

COMUNIDAD DE ANUROS EN AMBIENTE DE SABANA DE LA CORDILLERA DE LA COSTA DE VENEZUELA

Israel Cañizales

Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET), Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. israel.canizales@ciens.ucv.ve

RESUMEN

Se analizó la estructura y composición de la comunidad de 12 especies simpátricas de anuros en un ambiente de sabana del Tramo Central de la Cordillera de la Costa al norte de Venezuela. Se capturaron 621 individuos, 52,50% correspondieron a machos y 47,50% a hembras. Las especies identificadas en este estudio son de amplia distribución. La familia Hylidae fue la de mayor diversidad, con 7 especies y el 64,25% de todos los individuos capturados. La especie que aportó el mayor número de individuos fue *Engystomops pustulosus* con 149 individuos. La riqueza específica en el área muestreada representa un 13,95% con respecto a la Cordillera de la Costa y un 3,24% para Venezuela. El trabajo se realizó empleando la técnica de muestreo de búsqueda libre y sin restricciones entre junio de 2010 a junio de 2013 en un área de 25 km², tanto en época de lluvia como de sequía. Se determinó que existe diferencia estadística significativa en las abundancias de las especies entre las épocas de muestreo (ANOVA $F = 4,632$; $P = 0,04$). Los datos de uso de microhábitat y la altura de la percha fueron registradas para cada animal. El hábitat arbustivo presentó el valor máximo de diversidad ($H' = 1,39$; $J' = 0,87$) con una riqueza específica de cuatro (33,34%) especies, seguido por el hábitat terrestre ($H' = 1,10$; $J' = 0,89$) con tres (25%) especies, el hábitat acuático ($H' = 0,69$; $J' = 0,10$) con dos (16,66%) especies. Las diferencias encontradas entre especies pueden estar asociadas al tipo de sustrato, época del año y la cobertura vegetal. Sin embargo, se determinó que no existe diferencia estadística significativa entre estos (ANOVA $F = 1,500$; $P = 0,201$).

Palabras clave: Anuros, Comunidad, Hábitat, Diversidad, Venezuela.

Anuros community in savannah environment in the Cordillera de la Costa of Venezuela

Abstract

The structure and composition of the community of 12 sympatric species of anurans were analyzed in a savannah environment of the Cordillera de la Costa in northern Venezuela by collecting specimens by a free and unrestricted search procedure between June 2010 and June 2013 in an area of 25 km², both during the rainy and dry seasons. Data on microhabitat use and height of the perch were recorded for each animal. 621 individuals were captured, 52.50% males and 47.50% females. The species identified in this study are widely distributed. The Family Hylidae was the most diverse, with 7 species representing 64.25% of all captured individuals. The most abundant species was *Engystomops pustulosus* with 149 individuals. The specific richness in the sampled area compared to the Cordillera de la Costa represents 13.95% and 3.24% for Venezuela. There was a

significant statistical difference in abundances of the species between the seasons (ANOVA $F = 4.632$, $P = 0.04$). The bush habitat presented the maximum value of diversity ($H' = 1.39$, $J' = 0.87$) with a specific richness of four (33.34%) species, followed by the terrestrial habitat ($H' = 1.10$, $J' = 0.89$) with three (25%) species, and the aquatic habitat ($H' = 0.69$, $J' = 0.10$) with two (16.66%) species. The differences found between species can be associated with type of substrate, time of year and vegetation cover. However, there was no significant statistical difference between them (ANOVA $F = 1.500$, $P = 0.201$).

Keywords: Anurans, Community, Habitat, Diversity, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

De forma habitual se ha propuesto como factores que rigen la composición de especies en una comunidad a la dinámica de parches (Ricklefs y Schluter, 1993), la hipótesis evolutiva (Holt *y col.*, 2003), los procesos estocásticos (Tilman, 2004), los efectos espaciales (Parris 2006, Ernst y Rödel, 2008), la perturbación (Ernst y Rödel, 2005, 2006; Gardner *y col.*, 2007a), el clima (Kopp y Eterovick, 2006; Gardner *y col.*, 2007b), las interacciones interespecificas, incluyendo la competencia y depredación (Yu *y col.*, 2001), así como las características del hábitat. A nivel local el mutualismo (Ricklefs y Schluter, 1993), mientras que, a escala regional, los factores filogenéticos, evolutivos y eventos biogeográficos (Vitt y Zani, 1996; Zimmerman y Simberloff, 1996). Del mismo modo la composición, distribución y abundancia de especies estarían limitadas por condiciones ambientales tales como la disponibilidad de nutrientes, la estructura física del hábitat y de las variaciones de humedad y temperatura (Parris, 2006). La forma precisa en que cada uno de estos procesos interactúan para determinar la dinámica de una comunidad varía de un caso a otro. En este sentido, Bastazini *y col.* (2007) señalan que hay poca evidencia concreta sobre la influencia de las precipitaciones como factor principal en la estructuración de las comunidades de anuros en general. Del mismo modo los diversos grados de segregación entre especies de la misma comunidad serían el resultado de la estructura de la vegetación relacionada con el tipo de suelo y el cuerpo de agua (Bastazini *y col.*, 2007) y el tamaño de la charca o estanque (Werner *y col.*, 2007a, b).

Por su parte, Vellend (2010) señala a la especiación y a la dispersión como los procesos de incorporación de nuevas especies a las comunidades, mientras que la abundancia relativa de estas especies se establece posteriormente por la deriva y la selección. La influencia de la dispersión en la dinámica de la comunidad depende del tamaño y la composición de las comunidades de donde provienen los dispersores y de aquellas en las que se dispersan (Ricklefs y Schluter, 1993; Caley y Schluter, 1997; Morin, 1999). Históricamente los anfibios se consideran uno de los grupos con menor capacidad de dispersión debido a su dependencia a la humedad y a

su vulnerabilidad a la desecación ya que la movilización sobre todo a través de paisajes áridos puede ser peligrosa. La filopatría parece ser la mejor opción para este grupo de vertebrados (Duellman y Trueb, 1994). Sin embargo, aunque muchas especies de anuros son filopátricos en su fase adulta algunos individuos de una población tienen la capacidad para dispersarse a distancias relativamente largas (Smith y Green, 2005). De acuerdo con estos autores, al menos un individuo en una población de anuros debería ser capaz de desplazarse entre 11 a 13 kilómetros. Por su parte, Petranka y Holbrook (2006) señalan que los anuros rara vez se dispersan más de 2 a 3 kilómetros.

En el Neotrópico reside cerca de un tercio de las especies de anuros conocidas en el mundo (Duellman y Trueb, 1994). Las temperaturas medias, las altas precipitaciones y la heterogeneidad vegetal generan condiciones climáticas que favorecen su diversidad y abundancia, ofreciéndoles diversos sitios de refugio, reproducción y alimentación (Duellman y Trueb, 1994, Bastazini *y col.*, 2007, Werner *y col.*, 2007a, b). Con respecto a la distribución espacial, esta la determina la interacción que existe entre las características físicas del hábitat, los requerimientos fisiológicos de cada especie y la disposición de los recursos (Zimmerman y Simberloff, 1996; Lima y Magnusson, 1998; Cáceres y Urbina, 2009). Adicionalmente, las diferencias en los ciclos reproductivos y en los patrones de actividad o la plasticidad en el comportamiento de las distintas especies son parámetros importantes en la diversidad y la coexistencia temporal de las comunidades de anuros (Zimmerman y Simberloff, 1996; Lima y Magnusson, 1998; Silva *y col.*, 2011). En el caso de anuros presentes en ambientes donde los niveles de humedad puedan fluctuar y el régimen de lluvias sea escaso, estos enfrentan el reto de encontrar la humedad adecuada que permita el desarrollo tanto de los estadios larvarios como de los adultos (García *y col.*, 2005; Zorro Ceron, 2007; Wells, 2007; Fonseca Ribeiro De Oliveira y Eterovick, 2010).

En general, los anuros por ser un grupo abundante, diverso y fácil de muestrear permiten la evaluación del impacto de la fragmentación del paisaje. Al ser depredadores de invertebrados y presa primordial en la dieta de diferentes tipos de vertebrados también participan en el flujo de energía dentro de los ecosistemas (Acosta-Galvis, 2000). Debido a sus características fisiológicas y etológicas factores ambientales como la temperatura, la precipitación y la humedad relativa del aire limitan su distribución ecológica y geográfica generando cambios sobre las poblaciones (Duellman y Trueb, 1994; García *y col.*, 2005; Gardner *y col.*, 2007b; Zorro Ceron, 2007; Wells, 2007; Cáceres y Urbina, 2009; Fonseca Ribeiro De Oliveira y Eterovick, 2010). Urbina-Cardona *y col.* (2014) señalaron que los paisajes fragmentados resultado de la actividad agrícola debido a la deforestación de coberturas naturales resultan en una gran limitante para el desarrollo de la riqueza de especies de anfibios por la baja

conectividad entre fragmentos. Estudios comparativos de comunidades de anuros en bosques perturbados y prístinos del neotrópico y trópico africano demostraron que la estructura espacial es de mayor importancia (Ernst y Rödel, 2006).

En Venezuela se encuentra cerca de 5% de la diversidad de anfibios del planeta (Angulo *y col.*, 2006; Molina *y col.*, 2009). Con una riqueza de 387 especies, 370 anuros (ranas y sapos), 10 cecilidos y siete salamandras (Barrio-Amorós *y col.*, 2019), más de la mitad son especies endémicas en el país (Molina *y col.*, 2009). Para la Cordillera de la Costa o Cordillera Central están reportadas 45 especies de anuros (Molina *y col.*, 2009). Esta variedad es resultado de las características geográficas, climáticas y orográficas presentes en el país, las cuales han generado una amplia heterogeneidad de hábitats óptimos para las diferentes especies. Por consiguiente, el presente estudio tiene como objetivos contribuir al conocimiento de la riqueza y abundancia de anuros en un ambiente de sabana y analizar la estructura y composición de una comunidad de anuros.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio. El estudio se realizó en la vertiente noroccidental del Cerro Zapatero (Macizo de Nirgüa), de la Cordillera de la Costa al norte de Venezuela (10°20'4" Norte, 68°39'17" Oeste) en la Hacienda Guáquira con una superficie de 2.500 hectáreas, que se extienden entre los 100 y 1.400 msnm, que varían desde sabanas hasta bosques nublados. La región presenta un régimen climático monomodal, con una estación de sequía de febrero a abril y otra de lluvias de mayo a enero con promedios de precipitación mensual de 100 a 150 mm, y anual cercano a los 1.400 mm. La temperatura promedio anual es 27°C, con variación diaria comprendida entre $\pm 9,5^\circ\text{C}$ (Runemark *y col.*, 2005; Lotzkat, 2007) (Figura 1). El área muestreada localizada entre los 100 y 120 msnm fue de 25 km² conformada por parcelas con vegetación en varias fases de sucesión, destinadas a cultivos y pastoreo de ganadería semiextensiva, caminos de tierra inundados con charcas sin vegetación, bordes de bosque, sabanas abiertas con vegetación secundaria, sabanas inundadas y lagunas cubiertas de arbustos densos.

Trabajo de campo. Los animales se recolectaron empleando la técnica de muestreo de búsqueda libre y sin restricciones (Angulo *y col.*, 2006), este método es eficiente para obtener el mayor número de individuos y especies en el menor tiempo. Las capturas las realizaron dos personas de forma manual, utilizando lámparas de mano y red de malla con mango durante diferentes meses entre junio de 2010 y junio de 2013. A fin de optimizar y ampliar la captura de animales las actividades se realizaron

tanto en la época de sequía como de lluvia, coincidiendo con las fases de luna menguante o creciente menguante y luna nueva. Se hicieron caminatas o recorridos nocturnos, durante dos noches consecutivas, entre las 19:00 y las 00:00 horas en diferentes situaciones meteorológicas, tipos de vegetación y considerando la altura hasta dos metros. Los datos de uso de microhábitat como tipo de sustrato (suelo, vegetación, tipo de plantas) y la altura de la percha (altura desde el suelo o desde la superficie del agua), temporada (época de sequía o lluvias) fueron registradas para cada animal. Los animales recolectados fueron mantenidos temporalmente de manera individual en bolsas y recipientes plásticos cerrados para su identificación y posterior sacrificio. Para ésto se utilizó una solución de alcohol etílico 10% más 20 c.c. de lidocaína con epinefrina al 2% por ser rápida, eficaz y no provoca dolor o sufrimiento alguno. Posteriormente los ejemplares fueron fijados en formalina 10% y almacenados en solución de alcohol etílico 70% y depositados en el Laboratorio de Ecología y Manejo de Fauna Silvestre del Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET) de la Universidad Central de Venezuela (UCV).

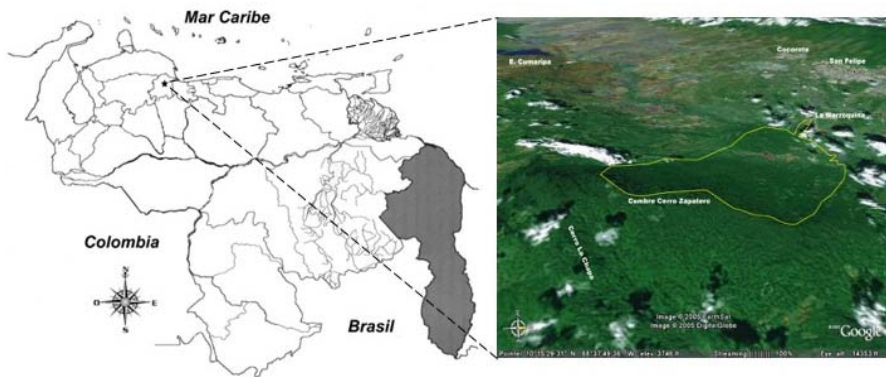


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio. La estrella negra señala la posición relativa. La línea verde indica la poligonal de la Hacienda Guáquira. Coordenadas en la figura.

Trabajo de laboratorio. El arreglo y listado de la composición taxonómica se realizó con base en las descripciones de Rivero (1961), Solano (1971), Lotzkat (2007), Barrio-Amorós (2009), Heyer y de Sá (2011) y Rojas-Runjaic *y col.* (2018).

Análisis de datos. Esfuerzo de captura: se evaluó usando el número de horas empleadas en el trabajo de campo en relación con el número de personas que participaron en el muestro y que se expresa en horas/hombre. Éxito de captura: se cuantificó como el número de individuos (n) atrapados por unidad de tiempo, expresado en individuos/hora. Abundancia relativa: se tuvo en cuenta el número de

individuos capturados por especie en relación con el índice de esfuerzo de captura. Caracterización de hábitat: las especies de anuros identificadas se ordenaron en categorías por tipo de sustrato y altura de la percha en el que se observaron. Estructura de la comunidad: se analizó de acuerdo con su riqueza y diversidad. Se realizaron curvas de acumulación de especies para estimar la precisión del esfuerzo de muestreo, empleando el programa EstimateS v 8.0.0 (Colwell, 2006). Para medir la diversidad total encontrada se utilizó el índice de Shannon-Wiener (H'). El grado de igualdad de las abundancias de las diferentes especies en la comunidad se calculó mediante el índice de Pielou (J). Se generaron diagramas de distribución de abundancia por época del año y tipo de hábitat. Para evaluar el efecto de la estacionalidad y los tipos de hábitat se utilizó el análisis de varianza ($p \leq 0,05$).

RESULTADOS

Se capturaron 621 individuos, 326 (52,50%) machos y 295 (47,50%) hembras, pertenecientes a 12 especies de anuros. El esfuerzo de captura fue de 140 horas/hombre, con un éxito de captura de 4,44 individuos/hora. Estas se agrupan en 3 familias: Bufonidae (1 especie), Hylidae (7 especies) y Leptodactylidae (4 especies). En cuanto al tipo de hábitat las especies identificadas se agruparon en seis categorías (Tabla 1).

Tabla 1. Riqueza y abundancia por especies capturadas indicando el tipo de hábitat. (n) = número de individuos capturados, (AR) Abundancia Relativa = número de individuos capturados/horas/hombre.

Especie	Familia	n	AR	Hábitat
BUFONIDAE				
<i>Rhinella marina</i>		40	0,29	T
HYLIDAE				
<i>Boana xerophylla</i>		51	0,36	Aa
<i>Boana punctata</i>		113	0,81	Ar
<i>Dendropsophus luteoocellatus*</i>		17	0,12	Ar
<i>Dendropsophus microcephalus</i>		129	0,92	Ar
<i>Phyllomedusa trinitatis*</i>		14	0,10	Ao
<i>Scarthyla vigilans</i>		56	0,40	Ar
<i>Scinax rostratus*</i>		19	0,14	Ta
LEPTODACTYLIDAE				
<i>Engystomops pustulosus*</i>		149	1,06	Ac
<i>Leptodactylus insularum*</i>		2	0,01	Ac
<i>Leptodactylus fuscus</i>		19	0,14	T
<i>Pleurodema brachyops</i>		12	0,09	T
Total:		621	4,44	

Aa = Arbóreo-arbustivo, Ac = Acuático, Ao = Arbóreo, Ar = Arbustivo, T = Terrestre, Ta = Terrestre-arbustivo.
*Ausente en la época de sequía.

El total de especies en este estudio se categorizaron como especies de amplia distribución (Molina y col., 2009). Los géneros *Boana*, *Dendropsophus* y *Leptodactylus* presentaron dos especies cada uno. Las especies que aportaron mayor número de individuos fueron *Engystomops pustulosus* (Lynch, 1970) con un total acumulado de 149 y una abundancia relativa de 1,06 individuos capturados/horas/hombre que representa 23,99% del total de capturas, *Dendropsophus microcephalus* (Cope, 1866) con 129 individuos (20,77%), 0,92 individuos capturados/horas/hombre, *Boana punctata* (Schneider, 1799) con 113, individuos (18,20%), 0,81 individuos capturados/horas/hombre. Las nueve especies restantes representan 37,04% del total de capturas.

La curva de acumulación de especies en función del esfuerzo de muestreo y los estimadores no paramétricos empleados (Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2) muestra una curva ascendente, directamente proporcional al tiempo, desde el inicio del muestreo hasta alcanzar las 60 horas/hombre donde alcanza una asíntota hasta las 120 h/h, donde registramos un máximo de 12 especies. El número de especies predichas por los estimadores de riqueza: Chao 2 (12 spp.), Jackknife 1 (12,86 spp.) y Jackknife 2 (12,98 spp.) no difieren significativamente con la riqueza observada (Figura 2). El valor del índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') fue de 2,07 y el índice de equidad de Pielou (J') fue de 0,83, indicando que algunas especies están mejor representadas que otras.

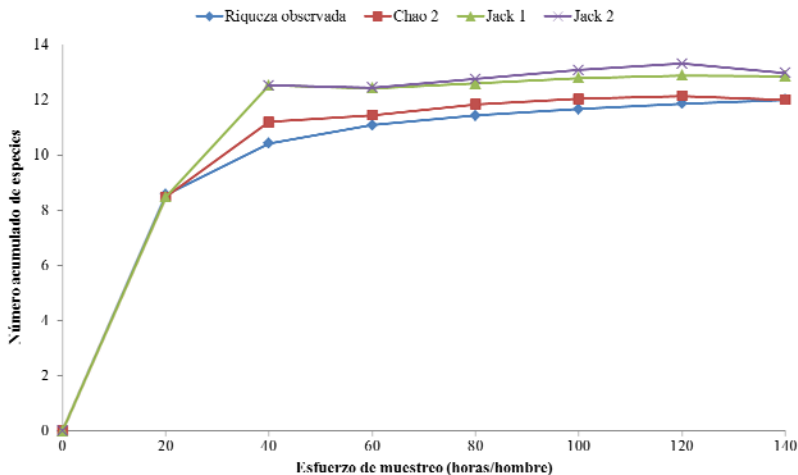


Figura 2. Curva de acumulación especies de anuros observados y curvas para los estimadores no paramétricos de máxima riqueza Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2 en el área de estudio.

De la riqueza total de especies registrada (n= 12), 41,67% no se observaron en el período de sequía (Tabla 1). *E. pustulosus* con 149, *D. microcephalus* con 124 y *Scarthyla vigilans* (Solano, 1971) con 52 aportaron el mayor número de individuos en época de lluvia. *B. punctata* (Schneider, 1799) aportó el mayor número de individuos en temporada de sequía con 87 (Figura 3). Se determinó que existe diferencia estadística significativa en las abundancias de las especies entre las épocas de muestreo (ANOVA F = 4,632; P= 0,04; n= 621).

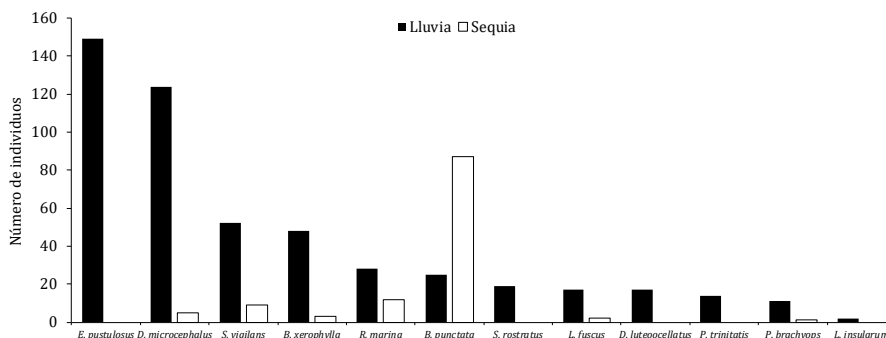


Figura 3. Abundancia anuros capturados en época de lluvia y sequía.

Con respecto a la distribución espacial en cuanto a la altura de percha, *D. microcephalus* y *S. vigilans* se localizaron entre 20 a 90 cm sobre el nivel del suelo, *Dendropsophus luteoocellatus* entre 40 a 90 cm y *B. punctata* entre 90 a 120 cm principalmente en vegetación variable, compuesta por gramíneas y arbustos emergentes del nivel del agua, generalmente cercanos a la orilla de estanques y lagunas. *Boana xerophylla* en campo abierto entre 0 a 160 cm sobre el pasto, arbustos o árboles en zonas inundadas. *Scinax rostratus* entre 20 a 40 cm en vegetación baja en los bordes de los estanques temporales o permanentes cerca del bosque. *Phyllomedusa trinitatis* se encontró sobre los cuerpos de agua natural y artificial en ramas de árboles entre 90 a 180 cm. *Leptodactylus fuscus* y *Leptodactylus insularum* se localizan en el suelo seco o tierra húmeda y en ocasiones en charcas poco profundas, expuestos o escondidos en la hierba, cerca de una madriguera o una depresión en el suelo. *Rhinella marina* se encontró activo sobre todo en vegetación secundaria abierta en el suelo seco o tierra húmeda. *Pleurodema brachyops* se encontró expuesto en caminos de tierra y en ocasiones en charcos efímeros con vegetación o no en hábitats naturales o perturbados (corrales de ganado). *E. pustulosus* flota libremente en el agua en sabanas o caminos de tierra inundada, incluso en huellas de ganado vacuno llenos de agua.

Los valores de diversidad y equidad registran diferencias para cada tipo de hábitat. El hábitat arbustivo con una riqueza específica de cuatro especies (33,34%) presenta el valor máximo de diversidad ($H' = 1,20$; $J' = 0,86$), seguido por el hábitat terrestre ($H' = 0,98$; $J' = 0,89$) con tres (25%) especies y el hábitat acuático ($H' = 0,07$; $J' = 0,10$) con dos (16,66%) especies. Los hábitats arbóreos, arbóreo–arbustivo y terrestre–arbustivo albergan una especie cada uno, equivalente al 25% restante de las especies. En términos de abundancia asociada al tipo de hábitat, los hábitats arbustivo, acuático, terrestre y arbóreo–arbustivo presentaron el mayor número de individuos con 315 (50,72%), 151 (24,32%), 71 (11,43%) y 51 (8,21%), respectivamente. Los hábitats terrestres–arbustivo y arbóreo albergaron 19 (3,06%) y 14 (2,25%) individuos restantes de los presentes en el área de trabajo (Figura 4). Sin embargo, se determinó que no existe diferencia estadística significativa entre estos (ANOVA $F = 1,500$; $P = 0,201$; $n = 621$).

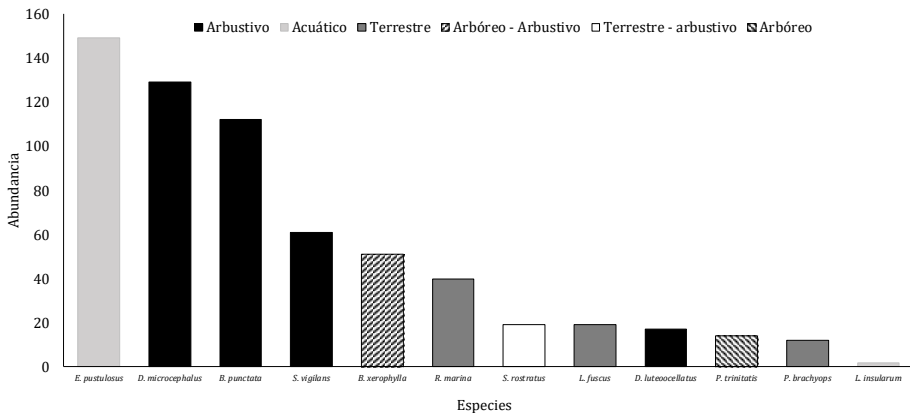


Figura 4. Abundancia de anuros capturados por tipo de hábitat.

DISCUSIÓN

A la fecha de hoy, en Venezuela no existe información documentada específica sobre los efectos que genera la agricultura y la ganadería en la declinación de la diversidad y de algunas poblaciones de anuros en ecosistemas de sabanas naturales. No obstante, las actividades antropogénicas que causan la pérdida y deterioro del hábitat se señalan como las principales amenazas que enfrentan los anfibios neotropicales (Angulo y col., 2006).

El presente estudio describe algunos aspectos de la estructura comunitaria para 12 especies de anuros encontradas en las tierras bajas de la Hacienda Guáquira. La riqueza específica en el área muestreada corresponde a 36,36% del total general (Lotzkat, 2007, Rojas-Runjaic *y col.*, 2018). En cuanto a la riqueza específica en comparación con la Cordillera de la Costa representa un 13,95% y 3,24% para Venezuela (Barrio-Amorós *y col.*, 2019). La familia Hylidae fue la mejor representada en este estudio, tanto en riqueza (7 especies) como en abundancia (399), representando 58,34% y 64,25% respectivamente de la captura total. Este resultado concuerda con lo propuesto por Faivovich *y col.* (2005), quienes mencionan que Hylidae es considerada la familia más diversificada la cual ocupa diferentes ambientes debido a su amplia variedad de modos de reproducción y a sus requerimientos ecológicos. A ésta le siguen las familias Leptodactylidae (4 especies) y Bufonidae (1 especie). Este patrón de riqueza por familia se corresponde con los trabajos de Acuña-Vargas (2016) para la Guajira colombiana y de Ilha y Dixo (2010), Waldez *y col.* (2013), y Menin *y col.* (2017) para diferentes tipos de ambientes en la Amazonia brasileña, a diferencia de los resultados de Rodríguez-Cardozo *y col.* (2016) para un ambiente de bosque húmedo tropical en la Amazonia colombiana, de Oliveira *y col.* (2018) para un ambiente semi-árido en la región nordeste de Brasil donde la familia Leptodactylidae presenta el mayor número de especies. Esto puede estar relacionado con el hecho de que los hílidos presentan una mayor segregación vertical en relación con las familias Bufonidae, Leptodactylidae de hábitos terrestres. Los géneros *Boana*, *Dendropsophus* y *Leptodactylus* estuvieron representados por dos especies cada uno.

Aunque el esfuerzo de captura permitió registrar ~71,00% de las especies reportadas por Lotzkat (2007) para el ambiente de sabana, se evidencia la necesidad de realizar evaluaciones periódicas en el área de estudio para corregir, confirmar o enriquecer los registros en particular a los referentes a especies raras y crípticas. Sin embargo, la curva de acumulación de especies se estabiliza en el número máximo de 12 especies, lo que indica que este no incrementará al aumentar el esfuerzo de muestreo, adicionalmente el número de especies predichas por los estimadores no paramétricos empleados no difieren de manera significativa con la riqueza observada.

Aun cuando todas las especies estudiadas son simpátricas, su abundancia varió en el tiempo y presentaron mayor actividad durante la época de lluvia. Un resultado similar fue encontrado por Rivero y Dixon (1979) y Bertoluci (1998) en diferentes comunidades de anuros, donde la actividad de las especies no siempre fue sincrónica. El régimen atípico de lluvias de los últimos diez años también podría haber afectado la presencia de anuros durante los muestreos. Aunque el recurso acuático se

mantiene relativamente estable durante todo el año debido a la existencia de cuerpos de agua permanentes, naturales y artificiales, algunas especies no se observaron o no se escucharon durante la estación seca. Así, la época de lluvias en esta área, y no la presencia de cuerpos de agua, parece estar directamente relacionada con la mayor riqueza y abundancia de especies con modos reproductivos asociados a estanques, charcos y lagunas. De manera similar, Bertoluci (1998) indica que la abundancia de especies en el neotrópico se relaciona con la estación de lluvias, la cual favorece la reproducción de algunas de las especies durante muchos meses en esta estación.

Boana xerophylla, *D. microcephalus* y *R. marina* presentan una actividad reproductiva asociada al inicio de la temporada de lluvias. *D. microcephalus* es activa durante casi toda la durante la época de lluvias, mientras que temporada *S. vigilans* es activa durante un corto período de tiempo. Aunque los machos estudiados de estas especies estaban maduros sexualmente durante la época de lluvia, su actividad y la presencia de hembras reproductivas no siempre fueron sincrónicas. Las especies de hílidos estudiadas se observaron activas en la noche sobre la vegetación que rodea los cuerpos de agua, esta característica es compartida por los hílidos en contraste con otras familias, de bajas altitudes como leptodactílidos y bufónidos, excepto *B. xerophylla* que ocasionalmente se observó en el suelo o en la hojarasca del bosque. En hílidos el nido de espuma protege tanto los huevos como los renacuajos contra la desecación y la depredación teniendo un desarrollo larval rápido (Lynch, 2006). Muchas especies en este hábitat no se reproducen continuamente durante la estación de lluvias; algunas se reproducen sólo por unos días al año y sus patrones reproductivos representan un tipo de reproducción oportunista y explosiva, mientras que otras continúan reproduciéndose todo el tiempo, excepto en la estación seca. En el caso de *R. marina* su modo reproductivo con la postura de numerosos huevos pequeños y pigmentados, le permite absorber más calor y tener una metamorfosis rápida (2 días en promedio) protegiéndose a la vez de la radiación ultravioleta (Downie y col., 2004). De tal forma que *R. marina* selecciona una gran variedad de sitios para la ovoposición como son las charcas efímeras en áreas abiertas o canales de riego y caños de desagüe asociados a las actividades antrópicas. Cuando especies de diferentes tamaños son sincrónicas en tiempo de actividad y reproducción durante la época de lluvias, el tamaño corporal parece tener alguna relación con el uso del microhábitat, ya que favorece la segregación de especies, existiendo una mínima interacción, es decir, especies de tamaño corporal pequeño ocupan microhábitats diferentes a los de las especies más grandes. En este sentido, el grado de solapamiento entre especies de tamaños similares en la época de lluvias fue bajo, lo que sería un

indicativo de que no todas las especies son activas simultáneamente; cuando el tiempo de actividad de cada una de las especies coincide, el recurso espacial es utilizado de tal manera que el solapamiento en los nichos trófico y espacial es mínimo.

Desde un punto de vista espacial, la distribución y distancia mostrada entre especies probablemente obedezca a factores como especialización en el uso de recursos y comportamiento, aunque existen algunas zonas de solapamiento. La distribución temporal de las especies y las diferentes historias de vida (Ernst y Rödel, 2006) también afectan la partición del hábitat y la riqueza de especies. En términos de uso de hábitat, Leptodactílidos y bufónidos son más propios de microhábitats terrestres ocupando el suelo del bosque (Lima y Magnusson, 1998, Muñoz-Guerrero *y col.*, 2007) o en cámaras subterráneas (Táranó, 2010). Las especies identificadas en este estudio se ajustan a estas afirmaciones. *R. marina* es exitosa en sitios altamente alterados debido a su piel gruesa y tuberculada y a su toxicidad que le ayuda a evitar la pérdida de agua y a los depredadores. *E. pustulosus* fue el más generalista, ocupando hábitats naturales y antrópicos (por ejemplo, sabanas inundadas y bordes de bosque). *P. brachyops* fue la única especie que se encontró o asoció a hábitats perturbados temporales (por ejemplo, caminos de tierra y lagunas en corrales de ganado) en lugar de los hábitats naturales. La preferencia por estos cuerpos de agua está probablemente asociada con una reducida o nula competencia con heteroespecíficos durante el desarrollo del renacuajo (Petranka *y col.*, 1994). Esta preferencia puede ser incidental (no adaptativa), ya que estos a menudo son alterados por el ser humano y el ganado.

En este estudio las especies de hílidos se encontraron en áreas abiertas arboladas sobre vegetación en estratos bajo y medio principalmente. Se desconoce la influencia del efecto de borde como factor en la estructura y composición de la comunidad. Es apropiado resaltar que *D. microcephalus*, *D. luteoocellatus* y *S. vigilans* comparten microhábitats similares. Como ya se mencionó, en el caso de hílidos neotropicales, el solapamiento en el uso de microhábitats es minimizado en relación con sus requerimientos tróficos y por diferencias en relación con el tamaño corporal, los cuales disminuyen la competencia interespecífica. Esto último se ha observado principalmente cuando las especies son estacionales y activas en tiempos similares (Muñoz-Guerrero *y col.*, 2007).

La altura de la percha es otro factor de segregación en el caso de especies de tamaño corporal similar. En este estudio, *B. punctata*, *B. xerophylla* y *S. rostratus* generalmente usan los mismos microhábitats, sin embargo, cuando estas especies se encuentran de manera simultánea, la primera se encuentra entre los 90 y 120 cm en vegetación compuesta por gramíneas y arbustos cerca de la orilla de estanques y lagunas, seguida de

B. xerophylla que se observa desde el nivel del suelo en campo abierto o sobre el pasto o en ramas de arbustos o árboles hasta los 2 metros de altura, mientras que *S. rostratus* está en vegetación baja en los bordes de los estanques temporales o permanentes cerca del bosque entre los 20 y 40 cm. Así mismo, cada una tiene un patrón temporal de actividad diferente, siendo más extendido el de *B. xerophylla*. Un patrón similar fue encontrado por Muñoz-Guerrero *y col.* (2007) al sur del departamento del Magdalena en Colombia. Con respecto a *D. luteoocellatus*, *D. microcephalus* y *S. vigilans* la altura de percha se ubicó entre los 20 a 90 cm sobre vegetación gramínea, sólo *D. microcephalus* y *S. vigilans* fueron sincrónicas coincidiendo en muchos casos en la misma planta con pocos centímetros de separación y en ningún momento se observó comportamiento agonístico entre las especies. Aunque esta observación coincide con lo señalado por Fonseca-Pérez *y col.* (2017) existen diferencias en la altura de percha registrada de $24 \pm 16,2$ cm para *S. vigilans* y $22,7 \pm 9,5$ para *D. microcephalus*. Por su parte, Muñoz-Guerrero *y col.* (2007) encontraron evidencias de segregación espacial entre *S. vigilans* y *D. microcephalus* en cuanto a altura de percha y tipo de vegetación. Los resultados presentados aquí no permiten afirmar la existencia de segregación.

El patrón de abundancia se caracterizó por presentar un conjunto de especies abundantes y otras poco frecuentes o raras. La fracción dominante de la comunidad está conformada por tres especies (*B. xerophylla*, *D. microcephalus* y *E. pustulosus*) cuyas abundancias constituyen 62,96% del total registrado, por encima de los cien individuos seguido de *B. xerophylla*, *S. vigilans* y *R. marina*, con abundancias de entre 40 y 56 individuos; el resto de las especies: *D. luteoocellatus*, *L. fuscus*, *L. insularum*, *P. brachyops*, *P. trinitatis* y *S. rostratus*, presentaron abundancias que se consideran como moderadas a bajas. La especie dominante fue *E. pustulosus*; esta especie es considerada generalista y parece adaptarse a cambios en el hábitat y se asocia a localidades con perturbación intermedia. La especie poco frecuente o rara fue *L. insularum* ya que esta representada por dos individuos. La mayor riqueza y abundancia de especies se encontró en el hábitat arbustivo; lo cual podría sugerir una fuerte sobreposición entre las especies a causa de la poca variación en el uso de los diferentes sustratos. Sin embargo, estos resultados difieren de lo reportado por Cardoso *y col.* (1989) quienes reportan mayor riqueza y abundancia de estas especies y otras congénéricas en el hábitat terrestre, tal vez producto de la baja heterogeneidad ambiental de las lagunas muestreadas, que se encuentran rodeadas de pastizales de gramíneas como el principal tipo de vegetación marginal.

Finalmente, y considerando que fue en la época de sequía en la cual se registró la menor riqueza de especies en comparación con la época de lluvias, se podría explicar que la abundancia y distribución espacial y temporal de las poblaciones de anfibios estudiadas podrían estar

determinados por la disponibilidad y acceso del recurso alimenticio. Asimismo, podría señalarse de acuerdo con observaciones personales, que la distribución de las especies en el área de estudio tiene una fuerte relación con la humedad relativa del aire. Aquellas especies que ocupan los mismos microhábitats, la altura de percha no parece determinar la coexistencia sino la estructura y cobertura vegetal. En el área de estudio, en la época de lluvia el grado de solapamiento es bajo debido a que no todas las especies son activas simultáneamente, sobre todo en las especies de tamaño similar, las cuales tienen patrones de actividad diferentes. Sin embargo, si coincide el tiempo de actividad el recurso espacial se distribuye de tal manera que se minimiza el solapamiento entre especies de tamaño similar.

AGRADECIMIENTOS

A la Hacienda Guáquira. A la Ilustre Universidad Central de Venezuela. Al Instituto de Zoología y Ecología Tropical. A César Molina (†) por el interés y apoyo permanente a este estudio. A Nelson Moncada por su incondicional apoyo y compañerismo. A la memoria de mi amado hijo Armando (†), compañero quien supero su miedo al trabajo solitario y en oscuridad absoluta.

LITERATURA CITADA

- Acosta-Galvis, A.R. 2000. Ranas, salamandras y caecilias (Tetrapoda: Amphibia) de Colombia. *Biota Colombiana*. 1(3):289-319.
- Acuña-Vargas, J.C. 2016. Anfibios y Reptiles asociados a cinco coberturas de la tierra, municipio de Dibulla, La Guajira, Colombia. *Acta Zool. Mex.* (n. s.), 32(2):133-146.
- Angulo, A., J.V. Rueda-Almonacid, J.V. Rodríguez-Mahecha, E. La Marca (eds.) 2006. Técnicas de Inventario y Monitoreo para los Anfibios de la Región Tropical Andina. Conservación Internacional. Serie de Manuales de Campo No.2. Panamericana Formas e Impresos S.A, Bogota D.C.
- Barrio-Amorós, C.L. 2009. Distribución y aspectos de la historia natural de las ranas lémur (Hylidae: Phyllomedusidae) en Venezuela. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle* 171: 19-46.
- Barrio-Amorós, C.L., F.J.M. Rojas-Runjaic y C. Señaris. 2019. Catalogue of the amphibians of Venezuela: Illustrated and annotated species list, distribution, and conservation. *Amp. & Reptile Conserv.* 13(1):1-198.
- Bastazini, C.V., J.F.V. Munduruca, P.L.B. Rocha y M.F. Napoli. 2007. Which Environmental Variables Better Explain Changes in Anuran Community Composition? A Case Study in the Restinga of Mata De Sao Joao, Bahia, Brazil. *Herpetol.* 63(4): 459-471.
- Bertoluci, J. 1998. Annual patterns of breeding activity in Atlantic rainforest anurans. *J. Herpetol.* 32:607-611.

- Cáceres, S.P. y J.N. Urbina. 2009. Ensamblajes de anuros de sistemas productivos y bosques en el piedemonte llanero, Departamento del Meta, Colombia. *Caldasia*. 31(1):175–194.
- Caley, J. y D. Schluter. 1997. The Relationship between Local and Regional Diversity. *Ecology*. 78(1):70–80.
- Cardoso, A.J., G.V. Andrade y C.F.B. Haddad. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. *Rev. Brasil. Zool.* 49:241–249.
- Colwell, R.K. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples (software and user's guide). Versión 8.0.
- de Oliveira, J.C., J. de Oliveira, D. da S. Costa, D. Santana, S. Kayne Silva y M. Chaves. 2018. Anuran composition in a Brazilian semi-arid environment with notes on reproductive activity. *Neotrop. Biol. Conser.* 13(1):53–61.
- Downie, J.R., R. Bryce y J. Smith. 2004. Metamorphic duration: an under-studied variable in frog life histories. *Biol. J. Linnean Soc.* 83:261–272.
- Duellman, W. y L. Trueb. 1994. Biology of Amphibians. The Johns Hopkins University Press. Baltimore and London.
- Ernst, R. y M.O. Rödel. 2005. Anthropogenically induced changes of predictability in tropical anuran assemblages. *Ecology*. 86:3111–3118.
- Ernst, R. y M.O. Rödel. 2006. Community assembly and structure of tropical leaf-litter anurans. *Ecotropica*. 12:113–129.
- Ernst, R. y M.O. Rödel. 2008. Patterns of community composition in two tropical tree frog assemblages: separating spatial structure and environmental effects in disturbed and undisturbed forests. *J. Trop. Ecol.* 24(2):111–120.
- Faivovich, J., C.F. Haddad, P.C. García, D.R. Frost, J.A. Campbell y W.C. Wheeler. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 294:1–240.
- Fonseca-Pérez, K.A., C. Molina (†) y Z. Tárano. 2017. Diet of *Dendropsophus microcephalus* and *Scarthyla vigilans* (Anura: Hylidae) at a locality in north-western Venezuela with notes on microhabitat occupation. *Pap. Avulsos Zool.* 57(7):93–104.
- Fonseca Ribeiro De Oliveira, F. y P.C. Eterovick. 2010. Patterns of Spatial Distribution and Microhabitat use by syntopic Anuran Species along Permanent Lotic Ecosystems in The Cerrado of Southeastern Brazil. *Herpetol.* 66(2):159–171.
- García, R., J.C., F. Castro y H. Cárdenas. 2005. Relación entre la distribución de Anuros y variables del hábitat en el sector la Romelia del Parque Nacional Natural Munchique (Cauca, Colombia). *Caldasia*. 27(2):299–310.
- Gardner, T.A., J. Barlow y C.A. Pérez. 2007a. Paradox, presumption and pitfalls in conservation Biology: The importance of habitat changes for amphibians and reptiles. *Biol. Conserv.* 138:166–179.
- Gardner, T.A., E.B. Fitzherbert, R.C. Drewes, K.M. Howell y T. Caro. 2007b. Spatial and temporal patterns of abundance and diversity of an east African leaf litter amphibian fauna. *Biotropica*. 39:105–113.
- Heyer, W.R. y R.O. de Sá. 2011. Variation, Systematics, and Relationships of the *Leptodactylus bolivianus* Complex (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*. No. 635.

- Holt, R.D., A.P. Dobson, M. Begon, R.G. Bowers y E.M. Schaubert. 2003. Parasite establishment in host communities. *Ecol. Letter.* 6:837–842.
- Ilha, P. y M. Dixo. 2010. Anurans and lizards, Rio Preto da Eva, Amazonas, Brazil. *Check List.* 6:17–21.
- Kopp, K. y P.C. Eterovick, 2006. Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *J. Nat. Hist.* 40:1813–1830.
- Lima, A.P. y W.E. Magnusson. 1998. Partitioning seasonal time: interactions among size, foraging activity and diet in leaf-litter frogs. *Oecologia.* 116: 259–266.
- Lotzkat, S. 2007. Taxonomía y Zoogeografía de la Herpetofauna del Macizo de Nirgua, Venezuela. Tesis de Grado no publicada, Johann Wolfgang Goethe-Universität. Frankfurt am Main.
- Lynch, J.D. 2006. The Amphibian Fauna in the Villavicencio Region of Eastern Colombia. *Caldasia.* 28(1):135–155.
- Menin, M., V. Tadeu de Carvalho, A.P. Almeida, M. Gordo, D.P. Oliveira, L.F. Luiz, J.V. Campos y T. Hrbek. 2017. Amphibians from Santa Isabel do Rio Negro, Brazilian Amazonia. *Phyllomedusa.* 16(2):183–199.
- Molina, C., J.C. Señaris, M. Lampo y A. Rial. (eds.) 2009. Anfíbios de Venezuela: Estado del conocimiento y recomendaciones para su conservación. Ediciones Grupo TEI.
- Morin P. J. 1999. Community Ecology. Oxford (UK) and Malden (MA): Blackwell.
- Muñoz-Guerrero, J., V.M. Serrano y M.P. Ramírez-Pinilla. 2007. Uso de microhabitat, dieta y tiempo de actividad en cuatro especies simpátricas de ranas hildas neotropicales (Anura: Hylidae). *Caldasia.* 29(2): 413–425.
- Parris, K.M. 2006. Urban amphibian assemblages as metacommunities. *J. Ani. Ecol.* 75:757–764.
- Petranka, J.W., M.E. Hopey, B.T. Jennings, S.D. Baird y S.J. Boone. 1994. Breeding habitat segregation of wood frogs and American toads: the role of interspecific tadpole predation and adult choice. *Copeia.* 691–697.
- Petranka, J.W. y C.T. Holbrook. 2006. Wetland restoration for amphibians: Should local sites be designed to support metapopulations or patchy populations? *Restor. Ecol.* 14:404–411.
- Ricklefs, R.E y D. Schluter (eds.). 1993. Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives. The University of Chicago Press.
- Rivero, J.A. 1961. Saliencia of Venezuela. *Bull. Mus. Compar. Zool.* 126(1):1–267.
- Rivero-Blanco, C. y J.R. Dixon. 1979. Origin and distribution of the herpetofauna of the dry lowland regions of northern South America. En: W.E. Duellman (Ed.) *The South America Herpetofauna: Its Origins, Evolution and Dispersal.* Museum of Natural History, University of Kansas. Pp. 281 – 298.
- Rodríguez Cardozo, N.R., N.C. Arriaga Villegas y J.C. Díaz Ricaurte. 2016. Diversidad de anuros en la Reserva Natural Comunitaria El Manantial, Florencia, Caquetá, Colombia. *Rev. Biodiv. Neotrop.* 6(2):212–220.
- Rojas-Runjaic, F.J.M., S. Lotzkat, A. Sánchez-Tójar, J.L. Vieira-Fernandes y L.A. Rodríguez. 2018. Anfíbios y Reptiles de la Reserva Ecológica Guáquira, Yaracuy, Venezuela. Field Guide. Chicago Field Museum.
- Runemark, A., F. Perera, J.C. Carrero, L.A. Camacho Agüero, R. Medina, R. Jiménez, V. Hernández, V. de los Llanos y V. Urrutia Guada. 2005. Proyecto para el establecimiento de la Reserva Natural La Guáquira en el Cerro Zapatero, Estado Yaracuy. Departamento de Estudios Ambientales Sartenejas. Universidad Simón Bolívar.

- Silva, R.A., I. Alves Martins y D. de C. Rossa-Feres. 2011. Environmental heterogeneity: Anuran diversity in homogeneous environments. *Zoologia*. 28(5):610–618
- Smith, M.A. y D.M. Green. 2005. Dispersal and the metapopulation paradigm in amphibian ecology and conservation: Are all amphibian populations metapopulations? *Ecography*. 28:110–128.
- Solano, H. 1971. Una nueva especie del género *Hyla* (Amphibia: Anura) de Venezuela. *Acta Biol. Venez.* 7(2):211–218.
- Tárano, Z. 2010. Advertisement calls and calling habits of frogs from a flooded savanna of Venezuela. *South Am. J. Herpetol.* 5(3):221–240.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 101(30):10854–10861.
- Urbina-Cardona, J. N., C. A. Navas, I. González, M.J. Gómez-Martínez, J. Llano-Mejía, G.F. Medina-Rangel y A. Blanco-Torres. 2014. Determinantes de la distribución de los Anfibios en el bosque seco tropical de Colombia: Herramientas para su conservación. En: C. Pizano y H. García (Eds.). El bosque seco tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá D. C., Colombia. Pp. 167–193; 344–345.
- Vellend, M. 2010. Conceptual Synthesis in Community Ecology. *Quart. Rev. Biol.* 85(2):183–206.
- Vitt, L.J. y P.A. Zani. 1996. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Can. J. Zool.* 74:1313–1335.
- Waldez, F., M. Menin y R.C. Vogt. 2013. Diversidade de anfíbios e répteis Squamata na região do baixo rio Purus Amazônia Central, Brasil. *Biota Neotrop.* 13:300–316.
- Wells, K.D. 2007. The Ecology and Behavior of Amphibians. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Werner, E.E., D.K. Skelly, R.A. Relyea y K.L. Yurewicz. 2007a. Amphibian species richness across environmental gradients. *Oikos*. 116:1697–1712.
- Werner, E.E., K.L. Yurewicz, D.K. Skelly y R.A. Relyea. 2007b. Turnover in an amphibian metacommunity: the role of local and regional factors. *Oikos*. 116: 1713–1725.
- Yu, D.W., H.B. Wilson y N.E. Pierce. 2001. An empirical model of species coexistence in spatially structured environment. *Ecology*. 82:1761–1771.
- Zimmerman, B.L. y D. Simberloff. 1996. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian Forest. *J. Biogeogr.* 23:27–46.
- Zorro Ceron, J.P. 2007. Anuros de Piedemonte Llanero: Diversidad y Preferencias de Microhabitat. Tesis de grado no publicada, Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, Colombia.