

Cambios en la Diversidad en Siete Comunidades de Anuros en los Andes de Ecuador¹

Martín R. Bustamante², Santiago R. Ron³, and Luis A. Coloma

Museo de Zoología, Centro de Biodiversidad y Ambiente, Escuela de Biología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Avenida 12 de Octubre y Roca, Aptdo. 17-01-2184, Quito Ecuador

ABSTRACT

In the Ecuadorian Andes, populations of 24 anuran species have been reported to be in the process of decline or extinction since the late 1980s. In spite of these reports, quantitative data on population trends on anuran populations in Ecuador are scarce. We compare relative abundance and species composition in surveys conducted between 1967 and 1988 (initial surveys) with surveys conducted between March 2000 and November 2003 (recent surveys) in seven anuran communities in the Andes of Ecuador. A total of 76 anuran species was registered. In 88 populations corresponding to 73 species in seven localities, 56 of them decreased and 27 increased their relative abundances. We observed significant differences in the number of species present in the initial surveys with respect to recent surveys. In six out of seven localities we registered fewer species than previously, even though capture effort was greater in recent surveys. Differences were of higher magnitude for species with aquatic larvae (34 species in initial surveys and 17 in recent surveys). Differences were not significant for species with direct development (genus *Eleutherodactylus*; 28 species in initial and recent surveys). We registered increases in the upper limit of the altitudinal range for six species and nine new records for six localities.

RESUMEN

En los Andes de Ecuador, poblaciones de 24 especies de anuros han sido reportadas en proceso de declinación o extinción desde finales de la década de 1980. Sin embargo, existen muy pocos datos cuantitativos sobre las tendencias en las poblaciones de anuros en el Ecuador. Este trabajo compara la abundancia relativa y la composición de especies de muestreos llevados a cabo entre 1967 y 1988 (muestreos iniciales) con muestreos llevados a cabo entre marzo de 2000 y noviembre de 2003 (muestreos recientes) en siete comunidades de anuros en los Andes de Ecuador. En total se registraron 76 especies de anuros. Comparamos 88 poblaciones correspondientes a 73 especies en las siete localidades, de las cuales 56 disminuyeron y 27 incrementaron su abundancia relativa. Observamos diferencias significativas al comparar el número de especies presentes en los muestreos iniciales respecto a muestreos recientes. En seis de las siete localidades registramos menos especies que en el pasado a pesar de que el esfuerzo de captura fue mayor en los muestreos recientes. Las diferencias fueron de mayor magnitud al considerar únicamente especies con larvas acuáticas (34 especies en muestreos iniciales vs. 17 en los recientes). No observamos diferencias significativas para ranas de desarrollo directo del género *Eleutherodactylus* (28 especies en muestreos iniciales y recientes). Registramos incrementos altitudinales para seis especies y nueve nuevos registros para seis localidades.

Key words: amphibians; diversity; Ecuadorian Andes; population declines; species density.

COMO OTRAS REGIONES DEL MUNDO, Ecuador ha enfrentado en los últimos años una drástica pérdida en su diversidad de anfibios (Lips & Donnelly 2002). Se estima que 24 especies han declinado en el país, siendo uno de los países con mayor número de especies afectadas (Ron *et al.* 2001–2004). En Ecuador existen 439 especies de anfibios formalmente descritas, de las cuales 341 (62%) están distribuidas por sobre 1300 msnm (159 están exclusivamente en estas zonas). El endemismo político de las especies andinas es del 76.2 por ciento (Coloma & Quiguango-Ubillús 2000–2004). Evidencia recopilada desde finales de la década de los 80s sugiere que varias especies han declinado sus poblaciones; sin embargo, sólo desde 1993 existen reportes publicados que documentan estos eventos aunque solo de manera cualitativa y no cuantitativa. Vial y Saylor (1993) mencionan cuatro especies extintas y cuatro amenazadas en base a información del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ). Coloma (1995) menciona que al menos cinco especies andinas de *Colostethus* habrían sufrido drásticas declinaciones. Stebbins y Cohen (1995) citan una comunicación de W. E. Duellman en la que reporta fuertes disminuciones

de *Atelopus ignescens* en zonas con poco impacto por actividades humanas. Coloma *et al.* (2000) y Coloma (2002) proporcionan datos de ausencia de *Atelopus ignescens*, *A. nanay* y *A. guanujo*. Ron *et al.* (2001–2004) listan 24 especies de anuros (23 provenientes de elevaciones medias y altas) que no han sido registradas por períodos prolongados o que a pesar de contar con registros recientes (*Atelopus bomolochos* y *Centrolene buckleyi*) han desaparecido de muchas de sus localidades históricas o presentan abundancias considerablemente menores a las previamente registradas.

En el 2003 apareció la primera publicación científica con información cuantitativa sobre declinaciones de anfibios en Ecuador, es el caso del jambato, *Atelopus ignescens* (Ron *et al.* 2003). Esta especie fue muy común en las provincias de Imbabura, Pichincha, Napo, Cotopaxi, Chimborazo y Bolívar, entre 2800 y 4200 msnm, era endémica de valles interandinos, bosques montanos y páramos en las cordilleras occidental y oriental en Ecuador (Coloma *et al.* 2000). Mediante comparaciones entre muestreos poblacionales efectuados antes y después de 1988, fecha del último registro para la especie, Ron *et al.* (2003) concluyeron que *A. ignescens* ha afrontado un severo proceso de declinación y posiblemente está extinto.

Las causas que originaron esta crisis son motivo de investigación. Entre ellas, la presencia de patógenos y en particular del hongo quitridio, *Batrachochytrium dendrobatidis*, en Ecuador existen reportes de este hongo, en nueve localidades y siete especies (*Atelopus bomolochos*,

¹ Received 7 December 2004; revision accepted 4 February 2005.

² Corresponding author; e-mail: mbustamante@numashir.org

³ Section of Integrative Biology and Texas Memorial Museum, The University of Texas, Austin, TX 78712, U.S.A.

Gastrotheca pseustes, *Hyalinobatrachium* sp., *Hyla psarolaima*, *Telmatobius niger* y dos especies no descritas de *Atelopus*; Ron y Merino-Viteri 2000; Merino-Viteri 2001; Ron 2005) tres de las cuales están consideradas como amenazadas por Ron *et al.* (2001–2004). La mayoría de estos hallazgos, salvo *G. pseustes*, fueron hechos en especímenes de museo encontrados muertos o moribundos en el campo a fines de la década de los 80s y principios de los 90s.

Anormalidades climáticas en los Andes de Ecuador se han registrado especialmente en los 80s y 90s teniendo ambas décadas una inusual combinación de altas temperaturas, días secos y bajas precipitaciones. Coincidentalmente en ese periodo de tiempo es que las declinaciones fueron más fuertemente evidenciadas (Merino-Viteri 2001; y Ron *et al.* 2003).

Otros de los factores que han incidido en esta pérdida de diversidad son la destrucción y fragmentación del hábitat, principalmente con fines agrícolas. En los Andes de Ecuador, hasta 1996, el 42.7 por ciento de las formaciones vegetales habían sido modificadas o destruidas (Sierra 1999). Especies exóticas como pinos (*Pinus* spp.), eucaliptos (*Eucalyptus* spp.) y peces salmónidos (*Salmo trutta* y *Onchorhynchus mykiss*) han sido introducidas por sobre los 2000 msnm desde principios del siglo XX con efectos dañinos sobre la diversidad nativa; no obstante, poco estudiados y cuantificados.

En Ecuador las declinaciones han afectado mayormente a sapos y ranas con larvas acuáticas. Entre las 24 especies afectadas por las declinaciones (Ron *et al.* 2001–2004), 21 (87%) tienen éste modo reproductivo. Sin embargo, solo el 50.2 por ciento de las especies andinas de anuros en Ecuador tienen larvas acuáticas. Un patrón similar se ha reportado en Australia (Laurance *et al.* 1996), Brasil (Heyer *et al.* 1988), Costa Rica (Crump *et al.* 1992; Pounds & Crump 1994; Pounds *et al.* 1997, 1999; Lips 1998; Lips *et al.* 2003), España (Bosch *et al.* 2000), Estados Unidos (Carey 1993; Muths *et al.* 2003), Panamá (Lips 1999; Lips *et al.* 2003), Perú (Salas 1995) y Venezuela (La Marca 1995; La Marca & Lötters 1997).

Dentro de los grupos más afectados están las ranas acuáticas del género *Telmatobius*, pues ninguna de las tres especies conocidas de Ecuador ha sido registrada después de 1994 (Merino-Viteri *et al.* en prensa). El caso del género *Atelopus* es también dramático. Ecuador alberga 18 especies nominales y siete en espera de ser descritas. Registros posteriores a 1994 incluyen solamente a seis especies y la ausencia de *Atelopus* en localidades en las que habían sido registrados es una constante desde 1988; 86 visitas, entre 1988 y 2004, a 21 localidades sólo reportan 13 eventos de hallazgo de seis especies (Base de datos Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador [QCAZ]). El presente trabajo, pretende aumentar el conocimiento sobre la notoria disminución de anfibios en Ecuador. Mediante comparaciones de abundancia poblacional y densidad de especies entre muestreos iniciales (entre 1967 y 1988) y muestreos recientes (2000–03) buscamos documentar cambios en el tamaño de las poblaciones y la composición de especies de siete comunidades de anuros en los Andes de Ecuador.

MÉTODOS

SITIOS DE ESTUDIO.—Escogimos siete localidades ubicadas en los Andes centrales y del norte de Ecuador (Figura 1; Tabla 1), que incluyen una

variedad de hábitats y formaciones vegetales en un rango altitudinal entre 1400–4200 m. En seis de ellas conocíamos la composición previa de la comunidad y abundancia relativa de las especies de anuros por muestreos de encuentro visual efectuados entre 1967–1984 (Duellman, *in litt.*; J. Black 1982). En la séptima, el Bosque Protector Cashca Totoras (BPCT), se conocía la composición de la comunidad por muestreos efectuados en 1986 y 1988. Cinco de estas localidades son tipo para 19 especies de anuros. A continuación, se provee información sobre la ubicación de cada una de las localidades, descripción general de ellas, tipo de vegetación de acuerdo a la clasificación de Valencia *et al.* (1999) y el tipo de hábitat en donde se realizaron los muestreos recientes.

COMPOSICIÓN DE ESPECIES Y ABUNDANCIA RELATIVA.—Consideramos la composición inicial de especies en cada una de las comunidades en función de datos provistos por W. E. Duellman, *in litt.* (2000) y Black (1982). Aunque los datos de la composición inicial de especies podrían no representar la diversidad total, se estima que incluyen una alta proporción del total de especies presentes, en base a comparaciones con la densidad de especies observada en hábitats similares bien muestreados (Lynch & Duellman 1997).

MUESTREOS.—En los muestreos recientes (entre el 2000–2003) en cada una de las localidades realizamos entre 5–14 sesiones de muestreo diurnas y mayormente nocturnas, por períodos de entre una y cinco horas. En BPCT hicimos 84 sesiones de muestreo diurnas y mayormente nocturnas. En todas las comunidades se muestrearon la mayoría de hábitats posibles para obtener un inventario lo más completo posible de la comunidad. Hicimos búsquedas en el sistema de senderos o caminos existentes en cada una de las localidades y a lo largo de ríos y riachuelos. Siempre que fue posible se hicieron búsquedas en los mismos meses que en los muestreos iniciales, adicionalmente se repitieron búsquedas en otros meses para incluir posible variación por patrones de actividad estacional.

En las localidades 1, 2, 3 y 5 (BPCT, páramo de Guamaní, páramo de Antisana y río Azuela) además del inventario completo de la comunidad realizamos muestreos de encuentro visual en transectos de 500 × 4m en los hábitats predominantes; en dos transectos en BPCT y páramo de Guamaní y en un transecto en páramo de Antisana y río Azuela.

Recolectamos todos los especímenes de las especies observadas (442 especímenes correspondientes a 42 especies), exceptuando en el BPCT, donde hicimos colecciones y estimaciones de abundancia basadas en observaciones y experimentos de marcaje-recaptura. Los especímenes recolectados están depositados en el QCAZ. También determinamos presencia de especies (*Gastrotheca plumbea*) mediante registros auditivos (Zimmermann 1994). Las grabaciones están almacenadas en el archivo de audio del QCAZ.

Comparamos la relación entre el número de especies registrado en cada localidad en los muestreos iniciales y muestreos recientes respecto al número total de especies registradas en ambos muestreos, mediante la prueba de Wilcoxon ($\alpha = 0.05$).

Para establecer comparaciones de la abundancia relativa de las especies, independientes de diferencias en el esfuerzo de captura, calculamos la abundancia relativa expresada en número de individuos/hora/persona (ind/hr/per; modificado de Lips 1999), exceptuando para BPCT y páramo de Antisana, donde la información disponible

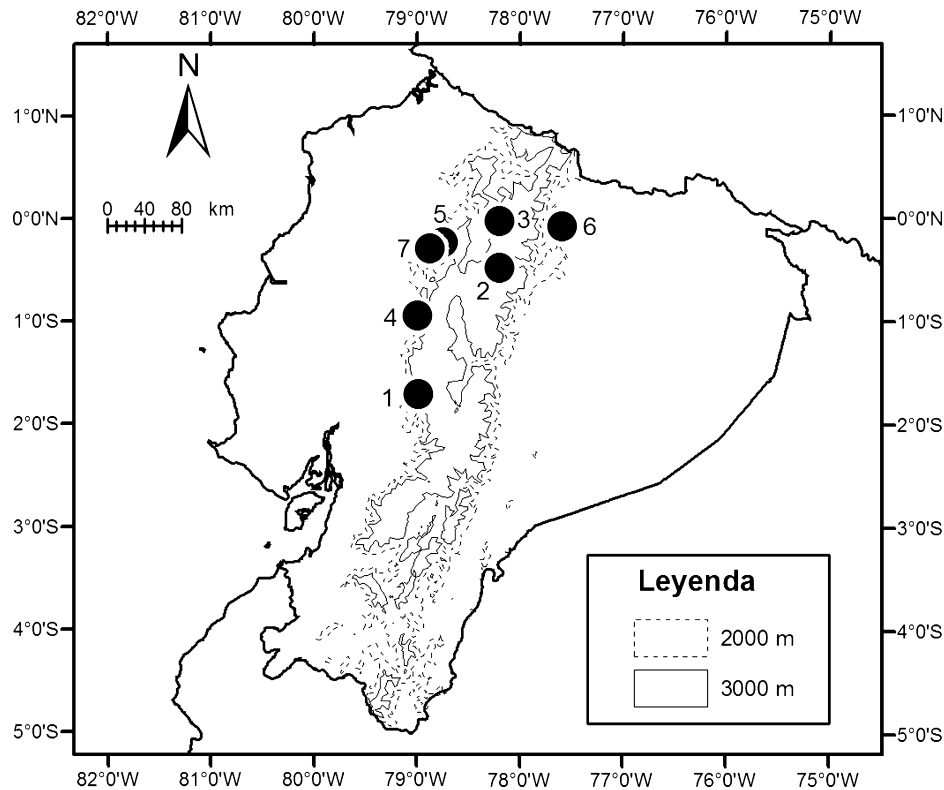


FIGURA 1. Localidades muestreadas: 1) Bosque Protector Cashca Totoras, 2) páramo de Antisana, 3) páramo de Guamaní, 4) Píllalo, 5) quebrada Zapadores, 6) río Azuela y 7) río Faisanes.

de muestreos iniciales era solamente una lista de especies sin datos de abundancia.

Los valores de abundancia relativa (muestreos iniciales vs. recientes) fueron comparados mediante la prueba pareada de Wilcoxon. A pesar de que este análisis tiene limitaciones al comparar ambos muestreos (solo lista y abundancia de especies disponible para muestreos iniciales), permite distinguir con claridad la densidad de especies en ambos periodos de muestreo.

Las poblaciones de anfibios fluctúan considerablemente y por ello siempre están aumentando o disminuyendo de tamaño (Pechmann & Wilbur 1994). Es posible que disminuciones en abundancia entre dos muestreos sólo se deban a fluctuaciones normales, que no entrañan una disminución poblacional a largo plazo. De hecho, debido a que los anfibios tienen una variación más alta en la supervivencia de larvas que de adultos, se espera que sus poblaciones disminuyan con más frecuencia que la que aumentan (Alford & Richards 1999). Para probar si los cambios de abundancia que detectamos entre dos muestreos fueron diferentes que los que cabría esperarse de una población fluctuante, aplicamos una prueba binomial (aumento vs. disminución) en la que la probabilidad de disminución fue mayor que la de aumento (0.56 vs. 0.44, respectivamente, de acuerdo con el modelo teórico de Alford & Richards [1999]).

Obtuvimos los valores de diversidad (H' de Shannon) en los muestreos iniciales y recientes para cada una de las localidades y los comparamos mediante la prueba pareada de Wilcoxon. Adicionalmente usamos el índice de similitud de Jaccard (C_j), para medir la similitud de

ocurrencia de especies en una misma localidad entre muestreos iniciales y recientes.

CAMBIOS EN RANGOS ALTITUDINALES.—La temperatura media anual ha aumentado significativamente en los Andes de Ecuador desde finales de la década de 1980 (Merino-Viteri 2001, Ron *et al.* 2003, Merino-Viteri *et al.* en prensa). Si los cambios de temperatura estuvieran afectando los rangos de distribución de los anfibios andinos de Ecuador, se esperaría un aumento en la altitud del rango de distribución de cada especie (Pounds & Puschendorf 2004). Pusimos a prueba esta hipótesis analizando las ampliaciones de los rangos altitudinales resultantes de nuestros muestreos, seis nuevos registros de cuatro localidades. Tuvimos un total de seis nuevos registros altitudinales provenientes de cuatro localidades. Asumimos que de haber cambios en el rango altitudinal, éstos deberían tener igual probabilidad de ser más allá del límite superior o del límite inferior del rango conocido. Aplicamos una prueba binomial (probabilidad = 0.5) para analizar esta hipótesis. Una mayor frecuencia de cambio hacia arriba en el rango altitudinal sería compatible con la hipótesis de que las especies están aumentando la altitud de su distribución.

RESULTADOS

Realizamos muestreos en las siete localidades con un esfuerzo de captura total de 847.94 hr/per entre muestreos diurnos y nocturnos. Los muestreos iniciales en cinco de las siete localidades (exceptuando

TABLA 1. Localidades estudiadas. Las abreviaturas significan: AAG = área dedicada a agricultura y ganadería, AP = área perturbada, BP = bosque primario, BPCT = Bosque Protector Cashca Totoras, BS = bosque secundario, MI = muestreos iniciales, MR = muestreos recientes, Prov. = provincia.

Localidad	Ubicación	Elevación (m)	Tipo (s) vegetal(es)	Estado conservación y amenazas	Muestreos
BPCT	Prov. Bolívar. S 1.71° W 78.98°	2800–3100	Bosque de Neblina Montano, Bosque Siempreverde Montano Alto	Principalmente BP, también BS y AP. / Intensa extracción de carbón. AAG	Entre 2800 y 3100 msnm en BP, y AP
Páramo de Antisana	Prov. Napo. S 0.49° W 78.2°	4200	Páramo Herbáceo	Junto a zona de muestreos existen AAG. / Trucha arcoiris (<i>Onchorynchus mikkis</i>) introducida desde antes de 1981 (Black, 1982)	A 4200 msnm al borde del Río Jatunhuaicu en zona de páramo herbáceo.
Páramo de Guamaní	Prov. Napo. S 0.03° W 78.2°	4020	Páramo Herbáceo	Relativamente bien conservado	A 4020 msnm en vegetación herbácea junto a arroyo y al borde de camino lastrado.
Pilaló	Prov. Cotopaxi. S 0.95° W 78.99°	2300–2500	Bosque de Neblina Montano de los Andes Occidentales	MI en BS con pocos árboles remanentes con bromelias (Lynch & Duellman 1997). MR en remanentes no disturbados (< 5 ha).	Entre 2300 y 2500 msnm en pequeñas porciones de BP, BS y AP.
Quebrada Zapadores	Prov. Pichincha. S 0.24° W 78.74°	1900–2300	Bosque Siempreverde Montano Bajo	MI en BS (Lynch & Duellman 1997). MR en remanentes de BP (< 3 ha), BS y AAG. Trucha arcoiris (<i>Onchorynchus mykiss</i>) introducida.	Muestreos realizados entre 1900 y 2300 msnm.
Río Azuela	Prov. Sucumbíos. S 0.08° W 77.59°	1700–1800	Bosque Siempreverde Montano Bajo	BP y AP desde 1974 (Lynch & Duellman 1980).	A 1700 msnm en BP y BS; muestreos ocasionales en AP.
Río Faisanes	Prov. Pichincha. S 0.3° W 78.87°	1300–1400	Bosque Siempreverde Montano Bajo	Remanentes de BP y BS (< 5 ha) están en zonas de difícil acceso y ríos. Caracterizada por AP y AAG	Entre 1300 y 1400 msnm principalmente en BS.

Antisana y BPCT) comprendieron 171 hr/per. En todas las localidades hubo un mayor esfuerzo de captura en los muestreos recientes (Tabla 2).

CAMBIOS EN DIVERSIDAD Y ABUNDANCIA.—Al analizar todas las localidades en conjunto, observamos diferencias estadísticamente significativas entre la proporción del número total de especies registradas en los muestreos iniciales respecto a los muestreos recientes (Wilcoxon $Z = -1.951$, $P = 0.05$). En ambos periodos de muestreo registramos 92 poblaciones de 76 especies en las siete localidades. En los muestreos iniciales se registraron 62 especies mientras que en los recientes 43. En los muestreos recientes no encontramos 32 especies registradas en los muestreos iniciales, mientras que 13 especies fueron nuevos registros (Tabla 3). Estos nuevos registros pueden deberse principalmente a que el esfuerzo de captura fue mayor en los muestreos recientes. Seis de los nuevos registros son nuevos registros altitudinales. La densidad

de especies disminuyó en todas las comunidades excepto en páramo de Guamaní donde se mantuvo estable. La disminución se dio a pesar de que el esfuerzo de captura fue mayor (Tabla 2; Figura 2).

Se pudo determinar cambios en la abundancia relativa de 83 poblaciones pertenecientes a 73 especies. En 57 poblaciones hubo una disminución de la abundancia relativa mientras que en 26 hubo un aumento. La prueba binomial ($P = 0.027$) muestra que las disminuciones tuvieron una frecuencia mayor que la que cabría esperar en una población estable, pero de tamaño fluctuante como la del modelo de Alford y Richards (1999).

Considerando las proporciones de especies con larvas acuáticas presentes en todas las localidades, observamos diferencias significativas entre muestreos iniciales y recientes (Wilcoxon $Z = -2.371$, $P = 0.018$). En una de las siete comunidades el número de especies se mantuvo igual en los muestreos recientes, mientras que en las seis

TABLA 2. Esfuerzo de captura, abundancia relativa, diversidad (H' de Shannon) y similitud de la comunidad (muestras recientes vs. muestras iniciales; índice de similitud de Jaccard, C_j) en siete comunidades de anfibios de los Andes de Ecuador. Las abreviaturas significan: BPCT = Bosque Protector Casaca Totoras, ind = número de individuos, ND = no determinado.

Localidad	Muestras iniciales			Muestras recientes			Similitud C_j
	hr/per	ind/hr/per	H'	hr/per	ind/hr/per	H'	
BPCT	ND	ND		537.47	3.972		0.66
Páramo de Antisana	ND	ND		40.93	0.05		0.33
Páramo de Guamaní	2	49	0.322	45.12	0.73	0.456	0.2
Pilaló	25	3.52	0.662	36.6	2.48	0.437	0.4
Quebrada Zapadores	40	5.85	0.673	58	1.76	0.625	0.29
Río Azuela	72	2.13	1.128	90.82	1.86	0.68	0.29
Río Faisanes	32	4.81	1.005	39	2	0.827	0.41
Total	171	65.31	1.426	847.94	12.852	1.27	

restantes el número disminuyó. Al hacer el mismo análisis, pero con las especies con desarrollo directo (género *Eleutherodactylus*), que representan el 49 por ciento de las especies en las siete comunidades, las diferencias no fueron significativas (Wilcoxon $Z = -0.674$, $P = 0.500$). En una de las siete comunidades, el número de especies de *Eleutherodactylus* aumentó en los muestreos recientes, en cuatro comunidades se mantuvo igual y en dos comunidades el número disminuyó. Las especies con desarrollo directo, del género *Eleutherodactylus*, no mostraron cambios significativos en el número de especies en todas las comunidades: registramos 37 especies en ambos muestreos. Sin embargo, no todas las especies fueron las mismas pues en los muestreos recientes registramos nueve especies no registradas en los muestreos iniciales, y no registramos nueve especies reportadas en los muestreos iniciales. Al igual que los otros nuevos registros, los de especies del género *Eleutherodactylus* posiblemente están causados por un mayor esfuerzo de captura en los muestreos recientes. Mientras que la ausencia de registros puede deberse principalmente a modificaciones en el hábitat. En Ecuador los anuros con desarrollo directo no han mostrado evidencia sustancial de declinación, el único caso reportado de una especie del género *Eleutherodactylus* es *E. modipeplus*, que no ha sido observado desde 1970.

De todos modos, por ser un componente tan conspicuo dentro de las comunidades de anuros en los Andes merecen especial atención, pues habita en los lugares donde las declinaciones y sus posibles causas han sido documentadas y constituyen cerca del 33 por ciento de las ranas del Ecuador. Adicionalmente, especies de este mismo género han sufrido drásticas declinaciones en Puerto Rico (Joglar & Burrowes 1996).

La diversidad H' de Shannon en los muestreos iniciales (rango 0.32–1.13) versus los recientes (0.44–0.83) disminuyó en cuatro de las cinco localidades muestreadas. No advertimos diferencias significativas en H' de las localidades en conjunto, entre ambos períodos (Wilcoxon $Z = -1.483$, $P = 0.14$). Cuando comparamos la suma de abundancias relativas por localidad (ind/hr/per), entre muestreos iniciales y recientes, se observó diferencias significativas (Wilcoxon $Z = -2.023$, $P = 0.043$).

Al comparar la similitud de especies presentes en cada comunidad entre los muestreos iniciales y recientes, expresada por C_j de Jaccard, advertimos que hubo cambios en la composición de todas las comunidades (rango 0.2–0.66; páramo de Guamaní y BPCT, respectivamente; Tabla 2).

CAMBIOS EN LOS RANGOS ALTITUDINALES.—De las seis especies que ampliaron su rango altitudinal (nuevos registros locales) todas incrementaron su límite superior (Tabla 4). La prueba binomial rechaza la hipótesis de que las ampliaciones del rango tengan la misma probabilidad de ser en su límite superior o inferior ($P = 0.016$). A continuación detallamos los nuevos registros provenientes de los muestreos recientes, para cada localidad.

En Cashca Totoras se reporta por primera vez *Eleutherodactylus vertebralis*. Su rango de distribución en simpatria con *E. truebae* no concuerda con la hipótesis de Lynch y Duellman (1997) que consideran que ambas especies son hermanas y que se reemplazan latitudinalmente en los andes occidentales de Ecuador. Este nuevo registro es el más septentrional para *E. vertebralis*. *Eleutherodactylus thymelensis* estuvo ausente en los muestreos de 1967 en páramo de Guamaní; sin embargo, esta especie ha sido registrada en las cercanías de esta localidad (Lynch 1981). Añadimos *Eleutherodactylus sobetes* a la lista de especies de Pilaló, el reporte que proveemos es el más austral y de mayor altitud (2400 m). Esta especie era conocida únicamente por los dos especímenes tipo de la quebrada Zapadores (Lynch 1980a) y las observaciones hechas en el Bosque Integral Otonga (S 0.41°, W 79.0° 1800–2200 m; Base de datos QCAZ). Reportamos *Eleutherodactylus floridus* por primera vez en la quebrada Zapadores, siendo su registro de mayor altitud (2300 m). *Eleutherodactylus nigrogriseus* es registrado por primera vez para el Río Azuela. Previamente se conocían especímenes del Valle del río Pastaza, Morona Santiago y sólo un espécimen al norte de las estribaciones orientales de los Andes (cordillera del Dué, Provincia de Sucumbíos, 14 km al noreste de Río Azuela; Lynch & Duellman 1980). *Eleutherodactylus lacrimosus* e *Hyla minuta*, anteriormente restringidas al piso tropical oriental (Lynch & Schwartz 1971; Lynch 1980b; Coloma & Quiguango-Ubillús 2001–2004), se reportan por primera vez para el piso subtropical oriental. Sus nuevos registros en Río Azuela representan la localidad conocida de mayor altitud en la distribución de ambas especies. *Hyla sarayacuensis* había sido registrada hasta 1400 m, con el reporte que proveemos del río Azuela, esta especie incrementa en 300 m su rango altitudinal. El reporte de *Hyla pellucens* en río Faisanes, es el primero de la especie para el piso sub-tropical occidental. Todos sus registros previos estaban restringidos a menos de 1100 m de altitud (base de datos Museo QCAZ).

TABLA 3. Lista de especies registradas en muestreos iniciales y recientes. Las abreviaturas significan: BPCT = Bosque Protector Casaca Totoras, P = Pilaló, PA = páramo de Antisana, PG = páramo de Guamaní, QZ = quebrada zapadores, RA = río Azuela, RF = río Faisanes, ind = número de individuos.

Especie	Localidad	Muestreos iniciales		Muestreos recientes	
		ind	ind/hr/per	ind	ind/hr/per
<i>Atelopus arthuri</i>	BPCT	presente		0	0
<i>A. coynei</i>	P	1	0.03	0	0
<i>A. ignescens</i>	PA	presente		0	0
<i>A. ignescens</i>	PG	47	23.5	0	0
<i>A. longirostris</i>	RF	8	0.25	0	0
<i>A. mindoensis</i>	QZ	128	3.2	0	0
<i>A. planispina</i>	RA	9	0.125	0	0
<i>Bufo "margaritifera" ("typhonius")</i>	RA	2	0.03	0	0
<i>Centrolene geckoideum</i>	QZ	1	0.03	0	0
<i>Centrolene grandisonae</i>	QZ	0	0	1	0.02
<i>Centrolene grandisonae</i>	RF	0	0	1	0.03
<i>Centrolene heloderma</i>	QZ	2	0.05	0	0
<i>Centrolene lynchi</i>	RF	10	0.31	0	0
<i>Centrolene prosoblepon</i>	RF	13	0.41	11	0.28
<i>Centrolene buckleyi</i>	BPCT	presente		5	0.001
<i>Centrolene buckleyi</i>	P	4	0.16	0	0
<i>Cochranella anomala</i>	RA	1	0.01	0	0
<i>Cochranella griffithsi</i>	QZ	14	0.35	0	0
<i>Cochranella megacheira</i>	RA	24	0.33	0	0
<i>Cochranella siren</i>	RA	7	0.1	2	0.02
<i>Colostethus awa</i>	RF	13	0.41	0	0
<i>C. jacobuspetersi</i>	P	1	0.04	0	0
<i>C. pulchellus</i>	RA	31	0.43	2	0.02
<i>Dendrobates abditus</i>	RA	4	0.06	0	0
<i>Eleutherodactylus achatinus</i>	RF	26	0.81	20	0.51
<i>E. actites</i>	P	23	0.92	4	0.11
<i>E. appendiculatus</i>	QZ	10	0.25	55	0.95
<i>E. calcarulatus</i>	QZ	0	0	11	0.19
<i>E. calcarulatus</i>	RF	1	0.03	0	0
<i>E. cornutus</i>	RA	1	0.01	0	0
<i>E. crenunguis</i>	RF	0	0	2	0.05
<i>E. curtipes</i>	PG	50	25	8	0.15
<i>E. curtipes</i>	PA	presente		2	0.05
<i>E. dissimulatus</i>	QZ	3	0.08	0	0
<i>E. dolops</i>	RA	1	0.01	0	0
<i>E. duellmani</i>	QZ	9	0.23	0	0
<i>E. eugeniae</i>	QZ	6	0.15	9	0.16
<i>E. floridus</i>	QZ	0	0	16	0.27
<i>E. galdi</i>	RA	1	0.01	0	0
<i>E. incanus</i>	RA	20	0.28	6	0.07
<i>E. incomptus</i>	RA	1	0.01	9	0.1
<i>E. lacrimosus</i>	RA	0	0	2	0.02
<i>E. luteolateralis</i>	RF	19	0.6	19	0.49
<i>E. necerus</i>	RF	4	0.13	0	0

TABLA 3. Continuación.

Especie	Localidad	Muestreos iniciales		Muestreos recientes	
		ind	ind/hr/per	ind	ind/hr/per
<i>E. nigrogriseus</i>	RA	0	0	1	0.01
<i>E. nyctophylax</i>	RF	1	0.03	3	0.08
<i>E. orcesi</i>	BPCT	presente		0	0
<i>E. peruvianus</i>	RA	2	0.03	0	0
<i>E. petersi</i>	RA	2	0.03	7	0.07
<i>E. phoxocephalus</i>	P	39	1.56	0	0
<i>E. phoxocephalus</i>	QZ	3	0.08	0	0
<i>E. phoxocephalus</i>	BPCT	presente		65	0.12
<i>E. pyrrhomerus</i>	P	0	0	1	0.03
<i>E. pyrrhomerus</i>	BPCT	presente		652	1.21
<i>E. quaquaversus</i>	RA	7	0.194	96	1.11
<i>E. simonbolivari</i>	BPCT	presente		1016	1.89
<i>E. sobetes</i>	P	0	0	5	0.14
<i>E. sobetes</i>	QZ	0	0	1	0.02
<i>E. sp. A</i>	RA	0	0	1	0.01
<i>E. sp. B</i>	RA	0	0	8	0.09
<i>E. thymalopsoides</i>	P	2	0.08	0	0
<i>E. thymelensis</i>	PG	0	0	9	0.2
<i>E. trepidotus</i>	PG	0	0	16	0.35
<i>E. truebae</i>	BPCT	presente		350	0.65
<i>E. unistrigatus</i>	P	2	0.08	69	1.88
<i>E. vertebralis</i>	P	10	0.4	14	0.38
<i>E. vertebralis</i>	BPCT	ausente		2	0.001
<i>E. w-nigrum</i>	QZ	45	1.13	6	0.1
<i>E. w-nigrum</i>	RA	12	0.333	0	0
<i>E. w-nigrum</i>	BPCT	presente		2	0.001
<i>Epipedobates sp. F¹</i>	RF	3	0.09	2	0.05
<i>Gastrotheca guentheri</i>	QZ	3	0.08	0	0
<i>G. plumbea</i>	QZ	1	0.03	0	0
<i>G. plumbea</i>	BPCT	presente		31	0.06
<i>G. plumbea</i>	P	7	0.28	4	0.11
<i>G. pseustes</i>	PG	1	0.5	0	0
<i>G. pseustes</i>	BPCT	presente		19	0.04
<i>G. pseustes</i>	PA	presente		0	0
<i>G. weinlandii</i>	RA	1	0.01	0	0
<i>Hemiphractus bubalus</i>	RA	13	0.18	0	0
<i>Hyalinobatrachium pellucidum</i>	RA	1	0.01	0	0
<i>Hyalinobatrachium valeroi</i>	RF	6	0.19	0	0
<i>Hyla alytolylax</i>	RF	26	0.81	11	0.28
<i>H. carnifex</i>	QZ	9	0.23	3	0.05
<i>H. carnifex</i>	RF	22	0.69	8	0.21
<i>H. minuta</i>	RA	0	0	1	0.01
<i>H. pellucens</i>	RF	0	0	1	0.03
<i>H. phyllognata</i>	RA	9	0.125	0	0
<i>H. picturata</i>	RF	1	0.03	0	0
<i>H. sanayacuensis</i>	RA	0	0	1	0.01
<i>Osteocephalus verruciger</i>	RA	15	0.21	7	0.08
<i>Phyllomedusa buckleyi</i>	RA	12	0.17	23	0.24

¹Santos et al., 2003

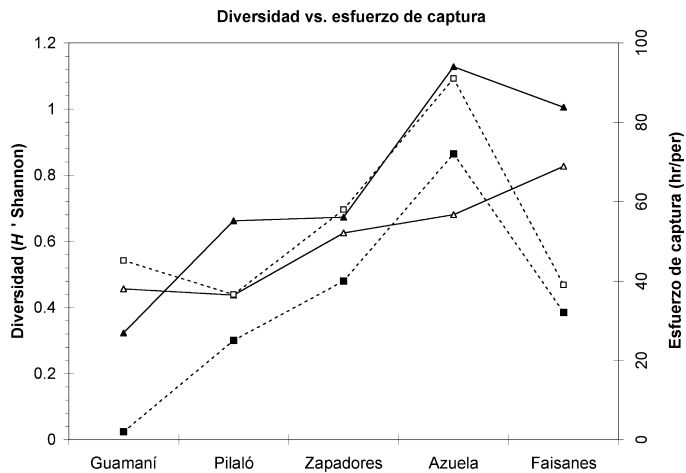


FIGURA 2. Valores de diversidad (H' de Shannon) representados por triángulos y líneas continuas; y esfuerzo de captura (hr/per) por cuadrados y líneas discontinuas. Muestréos iniciales representados por figuras negras y muestréos recientes por figuras blancas.

DISCUSIÓN

CAMBIOS EN LA DENSIDAD DE ESPECIES.—Con una excepción, en todas las localidades muestréadas se documenta disminución en la densidad de especies. Es improbable que estas disminuciones sean artificios de la metodología de los muestréos pues el esfuerzo de captura fue mayor en las búsquedas recientes. Aunque las comparaciones entre ambos períodos de muestréo están limitados por los datos de los muestréos iniciales, la densidad de especies en los muestréos recientes es claramente menor a la de los iniciales. Para evitar problemas en comparaciones ulteriores, los datos generados en cada muestréo deben poder estandarizarse y ser sujetos de rarefacción para establecer comparaciones más detalladas.

La disminución es más notoria al considerar las especies con larvas acuáticas; de las 33 especies reportadas en los muestréos iniciales, sólo se registraron 9 en los muestréos recientes de las cuales cinco fueron nuevos registros locales. El patrón generalizado de cambio es concordante con los patrones de declinación y extinciones en Ecuador y otros sitios del mundo (Drost & Fellers 1996; Laurance *et al.* 1996; Lips 1998; Young

et al. 2001; Lips & Donnelly 2002; Ron *et al.* 2003; Merino-Viteri *et al.* en prensa).

En total, 57 poblaciones disminuyeron su abundancia relativa mientras que 26 aumentaron. Una disminución en abundancia entre dos muestréos no es necesariamente una indicación de una declinación poblacional a largo plazo. Esto se debe a que bajo condiciones normales puede esperarse que el tamaño de las poblaciones de anfibios fluctúe (Pechmann *et al.* 1991; Pechmann & Wilbur 1994).

Por la diferenciada tasa de supervivencia entre huevos y/o larvas y adultos puede esperarse que poblaciones en equilibrio a largo plazo disminuyan durante períodos más prolongados que los que aumentan (Alford & Richards 1999). Esto se debe a que un alto número de descendientes por hembra combinado con una alta variabilidad en el reclutamiento hace que los incrementos poblacionales sean rápidos y de menor duración que las disminuciones. Por ello, cuando en una población, cuyo tamaño a largo plazo no cambia, se hacen dos muestréos con un intervalo al azar, cabe esperarse que con mayor frecuencia en el segundo muestréo haya una abundancia menor que en el primero. Simulaciones teóricas y datos empíricos para especies de regiones templadas han apoyado esta hipótesis en tres de cinco familias analizadas (Alford & Richards 1999). Tomamos en cuenta este factor en nuestros análisis y encontramos que de todas maneras la frecuencia de las declinaciones poblacionales es mayor que la que cabría esperar en poblaciones que tienen un tamaño poblacional fluctuante, pero estable a largo plazo.

La modificación del hábitat puede ser uno de los factores que ha influenciado el cambio en la abundancia relativa de las especies. Ecuador es el país con la tasa de deforestación más alta en Sudamérica (1.2%; Food and Agriculture Organization of the United Nations 2003) y en al menos cuatro de las siete localidades muestréadas se estima que ha habido una disminución de la cobertura de vegetación natural. Sin embargo, los cambios de abundancia también se registraron en las tres localidades sin modificaciones sustanciales de hábitat evidentes (páramo de Antisana, páramo de Guamaní, quebrada Zapadores) lo cual sugiere la influencia de factores adicionales. Entre los posibles agentes causales consideramos principalmente a los previamente reportados en asociación con las declinaciones de anfibios en Ecuador; como la presencia del hongo chytridio *Batrachyrium dendrobatidis* o anomalías climáticas (Ron 2005). Es importante orientar la investigación en torno a otras posibles causas como el incremento en la radiación ultravioleta-B, la magnitud de ésta en latitudes ecuatoriales y zonas de elevación y cómo estaría influyendo en el desarrollo de huevos y larvas de anfibios. Es importante también considerar la creciente presencia de especies exóticas de fauna y flora que ha sido ampliamente documentada en los Andes de Ecuador, más sus efectos o interacciones con el entorno no han sido investigados, urge por tanto, conocer con detalle el impacto que estas introducciones puedan tener sobre la fauna anfibia nativa. Otro posible factor que merece atención es el de la contaminación química, especialmente del agua, pues algunos lugares donde las declinaciones o desapariciones han sido documentadas están estrechamente relacionadas a zonas agrícolas con importante uso de pesticidas de sello rojo. Al igual que en otros países del área andina, la destrucción de hábitat sin duda ha sido responsable de la pérdida de varias poblaciones de anfibios en Ecuador; sin embargo, no existe información detallada al respecto.

TABLA 4. Lista de especies en las que se registró incrementos en el rango altitudinal de distribución.

Especie	Rango previo (m) (referencia)	Rango ampliado (m)
<i>Eleutherodactylus floridus</i>	700–2000 (Lynch & Duellman 1997)	700–2300
<i>E. lacrimosus</i>	250–1140 (Lynch & Schwartz 1971)	250–1700
<i>E. sobetes</i>	2010 (Lynch & Duellman 1997)	2010–2400
<i>Hyla minuta</i>	250–1100 (base de datos QCAZ)	250–1700
<i>H. pellucens</i>	100–1100 (base de datos QCAZ)	100–1400
<i>H. sarayacuensis</i>	250–1300 (base de datos QCAZ)	250–1700

¿ESTÁ INFLUENCIANDO EL CALENTAMIENTO GLOBAL EN LA COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES DE ANFIBIOS?—La información disponible sugiere que ha habido un aumento en el límite superior de la distribución altitudinal de varias especies (seis en este estudio). Aunque nuestro tamaño de muestra es todavía reducido, nuestros resultados son compatibles con la hipótesis de que el aumento de temperatura está influenciando el rango de distribución de los anfibios andinos. Otro caso notorio de aumento en el rango altitudinal es el de *Bufo marinus*. Esta especie recientemente ha sido registrada en los valles de Los Chillos y del río Guayllabamba, en las cercanías de Quito, a 2500 y 2135 m de altitud respectivamente (QCAZ 14038, 14043–8). Estos registros son los de mayor altitud para la especie en todo su rango de distribución. Antes de este reporte el registro de mayor altitud era de 2000 m en Centroamérica (Campbell 1999). Los cambios estarían relacionados con el incremento drástico de temperatura ambiental registrado en los Andes de Ecuador (Ron *et al.* 2003; Merino-Viteri *et al.* en prensa). Los incrementos en el rango altitudinal de las especies registradas fueron en el límite superior, esto concordaría con cambios en rangos de distribución (altitudinal y latitudinal) que como consecuencia del calentamiento global se ha reportado en lagartijas, aves y plantas (Pounds *et al.* 1999; Parmesan & Yohe 2003).

El incremento global en temperatura media anual es de aproximadamente 0.5°C (Hasselman 1997); sin embargo, la magnitud del aumento varía regionalmente. En las regiones de los países de los Andes del Norte (Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú) el incremento se aproxima a 0.8°C (Hulme & Sheard, 1999). En los Andes de Ecuador (estación meteorológica INHAMI-Iñaquito) el aumento de la temperatura ha sido aproximadamente cuatro veces mayor que el promedio mundial (Ron *et al.* 2003). Por lo tanto, se anticipa que los impactos biológicos en las faunas de anfibios serán más acentuados en los Andes.

Merino-Viteri (2001) y Ron *et al.* (2003) hacen un análisis de dos factores climáticos (temperatura y precipitación) con datos de nueve estaciones meteorológicas de los Andes de Ecuador, desde 1891 hasta 1999, mostrando que las dos últimas décadas (1980–1989 y 1990–1999) fueron las más cálidas. El incremento en la temperatura media mensual, llega hasta 1.9°C (esto es cerca de cuatro veces más que el promedio mundial) en el período 1990–1999 respecto al período 1891–1957. Adicionalmente, años con alto número de días secos consecutivos o con combinaciones extremas de alta temperatura y baja precipitación (ej. 1987, 1990 y 1992) podrían causar fuertes impactos biológicos en las faunas de anfibios andinos (Merino-Viteri 2001; Ron *et al.* 2003); similar a lo que habría ocurrido con las declinaciones de *Atelopus varius* y *Bufo periglenes* en Monteverde, Costa Rica (Pounds & Crump 1994; Pounds *et al.* 1999).

Una explicación alternativa para los nuevos registros altitudinales sería que el mayor esfuerzo de captura de los muestreos recientes permitió hacer registros en porciones del rango altitudinal que previamente fueron muestreadas insuficientemente. Sin embargo, las deficiencias de muestreo deben afectar por igual a los límites altitudinales inferior y superior por lo que el sesgo observado hacia el límite superior del rango permanecería inexplicado.

AUSENCIAS GENERALIZADAS VS. AUSENCIAS LOCALES.—Reportamos ausencia de especies en las comunidades estudiadas, en algunos casos estas ausencias coinciden con las del resto de la distribución de la especie. En otros casos las especies ausentes en nuestros muestreos si han sido

registradas recientemente en otras localidades. Seis especies del género *Atelopus* registradas en los muestreos iniciales estuvieron ausentes en los muestreos recientes y tampoco se las ha registrado desde 1989, último año en el que se registró a alguna de las seis especies de *Atelopus* que comparamos en este trabajo. Los casos de *A. ignescens* y *A. mindoensis* son particularmente claros al respecto, ambas especies fueron muy abundantes en los muestreos iniciales y desde finales de los 80s no se han vuelto a registrar especímenes de estas especies. Esto contribuye a la evidencia ya existente de que al menos 21 especies de este género habrían desaparecido o estarían declinando en el Ecuador (La Marca *et al.* 2005). El Río Faisanes es la única localidad de esta estudio en la que se conocían simpátricamente dos especies de *Atelopus*: *A. coynei* y *A. longirostris*. Ninguna de ellas fue registrada en los muestreos recientes. Las declinaciones de *Atelopus* en Ecuador aparentemente forman parte de un proceso de declinación regional del género (La Marca & Lötters 1997; Lips 1998; La Marca *et al.* 2005).

Entre las ranas centrolénidas, *Centrolene buckleyi* era una especie común en los valles interandinos, conocida de 16 localidades ecuatorianas y que desde 1997 solamente se ha registrado en dos localidades (base de datos Museo QCAZ; Meza-Ramos & Yáñez-Muñoz 2003). Renacuajos de *C. buckleyi* fueron encontrados solamente en dos ocasiones en BPCT, en julio y noviembre de 2002, después de tres años de búsquedas. No se ha encontrado ningún adulto lo cual marca un notorio cambio en la frecuencia de observaciones de la especie con respecto a los muestreos llevados a cabo en los 80s cuando era encontrada en el BPCT y más frecuentemente en zonas aledañas. Estudiamos nueve poblaciones de ranas de cristal, entre ellas seis disminuyeron su abundancia y dos aumentaron, la única población en la que no pudimos comparar abundancias numéricamente fue *C. buckleyi*.

Nuestro estudio incluyó cuatro especies de la familia Dendrobatiidae. *Colostethus jacobuspetersi* no ha vuelto a ser registrada desde 1990 en ninguna de sus localidades previamente conocidas. *Dendrobates abditus* es solamente conocida de su localidad tipo, río Azuela, y fue observada por última vez en 1974. Hechos como estos y los sugeridos por Coloma (1995) y Ron *et al.* (2001–2004) nos indican que este grupo también es sensible a declinaciones. No obstante hay especies como *C. awa* aquí reportada ausente, que sigue siendo encontrada en otras localidades.

Ranas arbóreas de la familia Hylidae también han sufrido desapariciones: *Gastrotheca guentheri* ha estado ausente desde 1993 en dos de las tres localidades donde era conocida, la localidad restante no ha sido visitada. Por otro lado, *G. pseustes* está presente en Cashca Totoras. Esta es la única localidad del estudio en la se ha diagnosticado chytridiomycosis, precisamente en metamorfos de *G. pseustes* (Merino-Viteri 2001). Otras especies (*Hemiphractus bubalus*, *G. weinlandii*) han sido históricamente poco abundantes por lo que es difícil determinar su situación actual. *Hyla picturata*, ausente en Río Faisanes durante los muestreos recientes, ha sido registrada con frecuencia en otras localidades a menor altitud (base de datos QCAZ).

Dentro del género *Eleutherodactylus* no hay indicaciones de disminuciones en la densidad de especies de las comunidades. Sólo dos de 37 especies no registradas en los muestreos recientes tampoco han sido registradas en otras localidades (último registro para *E. orcesi* en 1989 y *E. necerus* en 1995, base de datos Museo QCAZ). Debido a que los rangos de distribución de las especies de *Eleutherodactylus* son generalmente

restringidos se conoce poco sobre el estado de las poblaciones de una gran cantidad de especies de los Andes del Ecuador.

AGRADECIMIENTOS

William E. Duellman proveyó información de muestreos entre 1967 y 1984 en seis localidades. Galo I. Díaz, W. Chris Funk, Gabriela Granda, Juan M. Guayasamín, Luis E. López, Pablo A. Menéndez, Andrés Merino-Viteri, Samael D. Padilla, Alexandra Quiguango-Ubillús e Ítalo G. Tapia asistieron nuestro trabajo en el campo. Earthwatch Institute, Declining Amphibian Populations Task Force, Lincoln Zoological Park y Conservation, Food and Health Foundation financiaron el trabajo de campo. El Ministerio del Ambiente de Ecuador emitió la autorización de investigación científica N° 049-IC-DFP.

LITERATURA CITADA

- ALFORD, R. A., AND S. J. RICHARDS. 1999. Global Amphibian Declines: A problem in applied ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 30: 133–165.
- BLACK, J. 1982. Los Páramos de Antisana. *Revista Geográfica* 17: 25–52.
- BOSCH, J., I. MARTÍNEZ-SOLANO, AND M. GARCÍA-PARÍS. 2000. Evidence of a chytrid fungus infection involved in the decline of the common midwife toad in protected areas of Central Spain. *Froglog* 40: 1.
- CAMPBELL, J. A. 1999. Distribution patterns of amphibians in Middle America. In W. E. Duellman (Ed.). *Patterns of distribution of Amphibians: A Global perspective*, pp. 111–210. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- CAREY, C. 1993. Hypothesis concerning the causes of the disappearance of *B. boreas* from the mountains of Colorado. *Conservation Biology* 7: 355–362.
- COLOMA, L. A. 1995. Ecuadorian frogs of the genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatiidae). University of Kansas Natural History Museum Miscellaneous Publications 87: 1–72.
- . 2002. Two species of *Atelopus* (Anura: Bufonidae) from Ecuador. *Herpetologica* 58: 229–252.
- , S. LÖTTERS, AND A. W. SALAS. 2000. Taxonomy of the *Atelopus ignescens* complex (Anura: Bufonidae): Designation of a neotype of *Atelopus ignescens* and recognition of *Atelopus exiguus*. *Herpetologica* 56: 303–324.
- , Y A. QUIGUANGO-UBILLÚS. 2000–2004. Anfibios de Ecuador: Lista de especies y distribución altitudinal. [en línea]. Ver. 1.3 (2 Abril 2001). Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador. <<http://www.puce.edu.ec/zoologia/vertebrados/amphibiawebecc/index.html>> [Consulta:10-mayo-2004].
- CRUMP, M. L., F. R. HENSLEY, AND K. L. CLARK. 1992. Apparent decline of the Golden Toad: Underground or extinct? *Copeia* 2: 413–420.
- DROST, C. A., AND G. M. FELLERS. 1996. Collapse of a regional frog fauna in the Yosemite area of the California Sierra Nevada, USA. *Conserv. Biol.* 10: 414–425.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2003. *The State of the World's Forests*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy.
- HASSELMANN, H. 1997. Are we seeing global warming? *Science* 276: 914–915.
- HEYER, W. R., S. A. RAND, C. A. G. DA CRUZ, AND O. L. PEIXOTO. 1988. Decimations, extinctions and colonizations of frog populations in southeast Brazil and their evolutionary implications. *Biotropica* 20: 230–235.
- HULME, M., Y N. SHEARD. 1999. Escenarios de cambio climático para países de los Andes del Norte. Folleto de la Unidad de Investigación Climática, Norwich, Reino Unido, 6 pp.
- JOGLAR, R. L., AND P. A. BURROWES. 1996. Declining amphibian populations in Puerto Rico. In R. Powell and R. W. Henderson (Eds.). *Contributions to West Indian Herpetology: A tribute to Albert Schwartz*, pp. 371–380. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. *Contributions to Herpetology*, vol. 12.
- LA MARCA, E. 1995. Venezuelan Harlequin frogs: In the face of extinction. *The Reptilian Magazine* 3: 22–24.
- , K. R. LIPS, S. LÖTTERS, R. PUSCHENDORF, R. IBÁÑEZ, J. V. RUEDA-ALMONACID, R. SCHULTE, C. MARTY, F. CASTRO, J. MANZANILLO-PUPPO, J. E. GARCIA-PEREZ, F. BOLANOS, G. CHAVEZ, J. A. POUNDS, E. TORAL, AND B. E. YOUNG. 2005. Catastrophic population declines and extinction in Neotropical harlequin frog (Bufonidae: *Atelopus*). *Biotropica* 37: 190–201.
- , AND S. LÖTTERS. 1997. Monitoring of declines in Venezuelan *Atelopus* (Amphibia: Anura: Bufonidae). In W. Böhme, W. Bischoff, and T. Ziegler (Eds.). *Herpetologica Bonnensis*, pp. 207–213. Societas Europaeae Herpetologicae, Germany.
- LAURANCE, W. F., K. R. McDONALD, AND R. SPEARE. 1996. Epidemic disease and the catastrophic decline of Australian rain forest frogs. *Conserv. Biol.* 10: 406–413.
- LIPS, K. R. 1998. Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conserv. Biol.* 12: 106–117.
- . 1999. Mass mortality and population declines of anurans at an upland site in western Panama. *Conserv. Biol.* 13: 117–125.
- , AND M. A. DONNELLY. 2002. What the tropics can tell us about declining amphibian populations: Current patterns and future prospects. In M. J. Lannoo (Ed.). *North American amphibian; status and conservation*, pp. 388–406. University of Chicago Press, Chicago, United States.
- , J. D. REEVE, AND L. R. WITTERS. 2003. Ecological Traits Predicting Amphibian Population Declines in Central America. *Conserv. Biol.* 17:4 1078–1088.
- LYNCH, J. D. 1980a. Two new species of earless frogs allied to *Eleutherodactylus surdus* (Leptodactylidae) from the Pacific slopes of the Ecuadorian Andes. *Proc. Biol. Soc.* 93: 327–338.
- . 1980b. A taxonomic and distribution synopsis of the amazonian frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Am. Mus. Nov.* 2696: 1–24.
- . 1981. Leptodactylid frogs of the genus *Eleutherodactylus* in the Andes of northern Ecuador and adjacent Colombia. University of Kansas Natural History Museum Miscellaneous Publication (72): 1–46.
- , AND W. E. DUELLMAN. 1980. The *Eleutherodactylus* of the Amazonian slopes of the Ecuadorian Andes (Anura: Leptodactylidae). University of Kansas Natural History Museum Miscellaneous Publication 69: 1–85.
- , AND ———. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in western Ecuador: Systematics, ecology and biogeography. Special Publication, Natural History Museum, The University of Kansas 23: 1–236.
- , AND A. SCHWARTZ. 1971. Taxonomic disposition of some 19th century Leptodactylid frog names. *J. Herpetol.* 5: 103–114.
- MERINO-VITERI, A. R. 2001. Análisis de las posibles causas de las disminuciones de las poblaciones de anfibios en los Andes de Ecuador. Tesis de Licenciatura, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- , L. A. COLOMA, Y A. ALMENDÁRIZ. En prensa. Los *Telmatobius* de los Andes del Ecuador y su declive poblacional. Publicaciones de la Asociación de Amigos de Doñana.
- MEZA-RAMOS P., Y M. YÁNEZ-MUÑOZ (2003). Nuevos registros de distribución y adición para la herpetofauna de Ecuador. Resúmenes de las XXVII Jornadas Ecuatorianas de Biología “Pedro Núñez Lucio”. Sociedad Ecuatoriana de

- Biología, Escuela de Biología de la Universidad Central del Ecuador. Quito, Ecuador.
- MUTHS, E., P. S. CORN, A. P. PESSIER, AND D. E. GREEN. 2003. Evidence for disease related amphibian decline in Colorado. *Biol. Conserv.* 110: 357–365.
- PARMESAN, C., AND G. YOHE. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421: 37–42.
- PECHMANN, J. H. K., AND H. M. WILBUR. 1994. Putting declining amphibian populations in perspective: Natural fluctuations and human impacts. *Herpetologica* 50: 65–84.
- , K. D. E. SCOTT, R. D. SEMLITSCH, J. P. CALDWELL, L. J. VITT, AND J. W. GIBBONS. 1991. Declining amphibian populations: The problem of separating human impacts from natural fluctuations. *Science* 253: 892–895.
- POUNDS, J. A., AND M. L. CRUMP. 1994. Amphibian declines and climate disturbance: The case of the golden toad and the harlequin frog. *Conserv. Biol.* 8: 72–85.
- , M. P. FOGDEN, J. M. SAVAGE, AND G. C. GORMAN. 1997. Test of null models for amphibian declines on a tropical mountain. *Conserv. Biol.* 11: 1307–1322.
- , M. P. L. FOGDEN, AND J. H. CAMPBELL. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398: 611–615.
- , AND R. PUSCHENDORF. 2004. Clouded futures. *Nature* 427: 107–109.
- RON, S. R. 2005. Predicting the distribution of the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in the New World. *Biotropica* 37: 209–221.
- , L. A. COLOMA, A. MERINO, J. M. GUAYASAMÍN, Y M. BUSTAMANTE. 2001–2004. Declinaciones de anfibios en el Ecuador. [en línea]. (23 noviembre 2001). Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador. [Consulta: 5 Febrero 2004].
- , W. E. DUELLMAN, L. A. COLOMA, AND M. R. BUSTAMANTE. 2003. Population decline of the jambato toad *Atelopus ignescens* (Anura: Bufonidae) in the Andes of Ecuador. *J. Herpetol.* 37: 116–126.
- , Y A. MERINO-VITERI. 2000. Declinación de anfibios del Ecuador: Información general y primer reporte de chytridiomicosis para Sudamérica. *Froglog* 42: 2–3.
- SALAS, A. W. 1995. Herpetofauna peruana; una visión panorámica sobre investigación, conservación y manejo. *Biotempo* 2: 125–137.
- SANTOS, J. C., L. A. COLOMA, AND D. C. CANNATELLA. 2003. Multiple, recurring origins of aposematism and diet specialization in poison frogs. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100(22): 12792–12797.
- SIERRA, R. 1999. Vegetación remanente del Ecuador continental, Circa 1996, 1: 1'000.000. Proyecto INEGAN/GEF and Wildlife Conservation Society, Quito, Ecuador.
- STEBBINS, R. C., AND N. W. COHEN. 1995. *A Natural History of Amphibians*. Princeton University Press. United States.
- VALENCIA, R., C. CERÓN, W. PALACIOS, Y R. SIERRA. 1999. Las formaciones naturales de la sierra del Ecuador. *En* R. Sierra (Ed.). Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental, pp. 77–108. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia, Quito, Ecuador.
- VIAL, J. L., AND L. SAYLOR. 1993. The Status of amphibian populations. Working document No 1. Declining Amphibian Populations Task Force. World Conservation Union.
- YOUNG, B. E., K. R. LIPS, J. K. REASE, R. IBÁÑEZ, A. W. SALAS, J. R. CEDEÑO, L. A. COLOMA, S. RON, E. LA MARCA, J. R. MEYER, A. MUÑOZ, F. BOLAÑOS, G. CHAVES, AND D. ROMO. 2001. Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conserv. Biol.* 15: 1213–1223.
- ZIMMERMANN, B. L. 1994. Audio strip transects. *In* W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. Hayek, and M. S. Foster (Eds.). *Measuring and monitoring biological diversity, standard methods for amphibians*, pp. 92–97. Smithsonian Institution Press, Washington, United States.