

USO DEL HÁBITAT Y ESTRUCTURA ESTACIONAL DE UNA COMUNIDAD DE ANUROS DE LOS ANDES VENEZOLANOS

Nancy M. Sierra-Ramírez¹ y Jaime E. Péfaur^{2*}

¹Universidade Estadual do Ceará – UECE, Faculdade de Educação, Ciências e Letras de Iguatu, Iguatu, Ceará, Brasil. ²Grupo de Ecología Animal, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
*jaime.pefaur@gmail.com

RESUMEN

Esta investigación tuvo como objetivo el estudiar la estructura ecológica de una comunidad de anuros de Los Andes venezolanos. El trabajo se realizó en la Hacienda Cucuchica, Estado Mérida, Venezuela. Se hizo un levantamiento de especies en áreas de pastizal (ambiente abierto) y en áreas de bosque (ambiente boscoso), durante el periodo de actividad reproductiva, cuando las especies se hacen evidentes mediante vocalizaciones de los machos, con reconocimiento de sitios de cortejo, tipo de actividad y locales de desova y de desarrollo larvario. Fueron encontradas 10 especies de anuros pertenecientes a seis familias. La comunidad de anuros de la Hacienda Cucuchica presentó segregación por macro-ambientes; ocho especies ocurrieron en el ambiente abierto y cuatro en el ambiente boscoso. En la distribución por micro-ambiente, siete de ocho especies del ambiente abierto utilizaron los cuerpos de agua lénticos, temporarios y efímeros; en cambio, las especies del ambiente boscoso sólo permanecieron en el río permanente. La comunidad presenta 70% de especies de tamaño pequeño, 20% de tamaño mediano y 10% de tamaño grande. De las siete especies pequeñas, cinco ocupan el ambiente abierto y dos el ambiente boscoso; las especies de tamaño mediano se encuentran en ambos ambientes y la de tamaño grande sólo se encuentra en el ambiente abierto. Los anuros presentan cinco modos reproductivos; los modos acuáticos estuvieron presentes en cinco especies, los semiterrestres en cuatro y los terrestres en una especie. En cuanto a la distribución vertical, cuatro de las ocho especies del ambiente abierto usaron el estrato terrestre. En el ambiente boscoso las especies estuvieron distribuidas equitativamente en todos los estratos verticales considerados. Las estrategias desarrolladas por cada especie para ocupar los diversos ambientes al unisono con otras especies, determinaron la conformación estructural de la comunidad de anuros.

Palabras clave: Anuros, estructura de comunidades, Cucuchica, Andes, Venezuela.

Estrutura Ecológica de uma Comunidade de Anuros dos Andes Venezuelanos

RESUMO

A presente pesquisa teve como objetivo estudar a estrutura ecológica de uma comunidade de anuros dos Andes venezolanos. O trabalho de campo se realizou na Fazenda Cucuchica, município de Tovar, Estado de Mérida, noroeste da Venezuela, se fazendo um levantamento das espécies de anuros, em áreas desmatadas ou com capim (ambiente aberto) e de floresta (ambiente fechado), durante o período de atividade reprodutiva, quando as espécies se fazem evidentes mediante as vocalizações dos machos, registrando os locais de corte, tipo de atividade e locais de desova e de desenvolvimento larvário. Foram encontradas dez (10) espécies de anuros pertencentes a seis (06) famílias. A comunidade de anuros da Fazenda Cucuchica apresenta segregação por microambientes; oito espécies ocorrem no ambiente aberto e quatro no ambiente fechado. Na distribuição por microambiente, sete das oito espécies do ambiente aberto utilizaram os corpos de água lénticos, temporários e efêmeros, enquanto as espécies do ambiente fechado se restringiram ao riacho permanente. A comunidade apresenta 70% das

espécies com tamanho pequeno, 20% com tamanho mediano e 10% com tamanho grande. Das sete espécies pequenas, cinco ocupam o ambiente aberto e dois o ambiente fechado; as de tamanho mediano ocorrem nos dois ambientes e a de tamanho grande só ocorre no ambiente aberto. As espécies apresentam cinco modos reprodutivos; os modos aquáticos estão representados por cinco espécies, os semi-terrestres por quatro e os terrestres por uma espécie. Na distribuição vertical, quatro das oito espécies do ambiente aberto usaram o estrato terrestre. No ambiente fechado as espécies estão distribuídas de forma equitativa ao longo de todos os estratos verticais. O uso dos estratos superiores se limitou a uma altura máxima de 3 m. As estratégias desenvolvidas por cada espécie para ocupar os diversos ambientes junto com as outras, determinam a estrutura da comunidade de anuros em Cucuchica.

Palavras Chave: Anuros, estrutura da comunidade, Cucuchica, Andes, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

La definición de comunidad en ecología es muy amplia y extendida en la literatura, donde se aprecia que la mayor dificultad para los investigadores es delimitarla (Crump, 1982; Lewinsohn, 1990; Aichinger, 1992; Bertoluci *y col.*, 2007; Barrio-Amorós *y col.*, 2011), así como señalar los conceptos de atributos y procesos, para establecer la estructura biológica de una comunidad (Krebs, 2014). Por ello, los estudios ecológicos suelen realizarse a través de la investigación de una comunidad, buscando caracterizar y explicar las combinaciones de especies que coexisten en determinadas situaciones ambientales (Lewinsohn, 1990; Haddad y Prado, 2005).

Uno de los factores a considerar es la complejidad de las interrelaciones de las poblaciones dentro de las comunidades, que se pone de manifiesto principalmente en la actividad reproductiva de los animales. Por este motivo, los estudios ecológicos sobre anuros se realizan durante la época reproductiva, con el objeto de obtener información sobre la biología y la distribución espacial y temporal de las poblaciones y analizar la estructura de la comunidad (Toft y Duellman 1979; Sierra y Péfaur, 2013). De allí la importancia de determinar los lugares de cría de las especies sincrónicas (Barbault, 1984; Aichinger, 1987; Basso, 1990; Guayara-Barragán y Bernal, 2012), que son parte del aislamiento reproductivo, y que permiten la coexistencia de varias especies en un mismo ambiente (Haddad y Prado, 2005; Bertoluci *y col.*, 2007; Muñoz-Guerrero *y col.*, 2007).

Dado que una comunidad puede caracterizarse por las poblaciones que ocupan sincrónicamente un mismo espacio, interactuando intra e interespecíficamente (Begon *y col.*, 1988), este estudio se enfocó en conocer la estructura ecológica de una comunidad de anuros andinos venezolanos, a través de muestreos secuenciales durante 10 meses, identificando los hábitats (macro y microambientes, distribución horizontal y vertical) ocupados por las poblaciones, reconociendo los sitios de cortejo, los modos reproductivos y la frecuencia de los registros.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de Estudio. La presente investigación se realizó en la Hacienda Cucuchica, ubicada en el Municipio Tovar, Estado Mérida, al noroeste de Venezuela, aproximadamente en las coordenadas 8°15'N y 72°45'W, con una altitud promedio de 800 m s.n.m., sobre una meseta aluvial en las zonas bajas y húmedas y sobre rocas filíticas y piriticas emergentes de la Asociación Mucuchachí en las laderas montañosas circundantes, en la Cordillera de Los Andes (González de Juana *y col.*, 1980; PDV, 1992; Vivas, 1992).

La Cordillera de los Andes, en Venezuela, se encuentra situada en el noroeste del país, a lo largo de casi 400 km de SO a NE, comprendiendo los Estados de Táchira, Mérida, Trujillo y parte de Lara y Barinas (Vila, 1960; Péfaur y Díaz de Pascual, 1982; Vivas, 1992). En el Estado Mérida, el cauce del río Chama separa la cordillera en dos unidades orográficas: la Sierra de la Culata al noroeste y la Sierra Nevada al sureste. Al suroeste, la Sierra Nevada continúa con la Sierra de Tovar, que se extiende hasta el estado Táchira. Es característico de los Andes venezolanos la ocurrencia de gradientes abruptos en distancias cortas, por ejemplo, en sólo 43 km, se pasa de 150 m de altitud (en Tucaní) a 4500 m s.n.m. en la Sierra de la Culata. El Municipio Tovar forma parte de la meseta sur del Estado Mérida, presentando suelos aluviales y podzólicos hidromorfos del Pleistoceno y Reciente en la depresión del río Mocotíes (González de Juana *y col.*, 1980; PDV, 1992; Vivas, 1992).

Según la clasificación de zonas climáticas de Walter (1971), el área de la Hacienda Cucuchica se encuentra en la Zona Ecuatorial (latitudes N y S hasta 10°). Esta zona, denominada Clima tipo I, se caracteriza por tener dos temporadas de lluvias (de marzo a mayo, y de septiembre a noviembre), interrumpidas por un corto periodo seco (junio, julio, agosto). La humedad y las precipitaciones anuales son muy elevadas y la temperatura media mensual varía poco. Sin embargo, de acuerdo con la clasificación de Köppen (1948), la porción andina baja de Venezuela (*sensu* Vivas, 1992), donde se encuentra la Hacienda Cucuchica, pertenece al grupo Am de climas tropicales, megatérmicos de bosque húmedo con una estación seca corta.

En particular, los datos de precipitación, temperatura y humedad relativa fueron obtenidos para el período 1990-1995 de la Estación Meteorológica de Tovar (Ministerio de Recursos Naturales y Renovables), ubicada a 12 km de la Hacienda Cucuchica. Durante el período de estudio, la temperatura media anual registrada fue de 22,4°C. Las temperaturas medias más altas se manifestaron en agosto y septiembre (24°C), y en mayo y junio (23°C), mientras la temperatura media máxima extrema fue de 28°C (agosto-septiembre), y la mínima extrema fue de 16°C (enero). La media de las precipitaciones totales en Tovar fue de 825 mm, con sólo dos meses (mayo y septiembre) con precipitaciones superiores a 100 mm. La media de las precipitaciones totales fue de 936 mm. Las precipitaciones se distribuyeron anualmente en siete meses

con cantidades inferiores a 100 mm y en cinco meses (mayo, agosto, septiembre, octubre y noviembre) con más de 100 mm. Los datos de humedad relativa media indicaron valores máximos del 72% en noviembre y del 71% en abril, mayo y diciembre. El valor medio más bajo se produjo en julio (66%). Durante los últimos meses del estudio se registró la humedad ambiental en la zona de estudio, con un higrómetro de bolsillo, obteniendo valores entre el 85 y el 95% dentro y fuera del bosque.

Hidrologicamente, la Hacienda Cucuchica está bañada por varios arroyos andinos característicos, de fuertes corrientes, que transcurren hacia el arroyo Cucuchica, el cual desemboca en el río Mocotíes, afluente del río Chama. El río Chama, principal corriente de agua de los Andes Merideños, forma parte de la Cuenca del Lago de Maracaibo (Rodríguez, 1973, Segnini y Chacón, 2017).

La vegetación original de la zona presenta varios tipos de bosque: bosque nublado, bosque perennifolio y bosque semideciduo; pero en la actualidad esta vegetación natural ha sido eliminada en gran medida por la acción antrópica, quedando reducida a las laderas de las montañas o a las zonas de protección forestal. En estas zonas de los Andes de Mérida, los bosques cambian su fisonomía y composición según la altitud. Aunque el lugar de estudio está situado a 800 m de altitud, los entornos forestales se dan hasta los 3000 m s.n.m. La parte alta de estas montañas se encuentra dentro de los límites del Parque Nacional Páramos del Batallón y La Negra. En particular, el ambiente boscoso de la Hacienda Cucuchica está conformado por un bosque primario con intervención antrópica y por un bosque secundario perteneciente al llamado Bosque Montano Semicaducifolio (Ataroff y Sarmiento, 2004) o al tipo Basimontano Sub-siempreverde y Semideciduo (Huber y Alarcón, 1982). En la zona estudiada, se encuentran aproximadamente 60 especies arbóreas pertenecientes a 38 familias (Sierra, 1998).

Metodología. En la Hacienda Cucuchica se realizó un levantamiento de las especies de anuros, reconociendo su distribución por macro y microambientes, por cuerpos de agua y por hábitat, registrando el tamaño de los individuos, el modo reproductivo, la formación de agrupaciones y la aparición temporal. El periodo de muestreo se extendió desde principios de mayo de 1995 hasta febrero de 1996, con visitas regulares dos veces al mes. y una única visita en octubre de 1995, para un total de 10 meses de muestreo y 19 visitas en cada ambiente.

Los trabajos de campo se desarrollaron desde 30 minutos antes de la puesta del sol para terminarlos a la 01h00, registrando la presencia y actividad reproductiva a través de la vocalización de los machos, siguiendo las propuestas de Crump (1982), Jaeger (1994), Zimmermann (1994) y de Scott Jr. y Woodward (1994), complementadas con colectas y observaciones de renacuajos y desove durante el día, de acuerdo con las

recomendaciones de Manzanilla y Péfaur (2000). La asociación de las especies anuras con los ambientes ocupados se evaluó por la presencia de adultos en actividad de vocalización, o del encuentro de larvas (Jaeger, 1994; Scott Jr. y Woodward, 1994; Bertoluci *y col.* 2007; Muñoz-Guerrero *y col.* 2007; Sierra y Péfaur, 2013).

La identificación taxonómica se realizó siguiendo la nomenclatura dada por Frost (2018), Sierra y Péfaur (2018) y Barrio-Amorós *y col.* (2019). La determinación de la longitud rostroanal (DRA) y las fotografías de las especies de anuros se realizaron sobre ejemplares recolectados *in situ*, y depositados en la Colección de Anfibios del Departamento de Zoología de la Universidad Estatal de Campinas (ZUEC), Campinas, São Paulo, Brasil, y en la Colección de Vertebrados de la Universidad de Los Andes (CVULA), Mérida, Venezuela (Sierra y Péfaur, 2018).

La Hacienda Cucuchica presenta varios hábitats adecuados para el desarrollo de anuros, los cuales fueron divididos en dos macroambientes: una zona de pastizal o deforestada (denominada ambiente abierto), y otra, una zona de bosque o arbolada (denominada ambiente cerrado) (Figura 1). En cada uno de los ambientes estudiados, el tamaño de las áreas muestreadas fue similar, correspondiendo a 200 x 400 m² en el entorno abierto y de 240 a 300 m de senderos, con anchos de 4 a 8 m, en el entorno cerrado.

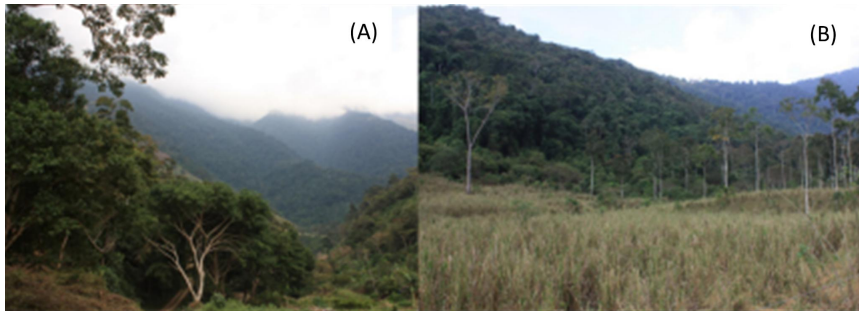


Figura 1. Dos vistas del paisaje de la Hacienda Cucuchica, Tovar, Mérida, para mostrar (A) ambientes boscosos o cerrados y (B) ambientes de pastizales o abiertos.

En el ambiente abierto se registraron cuerpos de agua permanentes lóticos (arroyo=2); y temporales lénticos (charco=4), efímeros (inundados=4) y lóticos (arroyo=1). En el ambiente cerrado se registraron cuerpos de agua permanentes lénticos (poza=1) y lóticos (arroyo=1). La definición de los cuerpos de agua permanentes y temporales se hizo según la definición de Aichinger (1987).

Para la distribución espacial de los anuros se consideró el macroambiente (abierto y cerrado), el microambiente (tipo de cuerpo de agua), la distribución vertical (según el hábitat terrestre o vegetal), la distribución horizontal (registrada como la proximidad a cuerpo de agua), y las características de tamaño de los anuros (P: distancia rostro-anal (DRA) pequeña < 40 mm; M: DRA mediana = 40-70 mm; y G: DRA grande > 70 mm), la formación de agrupaciones o clusters (con más de 4 individuos) y el modo reproductivo. Los modos reproductivos se clasificaron de acuerdo a las propuestas de Crump (1974), Duellman y Trueb (1986), Haddad (1991) y Haddad y Prado (2005), y utilizados por Sierra (1998) y Sierra y Péfaur (2013, 2018).

Para el análisis de la distribución temporal, se consideraron dos estaciones secas y dos lluviosas, divididas en periodos inicial, pleno y final. Las estaciones secas con los periodos iniciales en diciembre y junio; los plenos en enero y julio y los finales en febrero y agosto. Las temporadas de lluvia con periodos iniciales en marzo y septiembre, plenos en abril y octubre, y finales en mayo y noviembre.

RESULTADOS

Composición de la anurofauna. En la Hacienda Cucuchica se encontraron diez (10) especies de anuros pertenecientes a seis familias, que han sido reseñadas previamente (Sierra y Péfaur, 2018). Las familias con mayor número de especies fueron Hylidae y Leptodactylidae, con cuatro y dos especies respectivamente. Las otras cuatro familias estuvieron representadas por una sola especie (Tabla 1).

Tabla 1. Composición de la anurofauna de la Hacienda Cucuchica, Municipio Tovar, Estado Mérida, Venezuela.

Familia	Especies
Bufonidae	<i>Rhinella horribilis</i> (Wiegmann 1833)
Dendrobatidae	<i>Mannophryne collaris</i> (Boulenger 1912)
Hemiphractidae	<i>Flectonotus pygmaeus</i> (Boettger 1893)
Hylidae	<i>Boana platanera</i> (La Marca, Escalona, Castellanos y col. 2021) <i>Dendropsophus microcephalus</i> (Cope, 1886) <i>Scinax rostratus</i> (Peters 1863) <i>Scinax manriquei</i> Barrio-Amorós, Orellana y Chacón, 2004
Leptodactylidae	<i>Engystomops pustulosus</i> (Boulenger, 1882) <i>Leptodactylus insularum</i> (Barbour, 1906)
Craugastoridae	<i>Tachiramantis lentiginosus</i> (Rivero, 1984)

Características ecológicas. Los resultados se presentan de modo de establecer una caracterización ecológica para la comunidad de anuros estudiada. Las poblaciones de anuros detectadas en la Hacienda Cucuchica tienen una presencia irregular o discontinua a lo largo de los meses en que se realizó el levantamiento de las especies; según los valores

obtenidos se distinguen: cinco especies constantes, presentes en más del 50% de los muestreos; seis especies irregulares, presentes en el 25 al 50% de los muestreos; y una especie esporádica, presente en menos del 25% de los muestreos (Tabla 2).

Tabla 2. Presencia o ausencia quincenal de especies de anuros en macroambientes de la Hacienda Cucuchica, Tovar, Mérida, Venezuela (mayo 1995 a febrero 1996).

Especie/mes/año	1995								1996										
	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F									
Ambiente Abierto																			
<i>Rhinella horribilis</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	+	+	-	-	+				
<i>Boana platanera</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>Dendropsophus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	
<i>Scinax rostratus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	+	
<i>Scinax manriquei</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	
<i>Engystomops pustulosus</i>	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	
<i>Leptodactylus insularum</i>	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	
<i>Tachiramantis lentiginosus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Ambiente Cerrado																			
<i>Boana platanera</i>	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Flectonotus pygmaeus</i>	+	-	+	-	-	-	+	-	+	-	+	+	-	-	-	+	+	+	
<i>Mannophryne collaris</i>	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	
<i>Tachiramantis lentiginosus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+

Los tamaños poblacionales estimados señalan que hay cuatro especies incluidas en la categoría de valores mínimos, esto es, con cinco o menos individuos; otras cuatro especies con valores bajos, con diez o menos individuos; dos especies con valores intermedios, con menos de 30 individuos; y dos otras especies con valores abundantes, con más de 30 individuos (Tabla 3).

Tabla 3. Estimados de abundancia de anuros en macroambientes de la Hacienda Cucuchica, Tovar, Mérida, Venezuela, durante mayo 1995 a febrero 1996 (1 <= 5; 2 > 5; 3 > 10; 4 > 30 individuos).

Especie/mes/año	1995								1996	
	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F
Ambiente Abierto										
<i>Rhinella horribilis</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>Boana platanera</i>	2	1	1	2	2	1	2	1	1	1
<i>Dendropsophus</i>	0	0	0	0	1	2	2	2	1	0
<i>Scinax rostratus</i>	0	0	0	0	0	0	2	2	2	1
<i>Scinax manriquei</i>	0	0	1	3	1	2	3	2	0	1
<i>Engystomops pustulosus</i>	0	0	0	2	0	1	2	1	2	1
<i>Leptodactylus insularum</i>	4	4	3	4	1	4	4	3	1	1
<i>Tachiramantis lentiginosus</i>	3	3	4	4	1	3	4	4	2	3
Ambiente Cerrado										
<i>Boana platanera</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Flectonotus pygmaeus</i>	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1
<i>Mannophryne collaris</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1
<i>Tachiramantis lentiginosus</i>	2	2	3	3	1	2	3	3	2	2

De acuerdo con la distribución espacial de los anuros en los dos macroambientes (abierto y cerrado) de la Hacienda Cucuchica, la comunidad presenta una interesante segregación taxonómica (Tabla 4). Ocho especies (80%) aparecen en el ambiente abierto y cuatro en el ambiente cerrado, con *Boana platanera* y *Tachiramantis lentiginosus* registradas en ambos macroambientes. Cabe destacar que tres de las especies (*Mannophryne collaris*, *Flectonotus pygmaeus* y *T. lentiginosus*) registradas en la zona boscosa aparecen también en el borde del bosque, colindante con la zona de pastizales (*). En la zona de pastizales estuvieron representadas cuatro familias, donde al considerar el número de especies presentes los Hylidos dominaron (4 = 50%), mientras que en el ambiente cerrado aparecieron cuatro familias, todas representadas por una sola especie.

Tabla 4. Distribución de las especies de anuros por macroambientes de la Hacienda Cucuchica, Tovar - Mérida, Venezuela (*También se encuentra en el borde del bosque).

Ambiente abierto	Ambiente cerrado
<i>Rhinella horribilis</i>	<i>Mannophryne collaris</i> *
<i>Boana platanera</i>	<i>Flectonotus pygmaeus</i> *
<i>Dendropsophus microcephalus</i>	<i>Boana platanera</i>
<i>Scinax rostratus</i>	<i>Tachiramantis lentiginosus</i> *
<i>Scinax manriquei</i>	
<i>Engystomops pustulosus</i>	
<i>Leptodactylus insularum</i>	
<i>Tachiramantis lentiginosus</i>	
Total: 8	Total: 4
80%	40%

En la distribución por microambientes acuáticos (Tabla 5), siete de las ocho especies del ambiente abierto utilizaron los cuerpos de agua permanentes, temporales y efímeros. Las especies del ambiente cerrado se limitaron a los cuerpos de agua permanentes (cuatro en el arroyo y una en la laguna); y efímeros (una especie).

La distribución horizontal que presentan las especies de ambiente abierto se da en igual número dentro y lejos de las cuerpos de agua, y en menor número en la orilla; en tanto que las especies de ambiente cerrado se dan dentro, en la orilla y lejos de los cuerpos de agua (con el menor número dentro) (Tabla 6).

En la comunidad de anuros de Cucuchica el 70% de las especies es de tamaño pequeño, P (CRA < 40 mm), el 20% es de tamaño medio, M (CRA entre 40 - 70 mm) y el 10% es de tamaño grande, G (CRA > 70 mm) (Tabla 7). De las siete especies pequeñas, cinco ocupan el ambiente abierto y dos el ambiente cerrado. Las especies de tamaño medio se dan en ambos entornos y la única de gran tamaño se da en el entorno abierto.

Tabla 5. Distribución de las especies de anuros por cuerpo de agua en la Hacienda Cucuchica, Tovar - Mérida, Venezuela.

ESPECIES	Cuerpo de agua				
	Permanentes		Temporales		Efímeros
	arroyo	laguna	arroyo	charco	
Ambiente abierto					
<i>Rhinella horribilis</i>	-	-	-	+	-
<i>Boana platanera</i>	-	-	-	+	-
<i>Dendropsophus microcephalus</i>	-	-	-	+	-
<i>Scinax rostratus</i>	-	-	-	+	-
<i>Scinax manriquei</i>	-	-	-	+	-
<i>Engystomops pustulosus</i>	-	-	-	-	+
<i>Leptodactylus insularum</i>	-	-	-	-	+
<i>Tachiramantis lentiginosus</i>	+	-	-	-	-
Subtotal	1	0	0	5	2
Ambiente cerrado					
<i>Mannophryne collaris</i>	+	+	-	-	-
<i>Flectonotus pygmaeus</i>	+	-	-	-	-
<i>Boana platanera</i>	+	-	-	-	-
<i>Tachiramantis lentiginosus</i>	+	-	-	-	+
Subtotal	4	1	0	0	1

Tabla 6. Distribución horizontal o proximidad al cuerpo de agua de las especies de anuros de la Hacienda Cucuchica, Tovar - Mérida, Venezuela.

ESPECIES	Distancia al cuerpo de agua		
	dentro	orilla	lejos
Ambiente abierto			
<i>Rhinella horribilis</i>	+	-	+
<i>Boana platanera</i>	+	+	-
<i>Dendropsophus microcephalus</i>	-	+	-
<i>Scinax rostratus</i>	+	-	-
<i>Scinax manriquei</i>	-	-	+
<i>Engystomops pustulosus</i>	+	-	-
<i>Leptodactylus insularum</i>	-	-	+
<i>Tachiramantis lentiginosus</i>	-	-	+
Subtotal	4	2	4
Ambiente cerrado			
<i>Mannophryne collaris</i>	+	+	-
<i>Flectonotus pygmaeus</i>	-	-	+
<i>Boana platanera</i>	-	+	-
<i>Tachiramantis lentiginosus</i>	-	-	+
Subtotal	1	2	2

Tabla 7. Características de tamaño individual, modo reproductivo y formación de agrupaciones de las especies de anuros de la Hacienda Cucuchica, Tovar - Mérida, Venezuela (P: DRA < 40 mm, M: DRA = 40 - 70 mm, G: DRA > 70 mm).

ESPECIES	Tamaño de los individuos			Modo Reproducción	Forman Agregados
	P	M	G		
Ambiente abierto					
<i>Rhinella horribilis</i>	-	-	+	1	+
<i>Boana platanera</i>	-	+	-	3	-
<i>Dendropsophus microcephalus</i>	+	-	-	1	-
<i>Scinax rostratus</i>	-	+	-	1	+
<i>Scinax manriquei</i>	+	-	-	1	-
<i>Engystomops pustulosus</i>	+	-	-	8	+
<i>Leptodactylus insularum</i>	-	+	-	1	+
<i>Tachiramantis lentiginosus</i>	+	-	-	17	-
Subtotal	4	3	1		5
Ambiente cerrado					
<i>Mannophryne collaris</i>	+	-	-	14	+
<i>Flectonotus pygmaeus</i>	+	-	-	26	+
<i>Boana platanera</i>	-	+	-	3	-
<i>Tachiramantis lentiginosus</i>	+	-	-	17	-
Subtotal	3	1	0		2

Las especies de anuros de estas comunidades presentan seis modos de reproducción (según Duellman y Trueb, 1986). En el ambiente abierto hay modos de reproducción acuáticos (modos 1 y 3), semiterrestres (modo 8) y terrestres (modo 17). El modo reproductivo 1 es el más abundante, presente en una especie de la familia Bufonidae, en cuatro especies de Hylidae y una de Leptodactylidae. Las modalidades semiterrestres se dan solamente en una especie de la familia Leptodactylidae (Tabla 6). En el ambiente cerrado predominan los modos reproductivos semiterrestres y sólo *Boana platanera*, una especie principalmente del área abierta, pero que aparece también en el ambiente cerrado, presenta modo reproductivo acuático. En resumen, los modos de reproducción acuáticos están representados en seis especies (60%), los modos semiterrestres en tres especies (30%), y el modo terrestre, en solo una especie del ambiente cerrado (10%).

En el ambiente abierto de la Hacienda Cucuchica se encuentran cinco especies que forman agrupaciones, mientras que en el ambiente cerrado sólo *Mannophryne collaris* y *Flectonotus pygmaeus* forman pequeñas agrupaciones (Tabla 7).

En cuanto a la distribución vertical, cuatro de las ocho especies del medio abierto utilizaron el estrato terrestre (Tabla 8). El uso de los estratos superiores se limitó a una altura máxima de 3 m. En el medio cerrado las especies se distribuyen equitativamente a lo largo de todos los estratos verticales considerados.

Tabla 8. Distribución vertical de los anuros en los hábitats de la Hacienda Cucuchica, Tovar - Mérida, Venezuela.

ESPECIES	Distribución vertical				
	Terrestre	Herbáceo	Arbustivo	Arborícola	
	0 m	<30 cm	< 1 m	1- 3 m	>3-5 m
Ambiente abierto					
<i>Rhinella horribilis</i>	+	-	-	-	-
<i>Boana platanera</i>	+	-	-	-	-
<i>Dendropsophus microcephalus</i>	-	-	+	-	-
<i>Scinax rostratus</i>	-	-	+	-	-
<i>Scinax manriquei</i>	-	+	+	+	-
<i>Engystomops pustulosus</i>	+	-	-	-	-
<i>Leptodactylus insularum</i>	+	-	-	-	-
<i>Tachiramantis lentiginosus</i>	-	-	+	+	-
Subtotal	4	1	4	2	0
Ambiente cerrado					
<i>Mannophryne collaris</i>	+	-	-	-	-
<i>Flectonotus pygmaeus</i>	+	+	+	+	-
<i>Boana platanera</i>	-	-	-	-	+
<i>Tachiramantis lentiginosus</i>	-	-	+	+	-
Subtotal	2	1	2	2	1
Total	6	2	6	4	1

La estacionalidad en la actividad reproductiva de las especies de anuros en Hacienda Cucuchica no fue muy marcada. Tan sólo se produjeron discontinuidades durante corto tiempo, pero en general las especies estuvieron activas durante la mayor parte del período de estudio (Tabla 9). Sólo tres especies presentaron discontinuidades de dos o más meses en el ambiente abierto.

Tabla 9. Distribución temporal y actividad reproductiva de los anuros de la Hacienda Cucuchica, Tovar - Mérida, Venezuela (mayo 1995 - febrero 1996).

ESPECIES	Periodo seco			Periodo de lluvias			Actividad reproductiva continua	
	Inicio	Pleno	Final	Inicio	Pleno	Final	sí	no
Ambiente abierto								
<i>Rhinella horribilis</i>	+	-	+	-	-	+		+
<i>Boana platanera</i>	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Dendropsophus microcephalus</i>	+	+	-	+	+	+	+	
<i>Scinax rostratus</i>	+	+	-	-	-	-		+
<i>Scinax manriquei</i>	+	-	+	+	+	+	+	
<i>Engystomops pustulosus</i>	+	-	+	-	+	+		+
<i>Leptodactylus insularum</i>	+	-	+	+	+	+	+	
<i>Tachiramantis lentiginosus</i>	+	+	+	+	+	+	+	
Subtotal	8	4	6	5	6	7	5	3
Ambiente cerrado								
<i>Mannophryne collaris</i>	-	+	+	+	+	+		+
<i>Flectonotus pygmaeus</i>	+	+	+	+	+	+		+
<i>Boana platanera</i>	+	+	+	+	+	+		+
<i>Tachiramantis lentiginosus</i>	+	+	+	+	+	+	+	
Subtotal	3	4	4	4	4	4	2	3

DISCUSIÓN

La comunidad ecológica es un grupo de organismos, de gran afinidad taxonómica, que ocurren juntos en un sitio, con interacción directa y con articulación vertical y horizontal (Southwood, 1987). La interacción y la organización de cada comunidad se expresan en la repartición de recursos con respecto al uso diferencial del entorno en el espacio y en el tiempo (Crump, 1971). Por ello, en este estudio de anuros en la Hacienda Cucuchica, la separación en grupos de especies para el ambiente abierto y para el ambiente cerrado, permitió realizar un análisis detallado de los factores que posibilitan la convivencia, y cómo se distribuyen las especies con relación a las diferentes características que presenta el ambiente (Cardona-Botero *y col.*, 2013).

Según Crump (1971), las características del entorno limitan la distribución de las especies anuras, citando como muy importante a la fisonomía de la vegetación, que determina la intensidad de la luz recibida en el microhábitat, y la humedad ambiental. Por ello, en este trabajo se estudió la comunidad considerando dos tipos de macroambientes, el ambiente abierto deforestado o pastizal con vegetación herbácea, y con mayor riqueza hidrológica, frente al ambiente cerrado o forestal, de mayor riqueza vegetal.

Históricamente, ambos ambientes estuvieron cubiertos por bosques, pero las prácticas agropecuarias conllevaron a la deforestación en el actual ambiente abierto, situado en terrenos más planos (ver Figura 1), implicando luego la aparición de microambientes favorables para los anuros, tales como arroyos, pozas, lagunas y zonas de inundación frecuentes, algunas efímeras en retención del agua, factores que fueron cuantificados en Cucuchica. De hecho, los ambientes abiertos en esta zona presentan una vegetación baja, formada por gramíneas y ciperáceas, con algunas hierbas de hojas anchas y de pequeño tamaño, con una mayor exposición al sol, con menor humedad ambiental y mayores temperaturas. Como consecuencia de la destrucción de la vegetación original, también se producen cambios en el lecho, el volumen y la velocidad de las aguas de los arroyos. Estas características de muchos de los ambientes andinos de la región merideña, determinan que los anuros implementen diferentes estrategias de uso del hábitat, manifestadas en distancia a los cuerpos de agua, modos, frecuencias y lugares de reproducción, distribución vertical en la vegetación y formación de agrupaciones multiespecíficas.

A pesar de estas modificaciones antrópicas, las comunidades de anuros en Cucuchica son relativamente ricas en diversidad taxonómica y en las estrategias seguidas por las poblaciones para convivir juntas y reducir la competencia. El encuentro de un mayor número de especies en el ambiente abierto (8 spp.) que en el ambiente cerrado (4 spp.), refleja una asociación de los anuros a ambientes más ricos en características hidrológicas antes que vegetacionales, al menos en esta parte de los ambientes andinos.

Una medida cualitativa de la estructura temporal de una comunidad se obtiene a partir de los datos de aparición de especies en el sitio y periodo de estudio, ya que los datos de presencia/ausencia revelan la dinámica del cambio (Rahel, 1990; Sierra, 1998). De allí que es importante registrar los datos negativos o la ausencia de especies, para conocer la distribución temporal de los anfibios de una región (Heyer y Maxson, 1982; Péfaur y Rivero, 2000). Obviamente, la frecuencia del muestreo podría afectar el registro de la presencia temporal de especies; por ello es que la dinámica de la composición y estructura de las comunidades se ha registrado tanto en estudios mensuales (Péfaur y Pérez, 1995), semanales (Donnelly y Guyer, 1994), como diarios (Crump, 1974). En este estudio, la frecuencia de muestreo cada 15 días se consideró suficiente para mostrar la diversidad y la estructura de la comunidad y mostrar también los tamaños poblacionales.

Por otra parte, la distribución espacial en comunidades de anuros está asociada a los modos reproductivos (Duellman, 1988; Donnelly y Guyer, 1994; Zimmerman y Simberloff, 1996). El modo reproductivo de los anuros puede definirse como una combinación de factores de desove y desarrollo, que incluyen el lugar de oviposición, las características de los huevos y los nidos, la duración del desarrollo, el estado y el tamaño de las crías y el tipo de cuidado parental. Las estrategias desarrolladas por los anuros para

ocupar los distintos ambientes con sincronía entre varias especies, determinan la estructura de la comunidad. En el caso de los anuros de Cucuchica, la sincronía se produce sobretudo entre las especies del ambiente abierto que utilizan el medio acuático léntico para la reproducción. Según Caldwell (1990), gracias a los diferentes modos de reproducción, las especies de la comunidad pueden utilizar los recursos del entorno de forma diferente, probablemente reduciendo la competencia intraespecífica e interespecífica. Aún cuando los modos reproductivos para el conjunto de anuros son aproximadamente 28 (Duellman y Trueb, 1986), en Cucuchica aparecen sólo seis. En la modalidad acuática, las especies presentan un 60% de predominio del modo 1, en *R. horribilis*, *D. microcephalus*, *S. manriquei*, *S. rostratus* y *L. insularum*; acompañados además por *B. platanera* con modo 3. Los modos semiterrestres aparecen en un 30% de las especies, donde los más bizarros son los presentados por *M. collaris* y *F. pygmaeus* (14 y 26, respectivamente).

A pesar de la existencia de varios cuerpos de agua disponibles en Cucuchica, tanto lóticos como lénticos, no todos fueron utilizados por las diferentes especies. Las condiciones que permiten la ocupación colectiva de un cuerpo de agua para actividades reproductivas no se conocen bien, de tal modo que esta situación ha sido señalada como una interrogante por diversos investigadores (Heyer, 1976; Zimmerman y Bogart, 1984; Aichinger, 1987; Zimmerman y Simberloff, 1996), quienes también registraron cuerpos de agua no utilizados por las especies en diversas comunidades estudiadas en el trópico sudamericano.

Otro factor a considerar en los estudios de estructura de comunidades anfibias es el tamaño de los individuos. En el caso de esta investigación, el tamaño de los anuros determina el tipo de vegetación o el sitio a utilizar como lugar de vocalización: las diversas especies de Cucuchica, en general, presentaron tamaños pequeños y medianos, con la consecuencia de tener una distribución vertical aprovechando más la vegetación baja, como pastos, hierbas y arbustos, en lugar de la vegetación alta, arbórea. En esta comunidad, sólo *R. horribilis* puede ser considerada de tamaño grande, y ella presenta modo reproductivo acuático, con las características señaladas para este modo por Salthe y Duellman (1973), donde las especies con desarrollo en aguas lénticas tienen huevos de tamaño pequeño y numerosos, que es el caso del sapo común, lo cual es refrendado por Hödl (1990), quien señala que las especies con modo reproductivo acuático son de mayor tamaño y generan mayor número de huevos que aquellas con modo reproductivo terrestre o semiterrestre, que producen un número menor. Así, entre las especies con modos reproductivos terrestres, sólo está incluida *T. lentiginosus* (10% de la comunidad). Por su lado, Lynch (1979) y Bernal y Lynch (2008), señalan que los anuros con modos reproductivos terrestres y semiterrestres tienen una alta fidelidad por los sitios de mayor vegetación. *T. lentiginosus* se encuentra en ambos ambientes de la Hacienda Cucuchica, pero en el ambiente abierto sólo se presenta en

sectores con arbustos o árboles bajos, así como en el borde hacia el área boscosa. En esta categoría terrestre, los huevos puestos en tierra muestran una gran dependencia de la humedad, donde sus necesidades de agua son suministradas por la humedad ambiental del lugar, por lo que deben buscar sitios con hojarasca húmeda para la ovipostura, especialmente cuando están en el ambiente abierto al borde del bosque.

De manera adicional, Rossa-Feres y Jim (1994) asociaron a las especies con un período reproductivo de corta duración con un ambiente abierto y con diferentes tipos de cuerpos de agua, como es el caso de ambas especies del género *Scinax*; por esto es que la presencia de modos de reproducción semiterrestres y terrestres en el ambiente abierto de Cucuchica debe analizarse teniendo en cuenta las características climáticas de la región, donde las precipitaciones son frecuentes. Por el contrario, las especies con un período reproductivo de larga duración están asociadas con un entorno de bosque y con cuerpos de agua permanentes, como ocurre con *M. collaris*.

Todas las especies registradas deben ajustarse a las condiciones climáticas de la Hacienda Cucuchica para tener éxito reproductivo. Los aspectos climatológicos de esta zona andina se encuentran divididos en una temporada seca y una temporada lluviosa; el ajuste se manifiesta con diferencias entre el ambiente abierto y el ambiente cerrado. Supuestamente el éxito poblacional lo daría la mayor cantidad de individuos reproduciéndose a lo largo del año; sin embargo, no todas las especies presentan reproducción continua. En el ambiente abierto, en cinco de las ocho especies se registró actividad continua; en cambio, cuando el entorno entra en período crítico durante la época seca, las especies *R. horribilis*, *S. rostratus* y *E. pustulosus* se inactivan reproductivamente durante algún período. En tanto, en el ambiente cerrado, sólo *T. lentiginosus* se mantuvo reproductivamente activa durante todo el año, respondiendo a las condiciones de humedad permanente que deben ser satisfactorias para sus necesidades ecofisiológicas; las otras especies de este ambiente pausaron su período reproductivo en ciertos meses del año.

Finalmente, la estructura ecológica alcanzada por una comunidad de anuros no solo es dependiente de la competencia por los sitios de reproducción, al menos, sino también es fuertemente dependiente de la depredación, de allí que la selección del hábitat estará influenciada por ese riesgo (Toft, 1985). En este estudio no estuvo considerado el aspecto cuantitativo o experimental de la depredación, pero cualitativamente se entiende que, para disminuirlo, las comunidades de anuros en ambientes abiertos, de vegetación baja y de gran visibilidad, se agrupan de manera multiespecífica (Wells, 1977), que es lo que ocurre en Cucuchica: en el ambiente abierto se encuentran diferentes especies utilizando un mismo hábitat, con poblaciones de alta densidad y agrupadas, quizás como una estrategia de escape disperso para evitar la depredación. Entretanto, la

comunidad del ambiente cerrado, donde el ambiente presenta una vegetación alta y más densa, con menos visibilidad, tiene poblaciones de menores densidades y con una distribución más separada y distante entre sus miembros, con más posibilidades de un escape individual frente a depredadores.

AGRADECIMIENTOS

Un agradecimiento especial a Jacques M. E. Vielliard (†), Adão J. Cardoso (†), Jorge Jim, Denise Cerqueira Rossa-Feres, José Peres Pombal Jr., Claudia Magalhães, Cristina Arzabe y a Silvio Salas, Alba Díaz, Pedro Durant (†), Ylva Suárez. A todos los integrantes del Grupo de Ecología Animal de la Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. La Colección de Anfibios del Departamento de Zoología de la Universidad Estatal de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil (ZUEC), así como la Colección de Vertebrados de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela (CVULA), y el Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la Universidad de Los Andes, Mérida (Proyecto CDCHT-ULA C-805-96) y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de Venezuela (CONICIT) (Proyecto PI-011) y la Coordinación para el Mejoramiento de la Educación Superior Personal de Educación – CAPES, Brasil, por el apoyo financiero recibido.

LITERATURA CITADA

- Aichinger, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. *Oecologia* 71:583-592.
- Aichinger, M. 1992. Fecundity and breeding site of an anuran community in a seasonal tropical environment. *Studies Neotropical Fauna and Environment* 27(1):9-18.
- Ataroff, M. y L. Sarmiento. 2004. Las unidades ecológicas de Los Andes de Venezuela. En La Marca, E. y Soriano, P. (eds.). Los reptiles de Los Andes de Venezuela. Fundación Polar, Conservación Internacional, CODEPRE-ULA, Fundacite-Mérida, BIOGEOS. Mérida. Pp:9 -26.
- Barbault, R. 1984. Strategies de reproduction et demographie de quelques amphibiens anours tropicaux. *Oikos* 43(1):77-87.
- Barrio-Amorós, C.; Brewer-Carías, C. y O. Fuentes. 2011. Aproximación preliminar a la herpetocenosis de un bosque pluvial en la sección occidental de la Sierra de Lema, Guayana Venezolana. *Rev. Ecol. Lat. Am* 16:1-46.
- Barrio-Amorós, C. L., Rojas-Runjaic, F. J. M. y J. C. Señaris. 2019. Catalogue of the amphibians of Venezuela: Illustrated and annotated species list, distribution, and conservation. *Amphibian and Reptile Conservation* 13(1) [Special Section]:1-198.
- Bas, L. 1982. La comunidad herpetológica de Caurel: Biogeografía y Ecología. *Amphibia-Reptilia* 3(1):1-26.
- Basso, N. 1990. Estrategias adaptativas en una comunidad subtropical de anuros. *Monografía de la Asociación de Herpetólogos de Argentina* (1):1-70.
- Begon, M; Harper, J. and C. Townsend. 1988. Ecology: individual, populations, communities. Blackwell Scientific Publications Boston. 410 pp.

- Bernal, M. y J. Lynch. 2008. Review and analysis of altitudinal distribution of the Andean anurans in Colombia. *Zootaxa* 1826:1-25.
- Bertoluci, J.; Brassaloti, A.; Ribeiro Júnior, W.; de Faria Nasser Vilela, V. e H. Oliveira Sawakuchi. 2007. Species Composition and Similarities among Anuran Assemblages of Forest sites in Southeastern Brazil. *Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.)* 64(4):364-374.
- Caldwell, J. 1990. Diversity of reproductive modes in anurans: facultative nest construction in gladiator frogs. In: Hamlet, W. (ed.). *Reproductive Biology of South American vertebrates*. Springer-Verlag. Pp: 85-97.
- Cardona-Botero, V.; Viáfara-Vega, R.; Valencia-Zuleta, A.; Echeverry-Bocanegra, A.; Hernández-Córdoba, O.; Jaramillo-Martínez, A.; Galvis-Cruz, R.; Gutiérrez, J. y F. Castro-Herrera. 2013. Diversidad de la herpetofauna en el Valle del Cauca (Colombia): un enfoque basado en la distribución por ecorregiones, altura y zonas de vida. *Biota Colombiana* 14(2):156-175.
- Crump, M. 1971. Quantitative analyses of the ecological distribution of a tropical herpetofauna. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 3:1-62.
- Crump, M. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.* 61:1-68.
- Crump, M. 1982. Amphibian reproductive ecology on the community level. In: Scott Jr, N. (ed.). *Herpetological communities*. Washington D.C., United States Department of the Interior, Nº 13:39-47.
- Donnelly, M. y C. Guyer. 1994. Patterns on reproduction and habitat use in an assemblage of neotropical hylid frogs. *Oecologia* 98(3-4):291-302.
- Duellman, W. 1988. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 75:79-104.
- Duellman, W. y L. Trueb. 1986. *Biology of amphibians*. McGraw-Hill, NY.
- Frost, D. 2018. *Amphibian species of the World: an online reference*. Version 6.0. Available: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>.
- González de Juana, C., J. M. Iturralde de Arozena y X. Picado Cadillat. 1980. *Geología de Venezuela y de sus Cuencas petrolíferas*. Ed. Foninves, Caracas.
- Guayara-Barragán, M. y M. Bernal. 2012. Fecundidad y fertilidad en once especies de anuros colombianos con diferentes modos reproductivos. *Caldasia* 34(2):483-496.
- Haddad, C. 1991. *Ecologia reprodutiva de uma comunidade de anfíbios anuros na Serra do Japi, sudeste do Brasil*. Tese de Doutorado IB. UNICAMP, Campinas, SP. 154pp.
- Haddad, C. y C. Prado. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *BioScience* 55:207-217.
- Heyer, W. 1976. Notes on the frog fauna of the Amazon Basin. *Acta Amazônica* 6(3):369-378.
- Heyer, W. y L. Maxson, 1982. Neotropical frog biogeography paradigms and problems. *Amer. Zool.* 22:397-410.
- Hödl, W. 1990. Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. En: Hanke, W. (ed.). *Biology and Physiology of Amphibians*. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart. NY. Pp. 41-60.
- Huber, O. y C. Alarcon 1988. *Mapa de Vegetación de Venezuela*. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables, Oscar Todtmann Editores. Caracas.
- Jaeger, R. 1994. Transect sampling. En: Heyer, W.; Donnelly, M.; McDiarmid, R.; Hayek, L. y M. Foster. (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press Washington. Pp: 103-107.

- Köeppen, W. 1948. *Climatología con un estudio de los climas de la tierra*. Mexico Fondo de Cultura Económica.
- Lewinsohn, T. 1990. Concepções alternativas da organização de comunidades. En: *Atas do Encontro de Ecologia Evolutiva do Brasil*. Rio Claro. Sociedade de Ecologia do Brasil. Pp.26-35.
- Lynch J. 1979. The amphibians of the lowland tropical forest. En: Duellman, W. (ed.). *The South American Herpetofauna: its origin, evolution and dispersal. Monog. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 7:189-215.
- Manzanilla, J. y J. Péfaur. 2000. Consideraciones sobre métodos y técnicas de campo para el estudio de anfibios y reptiles. *Rev. Ecol. Lat. Am.*, 7(1-2):17-30.
- Muñoz-Guerrero, J.; Serrano, V. y M. Ramírez-Pinilla. 2007. Uso de microhábitat, dieta y tiempo de actividad en cuatro especies simpátricas de ranas hílidas neotropicales (Anura: Hylidae). *Caldasia*, 29(2):413-423.
- PDV (Petróleos de Venezuela). 1992. *Atlas Imagen de Venezuela. Una visión espacial*. Editorial Arte, Caracas,
- Péfaur, J. y A. Díaz de Pascual. 1982. Aspectos biogeográficos de las comunidades de anfibios y saurios de los Andes Venezolanos. En: Salinas, P. (ed.). *Actas VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*, ULA, Mérida. Pp: 229-261.
- Péfaur, J. y R. Pérez. 1995. Zoogeografía y variación espacial y temporal de algunos vertebrados epigeos de la Zona Xerófila de la cuenca media del Río Chama, Mérida, Venezuela. *Ecotrópicos* 8(1-2):15-38.
- Péfaur, J. y J. Rivero. 2000. Distribution, species richness, endemism, and conservation of Venezuelan amphibians and reptiles. *Amphibian and Reptile Conservation* 2:42-70.
- Rahel, F. 1990. The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale. *American Naturalist* 136(3):328-344.
- Rodríguez, G. 1973. *El Sistema de Maracaibo. Biología y Ambiente*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas.
- Rossa-Feres, D. y J. Jim. 1994. Distribuição sazonal em comunidades de anfibios anuros na região de Botucatu, São Paulo. *Rev. Brasil. Biol.* 54(2):323-334.
- Salthe, S. y W. Duellman. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. En: Vial, J. (ed.) *Evolutionary Biology of the Anurans*. Univ. Miss. Press., Columbia. Pp: 229-249.
- Segnini, S. y M. M. Chacón. 2017. El Chama: un río en riesgo. En: Rodríguez Olarte, D. (ed.). *Ríos en riesgo de Venezuela. Vol. I. Universidad Centro-Occidental Lisandro Alvarado*. Barquisimeto.
- Scott Jr., N. y B. Woodward. 1994. Surveys at breeding sites. En: Heyer, W.; Donnelly, M.; McDiarmid, R.; Hayek, L. y M. Foster. (eds.). *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press. Washington. Pp:75-130.
- Sierra-Ramírez, N. 1998. Análise comparativa entre comunidades de anfibios anuros do Sudeste Brasileiro e uma Região dos Andes Baixos da Venezuela. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Sao Paulo, Brasil. 224 pp.
- Sierra, N. y J. Péfaur. 2013. Distribuição ecológica e acústica de comunidades de anuros da Fazenda Lagoa, Minas Gerais, Brasil. *Rev. Ecol. Lat. Am.* 18(1):1-64.
- Sierra, N. y J. Péfaur. 2018. Listado y caracterización de especies de una comunidad de anuros de la cuenca del río Mocotíes, Mérida, Venezuela. *Rev. Ecol. Lat. Am.* 19(1-3):1-18.
- Southwood, T. 1987. The concept and nature of the community. *Brasilian Ecol. Soc. Symp.* 27:3-27.
- Toft, C. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985(1):1-21.

- Toft, C. y W. Duellman. 1979. Anurans of the lower río Llullapichis, Amazonian Peru: a preliminary analysis of community structure. *Herpetologica* 35:71 -77.
- Vila, P. 1960. Geografía de Venezuela: el Territorio Nacional y su ambiente físico. Ministerio de Educación, Dirección de Cultura y Bellas Artes, Caracas.
- Vivas, L. 1992. Los Andes Venezolanos. Academia Nacional de la Historia, Universidad de Los Andes, Mérida.
- Walter, H. 1971. Ecology of tropical and subtropical vegetation. Van Nostrand Reinhold Company, NY.
- Wells, K. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour* 25:666-693.
- Zimmerman, B. 1994. Audio strip transects. En: Heyer, W.; Donnelly, M.; McDiarmid, R.; Hayek, L. y M. Foster. (eds.). Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press. Washington. pp: 92-96.
- Zimmerman, B. y J. Bogart. 1984. Vocalizations of primary forest frog species in the central Amazon. *Acta Amazônica* 14(3-4):473-519.
- Zimmerman, B. y D. Simberloff. 1996. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian forest. *J. Biogeography* 23:27 -46.