

CONTENIDO ESTOMACAL EN ANUROS DE LA CORDILLERA DE LA COSTA DE VENEZUELA

Israel Cañizales

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

RESUMEN

Se analizó el contenido de 621 estómagos de 12 especies de anuros de un ambiente de sabana de la Cordillera de la Costa en el norte de Venezuela. El trabajo se realizó con animales recolectados entre junio de 2010 a junio de 2013 en un área de 25 km², tanto en época de lluvia como de sequía. Luego de extraer y disectar cada estómago, se realizó la identificación taxonómica de una de las presas, con individuos enteros o partes de ellos, en su mayoría hasta la categoría de orden. El porcentaje de vacuidad alcanzó una media de 61,62±13,44% del total de estómagos estudiados. Se identificaron 14 tipos de presa representados principalmente por artrópodos (85,72%), de la Clase Insecta (71,43%) y la Clase Arachnida (14,29%). Se encontraron diferencias significativas de presas consumidas entre las estaciones (Kruskal-Wallis, H = 2,59; p = 0,03212). El análisis de similitud de presas entre especies a través del índice cualitativo de Jaccard presentó una variación de 0,14 a 0,80. La diferencia de presas encontrada entre especies podría estar asociada al tipo de sustrato, época del año y la cobertura vegetal.

Palabras clave: Anuros, Diversidad, Dieta, Presas, Venezuela.

Stomach content in anurans from Cordillera de la Costa of Venezuela

Abstract

Contents of 621 stomachs in 12 anurans species from a savannah environment of the Cordillera de la Costa in northern Venezuela were analyzed. The work was carried out with animals collected between June 2010 and June 2013 in an area of 25 km², both in the rainy and dry season. Once each stomach was removed and dissected, taxonomic identification was performed for each entire prey item, or parts of them, usually to the order category. The vacuity percentage reached an average of 61.62±13.44% of the total stomachs studied. Fourteen types of prey were identified represented mainly by arthropods (85.72%), Insects (71.43%), and Arachnids (14.29%). There were statistically significant differences in prey items between seasons (Kruskal-Wallis, H = 2.59; p = 0.03212). The analysis of similarity of prey between species through the similarity index of Jaccard presented a variation of 0.14 to 0.80. The differences in prey items found between species could be associated with the type of substrate, time of year and plant cover.

Keywords: Anurans, Diet, Diversity, Prey, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Los anuros postmetamórficos son depredadores esencialmente de una variedad de artrópodos, además de otras variedades de alimento como moluscos, vertebrados y en ocasiones materia vegetal (Duellman y Trueb, 1994). En este sentido, en cuanto a la especificidad de las presas los anuros pueden ser ordenados en un intervalo continuo de generalistas a especialistas. Toft (1981) considera que no ingieren cualquier organismo que este dentro de su espectro de aceptabilidad, por el contrario, tienen preferencias por ciertas categorías, de manera que muchos de ellos pueden considerarse como especialistas. Determinar la dieta de cualquier organismo permite conocer las condiciones y recursos que este requiere para su supervivencia.

En anuros el estudio y análisis del contenido estomacal representan una estrategia eficaz para reconocer e identificar las características de la función de cada especie en su ecosistema, sus presas habituales, espectros de alimentación y especialización (Duellman y Trueb, 1994). Rasgos como el tamaño, el sexo, las preferencias del hábitat y del microhábitat (Toft, 1980a;b, 1981; Piñero y Durant, 1993), la edad (Strussmann *y col.* 1984; Wiggins, 1992), temporada y el tamaño y comportamiento de las presas (Lima, 1998) se han relacionado con la composición de la dieta.

En Venezuela, los pocos estudios de las preferencias de alimentación y comportamiento en este grupo se centran en su mayoría en un limitado número de taxones (Durant y Dole, 1974; Piñero y Durant, 1993; Evans y Lampo, 1996; Díaz, 2008; González *y col.*, 2012; Viña, 2015; Fonseca-Pérez *y col.*, 2017). El presente estudio permitió analizar y describir cualitativamente la composición de la dieta de 12 especies anuros que habitan en ambiente de sabana en la cordillera central de Venezuela.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio. El estudio se realizó en la vertiente noroccidental del Cerro Zapatero (Macizo de Nirgua), de la Cordillera de la Costa al norte de Venezuela (10°20'4" Norte, 68°39'17" Oeste). El área muestreada fue de 25 km² conformada por parcelas con vegetación en varias fases de sucesión, lagunas cubiertas de arbustos densos, caminos de tierra inundados con charcos sin vegetación, sabanas inundadas y bordes del bosque, sabanas abiertas con vegetación secundaria y con charcos efímeros destinadas a cultivos y pastoreo. La localidad presenta un régimen climático monomodal, con una estación de sequía de febrero a abril y otra de lluvias de mayo a enero con promedios de precipitación

mensual de 100 a 150 mm, y anual cercano a los 1.400 mm. La temperatura promedio anual es 27°C, con variación diaria comprendida entre $\pm 9,5^\circ\text{C}$ (Runemark *y col.*, 2005, Lotzkat, 2007).

Material biológico. Las especies de anuros identificadas en este estudio se ordenaron según el tipo de hábitat en el que se hallaron, en: acuáticas, arbóreas, arbustivas, terrestres, arbóreo–arbustivas y terrestres–arbustivas. Los ejemplares se recolectaron entre junio de 2010 y junio de 2013, en diferentes lapsos durante las épocas de sequía y lluvia; empleando la técnica de muestreo de búsqueda libre y sin restricciones, método eficiente para obtener el mayor número de especies en el menor tiempo (Angulo *y col.*, 2006).

Trabajo de laboratorio. Para el análisis del contenido estomacal se extrajeron los estómagos y se procedió a rasgar cada órgano mediante el uso de agujas de disección. Para la identificación del contenido se utilizaron los criterios de Smith y Silva (1970) mediante el uso de lupa estereoscópica (Carl Zeiss 20x, 40x y 80x) en su mayoría hasta la categoría taxonómica de orden y familia. El orden Himenoptera se separó en Heteroptera y Homóptera. La familia Formicidae se registró aparte debido a su frecuencia de aparición. En ningún caso se evaluó el volumen o la relación intraespecífica del tamaño de la presa con el tamaño corporal.

Análisis de datos. Los datos se procesaron mediante estadística descriptiva incluyendo promedios y desviación estándar, porcentaje y frecuencia de presas por especie y por tipo de hábitat. Para evaluar el efecto de la estacionalidad se utilizó la prueba H de Kruskal-Wallis ($p \leq 0,05$). El grado de semejanza de la dieta entre especies se obtuvo con el índice de similitud de Jaccard para datos cualitativos. Finalmente se realizó un análisis de agrupamiento con su respectivo dendrograma obtenido mediante el método de pares de grupos no ponderados usando la media aritmética (UPGMA), empleando el programa Paleontological Statistics PAST 3.0 (Hammer *y col.*, 2001).

RESULTADOS

Se analizó el contenido de 621 estómagos de 12 especies de anuros. Se hallaron 382 estómagos vacíos, que representan 61,51% del total estudiado (Tabla 1). *Phyllomedusa trinitatis* presentan el valor más alto con 92,86%. De los estómagos con contenido *P. brachyops* presenta el valor más alto con 58,33%.

Tabla 1. Relación de estómagos llenos y vacíos y porcentaje de vacuidad en 12 especies de anuros.

Especie	n	Número de estómagos llenos	Número de estómagos vacíos	% Vacuidad
<i>Boana punctata</i> ¹	113	40	73	64,60
<i>Boana xerophylla</i> ³	51	20	31	60,78
<i>Dendropsophus luteoocellatus</i> ^{*1}	17	7	10	58,82
<i>Dendropsophus microcephalus</i> ¹	129	44	85	65,89
<i>Engystomops pustulosus</i> ^{*5}	149	67	82	55,03
<i>Leptodactylus fuscus</i> ²	19	9	10	52,63
<i>Leptodactylus insularum</i> ^{*5}	2	1	1	50,00
<i>Phyllomedusa trinitatis</i> ^{*6}	14	1	13	92,86
<i>Pleurodema brachyops</i> ²	12	7	5	41,67
<i>Rhinella marina</i> ²	40	17	23	57,50
<i>Scarthyla vigilans</i> ¹	56	22	34	60,71
<i>Scinax rostratus</i> ^{*4}	19	4	15	78,95
Total	621	239	382	61,51
Promedio±DE		19,92±20,53	31,83±30,72	61,62±13,44

n = muestra, *Ausente en época de sequía. Tipo de hábitat: 1 = Arbustivo, 2 = Terrestre, 3 = Arbóreo-arbustivo, 4 = Terrestre-arbustivo, 5 = Acuático, 6 = Arbóreo. DE = desviación estándar.

En total se identificaron 14 tipos de presa, principalmente artrópodos con 85,72%, mientras que otros taxa representaron el 14,28% (Tabla 2). Del total de artrópodos registrados, la clase Insecta representó 71,43% y la clase Arachnida 14,29%. Las especies de anuros con el mayor número de presas (n= 10) son *Dendropsophus microcephalus* y *Boana punctata* seguidas por *Boana xerophylla* y *Scarthyla vigilans* (n= 8), *Leptodactylus fuscus* y *Rhinella marina* (n= 7), *Scinax rostratus* (n= 5), *Dendropsophus luteoocellatus*, *Engystomops pustulosus* y *Pleurodema brachyops* (n= 4) y *Phyllomedusa trinitatis* (n= 1).

Tabla 2. Categorías de presas identificados en estómagos de 12 especies de anuros.

	Ac	Ar	Bl	Co	Di	He	Ho	Fo	Is	Le	Od	Or	Mo	Col
<i>B. punctata</i>		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+		
<i>B. xerophylla</i>		+	+	+	+	+	+			+		+		
<i>D. luteoocellatus</i>		+		+					+	+				
<i>D. microcephalus</i>	+	+	+	+	+		+	+		+		+	+	
<i>E. pustulosus</i>		+						+	+	+				
<i>L. fuscus</i>		+		+		+		+		+		+	+	
<i>L. insularum</i>		+		+				+						
<i>P. trinitatis</i>													+	
<i>P. brachyops</i>		+		+			+	+						
<i>R. marina</i>			+	+	+	+		+		+				+
<i>S. vigilans</i>		+		+	+	+	+	+			+	+		
<i>S. rostratus</i>		+	+	+						+	+			

Ac = Acarina, Ar = Araneae, Bl = Blattodea, Co = Coleoptera, Di = Diptera, He = Heteroptera, Ho = Homoptera, Fo = Formicidae, Is = Isoptera, Le = Lepidoptera, Od = Odonata, Or = Orthoptera, Mo = Molusca, Col = Colubridae. + = Presente.

De las 14 categorías alimentarias encontradas en los estómagos, 13 los hallamos en la época húmeda y 8 en la época seca. De estas categorías, los ácaros, dípteros, heterópteros, homópteros, moluscos y colúbridos fueron consumidos sólo durante la época húmeda, mientras que los isópteros lo fueron en la época seca. La diversidad trófica fue mayor en la época de lluvia en comparación con la de sequía. Las diferencias entre estaciones resultaron significativas entre las 14 categorías consumidas (Kruskal-Wallis, $H = 2,59$; $p = 0,03212$). La clase Arachnida y el orden Coleoptera se hallaron en 10 de las 12 especies de anuros, lo que equivale a 83,34% del total de presas identificadas con frecuencias de 0,1343 para cada uno. Los órdenes Lepidoptera y Orthoptera se encontraron en 8 y 6 especies con frecuencias de 0,1194 y 0,0896 respectivamente. La familia Formicidae aparece en 7 especies con una frecuencia de 0,1045. Blattodea, Diptera, Heteroptera y Homoptera son el recurso principal en 5 especies con una frecuencia de 0,0746 para cada una. Isóptera y Odonatos están presentes en dos de las especies de anuros con frecuencias de 0,0299. Los ácaros fueron únicamente encontrados en *D. microcephalus*. Los moluscos se encontraron en *D. microcephalus* y *L. fuscus*. Un colúbrido (Serpentes) se encontró en *R. marina*. De acuerdo con estos resultados las especies de anuros se ajustan a la categoría de carnívoros, mayormente insectívoros.

En cuanto al tipo de presa asociada al tipo de hábitat el valor máximo observado se obtuvo en el hábitat arbustivo con 13 tipos identificados. Le siguen el terrestre con 11, arbóreo–arbustivo con 8, terrestre–arbustivo con 5, acuático con 4 y arbóreo con 1 (Figura 1).

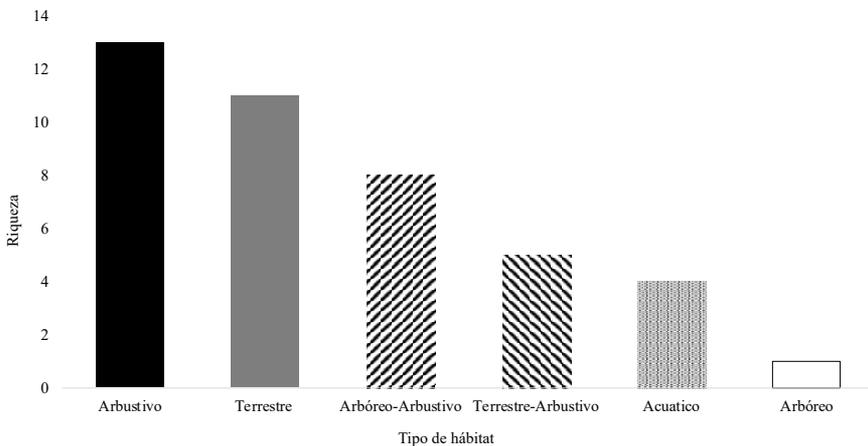


Figura 1. Distribución de riqueza de presas por tipo de hábitat.

El análisis de agrupamiento a partir del índice de similitud de Jaccard para datos cualitativos presenta dos grupos diferenciados entre sí (Figura 2). Un grupo aislado formado por *P. trinitatis* con valores que varían de 0,1 a 0,1429 indicando que esta especie no comparte ningún tipo de presa con el resto de las especies. El siguiente grupo lo conforman dos subgrupos: (1) *B. xerophylla*, *B. punctata*, *S. vigilans*, *D. microcephalus*, *L. fuscus*, *R. marina* y *P. brachyops* con valores de 0,333 a 0,8000 indicando que estos comparten casi todos los tipos de presas identificadas; sin embargo, *P. brachyops* presenta valores 0,222 que indica que ésta comparte pocas presas con el resto de las especies de este grupo, y (2) *S. rostratus*, *D. luteoocellatus* y *E. pustulosus* con valores entre 0,2857 y 0,600, indicando que estas especies comparten varios tipos de presa.

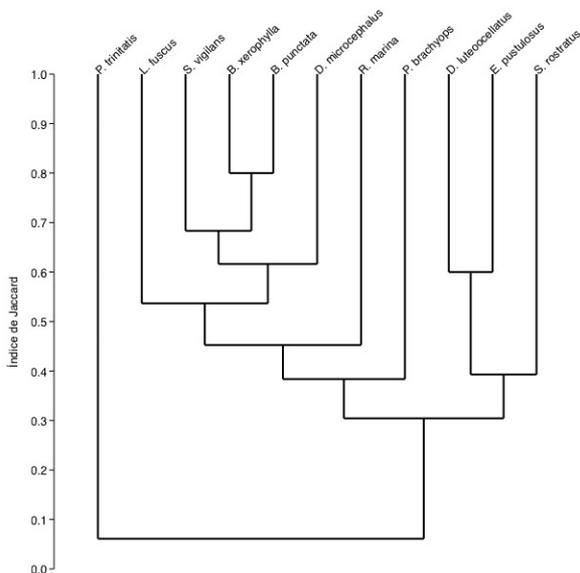


Figura 2. Dendrograma de similitud de la composición de la dieta según el Índice de Jaccard. Coeficiente de correlación cofenética de 0,9288. El dendrograma obtenido mediante el método de los pares de grupos no ponderados usando la media aritmética (UPGMA).

DISCUSIÓN

La abundancia, distribución espacial y temporal de las poblaciones de anuros en el presente estudio podrían estar determinados por la disponibilidad y acceso al recurso alimenticio. Algunas de las especies analizadas presentan un número reducido de individuos y a la vez, sus estómagos presentan un alto porcentaje de vacuidad (Tabla 1). Dichas especies no ofrecen condiciones experimentales robustas respecto a la

composición de la dieta. Sin embargo, el tipo y número de categorías y los valores de frecuencia obtenidos pueden ser usados descriptivamente como valores de referencia.

En este estudio, el número de estómagos vacíos fue de 61,51%. Para las especies de hílidos analizados el intervalo de estómagos vacíos fue de 58,82% a 92,86%. Valores que se ubican en su mayoría en el intervalo reportado por Menin *y col.* (2017) y Jiménez y Bolaños (2012) para diferentes especies de hílidos entre 36 a 78%. Con relación a *D. microcephalus* y *S. vigilans*, los porcentajes de estómagos vacíos obtenidos en el presente estudio (65,89% y 60,71%, respectivamente), indican valores superiores para *D. microcephalus* e inferiores para *S. vigilans*, al compararlos con los datos publicados por Fonseca-Pérez *y col.* (2017) de 49,50% para *D. microcephalus* y 71,81% para *S. vigilans*. Para los leptodactílidos el intervalo de valores de estómagos vacíos fue de 41,67% a 100%, mientras que en bufónidos alcanzó 57,50%. Estos valores pueden ser atribuidos al patrón de actividad de los individuos capturados, a la hora en la que fueron recolectados y a la disponibilidad de recursos.

Las diferencias estacionales encontradas se debieron al consumo exclusivo de algunas categorías de alimento en determinada época. Por ejemplo, encontramos que las ranas consumieron más arañas, coleópteros y formícidos durante la época de lluvia. Estas diferencias pueden relacionarse con la variación que experimentan las poblaciones de artrópodos a lo largo del año en un ambiente estacional, pues se ha documentado el efecto que la humedad, precipitación y temperatura, así como la producción de hojarasca, tienen sobre las poblaciones de la fauna del suelo (Toft, 1980b). En este sentido, en este ambiente de sabana la época de sequía registró menor riqueza de especies en comparación con la época de lluvias, contrario a lo encontrado por Toft (1980b) en el suelo de un bosque tropical donde la mayor diversidad y abundancia de artrópodos ocurrió durante la época seca.

De las 14 categorías de alimento encontradas, las más importantes fueron las arañas, coleópteros, formícidos y lepidópteros. Estudios llevados a cabo en anuros postmetamórficos han documentado que los artrópodos son el recurso alimentario principal de este grupo de vertebrados (Toft, 1980a,b, 1985; Duellman y Trueb, 1994; Lima, 1998). Las especies del género *Boana* exhiben una tendencia generalista en el consumo de presas, lo confirman los estudios de Mahan y Johnson (2007), Muñoz *y col.* (2007), Guimarães *y col.* (2011), Carmo *y col.* (2013), y Astwood-Romero *y col.* (2016) con preferencia por los Órdenes Coleoptera, Himenoptera y Ortoptera. *B. punctata* y *B. xerophylla* presentan tendencias similares de acuerdo con los resultados aquí obtenidos (Tabla 2).

El género *Dendropsophus* está conformado por especies que presentan hábitos alimenticios generalistas con alguna tendencia hacia los órdenes Coleóptera, Himenóptera y Araneae según estudios realizados por Muñoz *y col.* (2007), Hoyos *y col.* (2012), Moreno y Hoyos (2014) y Astwood-Romero *y col.* (2016). Los resultados para el consumo de presas por parte de *D. microcephalus* y *D. luteocellatus* indican tendencia generalista con una preferencia sutil hacia los órdenes Coleóptera, Himenóptera y Lepidóptera (Tabla 2). Con respecto a la composición de la dieta de *D. microcephalus* y *S. vigilans*, los resultados obtenidos en este estudio presentan una diferencia con lo publicado por Fonseca-Pérez *y col.* (2017) en cuanto a la presencia de ácaros oribátidos y moluscos gasterópodos en *D. microcephalus* y Odonatos en *S. vigilans*. De forma similar, en el estudio realizado por Jiménez y Bolaños (2012) en Costa Rica en dos especies del género *Dendropsophus*, éstos tampoco reportan ni ácaros ni moluscos en el tipo de presa mientras que existe mayor coincidencia en lo reportado por Muñoz-Guerrero *y col.* (2007) para *D. microcephalus* al sur del departamento del Magdalena en Colombia. Fonseca-Pérez *y col.* (2017) señalan de forma similar y con muy pocas variaciones para *D. microcephalus* y *S. vigilans* a Himenóptera, Odonatos, Ortóptera, Lepidóptera, Díptera y los restantes órdenes como presas principales. Con respecto a la composición de la dieta de *E. pustulosus* los resultados en el presente estudio están muy por debajo de lo señalado por González-Duran *y col.* (2012) quienes identifican hasta 10 órdenes distintos para la especie en el departamento de Caldas, Colombia y por Viña (2015), quien identifica 16 órdenes distintos en un sector de la misma área de estudio.

Las especies del género *Leptodactylus* en general, presentan un amplio espectro en el consumo de presas. Muñoz *y col.* (2007) y Astwood-Romero *y col.* (2016), registran que *L. colombiensis* consume, entre otros, items de los órdenes Hemíptera y Coleóptera al igual que de la clase Arachnida. Por su parte Sugai *y col.* (2012) registran para *L. fuscus* hábitos generalistas con inclinación por el consumo de presas de los órdenes Orthoptera, Coleoptera y Araneae. Camera *y col.* (2014) encontraron que *L. mystaceus* presenta hábitos de consumo generalistas con preferencia hacia el orden Coleoptera, sin embargo, esta especie utiliza recursos variados de los órdenes Hymenoptera (Formicidae), Blattodea, Dermaptera, Díptera, Lepidoptera y Araneae. Los resultados de este estudio para *L. fuscus* y *L. insularum* concuerdan con la literatura señalada (Tabla 2). Además, se encontraron algunas presas de la clase Gastropoda que podrían indicar que *L. fuscus* se alimenta ocasionalmente en el agua (Maneyro *y col.* 2004). En *L. fuscus* se logró identificar siete tipos de presa y tres en *L. insularum*, numéricamente inferior a lo reportado por Almeida-Gomes *y col.* (2007) y Zaracho *y col.* (2012) para las especies *L. marmortus* en Brasil y para *L. diptyx* en Argentina respectivamente.

En este trabajo, en *P. trinitatis* se encontró un sólo tipo de presa (Orthoptera), resultado que difiere totalmente de lo reportado en la literatura para otras especies del género *Phyllomedusa*. Dure (1999), Santos *y col.* (2004), Paula Lima *y col.* (2010), Astwood-Romero *y col.* (2016) y Blanco Torres *y col.* (2017) registran hasta 21 tipos diferentes de presas. Los de mayor importancia de la clase Arachnida (Araneae y Opiliones), el orden Hymenoptera (familia Formicidae), y algunas del orden Coleoptera. En el caso de *P. brachyops*, en este estudio se pudo identificar un total de cuatro tipos de presa, por debajo del total señalado por Díaz (2008) para esta especie en los llanos orientales de Venezuela reportando a Hymenoptera, Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Ortoptera y Acarina como componentes principales de la dieta. De acuerdo con Lajmanovich (1994), Evans y Lampo (1996), Gelover *y col.* (2001), Carvalho *y col.* (2011), Isaacs y Hoyos (2010), Sampredro *y col.* (2011), Hoyos *y col.* (2012), Fajardo *y col.* (2013), Moreno y Hoyos (2014) y Astwood-Romero *y col.* (2016) las especies del género *Rhinella* presentan una marcada preferencia por el consumo de presas del Orden Hymenoptera, en especial de la familia Formicidae y en menor proporción del Orden Coleoptera. La especie de este género analizada en el presente estudio exhiben exactamente las mismas preferencias (Tabla 2).

Los registros de Teixeira y Vrcibradic (2004), Muñoz *y col.* (2007), Teixeira y Rödder (2007), Pertel *y col.* (2010), Astwood-Romero *y col.* (2016) y Blanco Torres *y col.* (2017) para distintas especies del género *Scinax*, las caracterizan por ser generalistas y por el consumo de presas principalmente de los órdenes Orthoptera, Hymenoptera (Formicidae), Coleoptera y de la Clase Arachnida, entre otras. En este estudio el número de presas en *S. rostratus* difiere de lo señalado por Muñoz Guerrero *y col.* (2007) quienes identifican seis tipos diferentes de presas y por Blanco Torres *y col.* (2017) con 11 tipos distintos de presa para esta especie en un área de bosque seco tropical y ambiente de sabana intervenida al norte de Colombia; en ambos casos los autores no incluyen a Odonata como parte de la dieta. Por otra parte, los hallazgos en cuanto al tipo de presas aquí reportados son similares a lo publicado por Astwood-Romero *y col.* (2016) hacia los Órdenes Coleoptera, Hymenoptera (Formicidae) y Odonata, sin embargo, consumen también, aunque en menor proporción, presas de la Clase Arachnida.

En conclusión, se evidencia que la gran mayoría de especies estudiadas presentan preferencias por el consumo de la Clase Insecta, y dentro de ésta los Órdenes Coleoptera, Lepidoptera y Orthoptera y la Familia Formicidae. Aunque los valores de similitud son variables entre las especies, se aprecia que las especies más relacionadas entre si tienen dietas similares. *B. xerophylla* y *B. punctata* comparten 80% del tipo de presas, pero no es el caso de *D. luteoocellatus* y *D. microcephalus* que comparten sólo 40%; esto último puede ser atribuible a la diferencia del

tamaño de la muestra. En este sentido *B. punctata*, *B. xerophylla*, *D. microcephalus*, *S. vigilans*, *L. fuscus* y *R. marina* pueden considerarse generalistas, ya que consumen entre 50% y 71,43% de las presas identificadas. Por su parte *D. luteocellatus*, *E. pustulosus*, *P. brachyops* y *S. rostratus* presentan una tendencia oportunista, ya que consumen entre 28,57% y 35,71% de las presas, mientras que *P. trinitatis* se podría calificar de especialista ya que consume un sólo tipo de presa.

LITERATURA CITADA

- Almeida-Gomes, M., M. Van Sluys, C. F. Duarte Rocha. 2007. Ecological observations on the leaf-litter frog *Adenomera marmorata* in an Atlantic rainforest area of southeastern Brazil. *Herpetol. J.* 17:81-87.
- Angulo, A., J.V. Rueda-Almonacid, J.V. Rodríguez-Mahecha y E. La Marca (eds.) 2006. Técnicas de Inventario y Monitoreo para los Anfibios de la Región Tropical Andina. Conservación Internacional. Serie de Manuales de Campo No.2. Panamericana Formas e Impresos S.A, Bogota D.C.,
- Astwood-Romero, J.A., N. Álvarez-Perdomo, M.F. Parra-Torres, J.I. Rojas-Peña y M.T. Nieto-Vera. 2016. Contenidos estomacales de especies de Anuros en reservas naturales del municipio de Villavicencio, Meta, Colombia. *Caldasia* 38(1):165-181
- Blanco Torres, A., M. Dure y M.A. Bonilla. 2017. *Phyllomedusa venusta*. Diet. *Herpetol. Rev.* 48(3):610-611.
- Camera, B.F., D. Krinski y I.A. Calvo. 2014. Diet of the Neotropical frog *Leptodactylus mystaceus* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetol. Notes.* 7:31-36.
- Carmo, D.O.T., S.A. V. Ferreira y M. Menin. 2013. Reproductive biology, size and diet of *Hypsiboas cinerascens* (Anura: Hylidae) in two urban forest fragments in Central Amazonia, Brazil. *Phyllomedusa* 12(1):69-76.
- Carvalho, R., C. De-Carvalho, E. Borges, S. Da Cunha, C. De Carvalho, W. Araújo y R. Gomes. 2011. Diet of *Rhinella schneideri* (Werner, 1894) (Anura: Bufonidae) in the Cerrado, Central Brazil. *Herpetol. Notes.* 4:17-21.
- Díaz, E. 2008. Composición de las dietas de *Rhinella beebei* y *Pleuroderma brachyops* en los Llanos Orientales del Estado Anzoátegui. Trabajo Especial de Grado no publicada. Universidad Central de Venezuela.
- Duellman, W. y L. Trueb. 1994. Biology of Amphibians. The Johns Hopkins University Press. Baltimore and London.
- Durant, P. y J.W. Dole. 1974. Food of *Atelopus oxyrhynchus* (Anura: Atelopodidae) in a Venezuelan cloud forest. *Herpetol.* 30: 183-187.
- Dure, M. 1999. *Phyllomedusa hypocondrialis*. Diet. *Herpetol. Rev.* 30(2):92.
- Evans, M. y M. Lampo. 1996. Diet of *Bufo marinus* in Venezuela. *J. Herpetol.* 30(1): 73-76
- Fajardo-Martínez, X., A. Fajardo-Patiño y V.J. de la Ossa. 2013. Hábitos alimentarios del complejo *Rhinella margaritifera* (Laurenti, 1768) (Amphibia: Bufonidae), Amazona, Colombia. *Rev. Col. Cien. Anim.* 5(2):301-312.
- Fonseca-Perez, K.A., C. Molina (†) y Z. Tárano. 2017. Diet of *Dendropsophus microcephalus* and *Scarthyla vigilans* (Anura: Hylidae) at a locality in north-western Venezuela with notes on microhabitat occupation. *Pap Avulsos Zool.* 57(7):93-104.
- Gelover, A., T. Álvarez y M. Sanabria. 2001. Hábitos alimenticios de *Bufo valliceps*

- bajo distintas condiciones, con aportación al conocimiento de la ecología alimenticia de *Bufo marinus* y *Bufo marmoratus*. *Rev. Zool.* 12:28-32.
- González-Duran, G., P.D.A. Gutiérrez-Cárdenas y S. Escobar Lasso. 2012. *Physalaemus pustulosus*. Diet. *Herpetol. Review.* 43(1):124-125.
- González, M.L., J.C. Señaris y A. Rodríguez-Contreras. 2012 ("2010"). Dieta del sapito rayado *Atelopus cruciger* (Amphibia: Anura: Bufonidae) en el tramo central de la cordillera de la Costa, Venezuela. *Mem. Fund. La Salle Cien. Natur.* 173-174:71-86.
- Guiamarães, T., G. De Figueiredo, D. Mesquita y M. Vasconcellos. 2011. Ecology of *Hypsiboas albopunctatus* (Anura: Hylidae) in a Neotropical Savanna. *J. Herpetol.* 45(2):244-250.
- Hammer, O., D.A.T. Harper y P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistic software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica.* 4(1):1-9.
- Hoyos, H., P. Isaacs, N. Devia, D. Galindo y R. Acosta. 2012. An approach to the ecology of the herpetofauna in agroecosystems of the Colombian coffee zone. *Journal of South American Herpetology* 7: 25-34.
- Isaacs, P. y H. Hoyos. 2010. Diet of the cane toad in productive systems in the coffee region of Colombia. *J. South Amer. Herpetol.* 5:45-50.
- Jiménez, R. y F. Bolaños. 2012. Use of food and spatial resources by two frogs of the genus *Dendropsophus* (Anura: Hylidae) from La Selva, Costa Rica. *Phyllomedusa.* 11:51 □ 62
- Lajmanovich, R. 1994. Hábitos alimentarios de *Bufo paracnemis* (Amphibia, bufonidae) en el Parami medio, Argentina. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 27(2):107-112.
- Lima, A.P. 1998. The effects of size on the diets of six sympatric species of postmetamorphic litter anurans in Central Amazonia. *J. Herpetol.* 32:392-399.
- Lotzkat, S. 2007. Taxonomía y Zoogeografía de la Herpetofauna del Macizo de Nirgua, Venezuela. Tesis de doctorado no publicada, Johann Wolfgang Goethe-Universität. Frankfurt am Main.
- Mahan, R. y J. Johnson. 2007. Diet of the Gray Treefrog (*Hyla versicolor*) in relation to foraging site location. *J. Herpetol.* 41(1):16-23.
- Maneyro, R., D. Naya, I. Da Rosa, A. Canavero y A. Camargo. 2004. Diet of the South American frog *Leptodactylus ocellatus* (Anura, Leptodactylidae) in Uruguay. *Iheringia, Série Zoologia.* 94(1):57-61.
- Menin, M., V. Tadeu de Carvalho, A.P. Almeida, M. Gordo, D.P. Oliveira, L.F. Luiz, J.V. Campos y T. Hrbek. 2017. Amphibians from Santa Isabel do Rio Negro, Brazilian Amazonia. *Phyllomedusa.* 16(2):183-199.
- Moreno-Barbosa, S.E. y J.M. Hoyos-Hoyos. 2014. Ontogenia de la dieta de anuros (Amphibia) colectados en la ribera del río La Vieja en el departamento de Quindío (Colombia). *Caldasia.* 36(2):365-372.
- Muñoz - Guerrero, J., V.M. Serrano y M.P. Ramirez-Pinilla. 2007. Uso de microhabitat, dieta y tiempo de actividad en cuatro especies simpátricas de ranas hildas neotropicales (Anura: Hylidae). *Caldasia* 29(2):413-425.
- Paula Lima, J.E de, D. Rödder y M. Solé. 2010. Diet of two sympatric *Phyllomedusa* (Anura: Hylidae) species from a cacao plantation in southern Bahia. Brazil. *North-West. J. Zool.* 6(1):13-24.
- Péfaur, J.E. y W.E. Duellman. 1980. Community Structure in High Andean Herpetofaunas. *Kansas Acad. Sci.* 83(2): 45-65.
- Pertel, W., R.L. Texteira y F.B. Ferreira. 2010. Comparison of diet and use of Bromeliads between a Bromelicolous and Bromeligenous Anuran at an Inselberg in the Southeastern of Brazil. *Caldasia.* 33(1):149-159.

- Piñero, J.B. y P. Durant. 1993. Dieta y hábitat de una comunidad de anuros de selva nublada en los Andes merideños. *Ecotrópicos*. 6:1-9.
- Runemark, A., F. Perera, J.C. Carrero, L.A. Camacho Agüero, R. Medina, R. Jiménez, V. Hernández, V. de los Llanos, V. Urrutia Guada. 2005. Proyecto para el establecimiento de la Reserva Natural La Guáquira en el Cerro Zapatero, Estado Yaracuy. Departamento de Estudios Ambientales Sartenejas. Universidad Simón Bolívar
- Sampedro, A., Y. Angulo, F. Arrieta y A. Domínguez. 2011. Alimentación de *Bufo marinus* (Linnaeus, 1758) (Bufonidae: Anura), en una localidad de Sucre, Colombia. *Caldasia*. 33(2):495-505.
- Santos, E. M., A. V. Almeida y S. Vasconcelos. 2004. Feeding habits of six anuran (Amphibia: Anura) species in a rainforest fragment in Northeastern Brazil. *Iheringia, Série Zoologia*. 94:433-438.
- Smith, R.F. y G. Silva. 1970. Claves para artrópodos terrestres latinoamericanos. Universidad de la región Centro-occidental - Instituto Pedagógico Experimental. 282 p.
- Strussmann, C., M.B. Ribeiro do Vale, M.H. Meneghini y W.E. Magnusson. 1984. Diet and foraging mode of *Bufo marinus* and *Leptodactylus ocellatus*. *J. Herpetol.* 18:138-146.
- Sugai, J.L., J.S. Terra y V.L. Ferreira. 2012. Diet of *Leptodactylus fuscus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) in the Pantanal of Miranda river, Brazil. *Biota Neotrop.* 12(1):99-104.
- Teixeira, L. y D. Vrcibradic. 2004. Ecological aspects of *Scinax argyreornatus* (Anura, Hylidae) from a cacao plantation in Espírito Santo state, southeastern Brazil. *Bol. Museo Biol. Mello Leitão*. 17:35-43.
- Teixeira, L. y D. Rödder. 2007. Diet, foraging strategy and reproduction of *Scinax argyreornatus* (Miranda-Ribeiro, 1926) from a mountainous region of the Atlantic rainforest in southeastern Brazil (Anura: Hylidae). *Herpetozoa*. 19(3/4):161-173.
- Toft, C. 1980a. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia*. 45:131-141.
- Toft, C. 1980b. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: a comparison of wetter and drier sites. *Oecologia*. 47:34-38.
- Toft, C. 1981. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. *J. Herpetol.* 15:139-144.
- Toft, C. 1985. Resource partitioning in Amphibians and Reptiles. *Copeia* 1:1-21.
- Viña A., J.L. 2015. Caracterización de la dieta de *Engystomops pustulosus* (Anura: Leptodactylidae) durante la época reproductiva en la Hacienda La Guáquira, Estado Yaracuy, Venezuela. Trabajo Especial de Grado no publicada. Universidad Central de Venezuela.
- Wiggins, D.A. 1992. Foraging success of leopard frogs (*Rana pipiens*). *J. Herpetol.* 26:87-88.
- Zaracho, V.H., J.L. Acosta y M.F. Lamas. 2012. Dieta y parasitismo de *Leptodactylus diptyx* (Anura: Leptodactylidae) del nordeste argentino. *Rev. Mex. Biodiv.* 83:1180-1186.