 1993. Effects of prey size and foraging mode on the ontogenetic change in feeding niche of *Colostethus stephni* (Anura: Dendrobatidae). *Oecología* **95**: 93-102.
- Lomolino, M., Riddle, B. R., Brown, J. H. 2006. Biogeography. 3th. Edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Lotzkat, S. 2007. Taxonomía y Zoogeografía de la Herpetofauna del Macizo de Nirgua, Venezuela. Tesis de Grado en el Departamento de Ciencias Biológicas Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt am Main.
- Lynch, J. D., Duellman, W. E. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactilydae) in western Ecuador: systematics, ecology and biogeography. *Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Spec. Publ.* **23**: 1- 236.
- Manzanilla, J., Fernández-Badillo, A, La Marca, E., Visbal, R. 1995. Fauna del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela: Composición y distribución de los anfibios. *Act. Cient. Venez.* **46**: 294-302.

- Measey, G. J., Royero, R. 2005. An examination of *Pipa parva* (Anura: Pipidae) from native and invasive populations in Venezuela. *Herpetol. J.* **15**: 291-294.
- Menéndez-Guerrero, P. A. 2001. Ecología trófica de una comunidad de anuros del Parque Nacional Yasuní en la Amazonía Ecuatoriana. Tesis de Pregrado, Facultades de Ciencias Exactas y naturales, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Menin, M., Rossa-Feres, D., Glaretta, A. 2005. Resource use and coexistence of two syntopic hylid frogs (Anura: Hylidae). *Rev. Bra. Zool.* **22**: 61-72.
- MINAMB. 2000. Primer informe de Venezuela sobre Diversidad Biológica. Oficina Nacional de Diversidad Biológica. Ediciones MINAMB. Caracas.
- Molina, C. 2003. Ecología de *Mannophryne herminae* (Boettger 1893) (Anura: Dendrobatidae) en la Cordillera de la Costa, Venezuela. Tesis Doctoral. Postgrado en Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela.
- Molina, C., Señaris, J.C., Lampo, M., Rial, A. (eds.), 2009. Anfibios de Venezuela. Estado del Conocimiento y Recomendaciones para su Conservación. Ediciones Grupo TEI, Primera Edición, Caracas, Venezuela.
- Muñoz-Guerrero, J., Serrano, V., Ramírez-Pinilla, M. P. 2007. Uso del microhábitat, dieta y tiempo de actividad en cuatro especies simpátricas de ranas hílidas neotropicales (Anura: Hylinae). *Caldasia* **29**: 413-425.
- Parmelee, J. R. 1999. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. *Sci. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kans.* **11**: 1-59.
- Patermina, A. Carvajal-Cogollo, J. E. Medina-Rangel, G. 2013. Anfibios de las ciénagas del departamento del César Pp. 499-509. En Rangel-Ch., J.O. (ed.) Colombia: Diversidad biótica XIII. Complejo cenagoso de Zapatosa y ciénagas del sur del César. Universidad de Colombia, Bogotá.
- Péfaur, J. E., Díaz de Pascual, A. 1982. Aspectos zoogeográficos de anfibios y saurios en los Andes Venezolanos. *Actas VIII Congr. Latin. Zool.*: 229-262.
- Péfaur, J. E., Díaz de Pascual, A. 1987. Distribución ecológica y variación temporal de los anfibios del estado Barinas, Venezuela. *Rev. Ecol. Latinoam.* **1**: 9-20.
- Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *P. Natl Acad. Sci. USA.* **71**: 2141-2145.
- Piñero, J., Durant, P. 1993. Dieta de una comunidad de anuros de la selva nublada en los Andes Merideños. *Ecotropicos* **6**: 1-9.
- Polis, G. A., Myers, C. A., Holt, R. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **20**:297-330.
- Powell, R., Parmelee, J. S., Rice, M. A., Smith D. D. 1990. Ecological observations on *Hemidactylus brooki haitianus* Meerwarth (Sauria: Gekkonidae) from Hispaniola. *Caribb. J. Sci.* **26**: 67-70.
- Pradiero, M. J. 1985. Aspectos ecológicos de una población de *Colostethus herminae* (Dendrobatidae) en la quebrada de La Guairita, Estado Miranda. Trabajo Especial de Grado. Universidad Simón Bolívar.
- Rivero-Blanco, C., Dixon, J. R. 1979. Origin and distribution of the herpetofauna of northern South America. Pp. 281-298. En Duellman, W. E. (ed.), The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution and Dispersal. Lawrence, Kansas: Monographs of the Museum of Natural History, University of Kansas N° 7, Kansas.
- Rodríguez, J. P., Rojas-Suárez, F. (eds.). 2008. Libro Rojo de la Fauna Venezolana. Tercera Edición. Provita y Shell Venezuela, S.A., Caracas, Venezuela.
- Rojas-Runjaic, F. J. M, Barrio-Amorós, C. L., Molina R. C., Señaris, J. C, Fedón, I.C. 2008. Notes on geographic distribution. Amphibia, Anura, Hylidae, *Scarthyla vigilans*: Range extensions and new states records from Delta Amacuro and Miranda states, Venezuela. *Check List* **4**: 301-303.
- Runemark, A., Perera, F., Carrero, J. C., Camacho Agüero, L. A., Medina, R., Jiménez, R., Hernández, V., De Los Llanos, V., Urrutia-Guada, V. 2005. Proyecto para el establecimiento de la Reserva Natural La Guáquira en el Cerro Zapatero, Estado Yaracuy. Departamento de Estudios Ambientales, Universidad Simón Bolívar, Sartenejas.
- Ryan, M. J. 1985. The Tungara Frog. A Study Sexual Selection and Communication. The University of Chicago Press, Chicago.
- Savage, J. M. 2002. The Amphibians and Reptiles of Costa Rica. University of Chicago Press, Chicago.

- Schoener, T.W. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* **49**: 704-726.
- Schoener, T.W. 1974. Some methods of calculating competition coefficients from resource-utilization spectra. *Am. Nat.* **108**: 332-340.
- Schoener, T.W. 1982. The controversy over interspecific competition. *Am. Sci.* **70**: 586-595.
- Señaris, J. C., Ayarzagüena, J. 2004. Contribución al conocimiento de la Anurofauna del Delta del Orinoco, Venezuela: Diversidad, Ecología y Biogeografía. *Mem. Fund. La Salle Cien. Nat.* **157**: 129-152.
- Smith, R., Silva, G. 1970. Claves para artrópodos terrestres latinoamericanos. Barquisimeto, Venezuela.
- Smith, J. M., Downie, J. R., Dye, R. F., Ogilvy V., Thornham, D. G., Rutherford, M. G., Charles, S. P., Murphy, J. C. 2011. Amphibia, Anura, Hylidae *Scarthyla vigilans* (Solano, 1971): Range extension and new country record for Trinidad, West Indies, with notes on tadpoles, habitat, behavior and biogeographical significance. *Check List* **7**: 574 -577.
- Solano, H. 1971. Una nueva especie del género *Hyla* (Amphibia: Anura) de Venezuela. *Acta Biol. Venez.* **7**: 211-218.
- Solé, M., Pelz, B. 2007. Do male tree frogs feed during the breeding season? Stomach flushing of five syntopic hylids species in Rio Grande do Sul, Brazil. *J. Nat. Hist.* **41**: 41-44.
- Staton, M. A., Dixon, R. J. 1977. The herpetofauna of the Central Llanos of Venezuela: noteworthy records, a tentative checklist and ecological notes. *J. Herpetol.* **11**: 17-24.
- Stebbins, R. C., Cohen, N. W. 1995. A Natural History of Amphibians. Princeton University Press, New Jersey.
- Strussmann, C., Ribeiro do Vale, M. B., Meneghini, M. H., Magnusson, W. E. 1984. Diet and foraging mode of *Bufo marinus* and *Leptodactylus ocellatus*. *J. Herpetol.* **18**: 138-146.
- Suárez, L. M. 1999. Caracterización de la composición taxonómica y dieta de la herpetofauna colectada en trampas de caída, ubicadas en algunas sabanas de *Trachypogon* sp. y bosques de *Pinus caribaea* en Uverito, Estado Monagas. Trabajo Especial de Grado, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela.
- Tárano, Z. 2010. Advertisement calls and calling habits of frogs from a flooded savanna of Venezuela. *S. Am. J. Herpetol.* **5**: 54-75.
- Toft, C., Duellman, W. E. 1979. Anurans of the lower Rio Lullapichis, Amazonian Peru: A preliminary analysis of community structure. *Herpetologica* **35**: 71-77.
- Toft, C. 1980a. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecología* **45**:131-141.
- Toft, C. 1980b. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: a comparison of wetter and drier sites. *Oecología* **47**: 34-38.
- Toft, C. 1981. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. *J. Herpetol.* **15**: 139-144.
- Toft, C. 1985. Resource Partitioning in Amphibians and Reptiles. *Copeia* **1985**: 1-21.
- Uriel, E., Aldás, J. 2005. Análisis Multivariante Aplicado. Thompson, España.
- Van Sluys, M., Rocha, C. F. 1998. Feeding habits and microhabitat utilization by two syntopic Brazilian Amazonian frogs (*Hyla minuta* and *Pseudopaludicola* sp.) *Rev. Bras. Biol.* **58**: 559-562.
- Van Sluys, M., D Rocha, C. F., Souza, M. B. 2001. Diet, reproduction, and density of the Leptodactylid Litter frog *Zachaenus parvulus* in an Atlantic Rain Forest of Southern Brazil. *J. Herpetol.* **35**: 322-325.
- Vignoli, L., Luiselli, L. 2011. Dietary relationships among coexisting anuran amphibians: a worldwide quantitative review. *Oecología* **169**:499-509.
- Vitt, L. J. 1990. The influence of foraging mode and phylogeny on seasonality of tropical lizard reproduction. *Papéis Avulsos Zool.* **37**: 107-123.

- Vitt, L. J. 1991. Ecology and life history of the scansorial arboreal lizard *Plica plica* (Iguanidae) in Amazonian Brazil. *Can. J. Zool.* **69**: 504-511.
- Vitt, L. J., Congdon, J. D. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. *Am. Nat.* **112**: 596-608.
- Vitt, L. J., Price, H. J. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica* **38**: 237-255.
- Wells, K. D. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Whitaker, Jr. J. O., Rubin, D., Munsee, J. R. 1977. Observations of food habits of four species of spadefoot toads, genus *Scaphiopus*. *Herpetologica* **33**: 468-475.
- Wiggins, D. A. 1992. Foraging success of leopard frogs (*Rana pipiens*). *J. Herpetol.* **26**: 87-88.
- Woolbright, L. L., Stewart, M. M. 1987. Foraging success of the tropical frog *Eleutherodactylus coqui*: the cost of calling. *Copeia* **1987**: 69-75.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, New Jersey.

Recursos electrónicos

- AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation. 2012, Berkeley, California (<http://amphibiaweb.org/>) (Consultada el 15 de Marzo de 2015).
- IUCN, 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2012.2. (<http://www.iucnredlist.org/>) Consultada el 25 de Febrero de 2013).
- Hammer, O., Harper, D., Ryan, P. 2001. PAST: Paleontological Statistics package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* **4**: 9.
- <http://www.mucubaji.com/guaquira> (Consultada el 22 Abril 2013).