

**Herpetofauna de la Estación de Biodiversidad Tiputini,
Amazonía Ecuatoriana**
**Ecología de una comunidad taxonómicamente diversa,
con comentarios sobre metodologías de inventario**

Diego F. Cisneros-Heredia

Laboratorio de Anfibios y Reptiles FHGO-USFQ

Colegio de Ciencias de la Vida, Universidad San Francisco de Quito

Ave. Interoceánica y Calle Diego de Robles, Campus de Cumbaya, Edif. Maxwell

PO Box 17-12-841 Quito, Ecuador

Reimpreso de:

De la Torre, S. & Reck, G. (eds). 2003. Ecología y Ambiente en el Ecuador: Memorias del I Congreso de Ecología y Ambiente, Ecuador país megadiverso. CD. Universidad San Francisco de Quito. Quito.

© 2003 – Universidad San Francisco de Quito, Ecuador

Cisneros-Heredia, D. F. 2003. Herpetofauna de la Estación de Biodiversidad Tiputini, Amazonía Ecuatoriana: Ecología de una comunidad taxonómicamente diversa con comentarios sobre metodologías de inventario. En: De la Torre, S. & Reck, G. (eds). Ecología y Ambiente en el Ecuador: Memorias del I Congreso de Ecología y Ambiente, Ecuador país megadiverso. CD. Universidad San Francisco de Quito. Quito.

Herpetofauna de la Estación de Biodiversidad Tiputini, Amazonía Ecuatoriana.

Resumen. - Durante un período de cuatro años se estudió la herpetofauna de la Estación de Biodiversidad Tiputini (TBS), Amazonía del Ecuador. A través de la aplicación de Métodos Múltiples de Inventario se determinó la composición de especies de anfibios y reptiles. En los anuros se examinaron datos morfológicos y ecológicos. Se hallaron patrones donde existe una fuerte relación entre el uso de recursos ecológicos como la dieta, microhábitat y actividad; y las familias de anuros. Se sugiere que estos patrones se deben a una relación entre la filogenia y como ésta ha intervenido de manera importante a través de la historia en la formación de las estructuras de las actuales comunidades de anfibios. La aplicación de Métodos Múltiples de Inventario permitió una eficiencia mayor ya que se registró un 90% de la herpetofauna total registrada en los primeros 40 días de muestreo. La herpetofauna de la TBS es una de las más diversas del mundo y en cuanto anfibios corresponde al lugar con mayor diversidad alfa del planeta.

Palabras clave: Amphibia, Reptilia, Neotropico, bosque tropical, Ecuador, ecología, diversidad, metodologías, inventario.

Herpetofauna of the Tiputini Biodiversity Station, Amazonian Ecuador.

Abstract. - Over a period of four-years, I studied the herpetofauna of the Tiputini Biodiversity Station (TBS), Ecuadorian Amazonia. I applied six survey methods in conjunction (Inventory Multiple Methods) to determine the composition of species of amphibians and reptiles. With the anurans, I examined morphological and ecological data, and found patterns of strong relationships among the use of resources such as diet, microhabitat and activity, and the families of anurans. These patterns suggest an important role of phylogeny through the development of structures of the modern communities of amphibians. The use of the Inventory Multiple Methods led to a bigger efficiency; I register 90% of the total herpetofauna in the first forty-days of sampling. The herpetofauna of TBS is one of the most diverse on Earth, and it is the site with the highest alpha diversity of amphibians in the world.

Key words: Amphibia, Reptilia, Neotropics, tropical rainforest, Ecuador, ecology, diversity, methodologies, inventory.

DIEGO F. CISNEROS-HEREDIA, Laboratorio de Anfibios y Reptiles FHGO-USFQ, Colegio de Ciencias de la Vida, Universidad San Francisco de Quito, Ave. Interoceánica y Calle Diego de Robles, Campus de Cumbaya, Edif. Maxwell, PO Box 17-12-841 Quito, Ecuador.

INTRODUCCIÓN

La cuenca Amazónica sostiene una de las comunidades biológicas más diversas del planeta. Debido a la importancia mundial de la pérdida de biodiversidad en los bosques tropicales, una considerable cantidad de esfuerzos ha sido dirigida hacia proyectos de investigación. Estudios sobre la herpetofauna son relativamente numerosos y en las dos décadas pasadas se

han publicado trabajos muy importantes como los de Dixon y Soini (1976), Duellman (1978), Vitt y Caldwell (1994) o Vitt y Zani (1996). Estos estudios sobre interacciones específicas en complejos del bosque tropical requieren normalmente de muchos científicos y tiempo (incluso para coleccionar datos base) (Raven y Wilson, 1992). A pesar de estas investigaciones, el conocimiento de las comunidades es fragmentado. Existen tres razones

principales para esto: a) La alta heterogeneidad de la Amazonía tanto en los suelos, topografía y vegetación (Tuomisto *et al.*, 1995). b) Amplias porciones del bosque amazónico aun no han sido estudiadas suficientemente (Duellman y Thomas, 1996). c) Por último, el conocimiento de la ecología de las comunidades de reptiles y anfibios es fragmentado debido a la gran cantidad de especies que interactúan (Heyer, 1988).

Las interacciones entre las especies (*e.g.*, competencia, depredación) han sido expuestas como parte de los mecanismos responsables de las estructuras observadas en comunidades ecológicas (Schoener, 1986). Estudios comparativos y experimentales en una variedad de vertebrados e invertebrados han indicado que las interacciones entre las especies causan divergencias en dieta, tiempos de actividad y uso del hábitat y microhábitat (Losos, 1992; 1994; Pianka, 1986). Recientemente, sin embargo, algunos estudios han sugerido que diferencias históricas entre las especies representan un papel determinante en las estructuras actuales de las comunidades, indicando que algunas estructuras previamente atribuidas a interacciones del presente pueden tener una base filogenética (Cadle y Greene, 1993; Manden, 1987). Se ha sugerido que mucha de la variación ecológica entre las especies en gremios taxonómicamente diversos puede ser filogenética o evolutivamente conservativa (Thorpe *et al.*,

1994; Vitt y Zani, 1996), pero la evidencia cuantitativa es escasa (Vitt y Zani, 1998). Las interacciones de las especies, la variación temporal y espacial en la disponibilidad del recurso y la filogenia parecen estar de una manera compleja interviniendo en la determinación de las dietas de especies simpátricas (Vitt y Zani, 1998).

Los anuros se alimentan principalmente de invertebrados y se ha sugerido que son típicamente generalistas, alimentándose de las presas disponibles en los microhábitats donde habitan (Duellman, 1978). Pero también es conocido que la dieta de los anuros difiere y hay algunas especies que son extremadamente especialistas (Vitt y Caldwell, 1994; Parmelee, 1999) aunque a este nivel no se ha realizado estudios concluyentes ni cuantitativos que demuestren estas relaciones (Pearman *et al.*, 1995).

En esta investigación se estudió la comunidad de anfibios y reptiles de la Estación de Biodiversidad Tiptutini, Ecuador. Se busco determinar su estructura y diversidad, así como mejorar el conocimiento de la ecología de la herpetofauna. Específicamente en los anuros se analizaron patrones ecológicos y el uso de recursos con el objetivo de determinar cuáles son las relaciones existentes entre el uso de hábitat, microhábitat y alimento y la filogenia. Al incrementar el conocimiento de la ecología

de las especies en los bosques amazónicos se pretenden proveer datos contra los cuales en el futuro se puedan realizar comparaciones, para desarrollar estrategias de conservación útiles, y para establecer el valor intrínseco de los ecosistemas altamente biodiversos en un tiempo de severo estrés antropogénico en estos sistemas que desaparecen rápidamente.

MÉTODOS

Área de estudio

La Estación de Biodiversidad Tiputini (TBS - 0°37'5"S, 76°10'19"W) se ubica en la provincia de Orellana (Ecuador) a 280 km ESE de Quito; entre los 190 a 270 m sobre el nivel del mar, en el banco norte del río Tiputini, parte del sistema fluvial del Napo y Amazonas (Fig 1).

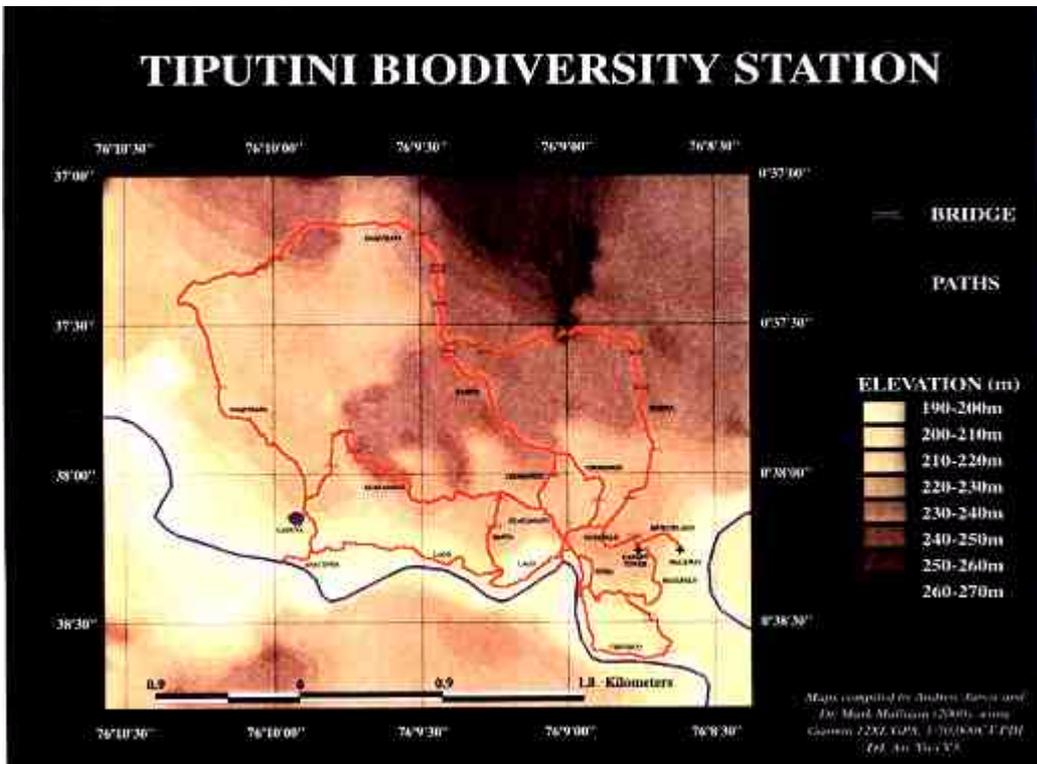


Figura 1. Mapa de la Estación de Biodiversidad Tuputini. Compilado por Andrew Jarvis y Mark Mulligan (2000). 12XL GPS, 1:50000 CT-PHI D4, Arc View VX.

La humedad relativa mensual fluctúa alrededor de 90% y la temperatura mensual alrededor de 24°C. El patrón de precipitación anual presenta dos períodos de alta precipitación entre los meses de Abril - Julio y de Septiembre - Diciembre, totalizando un promedio de 2500 mm/año (datos meteorológicos TBS entre Agosto

1997 - Marzo 1999). El tipo de suelo es aluvial, arcilloso y ácido, similar en toda la Amazonía Ecuatoriana Norte (Baldock, 1982).

La Universidad San Francisco de Quito, junto a Boston University, estableció TBS en 1995 como un centro de educación,

investigación y conservación. La estación se encuentra adyacente al Parque Nacional y dentro de la Reserva de la Biósfera Yasuní. Hasta el momento se han registrado más de 1500 especies de árboles (Salvador-Van Eysenrode, 2000), 490 especies de aves (Cisneros-Heredia, 2000), 99 especies de anfibios y 70 especies de reptiles (este artículo).

Trabajo de Campo y Laboratorio

Las investigaciones de campo se realizaron con una combinación de métodos denominados “Métodos Múltiples de Inventario”. Se estudió durante tres años con cuatro periodos de muestreo anuales en seis senderos de la Estación de Biodiversidad Tiputini.

Los Métodos Múltiples de Inventario incluyen transectos, cuadrantes de hojarasca, trampas de caída, muestro por puntos al azar y estudio de larvas. Se utilizaron 6 transectos de 100 metros cada uno (divididos en subsecciones de 10 m) y repartidos de manera aleatoria tanto en bosque acolinado no inundable como inundable. Se recorrieron dos transectos al día, de las 9h30 a las 11h30 y de 20h30 a las 23h30, a una velocidad de 2 m/min, utilizándose el método de muestreo a corto plazo por medio de encuentros visuales (Heyer *et al.*, 1994). Se usó 30 cuadrantes de 25 m² distribuidos al azar en grupos de 5 cuadrantes en los transectos, a una distancia máxima de 50 m a cada lado del transecto. El trabajo en los cuadrantes se realizó de

acuerdo a lo expuesto en Heyer *et al.* (1994) y en Lips *et al.* (2001).

La metodología del uso de trampas de caída sin cercas como fue usada aquí no ha sido publicada en ningún otro trabajo similar en herpetofauna neotropical. Su desarrollo ha implicado la revisión y adaptación de técnicas similares con trampas de caída (Heyer *et al.*, 1994). No se usó métodos ya descritos pues son poco eficientes en comparación con los altos recursos invertidos para su realización en áreas neotropicales amazónicas de las características de TBS (obs. pers.). Al contrario del método descrito comúnmente (Heyer *et al.*, 1994) no se utilizó cercas ya que las trampas se ubicaron en un bosque con una tasa de precipitación alta y en zonas escarpadas o inundables. La capacidad de las trampas fue de 3,2 litros; se colectó especímenes inferiores a 150 mm de longitud hocico-urostilo. Las trampas de caída fueron envases de plástico de 3,2 litros de capacidad de forma cilíndrica. Se colocó 108 trampas de caída. La ubicación de las mismas fue al azar alrededor de los transectos hasta una distancia máxima de 50 m. Las trampas estuvieron en formación triangular y se llenaron hasta 2/3 de su capacidad con una mezcla de alcohol al 80% y agua pura (proporción 1:1); y, con 3 cucharadas de jabón biodegradable líquido. La revisión de las trampas se realizó dos veces por día, de 6:30 a 9:30 y de 16:00 a 18:00.

El estudio de las larvas se realizó tanto en los humedales naturales como en charcas artificiales y estuvo basado en Heyer *et al.* (1994) y Duellman (1978). Las charcas artificiales fueron recipientes de aproximadamente 0,5 m de largo y 0,2 m de profundidad. Se llenó estos recipientes con agua hasta 3/4 de su capacidad y en el fondo se colocó hojarasca, luego se los enterró al ras del suelo. Ubicados en juegos de 2 envases por cada sendero, su posición se escogió aleatoriamente. Registros adicionales aleatorios fueron realizados en otros senderos de la estación, fuera de los transectos, trampas o cuadrantes con la aplicación de un muestreo por puntos al azar.

Se colectó todos los anfibios y reptiles encontrados anotándose su información básica de colección y datos ecológicos. No se preservó especímenes testigo de los órdenes Chelonia y Crocodilia, y de las familias Boidae y Viperidae (de acuerdo a las regulaciones de la estación).

Los especímenes colectados se llevaron al laboratorio en fundas plásticas y fueron preservados lo más pronto posible (no más de 4 horas). Todos los anfibios y reptiles pequeños fueron sacrificados con uj compuesto líquido de Benzocaína 0.16 g, Antipirina 0.06 g y Propilen-Glicol C.S.P. 2 ml y los reptiles de tamaño grande con Pentotal Sódico. Todos los especímenes se fijaron en 10% formalina y preservaron en alcohol etílico al 75%. Dentro de las 2

semanas siguientes, los estómagos de los anuros fueron removidos y las diferentes presas fueron esparcidas en una caja Petri, contadas e identificadas al nivel taxonómico más bajo posible usando un microscopio de disección. Se utilizó sólo aquellas presas presentes en los estómagos. No se realizaron asunciones sobre la abundancia de las presas en el hábitat, sin embargo, se considera el total de las dietas de todas las especies como el conjunto de organismos disponibles para la comunidad de anuros (para más detalles ver Vitt y Zani, 1996).

Para el establecimiento de las relaciones filogenéticas se siguió Duellman y Trueb (1986) para la sistemática de los grupos filogenéticos de anuros amazónicos. Las variables morfológicas se midieron, con excepción de la masa, luego de que los especímenes fueron transferidos al alcohol. Se tomó la longitud hocico-urostilo (SUL) definida según Peters (1973) como distancia estándar y la masa (W) con una balanza electrónica a 0.01 g. Las especies de anuros se categorizaron como forrajeadores activos o pasivos, considerándose a una especie como forrajeadora activa si los individuos fueron observados moviéndose mientras buscaban su presa a través de su hábitat. Se consideró a una especie como forrajeadora pasiva cuando permanecía sin movimiento en perchas desde la que observaba y acechaba a sus presas (más detalles sobre estas categorías ver Vitt y Zani, 1996). Los

especímenes fueron depositados en el Laboratorio de Anfibios y Reptiles FHGO-USFQ (Universidad San Francisco de Quito y Fundación Herpetológica Gustavo Orcés), en el Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ) y en el Departamento de Zoología de la Escuela Politécnica Nacional (EPN).

Análisis de Datos

Para determinar las correlaciones entre las diferentes variables filogenéticas (grupos filogenéticos), con el uso de los recursos hábitat, microhábitat y alimento (dieta) se utilizó los tests Mann-Whitney y Kruskal-Wallis en el programa estadístico StatView. Además, se obtuvo estadísticas descriptivas y tablas de contingencia. Cuando se reportan los valores de las medias se expresan como media \pm desviación estándar ($X \pm SD$).

Para calcular la amplitud de la dieta para cada especie, se usó el Índice Recíproco de Simpson (1949):

$$B = 1/SP_i^2$$

donde i es la categoría del recurso alimento, p es la proporción de la categoría i usada por la especie (con relación al número de presas consumidas) y n es el número total de categorías (Pianka, 1986). Los valores de la amplitud de nicho varían desde 1 (uso exclusivo de un solo tipo de presa) a n (uso de todos los tipos de presa). En relación con la amplitud de la dieta, se clasificó a los anuros en cinco categorías de especificidad de dieta ($AE = 1.25$ a $1.49 =$ altamente

especialista, $ME = 1.50$ a $1.99 =$ medianamente especialista, $PE = 2.00$ a $2.99 =$ poco especialista, $MG = 3.00$ a $4.99 =$ medianamente generalista y $AG > 5 =$ altamente generalista).

La distribución vertical (altura) se clasificó en cuatro niveles (Terrestre < 0.25 m, Primer estrato < 0.5 m, Segundo estrato < 1 m, Tercer estrato > 1 m). Los hábitats fueron clasificados en BIP= bosque inundable primario, BTFP= bosque de tierra firme primario, BTFS= bosque de tierra firme secundario y GAP= claro de bosque; y las horas de colección en T= tarde, M=mañana y N=noche.

RESULTADOS

Se registró en total 185 especies de anfibios y reptiles. Los anfibios estuvieron representados por 105 especies, de las cuales 99 pertenecen al orden Anura (sapos y ranas), 3 al orden Caudata (salamandras) y 3 Gymnophiona (cecilias). Las 80 especies de reptiles estuvieron divididas entre 8 Chelonia (tortugas), 4 Crocodylia (caimanes), 1 anfisbaenia, 28 sauria (lagartijas) y 39 Serpentes (serpientes). Una lista completa de las especies de la Estación de Biodiversidad Tiputini se puede encontrar en la página web (ver ADENDA):

http://www.geocities.com/dfch_diegoc

Las familias más representativas de anfibios fueron los Bufonidae con 8 especies,

Dendrobatidae con 10, Leptodactylidae con 33 especies (con predominancia del género *Eleutherodactylus*) e Hylidae con 43 (con predominancia de los géneros *Hyla* y *Osteocephalus*). En los reptiles predominaron Gymnophthalmidae con 8 especies, Polychrotidae con 7 (predominó el género *Anolis*) y Colubridae con 26 especies.

Las especies más abundantes fueron *Chiasmocleis bassleri*, *Bufo margaritifera* complex, *Eleutherodactylus ockendeni*, *Epipedobates bilinguis*, *Eleutherodactylus acuminatus* y *Physalaemus petersi* en anfibios y *Podocnemis unifilis*, *Leposoma parietale*, *Anolis nitens*, *Anolis ortonii*, *Kentropyx pelviceps*, *Imantodes cenchoa* y *Oxybelis aeneus* para reptiles. Se registró 3 especies nuevas para la ciencia de los géneros *Eleutherodactylus*, *Scinax*, e *Hyla*.

USO DE RECURSOS EN ANUROS

La familia Hylidae presentó los mayores valores de SUL mientras que Dendrobatidae tuvo el menor SUL. Sin embargo, el rango de SUL fue mayor para Bufonidae (97,7 mm) (Tabla 1). Existen diferencias significativas entre el SUL entre las cinco familias (Kruskal Wallis, df= 4, H= 15,719, p= 0,0034). La familia Bufonidae presentó la mayor masa (en gramos) seguida por Leptodactylidae, Hylidae y Dendrobatidae (para la familia Microhylidae no se tuvieron datos de masa) (Tabla 1), difiriendo en general las cuatro familias de manera altamente significativa (Kruskal Wallis, df= 4, H= 38,61, p= 0,0001).

El 66,83 % de los anfibios anuros registrados fueron terrestres, mientras que en el primer estrato solo estuvieron

	BUFONIDAE	DENDROBATIDAE	LEPTODACTYLIDAE	HYLIDAE	MICROHYLIDAE
SUL	35.85	18.79	28.34	38.89	22.86
(en cm)	(19.70)	(2.35)	(17.32)	(19.60)	(5.96)
MASA	11.38	0.68	6.63	4.62	-
(en gr)	(20.49)	(0.19)	(23.16)	(6.59)	-

Tabla 1. Características morfométricas de las diferentes familias de anuros estudiadas en la Estación de Biodiversidad de Tiputini. Se reporta la distancia hocico-urostilo (SUL) en milímetros y la masa en gramos; con la media y entre paréntesis la desviación estándar.

presentes el 6,03 % de todos los individuos, distribuyéndose de manera uniforme el resto de anuros entre los estratos dos y tres. El 81,48 % de los anfibios del segundo estrato fueron Hylidos. Los Leptodactylidos

fueron los mayores representantes de los estratos uno y tres (58,33 % y 59,26 % respectivamente). Todos los Microhylidos así como la mayoría de Bufonidos (82,86 %), Dendrobatidos (81,82 %) y

Leptodactylidos (70,33 %) fueron terrestres. Mientras que el 55 % de los Hylidos estuvieron en el segundo estrato. Los individuos de la familia Hylidae fueron encontrados a alturas mayores ($1,35 \pm 3,061$ m) en comparación a las otras familias, seguidos en orden descendente por Leptodactylidae, Dendrobatidae y Bufonidae; mientras que todos los Microhylidos colectados estuvieron en el

suelo (Tabla 2, Fig 2). Las cinco familias difieren de manera extremadamente significativa con relación a su distribución de altura (Kruskal Wallis, $df= 4$, $H= 43,33$, $p= 0,0001$) lo que sugiere que la comunidad de anfibios anuros tiene también diferencias en la ocupación vertical del espacio en relación con las categorías taxonómicas superiores.

	BUFONIDAE	DENDROBATIDAE	LEPTODACTYLIDAE	HYLIDAE	MICROHYLIDAE
ALTURA	0.16	0.29	0.68	1.35	0.00
(en m)	(0.37)	(0.60)	(3.17)	(3.06)	(0.00)

Tabla 2. Características de estrato vertical de las diferentes familias de anuros estudiados en la Estación de Biodiversidad de Tiputini. Se reporta en metros de altura; con la media y entre paréntesis la desviación estándar.

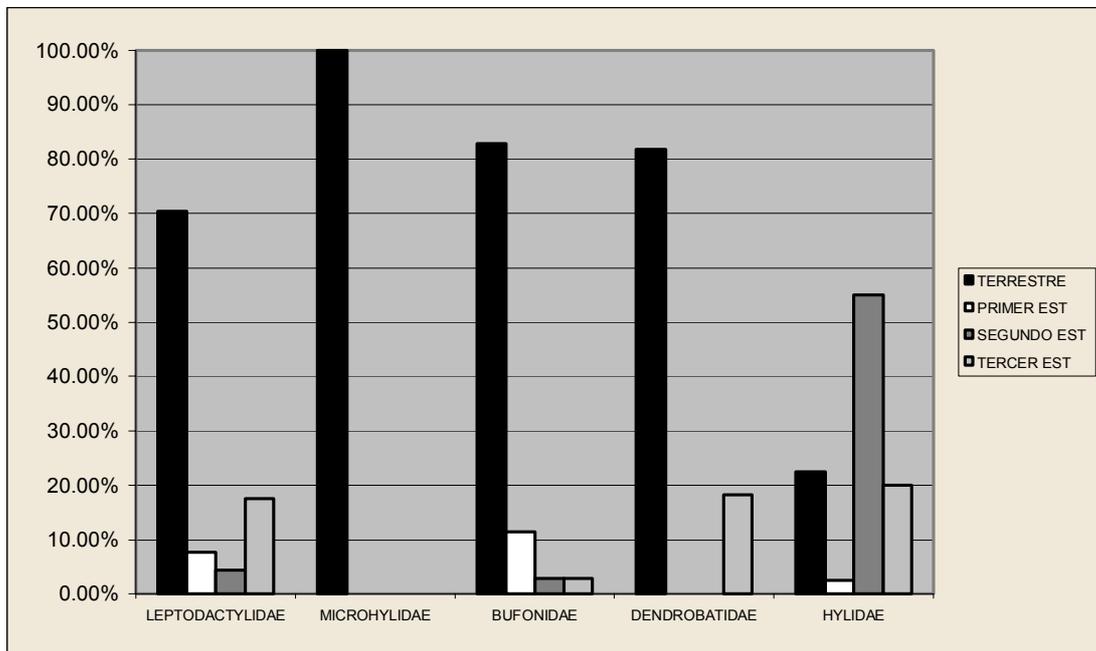


Figura 2. Distribución de las categorías de altura (distribución vertical) según las familias de Anuros.

En cuanto a su dieta, se observa que el 30,33 % de los anuros registrados están en la categoría de altamente generalistas,

seguidos por los medianamente especialistas con 27,87 %. El 100 % de los Bufonidae son medianamente especialistas,

mientras que el 100 % de Microhylidae son altamente especialistas. Por otro lado, el 63.34 % de los Hylidos son altamente generalistas mientras que el 55,56 % de los Dendrobatidos son poco especialistas. Los Leptodactylidae constituyen el 73,68 % de la categoría poco especialistas (Fig 3). Entre las familias, en general, existen diferencias extremadamente significativas

con relación al uso del alimento (analizado como amplitud de nicho) (Kruskal Wallis, $df= 4$, $H= 45,48$, $p= 0,0001$). La amplitud del nicho alimenticio fue mayor en los individuos de la familia Hylidae ($6,25 \pm 3,33$) seguida en orden descendente por los Leptodactylidos, Bufonidos, Dendrobatidos y Microhylidos (Tabla 3).

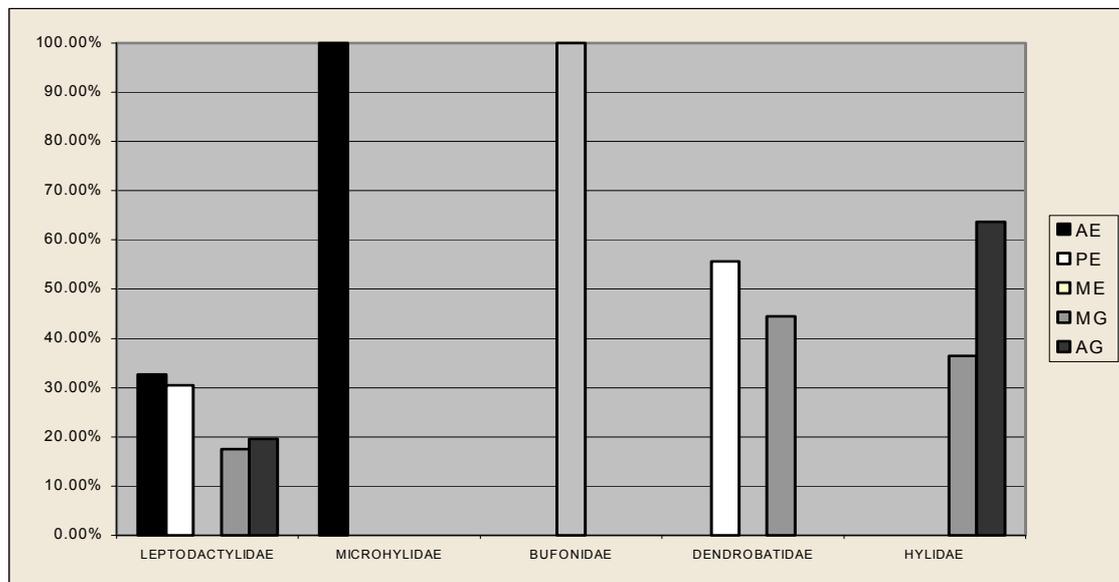


Figura 3. Distribución de Dieta (Amplitud de Nicho Trófico) según las familias de Anuros.

	BUFONIDAE	DENDROBATIDAE	LEPTODACTYLIDAE	HYLIDAE	MICROHYLIDAE
DIETA	1.74	2.79	3.89	6.25	1.40
	0.02	0.97	3.83	3.33	-

Tabla 3. Amplitud de nicho en dieta de las diferentes familias de anuros estudiados en la Estación de Biodiversidad Tiputini. Se reporta la media y entre paréntesis la desviación estándar.

El 53,77 % de los anuros fueron colectados en el bosque de tierra firme primario, de estos, el 47,66 % fueron de la familia Leptodactylidae. Todos los individuos de la familia Dendrobatidae y el 90,91 % de Microhylidos estuvieron en el bosque de tierra firme primario. El 84,62 % de los

anuros de bosque de tierra firme secundario fueron de la familia Leptodactylidae (Fig 4). Sin embargo, al comparar los datos de hábitat en relación con las cinco familias, se encontró que no había una diferencia significativa (Kruskal Wallis, $df=4$, $H= 6,45$, $p= 0,17$), indicando que todas las

familias se encuentran ocupando de igual manera los diferentes hábitats de TBS.

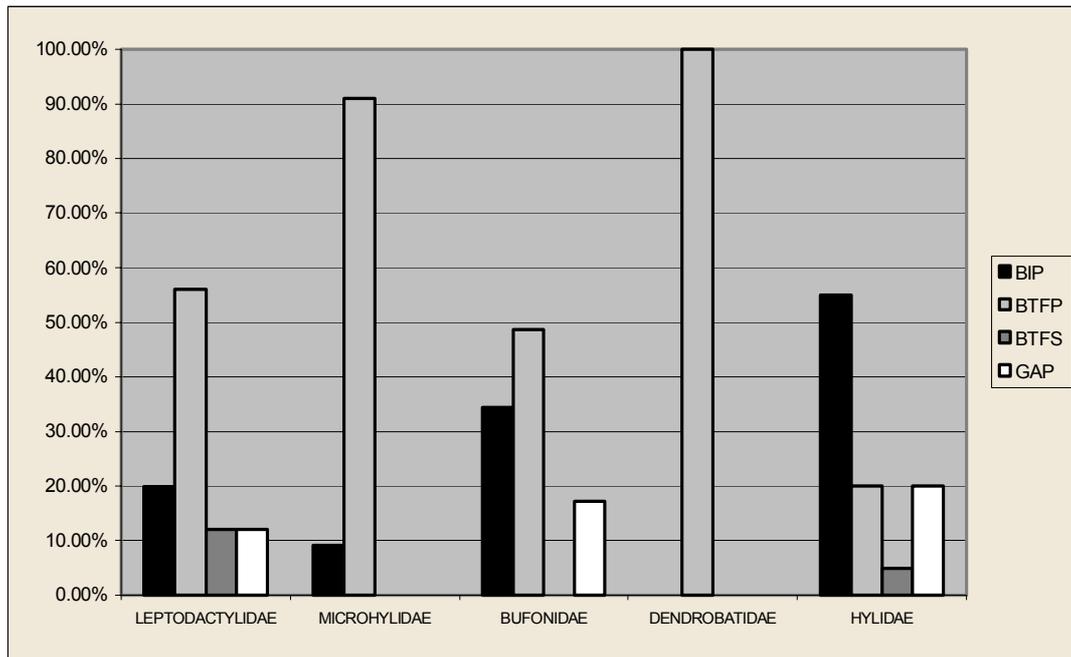


Figura 4. Distribución de hábitat según las familias de anuros.

Al analizar los datos de microhábitat versus las familias, se obtuvo diferencias extremadamente significativas (Kruskal Wallis, $df=4$, $H= 47,28$, $p= 0,0001$), lo cual sugiere que las diferencias en el uso del recurso microhábitat sí están relacionadas con las familias de anuros presentes en el bosque.

El 68,34 % de los anuros fue colectado por la noche; de estos, el 44,12 % correspondió a la familia Leptodactylidae y el 27,94 % a los Hylidos. Todos los individuos de la familia Microhylidae fueron nocturnos, al igual que el 95 % de Hylidos y el 65,93 % de Leptodactylidos. En cambio, la mayoría de Dendrobatidos fueron colectados en el día (90,91 %). Durante la tarde y noche, los Leptodactylidos fueron los más comunes (58,54% y 44,12% respectivamente),

mientras que por la mañana se colectaron especialmente Dendrobatidos (36,36 %) (Fig 5). Los Bufonidos fueron encontrados con abundancias similares en la tarde (40 %) y en la noche (42.86 %). Al analizar la hora del día a la que se encontraron los individuos de las diferentes familias se encuentra que difieren de manera muy significativa (Kruskal Wallis, $df=4$, $H= 13,47$, $p= 0,0092$). El 93,47 % de los anuros estuvieron activos al momento de la captura; no hubo diferencia entre las familias en relación con su actividad (Kruskal-Wallis, $df=4$, $H= 2,52$, $p=0,64$).

Al analizar la forma en que los anuros buscan su alimento (forrajeo), predominan los forrajeadores pasivos (58,29 %). Exceptuando los Leptodactylidos, todas las restantes cuatro

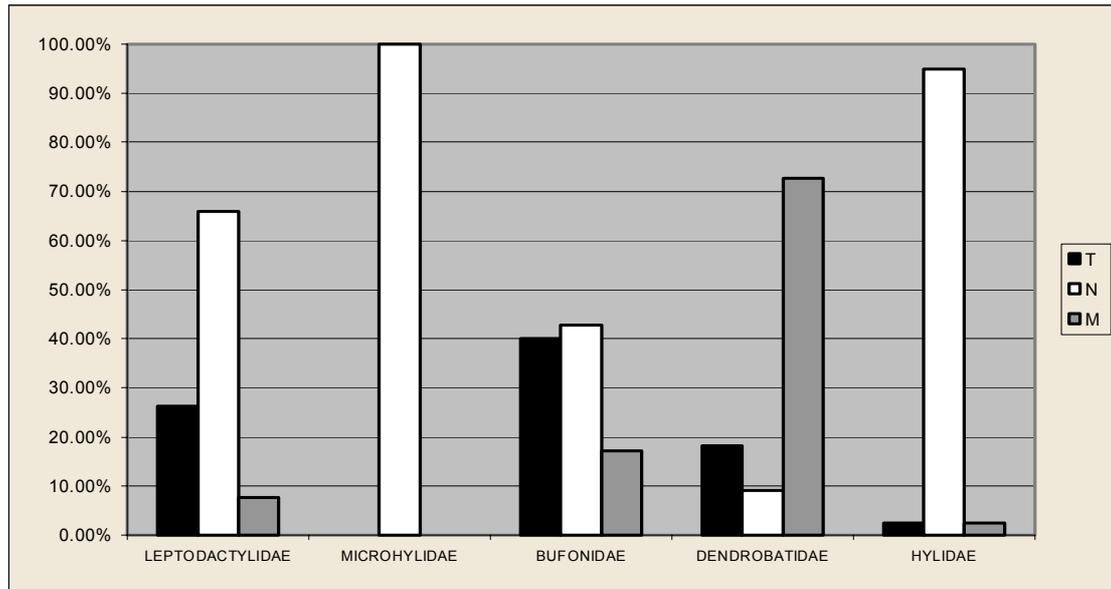


Figura 5. Distribución de hora de colección según las familias de anuros.

familias se especializan en un tipo específico de forrajeo; sin embargo, en los Leptodactylidos el 59,34 % son forrajeadores activos y el 40,66 % son activos. Los Microhylidos e Hylidos son forrajeadores pasivos, mientras que los

Bufonidos y Dendrobatidos son activos (Tabla 4). Al analizar la forma de forrajeo entre las diferentes familias se obtuvo una diferencia extremadamente significativa (Kruskal Wallis, $df=4$, $H= 78,88$, $p= 0,0001$).

CHI CUADRADO, X1 FAMILIA, Y1 FORRAJEJO

Total Chi Cuadrado: 108.692 $p = .0001$

Coefficiente Contingencia: 0.594

Cramer's V: 0.739

Porcentaje (%) de Filas Totales

	LEPTODACTYLIDAE	MICROHYLIDAE	BUFONIDAE	DENDROBATIDAE	HYLIDAE	TOTALES
Activo	44.58	0	42.17	13.25	0	100
SW	46.55	18.97	0	0	34.48	100
Totales:	45.73	11.06	17.59	5.53	20.10	100

Porcentaje (%) de Columnas Totales

	LEPTODACTYLIDAE	MICROHYLIDAE	BUFONIDAE	DENDROBATIDAE	HYLIDAE	TOTALES
Activo	40.66	0	100	100	0	41.71
SW	59.34	100	0	0	100	58.29
Totales:	100	100	100	100	100	100

Tabla 4. Tabla de contingencia para el análisis de familias de anfibios (X1) y Forrajeo. Datos colectados en la Estación de Biodiversidad Tiputini

DISCUSIÓN

La herpetofauna de la TBS refleja la alta diversidad biológica de la Alta Amazonía, siendo uno de los sitios con mayor diversidad alfa en el planeta para anfibios con 105 especies, siendo solo comparable con otros sitios como Santa Cecilia (Duellman, 1978, Duellman y Trueb, 1986). En el caso de los reptiles, debido a sus particulares características ecológicas son más difíciles de registrar, razón por la cual se tiene un número relativamente bajo, sin embargo de seguro también son altamente diversos, lo cual se comprobará con mayores estudios en la estación sobre este grupo.

Las metodologías utilizadas de manera conjunta (Métodos Múltiples de Inventario) permitieron en cuarenta días de muestreo (640 horas/hombre) recoger casi el 90% del total de especies conocidas para la TBS y llegar al estadio de estabilización de una curva de relación entre esfuerzo de captura versus especies registradas. Además, permitieron tener un panorama más claro y riguroso de la ecología de la comunidad, lo cual se refleja en el registro de *Chiasmocleis bassleri* como el anfibio más común de la estación, a pesar de en otros lugares de la Amazonía es registrado como poco frecuente, siendo una explicación que el método más utilizado de muestreo es solamente los transectos.

El rol de la filogenia en los patrones

ecológicos ha sido varias veces mencionado por algunos autores como uno de los más importantes en la determinación de las actuales estructuras de las comunidades de anfibios (Caldwell, 1996, Thorpe *et al.*, 1994, Vitt y Zani, 1996). En prácticamente todos los análisis de este estudio se ha observado una relación muy fuerte entre la estructura taxonómica/filogenética y el uso de los diferentes recursos. El uso del recurso hábitat (único que no presentó diferencias entre las especies) se relaciona probablemente con dos razones: a) la amplitud de la clasificación establecida para el hábitat no necesariamente refleja la realidad ecológica de las comunidades de anuros; y, b) sesgos en la colección de especímenes en ciertos sitios por su accesibilidad. Sin embargo, al tomar en cuenta variables más sutiles como la distribución vertical o el microhábitat se observan claras diferencias que están muy ligadas con la división sistemática de los anfibios estudiados.

Si bien, Duellman (1978) indicaba que en su estudio en Santa Cecilia había encontrado una tendencia generalista en los anfibios con relación a su dieta y microhábitat, los datos presentados en esta investigación reflejan lo contrario, apoyando las conclusiones de Parmelee (1999) sobre la especificidad en la dieta de muchos anfibios.

Tendencias generales que siguen un patrón al parecer filogenético incluyen el alto

grado de especificidad en la dieta de los Microhylidae y Bufonidae, la amplitud de nicho alimenticio de los Hylidae, la especificidad de presas de Bufonidae y Mycrohilidae y los patrones de forrajeo de los Microhylidae, Bufonidae, Dendrobatidae e Hylidae

Se sugiere que en futuros estudios se realice mayores observaciones sobre el uso del microhábitat y la dieta pues se necesita una muestra de tamaño muy grande para poder establecer conclusiones de validez tanto interna como externa. Además, se debe establecer relaciones con variables morfológicas y ecológicas que permitan dilucidar la verdadera influencia que tiene la filogenia sobre el desarrollo de patrones ecológicos en los anuros.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al personal de la Estación de Biodiversidad Tiputini por la invaluable ayuda prestada durante mi estadía, en especial a Consuelo Barriga. A todos los estudiantes del Colegio de Ciencias de la Vida USFQ (los que estuvieron, están y vendrán) por que me ayudaron de innumerables maneras, pero en especial a S. Cárdenas, A. León, L. Zurita, J. Fabara y D. Mosquera por su ayuda en el campo y laboratorio. A los profesores del comité académico del proyecto: David Romo, Kelly Swing y Stella de la Torre. A M.E. Heredia, L. Heredia, C. Valle, R. McDiarmid, J.-M. Touzet, L. Coloma, S. Ron, C. Schneider, G. Trueba, S. Zapata, A. Almendariz, J. Faivovich, J. Simmons, M. Hoogmoed, A. Salas, J. Icochea, A. Peñaherrera, S. Reichle, R. Reynolds, K.

Jungfer, entre otros con quienes mantuve constructivas discusiones que ayudaron a mejorar el desarrollo y análisis del proyecto. Por permitirme acceder a sus colecciones agradezco a R. McDiarmid, G. Zug, R. Heyer, R. Reynolds del National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C. (USNM); J. Cole, J. Faivovich, C. Myers del American Museum of Natural History, New York (AMNH); L. Coloma del Museo de Zoología, Universidad Católica del Ecuador (QCAZ); A. Almendariz de la Escuela Politécnica Nacional (EPN); R. Bour, I. Ineich, C. de Massary del Museum National d'Historie Naturelle, Paris (MNHN), J Cordova del Museo de Historia Natural de la Univ. Mayor de San Marcos (MUSM). Aprecio mucho que C. Valle me ayudó en bioestadística y L. Coloma, R. McDiarmid, R. Heyer, J.-M. Touzet y S. Ron en la identificación e información concerniente a la taxonomía de ciertas especies. Este proyecto fue financiado por la Estación de Biodiversidad Tiputini – Universidad San Francisco de Quito. Fondos adicionales fueron gentilmente provistos por Ma. Elena Heredia y Laura Heredia, y otros insumos por varias divisiones de la USFQ (Instituto de Microbiología, Planta Física, CPU Food Services) y Boston University. Agradezco al Ministerio del Ambiente de Ecuador que expidió la autorización de investigación científica N° 19-IC-FAU-DFN. Esta es la contribución No. 1 del proyecto Estudio de la Herpetofauna de la Estación de Biodiversidad Tiputini, Provincia de Orellana, Ecuador y del Laboratorio de Anfibios & Reptiles, Universidad San Francisco de Quito.

REFERENCIAS

- Baldock, J. W.** 1982. Geología del Ecuador. Boletín del Mapa Geológico de la República del Ecuador. Dir. Geología y Minas. Ministerio de Recursos Naturales y Energéticos. Quito
- Cadle, J.E., Greene, H. W.** 1993. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of neotropical snake assemblages. Pp.: 281-293. En: Ricklefs, R.E. y D. Schluter (eds). Species diversity in ecological communities. Univ. of Chicago Press. Chicago.
- Caldwell, J.** 1996. Diversity of Amazonian Anurans: The Role of Systematics and Phylogeny in Identifying Macroecological and evolutionary Patterns. Pp. 73-78. En: A. C. Gibson. Neotropical Biodiversity and Conservation. Occasional Publications 1 of the Mildred E. Mathias Botanical Garden. University of California, Los Angeles.
- Cisneros-Heredia, D.F.** (Ed.). 2000. An Annotated List of the Birds of the Tiputini Biodiversity Station, Orellana Province, Ecuador. Segunda Edición. Tiputini Biodiversity Station, Universidad San Francisco de Quito, Quito.
- Dixon, J. R., Soini, P.** 1976. The Reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos region, Peru. II. Crocodylians, turtles and snakes. Milwaukee Public Museum Press. Milwaukee.
- Duellman, W. E.** 1978. The Biology of an Equatorial Herpetofauna in Amazonian Ecuador. University of Kansas, Misc. Publ. No. 65: 1-352.
- Duellman, W. E., Thomas, R.** 1996. Anuran Amphibians from a Seasonally Dry forest in Southeastern Peru and comparisons of the Anurans Among sites in the Upper Amazon Basin. Occas. Pap. Nat. Hist. Mus. Kansas 180: 1-34.
- Duellman, W.E., Trueb, L.** 1986. Biology of Amphibians. McGraw-Hill. New York.
- Heyer, R., Donnely, M., Foster, M.** 1994. Methods for Measuring and Monitoring Amphibians. Smithsonian Press. New York.
- Heyer, W. R.** 1988. On Frog Distribution Patterns East of the Andes. Pp. 245-273. En: Heyer, W. R. y Vanzolini, P.E. (eds). Proceedings of the Workshop on Neotropical Distribution Patterns. Academia Brasileira de Ciencias. Rio de Janeiro.
- Lips, K., Reaser, J. K., Young, B., Ibañez, R.** 2001. Monitoreo de Anfibios en América Latina: Manual de Protocolos. Herpetological Circular 30. Society for the Study of **Amphibians and Reptiles**.
- Losos, J.B.** 1992. The evolution of convergent structure in Caribbean *Anolis* communities. Syst. Biol. 41: 403-420.

- Losos, J.B.** 1994. Historical contingency and lizard community ecology. Pp.: 69-75. En: Vitt, L.J. y E.R. Pianka (eds). Lizard ecology: historical and experimental perspectives. Princeton Univ. Press. Princeton, NJ.
- Parmelee, J. R.** 1999. Trophic ecology of a Tropical Anuran Assemblage. Natural History Museum, University of Kansas, **Scientific Papers 11.**
- Pearman, P., Velasco, A. M., López A.** 1995. Tropical Amphibian Monitoring: A Comparison of Methods for Detecting Inter-site Variation in Species Composition. *Herpetologica* 51(3): 327-337.
- Peters, J. A.** 1973. The Frogs Genus *Atelopus* in Ecuador (Anura: Bufonidae). Smithsonian Contribution to Zoology No. 145.
- Pianka, E.R.** 1986. Ecology and natural history of desert lizards. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- Raven, P.H., Wilson, E. O.** 1992. A fifty-year plan for biodiversity survey. *Science*, Wash. 258: 1099-2000.
- Salvador-Van Eysenrode, S.** 2000. Gaps, diversity and canopy dynamics in a terra firme rainforest in Amazonian Ecuador. Tesis Ph.D. Universiteit Antwerpen, Antwerpen, Holanda.
- Schoener, T.W.** 1986. Resource partitioning. Pp.: 91-126. En: Kikkawa, J. y D.J. Anderson (eds). Community ecology: patterns and processes. Blackwell Scientific. Oxford.
- Simpson, E.H.** 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Thorpe, R.S., Brown, R.P., Day, M., Malhotra, A., McGregor, D.P., Wuster, W.** 1994. Testing ecological and phylogenetic hypothesis in microevolutionary studies. Pp.: 189-206. En: Eggleton, P. y R. Vane-Wright (eds). Phylogenetics and ecology. Academy Press. New York.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Kalliola, R., Linna, A., Danjoy, W., Rodríguez, Z.** 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. *Science* 269: 63-66.
- Vitt, L.J., Caldwell, J.P.** 1994. Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *J. Zool. Lond.* 234: 463-476.
- Vitt, L.J., Zani, P.A.** 1996. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Can. J. Zool.* 74: 1313-1335.
- Vitt, L.J., Zani, P.A.** 1998. Prey use among sympatric lizard species in lowland rain forest of Nicaragua. *J. Trop. Ecol.* 14: 537-559.

ADENDA

Anfibios y Reptiles de la Estación de Biodiversidad Tiputini, Ecuador. Altitud 190-270 m

AMPHIBIA (105 spp.)

ANURA (99 spp.)

Bufonidae (8 spp.)

Bufo ceratophrys
Bufo dapsilis
Bufo glaberrimus
Bufo guttatus
Bufo marinus
Bufo sp. 1 (*margaritiferus* complex)
Bufo sp. 2 (*margaritiferus* complex)
Dendrophryniscus minutus

Centrolenidae (2 spp.)

Cochranella midas
Hyalinobatrachium munozorum

Dendrobatidae (10 spp.)

Allobates femoralis
Colostethus bocagei
Colostethus sauli
Colostethus insperatus
Colostethus sp. 1
Dendrobates duellmani
Dendrobates ventrimaculatus
Epipedobates bilinguis
Epipedobates hahneli
Epipedobates parvulus

Hylidae (43 spp.)

Agalychnis craspedopus
Gastrotheca longipes
Hemiphractus sp.
Hyla alboguttata
Hyla albopunctulata
Hyla bifurca
Hyla boans

Hyla brevifrons
Hyla calcarata
Hyla fasciata
Hyla geographica
Hyla granosa
Hyla lanciformis
Hyla leucophyllata
Hyla marmorata
Hyla minuta
Hyla miyatai
Hyla parviceps
Hyla punctata
Hyla rhodopepla
Hyla riveroi
Hyla triangulum
Nyctimantis rugiceps
Osteocephalus buckleyi
Osteocephalus cabrerai
Osteocephalus deridens
Osteocephalus fuscifacies
Osteocephalus mutabor
Osteocephalus planiceps
Osteocephalus taurinus
Osteocephalus yasuni
Phrynohyas coriacea
Phrynohyas venulosa
Phrynohyas resinifictrix
Phyllomedusa tarsius
Phyllomedusa tomopterna
Phyllomedusa vaillanti
Scinax cf. funereus
Scinax cruentomma
Scinax garbei
Scinax ruber
Scinax sp. 1
Sphaenorhynchus sp.

Leptodactylidae (33 spp.)

Adenomera cf. andreae
Adenomera cf. hylaedactyla
Ceratophrys cornuta
Edalorhina perezii
Eleutherodactylus acuminatus
Eleutherodactylus altamazonicus
Eleutherodactylus conspicillatus
Eleutherodactylus croceinguinis
Eleutherodactylus diadematus
Eleutherodactylus lacrimosus
Eleutherodactylus lanthanites
Eleutherodactylus malkini
Eleutherodactylus martiae
Eleutherodactylus nigrovittatus
Eleutherodactylus ockendeni
Eleutherodactylus orphnolaimus
Eleutherodactylus paululus
Eleutherodactylus peruvianus
Eleutherodactylus pseudoacuminatus
Eleutherodactylus quaquaversus
Eleutherodactylus sp. nov. 1
Eleutherodactylus sp. nov. 2
Eleutherodactylus sulcatus
Eleutherodactylus variabilis
Ischnocnema quixensis
Leptodactylus knudseni
Leptodactylus pentadactylus
Leptodactylus rhodomistax
Leptodactylus stenodema
Leptodactylus wagneri
Lithodytes lineatus
Physalaemus petersi
Vanzolinius discodactylus

Microhylidae (2 spp.)

Chiasmocleis basslerii
Hamptophryne boliviana

Pipidae (1 sp.)

Pipa pipa

CAUDATA (3 spp.)

Plethodontidae (3 spp.)

Bolitoglossa peruviana
Bolitoglossa cf. altamazonica
Bolitoglossa equatoriana

GYMNOPHIONA (3 spp.)

Caeciliidae (3 spp.)

Caecilia disossea
Caecilia tentaculata
Oscacaecilia basslerii

REPTILIA (80 spp.)

TESTUDINES (8 spp.)

Chelidae (4 spp.)

Chelus fimbriatus
Phrynops gibbus
Phrynops heliostemma
Platemys platycephala

Kinosternidae (1sp.)

Kinosternon scorpioides

Pelomedusidae (2 spp.)

Podocnemis expansa
Podocnemis unifilis

Testudinidae (1 sp.)

Geochelone denticulata

CROCODYLIA (4 spp.)

Alligatoridae (4 spp.)

Caiman crocodilus
Caiman (Melanosuchus) niger
Paleosuchus palpebrosus
Paleosuchus trigonatus

SQUAMATA: AMPHISBAENIA (1 sp.)	<i>Dracaena guianensis</i>
Amphisbaenidae (1 sp.)	<i>Kentropyx pelviceps</i>
<i>Amphisbaena fuliginosa</i>	<i>Tupinambis teguixin</i>
SQUAMATA: SAURIA (28 spp.)	Tropiduridae (3 spp.)
Gekkonidae (4 spp.)	<i>Uracentron flaviceps</i>
<i>Gonatodes concinnatus</i>	<i>Plica plica</i>
<i>Gonatodes humeralis</i>	<i>Plica umbra</i>
<i>Pseudogonatodes guianensis</i>	
<i>Thecadactylus rapicauda</i>	
Gymnophthalmidae (8 spp.)	SQUAMATA: SERPENTES (39 spp.)
<i>Arthrosaura reticulata</i>	Aniliidae (1 sp.)
<i>Alopoglossus cf. angulatus</i>	<i>Anilius scytale</i>
<i>Alopoglossus atriventris</i>	
<i>Bachia trisanale</i>	Boidae (5 spp.)
<i>Leposoma parietale</i>	<i>Boa constrictor constrictor</i>
<i>Neusticurus eupleopus</i>	<i>Corallus caninus</i>
<i>Prionodactylus cf. argulus</i>	<i>Corallus hortulanus</i>
<i>Prionodactylus cf. oshaughnessyi</i>	<i>Epicrates cenchria</i>
	<i>Eunectes murinus</i>
	Colubridae (26 spp.)
Hoplocercidae (2 spp.)	<i>Atractus elaps</i>
<i>Enyalioides cofanorum</i>	<i>Atractus</i> sp. 1 (<i>cf. collaris</i>)
<i>Enyalioides laticeps</i>	<i>Atractus</i> sp. 2
	<i>Chironius fuscus</i>
Polychrotidae (7 spp.)	<i>Chironius scurrulus</i>
<i>Anolis fuscoauratus</i>	<i>Chironius carinatus</i>
<i>Anolis nitens scypheus</i>	<i>Chironius multiventris</i>
<i>Anolis ortonii</i>	<i>Clelia clelia</i>
<i>Anolis punctatus</i>	<i>Dipsas catesbyi</i>
<i>Anolis trachyderma</i>	<i>Dipsas pavonina</i>
<i>Anolis transversalis</i>	<i>Drepanoides anomalus</i>
<i>Polychrus marmoratus</i>	<i>Drymoluber dichrous</i>
	<i>Erythrolamprus aesculapii</i>
Scincidae (1 sp.)	<i>Helicops petersi</i>
<i>Mabuya nigropunctata</i>	<i>Hydrops</i> sp. 1
	<i>Imantodes cenchoa cenchoa</i>
	<i>Leptodeira annulata</i>
	<i>Leptophis ahaetulla nigromarginatus</i>
	<i>Liophis reginae semilineata</i>
	<i>Oxybelis aeneus</i>
	<i>Oxyrhopus petola</i>
Teiidae (3 spp.)	

Pseustes sulphureus

Siphlophis cervinus

Tripanurgos compressus

Xenodon severus

Xenoxybelis argenteus

Elapidae (3 spp.)

Micrurus spixii obscurus

Micrurus sp. 1

Micrurus surinamensis

Viperidae (4 spp.)

Bothrops atrox

Bothrops bilineatus smaragdinus

Lachesis muta

Bothrocophias hyoprora

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

USFQ



Cisneros-Heredia, D. F. 2003. Herpetofauna de la Estación de Biodiversidad Tiputini, Amazonía Ecuatoriana: Ecología de una comunidad taxonómicamente diversa con comentarios sobre metodologías de inventario. En: De la Torre, S. & Reck, G. (eds). Ecología y Ambiente en el Ecuador: Memorias del I Congreso de Ecología y Ambiente, Ecuador país megadiverso. CD. Universidad San Francisco de Quito. Quito.
