

**UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO**

**COLEGIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES**

**La Herpetofauna de la  
Estación de Biodiversidad Tiputini, Ecuador**

*Diversidad y Ecología de los Anfibios & Reptiles  
de una Comunidad Taxonómicamente Diversa*

***Diego Francisco Cisneros-Heredia***

Proyecto final presentado como requisito para la  
obtención del título de B.S. en Ecología Aplicada

**Quito**

# **Universidad San Francisco de Quito**

**COLEGIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS & AMBIENTALES**

## **HOJA DE APROBACIÓN DE PROYECTO FINAL**

### **La Herpetofauna de la Estación de Biodiversidad Tiputini, Ecuador**

Diversidad y Ecología de los Anfibios & Reptiles de una Comunidad Taxonómicamente Diversa

Diego Francisco Cisneros-Heredia

**David Romo, Ph. D.** \_\_\_\_\_

Director del Comité de Proyecto Final

**Stella de la Torre, Ph. D.** \_\_\_\_\_

Miembro del Comité de Proyecto Final

**Kelly Swing, Ph. D.** \_\_\_\_\_

Miembro del Comité de Proyecto Final

**Hugo Valdebenito, Ph. D.** \_\_\_\_\_

Decano, Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

**Quito, 20 de Enero de 2006**

## © Derechos de Autor

**Diego Francisco Cisneros Heredia**

**2006**

Los créditos de esta obra deben ser reconocidos de la siguiente forma:

Cisneros-Heredia, D. F. 2006. La Herpetofauna de la Estación de Biodiversidad Tiputini, Ecuador. B. S. Proyecto Final, Universidad San Francisco de Quito, xiii + 129 pp.

### LICENCIA DEL TEXTO:

El texto de este proyecto (“la obra”) está bajo una licencia Reconocimiento-NoComercial-CompartirIgual 2.5 de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/2.5/> o envíe una carta a Creative Commons, 559 Nathan Abbott Way, Stanford, California 94305, USA.

Por lo tanto Usted es libre de:

- copiar, distribuir y comunicar públicamente la obra
- hacer obras derivadas

Bajo las condiciones siguientes:



**Reconocimiento.** Debe reconocer los créditos de la obra de la manera especificada por el autor o el licenciadador.



**No comercial.** No puede utilizar esta obra para fines comerciales.



**Compartir bajo la misma licencia.** Si altera o transforma esta obra, o genera una obra derivada, sólo puede distribuir la obra generada bajo una licencia idéntica a ésta.

- Al reutilizar o distribuir la obra, tiene que dejar bien claro los términos de la licencia de esta obra.
- Alguna de estas condiciones puede no aplicarse si se obtiene el permiso del titular de los derechos de autor.

## LICENCIA DE LAS IMÁGENES

Las imágenes de este proyecto tanto impresas como incluidas en el disco compacto adjunto (“la obra”) están bajo una licencia Reconocimiento-NoComercial-SinObraDerivada 2.5 de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/2.5/> o envíe una carta a Creative Commons, 559 Nathan Abbott Way, Stanford, California 94305, USA.

Por lo tanto Usted es libre de:

- copiar, distribuir y comunicar públicamente la obra

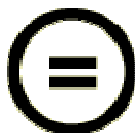
Bajo las condiciones siguientes:



**Reconocimiento.** Debe reconocer los créditos de la obra de la manera especificada por el autor o el licenciadador.



**No comercial.** No puede utilizar esta obra para fines comerciales.



**Sin obras derivadas.** No se puede alterar, transformar o generar una obra derivada a partir de esta obra.

- Al reutilizar o distribuir la obra, tiene que dejar bien claro los términos de la licencia de esta obra.
- alguna de estas condiciones puede no aplicarse si se obtiene el permiso del titular de los derechos de autor.



## **Dedicatoria**

*A mi mama Maria Elena Heredia  
y a mi abuelita Laura Heredia,  
sin su apoyo nada de esto hubiese sido posible.*

*Diego Francisco*



## 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 Biológicas & Ambientales (Ciencias Ambientales ó Ciencias de la Vida) de la USFQ (los que estuvieron, están y vendrán) por su ayuda de innumerables maneras, pero en especial a Susana Cárdenas, Andrés León, Leonardo Zurita, José Fabara, Diego Mosquera, María Olga Borja y Daniel Proaño por su ayuda en el campo y laboratorio. A mis profesores del comité del proyecto: David Romo, Stella de la Torre y Kelly Swing por su apoyo.

A mi familia, María Elena Heredia y Laura Heredia, por su constante, amoroso y paciente apoyo durante todos estos años. A Patricio Tinajero, por su constante apoyo y entusiasmo. A Carlos Valle, Roy McDiarmid, Jean.Marc Touzet, Luis Coloma, Santiago Ron, Chris Schneider, Gabriel Trueba, Sonia Zapata, Ana Almendáriz, Julian Faivovich, John Simmons, Marinus Hoogmoed, Antonio Salas, Javier Icochea, Bill Duellman, Ron Heyer, John Lynch, Janalee Caldwell, Ana Peñaherrera, Steffan Reichle, Robert Reynolds, Karl-Heinz Jungfer, entre otros, con quienes mantuve constructivas discusiones que ayudaron a mejorar el desarrollo y análisis del proyecto.

Por permitirme acceder a las colecciones a su cargo, agradezco a George Zug, Roy McDiarmid, Ron Heyer, Robert Reynolds del National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D.C. (USNM); Jay Cole, Julian Faivovich, Taran Grant, Charles Myers del American Museum of Natural History, New York (AMNH); Luis

Coloma del Museo de Zoología, Universidad Católica del Ecuador (QCAZ); Ana Almendáriz de la Escuela Politécnica Nacional (EPN); Roger Bour, Ivan Ineich, Jean-Christophe de Massary del Museum National d'Historie Naturelle, Paris (MNHN), Jesús Córdova, Cesar Aguilar y Claudia Torres del Museo de Historia Natural de la Univ. Mayor de San Marcos (MUSM). Aprecio mucho la ayuda proporcionada por Carlos Valle en bioestadística y por Luis Coloma, Roy McDiarmid, Ron Heyer, Jean-Marc Touzet y Santiago 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 María Elena Heredia y Laura Heredia. Aportes en insumos fueron otorgados 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.

*Diego Francisco Cisneros-Heredia*



## RESUMEN

La herpetofauna de la Estación de Biodiversidad Tiputini (EBT), Amazonía del Ecuador, fue estudiada durante cuatro años (11 meses/persona  $\approx$  1760 horas/persona de trabajo de campo) a través de la aplicación de Métodos Múltiples de Inventario (transectos, cuadrantes de hojarasca, trampas de caída, estudio de larvas y puntos independientes) con el objetivo de determinar la riqueza de especies y diversidad de anfibios y reptiles en EBT y analizar la influencia de la filogenia sobre los patrones de uso de recursos ecológicos espaciales y tróficos por parte de los anuros de EBT. La comunidad de anfibios y reptiles de la EBT es una de las más diversas del mundo por su número de especies, con 120 especies de anfibios y 95 especies de reptiles. Se encontraron al menos cuatro especies de anfibios nuevas para la ciencia, una especie de anuro nueva para el país y varios registros que amplían el rango de distribución de varias especies de anfibios y reptiles. Se examinaron datos morfológicos y ecológicos en la comunidad de anuros y se hallaron patrones donde existe una fuerte relación entre el uso de recursos ecológicos como la dieta, microhábitat y actividad y los diferentes grupos filogenéticos (familias) de anuros. Adicionalmente, se discute sobre los patrones de diversidad de la herpetofauna de la Alta Amazonía y se comenta a cerca de los métodos de muestreo en áreas tropicales.

## ABSTRACT

The herpetofauna of the Tiputini Biodiversity Station (EBT), Amazonian Ecuador, was studied during four years (11 month/person  $\approx$  1760 hours/person of field work) through the application of Multiple Inventory Methods (transects, leaf-litter quadrats, pitfall traps, larvae study and independent points) to determine the species richness and diversity of amphibians and reptiles of EBT and to analyze the influence of phylogeny over the patterns of use of trophic and spatial resources by the anurans of EBT. The community of amphibians and reptiles of EBT is one of the most diverse by its number of species, 120 species of amphibians and 95 species of reptiles. At least four new (undescribed) species of amphibians were found, one anuran species new to the country, and several records that extend the distributional range of some amphibians and reptiles. Morphological and ecological data were analyzed for the anuran community and a strong relationship was found between the use of some resources (e.g., diet, microhabitat, and activity) and the different phylogenetic groups (families) of anurans. Additionally, I discuss about the patterns of herpetofauna diversity in Western Amazonia and comment on herpetofaunal sampling methods in tropical areas.

## TABLA DE CONTENIDO

<b>1.</b>	<b>INTRODUCCION .....</b>	<b>1</b>
<b>2.</b>	<b>METODOLOGIA .....</b>	<b>9</b>
2.1.	AREA DE ESTUDIO .....	9
2.2.	METODOS DE CAMPO Y LABORATORIO.....	13
2.3.	IDENTIFICACION DE LAS ESPECIES.....	19
2.4.	ANÁLISIS DE DATOS.....	20
2.5.	CONFIABILIDAD Y LIMITACIONES DE LOS DATOS .....	22
<b>3.</b>	<b>RESULTADOS .....</b>	<b>22</b>
3.1.	DIVERSIDAD .....	22
3.1.1.	Recuento de Especies Destacadas .....	25
3.1.2	Efectividad de los métodos de captura .....	37
3.2.	ECOLOGIA DE LA COMUNIDAD DE ANUROS.....	40
3.2.1.	Morfometría .....	40
3.2.2.	Dieta .....	41
3.2.3.	Preferencias De Hábitat.....	41
3.2.4.	Actividad .....	43
<b>4.</b>	<b>DISCUSION .....</b>	<b>44</b>
4.1.	DIVERSIDAD .....	44
4.2.	ECOLOGIA.....	53
<b>5.</b>	<b>CONCLUSIONES .....</b>	<b>56</b>

<b>6. SUGERENCIAS.....</b>	<b>59</b>
<b>7. REFERENCIAS.....</b>	<b>61</b>
<b>APÉNDICE 1. Lista de Especies de Anfibios y Reptiles de la EBT .....</b>	<b>88</b>
<b>APÉNDICE 2: Manuscrito con la descripción de <i>Hyla</i> sp. nov. ....</b>	<b>96</b>
<b>APÉNDICE 3: Manuscrito con la descripción de <i>Eleutherodactylus</i> sp. nov. ....</b>	<b>113</b>
<b>APÉNDICE 4: Fotografías de algunas especies de anfibios y reptiles de la EBT</b>	<b>126</b>
<b>NOTA AÑADIDA “IN PROOF” .....</b>	<b>127</b>

## LISTA DE FIGURAS

<b>TABLA 1.</b> Ubicación de los transectos con respecto al metraje de los senderos de la EBT.....	71
<b>TABLA 2.</b> Ubicación de los cuadrantes con respecto a los cuadrados de la cuadrícula ubicada alrededor de cada transectos.....	72
<b>TABLA 3.</b> Ubicación de las trampas de caída con respecto a los cuadrados de la cuadrícula ubicada alrededor de cada transectos .....	73
<b>TABLA 4.</b> Ubicación de charcas artificiales con respecto a los cuadrados de la cuadrícula ubicada alrededor de cada transectos.....	74
<b>TABLA 5.</b> Número de especies dentro de cada familias de anfibios y reptiles registrados en la EBT. ....	75
<b>TABLA 6.</b> Características morfométricas de las diferentes familias de anuros estudiadas.....	76
<b>TABLA 7.</b> Amplitud de nicho en dieta de las diferentes familias de anuros estudiados.....	77
<b>TABLA 8. A.</b> Porcentaje de especímenes según la categoría de forrajeo (activo o pasivo) respecto a las familias de anfibios de EBT. <b>B.</b> Porcentaje de especímenes de cada familia respecto a las categorías de forrajeo. ....	78
<b>TABLA 9.</b> Características de estrato vertical de las diferentes familias de anuros estudiados. ....	79
<b>FIGURA 1.</b> Mapa de la Estación de Biodiversidad Tuputini.....	80
<b>FIGURA 2.</b> Sistema de grupo triple de trampas de caída ( $T_n$ ), ubicadas en relación a un cuadrante de 5x5 m. ....	81
<b>FIGURA 3. A.</b> Cuadrícula de 400 cuadros de 5 x 5 metros ubicada sobre un transecto ( $T_0$ - $T_{100}$ ), utilizada para la ubicación aleatoria de los cuadrantes, trampas de caída y charcas artificiales. <b>B.</b> Transecto $T_0$ - $T_{100}$ con divisiones de muestreo cada 10 m y subdivisiones cada 5 para la proyección de la cuadrícula.....	82

<b>FIGURA 4.</b> Curva de acumulación de especies. La línea amarilla corresponde a todas las especies de herpetofauna de la EBT. La línea azul corresponde a las especies de anfibios de la EBT. La línea rosada corresponde a las especies de reptiles de la EBT. ....	83
<b>FIGURA 5.</b> Distribución de Dieta (amplitud de nicho trófico) según las familias de Anuros.....	84
<b>FIGURA 6.</b> Distribución de las categorías de altura (distribución vertical) según las familias de Anuros.....	85
<b>FIGURA 7.</b> Distribución de hábitat según las familias de anuros.....	86
<b>FIGURA 8.</b> Distribución de hora de colección según las familias de anuros. ....	87



## 1. INTRODUCCION

La diversidad biológica, como fue definida en el Convenio sobre Diversidad Biológica de 1993, comprende el vasto conjunto de toda la variabilidad de organismos vivos, incluyendo los complejos ecosistémicos, las especies y la diversidad genética dentro de cada taxa. El entendimiento y en especial la conservación de la diversidad biológica de nuestro planeta no es solo una cuestión ética para los humanos, pues también envuelve aspectos económicos, sociales, legales, políticos y de auto-preservación; de tal forma que el valor de la biodiversidad debe ser evaluado tanto por sus relaciones éticas, estéticas, económicas y de soporte de la vida (Ehrlich y Ehrlich, 1992). Las pérdidas y cambios de la diversidad biológica, a todos su niveles, afectan directamente la forma en la cual los sistemas sociales humanos funcionan y se desarrollan (Perrings *et al.*, 1992). De hecho, el naciente incremento del conocimiento, tanto cuantitativo como cualitativo, de la diversidad biológica de las naciones Neotropicales ha abierto nuevas puertas hacia su entendimiento, evaluación, valoración y conservación. Este flujo de información ha influido a la sociedad, y en especial, a sus tomadores de decisiones; lo cual se ha reflejado en la creación o modificación de legislaciones tanto mundiales, nacionales y locales que regulan asuntos relacionados con la biodiversidad. Sin embargo, la investigación, el proceso generador de todo este conocimiento, está altamente enfocado en vertebrados endotérmicos (Bonnet *et al.*, 2002), un patrón reproducido en la legislación, que se encuentra dirigida especialmente hacia aves y mamíferos grandes. Los vertebrados ectotérmicos (peces, anfibios y reptiles) son menos atractivos a los humanos por una variedad de razones, incluyendo cultura y religión. Esta falta de encanto de los anfibios y reptiles no restringe solamente la simpatía y atención de los humanos, sino también los recursos económicos destinados a su

investigación y conservación (Dodd, 1993). Iniciativas de conservación actualmente disponibles con base en organismos endotérmicos (ej. especies bandera, especies paraguas, áreas claves o puntos calientes) pueden ayudar a la conservación general de la biodiversidad (Bibby *et al.*, 1992); pero es urgentemente necesario incrementar el conocimiento sobre las especies ectotérmicas Neotropicales. Debido a que la mayor limitación en la planificación de acciones de conservación tanto para especies individuales como para comunidades enteras es la falta fundamental de información biológica básica sobre la mayoría de especies (Dodd, 1993); las iniciativas de investigación enfocadas en la historia natural, distribución, ecología o biogeografía son vitales para el establecimiento de programas de evaluación, proyectos de conservación o legislación adecuada.

Los anfibios y reptiles constituyen un porcentaje representativo de la diversidad de vertebrados terrestres (mamíferos, aves, reptiles y anfibios en conjunto) en las naciones Neotropicales; y a su vez la región Neotropical tiene una riqueza de especies de anfibios y reptiles mayor que cualquier otra región del planeta; es así que más del 44% del número total de especies de anuros ocurren en el Neotrópico (Duellman 1988); y por ejemplo, el 30% de los vertebrados terrestres de Ecuador son anfibios o reptiles (Tirira, 1999; Ridgely y Greenfield, 2001; Coloma y Quiguango, 2004; Cisneros-Heredia y McDiarmid, datos no publicados). Sin embargo, nuestro conocimiento sobre los anfibios y reptiles Ecuatorianos es todavía insuficiente, incluso para identificar patrones generales de diversidad, biogeografía o ecología; pues la mayoría de la información actualmente disponible solo nos permite obtener perfiles generales e incompletos, incluso en zonas consideradas bien conocidas, como la Amazonía. (Vanzolini y Heyer, 1988). Más aún, la taxonomía y sistemática de los anfibios y reptiles Neotropicales es aún deficiente y no permite obtener

patrones filogenéticos claros, lo cual a su vez impide el análisis a niveles macroevolutivos o macroecológicos de las interacciones de diferentes variables (Caldwell, 1996).

La región Amazónica cubre un área de 5'800.000 km<sup>2</sup>, es la mayor área de bosque tropical de tierras bajas en el planeta y sostiene una de las comunidades biológicas más diversas (Lynch 1979, Salati y Vose 1984, Duellman 1999). Hacia 1999 se reportaron cerca de 355 especies de anfibios, sin embargo este número seguramente se ha incrementado hasta el 2005 con la descripción continua de nuevas especies (Caldwell 1996, Duellman 1999). Al compararla con otras regiones diversas de Sudamérica, como Los Andes y la Mata Atlántica (definidas según Duellman, 1999), y de otros continentes, como los bosques tropicales de Asia, la diversidad de la herpetofauna de la región Amazónica se ubica entre las más altas del planeta (Caldwell, 1996, Duellman, 1999). Al menos doce clados de anfibios y veinte de reptiles ocurren en la región Amazónica. El mayor número de especies endémicas y la mayor diversidad de especies de anfibios y reptiles se encuentra en la porción occidental de la Cuenca del Amazonas, especialmente en Ecuador y Perú (Duellman, 1999), con algunas especies endémicas de ranas venenosas (Dendrobatidae), ranas arbóreas (Hylidae), ranas terrestres (Leptodactylidae), ranas de boca angosta (Microhylidae), lagartijas terrestres (Gymnophthalmidae) y serpientes coral (Elapidae) (Caldwell, 1996; Duellman, 1999; Campbell y Lamar, 2004). En la región Amazónica existe una gradiente que va desde una alta precipitación distribuida de manera casi continua a lo largo del año en la parte occidental de la cuenca hasta una precipitación mucho más baja, distribuida discontinuamente, en la parte oriental y central de la cuenca (Duellman, 1999). Este patrón se refleja en la diversidad alfa de anuros, con una media de 62.3 especies en la región occidental de la cuenca y 46.2 especies en la parte oriental y

central (Duellman, 1999). Estas estimaciones de la diversidad de especies son conservadoras y basadas solamente en las especies actualmente reconocidas, sin embargo, debido a que la taxonomía y sistemática de gran parte de la herpetofauna de la región es relativamente incipiente, existen aun muchas interrogantes, como por ejemplo con complejos de especies en los grupos *Bufo margaritifer*, *Colostethus marchesianus*, *Colostethus bocagei*, *Hyla minuta*, entre otros (L. Coloma com. pers. 2001; M. Hoogmoed com. pers. 2003; S. Reichle com. pers. 2002; K.-H. Jungfer com. pers. 2003; obs. pers.) y aún muchas especies faltan por ser descubiertas y descritas; habiéndose calculado una tasa de descripción de especies nuevas del 19.4% para las dos décadas pasadas (Caldwell, 1996; Duellman, 1999).

Estudios sobre la herpetofauna de la Amazonía son relativamente numerosos y en las dos décadas pasadas se han publicado estudios muy importantes como los de Dixon y Soini (1976) sobre la herpetofauna de Iquitos, Perú; Duellman (1978) sobre la herpetofauna de Santa Cecilia, Ecuador; o Vitt y Zani (1996) y Vitt y de la Torre (1996) sobre la saurofauna de Cuyabeno, Ecuador. Sin embargo, el establecimiento o la replicación de estudios sobre las comunidades o interacciones específicas en complejos del bosque tropical requieren normalmente de muchos científicos y tiempo (incluso para coleccionar datos base) (Raven y Wilson, 1992). Esta alta demanda de recursos se explica al entender la complejidad de la Amazonía, que presenta una alta heterogeneidad en cuanto a suelos, topografía y vegetación (Tuomisto *et al.*, 1995; Caldwell, 1996; Duellman, 1999) que influye en la diversidad y distribución de las especies a escala local y regional, con variaciones en la temperatura, humedad y patrón de lluvias (Duellman, 1978, Caldwell, 1996, Doan y Arizabal, 2002). Existen amplias porciones del bosque amazónico que aun

no han sido estudiadas suficientemente (Duellman y Thomas, 1996, Duellman, 1999, Heyer, 1988). Esto, sumado al fragmentado conocimiento de la ecología de las comunidades de reptiles y anfibios debido a la gran cantidad de especies que interactúan (Heyer, 1988), da como resultado el reducido y fragmentado conocimiento de la herpetofauna Amazónica.

Las interacciones entre las especies (e.g., competencia, depredación) en relación a los recursos disponibles para las especies en dimensiones tanto de espacio como de tiempo, y la combinación de esto con factores físico/ambientales, han sido expuestas como parte de los mecanismos responsables de las estructuras observadas en comunidades ecológicas (Schoener, 1974, 1986, Duellman 1990). Estudios comparativos y experimentales en una variedad de vertebrados e invertebrados indican que las interacciones entre las especies causan divergencias en dieta, tiempos de actividad y uso del hábitat y microhábitat (Schoener, 1974; Losos, 1992, 1994; Pianka, 1986). Además, algunos estudios sugieren que diferencias históricas entre especies juegan 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) y se necesitan más datos de historia natural para determinar cuán importantes son las estructuras bióticas versus los componentes históricos, en la estructuración de las comunidades, a nivel local y también regional (Magnusson, 1997). 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 del uso de recursos en especies simpátricas (Vitt y Zani, 1998).

Los anuros son vertebrados en su mayoría carnívoros que se alimentan principalmente de invertebrados. Estudios realizados años atrás sugirieron que este grupo estaba compuesto de especies típicamente generalistas, alimentándose de las presas disponibles en los microhábitats donde habitan (Duellman, 1978); sin embargo, ahora se ha reconocido que la dieta de las especies de anuros difiere entre sí, existiendo algunas especies que son extremadamente especialistas, y se ha sugerido que estos patrones tróficos podrían ser producto de efectos tanto históricos como actuales (Vitt y Caldwell, 1994; Parmelee, 1999). Sin embargo, a este nivel no se han realizado estudios concluyentes ni cuantitativos que demuestren estas relaciones, ni se ha establecido que estas hipótesis se cumplan en todos los ambientes y bajo diversas condiciones o que los mecanismos que interactúan en la determinación del uso de los recursos sean los mismos (Pearman *et al.*, 1995).

El incremento en el conocimiento de la historia natural, biogeografía y ecología de las especies en los bosques amazónicos pretende proveer datos contra los cuales en el futuro se puedan realizar comparaciones y evaluaciones, para desarrollar estrategias de conservación útiles, y para establecer el valor de la biodiversidad en términos éticos, estéticos, económicos y por su aporte al soporte de la vida; en un tiempo de severo estrés antropogénico en que estos sistemas desaparecen rápidamente (Sutherland, 2000). Uno de los principales problemas al momento de realizar investigaciones y tratar de replicarlas, compararlas o evaluarlas; es la heterogeneidad en las metodologías de estudio de campo y

laboratorio, lo cual dificulta la aplicación de sus resultados a procesos consensuados de mayor amplitud. La mayoría de metodologías aplicadas para el estudio de la diversidad biológica de los Trópicos se deriva de métodos inicialmente desarrollados para su uso en zonas templadas, por lo que su aplicación no necesariamente es adecuada y eficiente para zonas con características físicas, climáticas, biológicas, financieras y logísticas diferentes (Pearman *et al.*, 1995). Más aún, es necesario probar las diferentes metodologías no solo en cuanto a su funcionalidad sino también en relación con su eficiencia, en especial si tomamos en cuenta que la densidad de los organismos estudiados puede ser variable, por lo que la obtención de estimaciones biológicas y ecológicas significativas puede ser muy laboriosa y consumir mucho tiempo y recursos (Pearman *et al.*, 1995). Es extremadamente necesario probar y estandarizar diferentes metodologías de estudio que permitan recoger datos satisfactorios en tiempo óptimo, reduciendo de esta manera el gasto de recursos e incrementando la obtención de resultados de buena calidad y satisfactoria cantidad. Varias iniciativas han propuesto metodologías generales, en intentos parcialmente exitosos de estandarización, ej. Heyer *et al.* 1994, Lips *et al.* 2001. Las metodologías más comunes usadas para el estudio de anfibios y reptiles incluyen relevamientos por encuentros visuales (tanto en transectos como por tiempo restringido), muestro por cuadrantes o parcelas de hojarasca, transectos de bandas auditivas, muestreo por parches, trampas de caída y trampas de embudo con o sin cercas, muestreo de lugares de reproducción o muestreos de larvas (Campbell y Christman, 1982; Vogt y Hine, 1992; Heyer *et al.* 1994, Lips *et al.* 2001). Sin embargo, el trabajo de campo necesario para confirmar la eficiencia y aplicación de estas metodologías propuestas es aun incipiente, en especial en áreas que presentan altos retos por su megadiversidad biológica como la Amazonía. Además, varios autores (Campbell y Christman 1982, Heyer *et al.* 1994, Lips *et*

*al.* 2001) han recomendado el uso de varios métodos con diferente espectro de captura tanto de número de especies como de número de individuos, para poder obtener estimaciones más completas de la diversidad de especies; sin embargo tampoco se han realizado estudios sobre las posibles combinaciones y su eficiencia y aplicación.

Este reporte presenta los resultados de 11 meses/persona ( $\approx$  1760 horas/persona) de trabajo de campo en la investigación de la comunidad de anfibios y reptiles en la Estación de Biodiversidad Tiputini (EBT), Amazonía de Ecuador, realizada entre los años de 1997 y 2001. El objetivo general de este estudio es contribuir al conocimiento de la fauna vertebrada de la Amazonía Ecuatoriana. Los objetivos específicos son: (1) Determinar la riqueza de especies y diversidad de anfibios y reptiles en EBT; y, (2) Analizar la influencia de la filogenia sobre los patrones de uso de recursos ecológicos espaciales y tróficos por parte de los anuros de EBT.

Sobre la base de los dos objetivos macro se ha dividido a este reporte en dos secciones: DIVERSIDAD y ECOLOGIA. En la sección de DIVERSIDAD se presenta un análisis cuantitativo y cualitativo de la riqueza de especies de anfibios y reptiles de EBT. Al final de esta sección se presentan datos sobre la efectividad de las diferentes metodologías de muestreo. En la sección de ECOLOGÍA se presenta un análisis cuantitativo de las relaciones existentes entre el uso de los recursos hábitat, microhábitat, distribución vertical y alimento, los patrones de forrajeo y la filogenia en la comunidad de anuros de EBT.

## 2. METODOLOGIA

### 2.1. AREA DE ESTUDIO

La Estación de Biodiversidad Tiputini (EBT - 0°37'5"S, 76°10'19"W, Fig. 1) se ubica en la provincia de Orellana, República de Ecuador, a 280 km SE 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 del Amazonas. Protege un área de 650 hectáreas de bosque tropical Amazónico, que incluyen un lago de herradura u "oxbow lake", algunos riachuelos y un río de aguas negras. La EBT fue establecida en 1995 por la Universidad San Francisco de Quito, en cooperación con Boston University, como un centro de educación, investigación y conservación. El campamento de EBT incluye algunas facilidades para investigadores como laboratorios de computación, de apoyo para estudios y de clases, dos torres de dosel (aprox. 40 m alto c/u), un puente de dosel (300 m de puente sobre el dosel) y varios botes y pangas para navegar en el río Tiputini y en el lago. En 1997, al inicio del trabajo de campo, la EBT contaba con un sistema de 9 senderos de extensión variable que cruzaban la estación y fueron los que se usaron en el desarrollo de esta investigación. La mayoría de estos senderos tienen nombres en referencia a animales y plantas amazónicas: Chichico, Matapalo, Chorongó, Guacamayos, Lago, Danta, Harpía, Maquisapa y Anaconda. La estación se encuentra adyacente al Parque Nacional Yasuní y es parte de la Reserva de la Biósfera Yasuní. Hasta el momento en la EBT se han registrado más de 1500 especies de árboles y cerca de 500 especies de aves, lo cual la perfila como uno de las áreas más biodiversidad del planeta (Salvador-Van Eysenrode *et al.*, 2003; Cisneros-Heredia *et al.*, datos sin publicar).

El terreno de la EBT es en general colinado, con algunos riachuelos y depresiones, lo que se refleja en una variación en el relieve de aproximadamente 80 metros (M. Mulligan, com. pers. 2003). Las tierras a orillas del río Tiputini se ubican a 190 m de altitud, valor que gradualmente se incrementa hacia el NNE hasta llegar a 270 m. de altitud. Sin embargo, la mayor parte del área de la EBT se encuentra bajo los 240 metros. El tipo de suelo es aluvial, arcilloso y ácido, similar en toda la Amazonía Ecuatoriana Norte (Baldock, 1982).

Datos de la estación meteorológica de la EBT entre los años 1999 y 2002 indican una humedad relativa anual promedio máxima de 96,14% y una humedad relativa anual promedio mínima de 88,10%. La temperatura máxima media anual fue de 30,97°C y la temperatura mínima media anual fue de 21,91°C. La precipitación media anual fue de 2597,36 mm, con una máxima de 3041,18 mm en el año 2000 y una mínima de 2153,02 en el año 1999. El patrón de precipitación anual presenta dos períodos de alta precipitación; el primer período es el más extenso (desde aproximadamente Abril hasta Agosto); y el segundo período de lluvias es mas corto (concentrado especialmente en Octubre). Los meses con mayor precipitación entre los años 1999 y 2002 fueron (en orden ascendente): Abril, Agosto, Octubre, Mayo, Junio y Julio. Estos datos fueron compilados de la estación meteorológica de la EBT (Jaime Guerra, Estación de Biodiversidad Tiputini, disponibles en: [www.usfq.edu.ec](http://www.usfq.edu.ec)), sin embargo, existen algunos meses a lo largo del período 1999-2002 donde no se disponía datos completos para todas las variables climáticas, por lo que no se pueden realizar estimaciones de variación anual individual y se presentan solamente medias anuales.

La mayoría de las 650 ha de la EBT está cubierta por bosque primario de Terra Firme, que corresponde a la formación vegetal del Bosque Siempreverde de Tierra Bajas no inundable (Sierra 1999). Hacia las orillas del río Tiputini, del río de aguas negras, en los alrededores del lago de herradura y a lo largo de los riachuelos que fluyen hacia el río y reciben su flujo de aguas durante los períodos de lluvia, se encuentra un cinturón de vegetación que se inunda periódicamente y está compuesto por bosque de Varzea (Bosque Siempreverde de Tierras Bajas Inundable por Aguas Blancas, Sierra 1999) o por bosque de Igapó (Bosque Siempreverde de Tierras Bajas Inundable por Aguas Negras, Sierra 1999). Dos parches grandes (“gaps”) de vegetación donde predominan guarumos (Familia Cecropiaceae, *Cecropia* sp.) se encuentran cerca del campamento y se ubican donde hace algunos años se construyeron helipuertos para la prospección petrolera. En el lago existe una pequeña extensión de moretales o Bosque de Palmeras de Tierras Bajas Inundable (Sierra 1999), una comunidad de palmeras (*Bactris riparia*). A lo largo del río Tiputini, algunas playas aparecen solamente durante la época seca cuando el río está bajo, pero siempre son de pequeña extensión, nunca superando los 100 m entre el bosque y el río. La vegetación ribereña de sucesión que se encuentra en ríos amazónicos grandes (especialmente compuesta por comunidades de especies pioneras dominadas por los géneros *Tessaria* y *Gynerium*) no se encuentra a lo largo del río Tiputini en la EBT (obs. pers.).

Las siguientes variables de la fisionomía vegetal de los ecosistemas de la EBT se consideraron en este estudio para caracterizar los hábitats donde se encontraron los anfibios y reptiles de EBT:

*Bosque primario de tierra firme:* bosque maduro con una clara estratificación vertical de la vegetación, caracterizado por un dosel alto (mayor a 30 m) casi continuo, árboles emergentes de más de 40 m, sotobosque relativamente abierto, estratos arbustivo y herbáceo poco denso debido a la limitada cantidad de luz solar que pasa del dosel; presente en las áreas colinadas.

*Bosque primario inundable por aguas blancas:* bosque maduro con una estratificación menos clara que el anterior, pero donde se encuentra la presencia de árboles emergentes altos, aunque el dosel es relativamente más bajo y más abierto (<25 m); el sotobosque, estrato arbustivo y herbáceo son casi ausentes después de los períodos de inundación pero crecen rápidamente y pueden tornarse muy tupidos. Se localiza como un cinturón de vegetación hacia las orillas del río Tiputini, bañado por aguas blancas.

*Bosque primario inundable por aguas negras:* similar en características al anterior, pero localizado en el desaguadero posterior del lago, del río de aguas negras y algunos riachuelos de aguas negras.

*Bosque secundario de tierra firme:* bosque en su mayoría producto de procesos naturales (ej. “gaps” producidos por la caída de árboles) y en ciertas ocasiones producto de actividad humana pasada (helipuertos) donde se aprecian estados sucesionales desde áreas con predominio de *Cecropia* hasta bosques que están alcanzando su madurez.

*Bosque secundario inundable por aguas blancas:* similar al anterior pero ubicado en el cinturón de vegetación que se inunda periódicamente por las aguas del río Tiputini, se encuentra básicamente en ciertos claros producidos por la caída de árboles y de manera reducida alrededor del campamento, en especial cerca del muelle.

*Claros de bosque:* restringidos a espacios de reciente creación por la caída de árboles, y también alrededor de las construcciones del campamento, el muelle y la cancha

de volley de los trabajadores; se caracterizan por la presencia de algunos arbustos y herbáceas, y son propensos a contener agua de manera efímera en ciertas depresiones después de lluvias fuertes (ver más abajo).

*Charcas*: depresiones del terreno y quebradas dentro del bosque que contienen agua léntica de manera efímera o permanente.

*Lago*: el lago de herradura, hacia el norte del lago y a lo largo del primer tramo del sendero Maquisapa hay una extensión de “pantanos”, humedales caracterizados por mantener agua somera de manera permanente o cíclica.

*Riachuelos*: todos los flujos de agua permanentes o semipermanentes, normalmente ubicados en desaguaderos o quebradas que finalmente afluyen al río Tiputini.

*Río*: el río Tiputini.

## **2.2. METODOS DE CAMPO Y LABORATORIO**

Con el fin de establecer una serie de metodologías estándares que sean tanto eficientes como aplicables para la investigación de la herpetofauna Amazónica; previo al inicio de las investigaciones de este estudio (en los meses de diciembre de 1997 y enero y abril de 1998) se realizaron pruebas de factibilidad, efectividad y funcionamiento de los diferentes métodos de muestreo propuestos en la literatura (Heyer *et al.*, 1994, Lips *et al.*, 2001). Los datos de este período fueron incluidos para los análisis de diversidad, pero no en los análisis ecológicos de uso de recursos.

Los métodos seleccionados para la aplicación en este estudio fueron: (1) transectos, (2) cuadrantes de hojarasca, (3) trampas de caída sin cercas, (4) estudio de larvas y (5)

puntos independientes. Esta combinación de métodos aquí denominados “Métodos Múltiples de Inventario”, fue aplicada durante cuatro años (1998-2001) con tres periodos de muestreo anuales (diciembre-enero, abril y julio-agosto) en cinco senderos de la Estación de Biodiversidad Tiputini. Los senderos Matapalo, Guacamayo y Harpía que cruzan a través de bosque primario y secundario de tierra firme, por claros de bosque y por riachuelos; y los senderos Lago y Numa que cruzan a través de bosque primario y secundario inundable por aguas blancas, claros de bosque, riachuelos, lago y río.

*Transectos:* Se utilizaron 6 transectos de banda de 100 metros de largo (divididos en subsecciones de 10 m) por 6 metros de ancho (3 m a cada lado); repartidos uno por sendero, con excepción del sendero Lago donde se ubicaron dos transectos (Tabla 1). El inicio de cada transecto en relación con el metraje de los senderos se eligió de manera aleatoria (Tabla 1).

Se recorrieron dos transectos al día, de las 9h30 a las 11h30 y de 20h30 a las 23h30, a una velocidad de aproximadamente 2 m/min. Para esta metodología se utilizó una combinación de las propuestas de Crump y Scott (1994) y Lips *et al.* (2001), usándose los transectos de banda con inspección (o relevamiento) a corto plazo por medio de encuentros visuales; de tal forma que la metodología consistió en dos personas caminando a lo largo del transecto de 100 m, buscando anfibios y reptiles desde el nivel del suelo hasta una altura de 2,5 o 3 metros sobre el suelo, y con el haz de luz de la linterna hasta 3 m a cada lado del transecto.

*Cuadrantes de hojarasca:* Se utilizaron 30 cuadrantes de 25 m<sup>2</sup> distribuidos al azar en grupos de 5 cuadrantes por cada transecto, a una distancia máxima de 50 m a cada lado de los transectos (Tabla 2). El trabajo en los cuadrantes se realizó con dos personas trabajando en diagonal desde la periferia hacia el centro, procediendo a una limpieza completa de los cuadrantes, levantándose todas las estructuras mayores (ej. troncos, piedras) cuando fue posible, y se examinó toda la capa de hojarasca hasta 10 cm de profundidad. Se revisó un grupo de cuadrantes (5 alrededor del transecto) por día, tanto en la mañana a partir de las 11h30 como por la tarde a partir de las 14h30 (Jaeger e Inger 1994, Lips *et al.* 2001).

*Trampas de caída:* Las trampas de caída fueron envases de plástico de 3,2 litros de capacidad de forma cilíndrica. Las trampas se ubicaron en grupos triples (3 trampas en disposición triangular, Fig. 2), con un total de 6 grupos ubicados de manera aleatoria alrededor de cada transecto hasta una distancia máxima de 50 m (Tabla 3). Se utilizó un total de 108 trampas de caída en este estudio. La distancia mínima entre cada grupo de trampas era de 10 m.

Las trampas 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. Esta fórmula se utilizó luego de haber realizado varias pruebas in-situ. Las trampas sin ningún líquido permitían la captura viva de los especímenes, pero había un alto riesgo de ataque de hormigas y ratones que se comían los animales capturados. Las trampas solamente con agua permitían una tasa de captura más alta, pero debido a las altas temperaturas ambientales, los especímenes se pudrían muy rápido y su conservación para

posterior estudio era muy deficiente. Para la preparación definitiva se agregó alcohol para evitar la putrefacción y el jabón para disminuir la tensión superficial, de tal forma que inclusive especímenes pequeños fueron capturados. Se realizaron pruebas con 10 individuos de *Bufo marinus*, 10 de *Scinax rubra* y 5 de *Leposoma parietale* y se obtuvo un 100% de éxito en la captura. La revisión de las trampas se realizó dos veces por día, de 6:30 a 9:30 y de 16:00 a 18:00. No se utilizaron cercas en conjunto con las trampas pues los materiales disponibles para construirlas eran rápidamente perecibles en ambientes altamente húmedos; y los materiales no perecibles tenían un costo prohibitivo.

*Estudio de larvas:* Se realizó tanto en humedales naturales como en charcas artificiales. 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. Dos recipientes se ubicaron al azar por cada transecto, con un total de 12 charcas artificiales (Tabla 4). El muestro en humedales naturales pequeños y medianos y en las charcas artificiales se realizó con extracción total de las larvas usando redes de malla fina en todos los niveles y secciones del humedal. En humedales grandes las inspecciones se realizaron únicamente en los bordes (Heyer *et al.*, 1994; Duellman, 1978). Las 12 charcas artificiales y los humedales naturales (lago, río, riachuelos, charcos) se revisaron una vez en cada período de campo.

*Puntos independientes:* Registros adicionales obtenidos fuera de las metodologías antes descritas de manera aleatoria o resultado de búsquedas específicas fueron incluidos en esta categoría. En esta categoría se incluyeron los registros realizados en el lago, las

canchas, en las torres de dosel y en el punte de dosel. Un total de 10 puntos se contabilizaron a lo largo de EBT.

El área efectivamente estudiada fue aproximadamente el 10% de la superficie total de la estación (6 hectáreas). Este porcentaje fue calculado con base en el área cubierta por las diferentes metodologías (excepto puntos independientes pues estos se ubicaron de acuerdo a factores de conveniencia). Los cuadrantes, las trampas de caída y las charcas artificiales se ubicaron alrededor de transectos de 100 metros, a una distancia máxima de 50 metros del punto central del transecto, a espacios de 5 metros de separación, es decir, dentro de una cuadrícula de 400 cuadros de 5 x 5 metros (Fig. 3). La ubicación de cada técnica fue determinada de manera aleatoria utilizando una tabla de generación de números al azar; de tal manera que cada uno de los 400 cuadros tenían la misma oportunidad de ser elegido. Debido a esto y a que cada cuadrícula era relativamente homogénea en el hábitat que la cubría, las metodologías cubrían un área probable efectiva por cuadrícula de 10.000 metros cuadrados, es decir 60.000 metros cuadrados (= 6 ha) en total (6 cuadrantes = 6 cuadrículas).

Durante el trabajo de campo se hicieron esfuerzos para coleccionar series de cada especie, con un mínimo de 12 especímenes por especie para obtener datos del hábitat, microhábitat, actividad, e historia natural de cada especie. Algunas especies (ej. *Agalychnis craspedopus*) no fueron preservadas, pero su presencia en EBT se encuentra verificada por material fotográfico. Como resultado del trabajo de campo se coleccionaron 469 especímenes. Sin embargo, no se preservaron especímenes testigo de los órdenes Chelonia, Crocodilia, o

de las familias Boidae, Viperidae y Caeciliidae o de los Colubridae y Teiidae de gran tamaño (de acuerdo a las regulaciones de EBT), pero sí se registraron sus datos.

Todos 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 un compuesto líquido de Benzocaína 0.16 g, Antipirina 0.06 g y Propilen-Glicol C.S.P. 2 ml y los reptiles de mayor tamaño con Pentotal Sódico (Heyer *et al.* 1994). Todos los especímenes se fijaron en 10% formalina durante 0.5 a 6 horas y se preservaron en alcohol etílico al 75%, excepto los renacuajos que fueron almacenados en formalina. Los estómagos de los anuros fueron removidos dentro de las siguientes dos semanas y las diferentes presas fueron esparcidas en cajas 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 (Vitt y Zani, 1996).

Las relaciones filogenéticas se establecieron de acuerdo a Duellman y Trueb (1986). 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, de acuerdo a las consideraciones de Vitt y Zani (1996); considerándose a una especie como forrajeadora activa si los individuos buscan su presa moviéndose a través de

su hábitat; y una especie como forrajeadora pasiva cuando los individuos permanecen sin movimiento en perchas desde la que observaban y acechaban a sus presas.

Los especímenes colectados están depositados como parte de las colecciones del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ), del Departamento de Zoología de la Escuela Politécnica Nacional (EPN) y de la Colección de Referencia de la Estación de Biodiversidad Tiputini.

### **2.3. IDENTIFICACION DE LAS ESPECIES**

Gracias a varios estudios conducidos en la región Amazónica, la mayoría de anfibios y reptiles fueron identificados con relativamente pocos problemas. Sin embargo, en otros casos, especies poco conocidas con una gran variabilidad fenotípica u ontogénica presentaron retos en su correcta identificación. El 75% de todo el material colectado en este estudio fue identificado en el campo sobre la base de trabajos de referencia como Duellman (1978) y Rodriguez y Duellman (1994). Dichas identificaciones fueron confirmadas, modificadas y aumentadas con la posterior revisión de bibliografía especializada (en su mayoría descripciones originales o revisiones de grupos); comparando los especímenes con material de referencia depositado en las colecciones del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ), del Departamento de Zoología de la Escuela Politécnica Nacional (EPN), del National Museum of Natural History del Smithsonian Institution (USNM) y del American Museum of Natural History (AMNH), y a través de conversaciones con otros herpetólogos ecuatorianos y extranjeros (ver sección Agradecimientos).

## 2.4. ANÁLISIS DE DATOS

La diversidad de especies se expresó en términos del índice de Shannon, que mide el grado de incertidumbre (si la diversidad es baja, la incertidumbre de encontrar una especie en particular al azar es baja y si la diversidad es alta, va a ser más difícil predecir la identidad de un individuo escogido al azar) (Smith, 1992). La formula del índice de Shannon es:

$$H = - \sum_{i=1}^s (p_i) (\log_2 p_i)$$

donde la H es la diversidad de especies, s el número de especies, pi la proporción de individuos del total de la muestra que pertenecen a la especie i.

En los análisis ecológicos para determinar las correlaciones entre las diferentes variables filogenéticas (grupos filogenéticos) y el uso de recursos, se utilizaron estadísticas descriptivas, tablas de contingencia y el test de Kruskal-Wallis con el programa estadístico StatView. Cuando se reportan los valores de las medias se expresan como media  $\pm$  desviación estándar ( $X \pm SD$ ).

Los análisis se realizaron sobre los valores de la media de las diferentes variables analizadas (SUL, masa, dieta, hábitat, microhábitat) respecto al total de especímenes por especie (solo en especies con más de 12 especímenes adultos) y de especies por familia, teniendo como unidad de muestreo a las medias de los valores. Los valores de hábitat y

microhábitat se relacionaron con la media de la abundancia neta de especímenes de cada especie respecto a cada categoría dentro de las variables.

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

$$B = 1 / \sum_{i=1}^n p_i^2$$

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 dieta o 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) (Vitt y Caldwell, 1994; Vitt y Zani 1996, 1998).

La distribución vertical (altura) se clasificó en cuatro niveles, de acuerdo a las observaciones de Duellman (1978): Terrestre 0- 0.25 m, primer estrato 0.26-0.50 m, segundo estrato 0.51-1.0 m, tercer estrato >1.0 m. Para los análisis ecológicos de preferencia de hábitat se codificaron los siguientes hábitats: BIP= bosque primario inundable por aguas blancas, BTFP= bosque primario de tierra firme, BTFS= bosque secundario de tierra firme y GAP= claros de bosque; y las horas de colección en T= tarde, M=mañana y N=noche. Debido a que no existieron diferencias ni en diversidad ni en abundancia entre los bosques secundarios y primarios inundables por aguas blancas, ambos

se codificaron como BIP. En la codificación de los hábitats para los análisis no se incluyeron bosques inundables de aguas negras pues solo se muestrearon con puntos independientes y se colectaron solo tres especies.

## **2.5. CONFIABILIDAD Y LIMITACIONES DE LOS DATOS**

Todos los datos presentados en este trabajo reflejan fielmente la situación bajo las cuales los anfibios y reptiles se encontraron en condiciones naturales. Idealmente un estudio de este tipo debe contar con un sistema de investigación donde el esfuerzo de muestreo sea igual en todos los casos y períodos. Sin embargo, durante finales de 1997 y principios de 1998 se realizaron pruebas de factibilidad de todas las metodologías de inventario y el esfuerzo de muestreo fue menor que durante el resto del tiempo y a pesar de que normalmente se tomaban datos ecológicos (hábitat), estos no se registraron usando los estándares codificados para la toma de datos que se establecieron a partir de 1999. Además, existe también una limitación en cuanto a la temporalidad de los datos, pues no cubrieron de manera continua todos los meses del año y normalmente se realizaron entre 3 a 4 períodos de entre 9 a 20 días cada año, concentrados especialmente en los meses de Enero, Abril, Julio, Agosto y Diciembre.

## **3. RESULTADOS**

### **3.1. DIVERSIDAD**

La diversidad total de especies de anfibios y reptiles registrada en la Estación de Biodiversidad Tiputini durante el tiempo de estudio fue de 215 especies de anfibios y reptiles. Los anfibios estuvieron representados por 120 especies, de las cuales 113 pertenecen al orden Anura (sapos y ranas), 3 a Caudata (salamandras) y 4 a Gymnophiona (cecilias). Las 95 especies de reptiles estuvieron divididas entre 10 Chelonia (tortugas), 4 Crocodylia (caimanes), 30 Sauria (lagartijas) y 51 Serpentes (Serpientes) (Apéndice 1). La diversidad de anfibios expresada en términos del Índice de Shannon es de 6.18 y la de reptiles es de 5.76.

Diez familias de anfibios y 18 familias de reptiles fueron registradas en la EBT (Tabla 5, Apéndice 1). Las familias más representativas en anfibios fueron Hylidae con 49 especies [con predominio de los géneros *Hyla* y *Osteocephalus*] (40,8% de los anfibios), Leptodactylidae con 36 especies [con predominio del género *Eleutherodactylus*] (30,0% de los anfibios) y Bufonidae y Dendrobatidae con 9 especies cada una (7,5% cada una del total de anfibios). Las familias más representativas en los reptiles fueron Colubridae con 37 especies (38,9% de los reptiles), Gymnophthalmidae con 9 especies (9,5% de los reptiles) y Polychrotidae con 7 especies [con predominio del género *Anolis*] (7,4% de los reptiles). La contribución a la herpetofauna por parte de las cecilias, salamandras y caimanes en conjunto es pequeña (9,8% del total de anfibios y reptiles). La composición de las familias de anfibios y reptiles de la EBT se presenta en la Tabla 5. Las especies más registradas fueron *Chiasmocleis bassleri*, *Bufo margaritifera* complex, *Eleutherodactylus ockendeni*, *Epipedobates bilinguis*, *Eleutherodactylus acuminatus*, *Eleutherodactylus lanthanites* y *Physalaemus petersi* en anfibios y *Podocnemis unifilis*, *Leposoma parietale*, *Anolis nitens*, *Anolis ortonii*, *Kentropyx pelviceps*, *Imantodes cenchoa* y *Oxybelis aeneus* para reptiles.

La curva de acumulación para toda la herpetofauna de la EBT (Fig. 4) presenta una forma de S de tendencia logarítmica, donde la pendiente de la curva o tasa de acumulación de especies es mayor en los períodos iniciales de muestreo que en los posteriores, con una etapa de crecimiento durante los primeros cinco períodos de muestreo (rango de la tasa acumulación de especies de 0,10-0,25) y una relativa estabilización hacia sexto período con una tasa de 0,05. Sin embargo, la acumulación del total de especies de herpetofauna aun se encuentra en la etapa de crecimiento, y durante el último período de muestreo se observa un pequeño aumento de la tasa de acumulación de especies a 0,07. Estas variaciones en la curva de acumulación de toda la herpetofauna de la EBT se entienden mejor al observar por separado las curvas de acumulación de especies de anfibios y reptiles (Fig. 4).

Tanto la curva para anfibios como la reptiles se diferencian en su forma y por lo tanto en las tasas de acumulación de especies. Las tasas de acumulación de ambas curvas tienen todavía pendientes positivas en el último período de muestro, sin embargo la pendiente de la curva para anfibios es más baja (0,02) que la de reptiles (0,06), por lo que es probable que especies adicionales serán encontradas en el futuro en ambos grupos, pero con una mayor probabilidad en reptiles que en anfibios. La curva de anfibios presenta una forma en S de tendencia logarítmica, durante los primeros períodos de muestreo se observan tasas de acumulación altas (rango 0,12-0,20) pero hacia los cuatro últimos períodos llega a una etapa de estabilización, con tasas de acumulación de muestreo relativamente constantes y bajas (rango 0,01 – 0,03). Por el contrario, la curva de acumulación de especies de reptiles está en una permanente etapa de crecimiento lento

durante todos los períodos de muestreo, con pendientes de la curva no mayores en ningún período de 0.07.

### **3.1.1. Recuento de Especies Destacadas**

A continuación se presenta un recuento de las especies más destacadas entre los registros de la EBT debido a sus particularidades taxonómicas o geográficas. Se incluyen datos comparativos de referencias bibliográficas para poder corresponder dichas particularidades.

**3.1.1.1. Nuevas especies para la ciencia:** Cuatro especies de anfibios colectados en la EBT corresponden a especies nuevas para la ciencia, de los géneros *Hyla* y *Scinax* (familia Hylidae) y *Eleutherodactylus* (familia Leptodactylidae). La especie nueva de *Hyla* corresponde a un taxón previamente confundido bajo el nombre de *Hyla albopunctulata* (al momento en proceso de descripción junto a J. Faivovich, J. Kohler y J. Moravec, Apéndice 2). Esta nueva especie pertenece al grupo de las ranas gladiador y al parecer se encuentra distribuida en toda la cuenca occidental de la Amazonía, con localidades adicionales a la EBT en toda la Amazonía ecuatoriana y en los alrededores de Iquitos (Perú) y Leticia (Colombia). La especie es de tamaño medio, posee un preplex alargado con una espina proyectada ligeramente sobre la piel en los machos, carece de excrecencias nupciales y presenta una glándula mental en los machos. En vida, las superficies dorsales son entre amarillo-verdoso brillante a habano, con una marca en forma de X; el peritoneo parietal, pericárdico y esclerótico están cubiertos por guanóforos. Las relaciones filogenéticas de esta nueva especie no son claras, pues es similar a especies como *Hyla benitezi*, *H. lemai*, *H. rhythmicus*, *H. microderma* e *H. roraima*, de las cuales difiere por la combinación de la

coloración dorsal, incluyendo la marca dorsal en X, y los guanóforos en los peritoneos. Las dos especies nuevas del género *Eleutherodactylus* corresponden a taxa arborícolas encontrados en prospecciones de bromelias en las torres de dosel y en el camino sobre los árboles. Una de las especies corresponde a un miembro del grupo *lacrimosus*, en proceso de descripción con J. M. Guayasamín y S. Ron (Guayasamin et al. in prep., Apéndice 3); que se diferencia de otras especies del grupo *lacrimosus* y en especial de su congenero simpátrico, *Eleutherodactylus lacrimosus*, por presentar dimorfismo sexual en la coloración dorsal (machos verdes, hembras marrones), la presencia de una diadema dorada o crema que se extiende entre los ojos y se proyecta hacia atrás hasta la mitad superior del cuerpo a manera de líneas dorso-laterales, la ausencia de tubérculos tarsales y su preferencia de hábitat, pues habita al parecer exclusivamente en bosques de tierra firme; en bromelias a más de 15 m sobre el suelo, al contrario de *E. lacrimosus* que habita zonas de bosque inundable. Al parecer esta nueva especie tiene una distribución a lo largo de la cuenca occidental de la Amazonía con registros en otras localidades de Ecuador, Perú y Brasil (J. D. Lynch com. pers. 2004). La segunda especie de *Eleutherodactylus* corresponde a una especie pequeña del grupo *unistrigatus* que se diferencia del resto de especies amazónicas del grupo por tener una coloración dorsal oscura con bandas laterales verticales de color verde y por su tamaño pequeño. Habita en bromelias de dosel en bosque primario de tierra firme. Sus relaciones dentro del grupo *unistrigatus* aun no son claras y se requiere de más especímenes para poder realizar una descripción adecuada de la especie. La especie nueva del género *Scinax* corresponde a una especie similar a *S. cruentomma* pero con membranas axilares extensas y un color amarillo más fuerte. Habita los riachuelos de aguas negras. Su descripción requiere una revisión amplia de las otras especies del género (J. Faivovich com. pers.).

**3.1.1.2. Nuevas especies para el país:** Se registró una especie de anfibio nueva para el país: *Phyllonastes myrmecoides* (Leptodactylidae). Esta especie es de pequeño tamaño y corresponde a un grupo de anfibios de hábitos semifosoriales en hojarasca. Esta especie era conocida de los bosques amazónicos de Colombia, Perú, Brasil y Bolivia, pero hasta el momento no se había registrado para Ecuador (Frost 2004), constituyendo la localidad más occidental para la especie y el primer registro del género para la Amazonía Ecuatoriana. Todos los especímenes colectados de *P. myrmecoides* fueron obtenidos en trampas de caída.

**3.1.1.3. Extensiones del rango de distribución y notas de historia natural de Salamandras, Orden Caudata, Familia Plethodontidae:** Poca información ha sido publicada sobre las salamandras de Ecuador desde los trabajos de Brame y Wake (1963, 1972), de ahí el que este grupo sea presentado en esta sección. Así, Frost (2004) señala que *Bolitoglossa equatoriana* es conocida solo de la localidad tipo en Limonchocha, sin embargo, hay dos registros adicionales publicados por Duellman (1978) y Ron (2001). Los especímenes de la EBT representan una nueva localidad para la especie, extendiendo su rango de distribución cerca de 31 km E de localidades previas (Estación Científica Yasuní, Ron 2001). *Bolitoglossa peruviana* ocurre en las tierras bajas de la Amazonía de Ecuador y Perú. Recientemente se reconoció que al menos dos taxa están actualmente bajo el nombre *B. peruviana*, sin embargo, hasta que se realicen más estudios es tratada aquí como una especie complejo. Los especímenes de la EBT corresponden a los registros más orientales de la especie y extienden el rango de la especie en ca. 31 km E de localidades previamente conocidas (Cuyabeno y Estación Científica Yasuní, Ron 2001, Parra-Olea *et al.* 2004).

Algunos especímenes colectados en la EBT, previamente referidos como *Bolitoglossa* sp., (Cisneros-Heredia 2001, 2003) no pudieron ser asignados a *B. peruviana* o *B. equatoriana*, y probablemente se encuentran más relacionados a *B. altamazonica*. *Bolitoglossa altamazonica* es una salamandra amazónica reconocida como un complejo de especies. *Bolitoglossa altamazonica* y *B. peruviana* no son fácilmente diferenciables. A pesar de que *B. altamazonica* no fue incluida en la lista de anfibios de Ecuador por Coloma y Quiguango (2000); su presencia en el país se ha citado con anterioridad (Brame y Wake 1971).

#### **3.1.1.4. Extensiones del rango de distribución y notas de historia natural de Sapos,**

**Orden Anura, Familia Bufonidae:** *Bufo ceratophrys* es una especie conocida previamente de una sola localidad en Ecuador (Frost 2004). El registro en la EBT y especímenes adicionales colectados en varias localidades de Ecuador y depositados en las colecciones del Museo de Zoología de la Universidad Católica del Ecuador y de la Escuela Politécnica Nacional, amplían el rango de distribución de la especie en Ecuador a toda la región Amazónica de Ecuador, un patrón geográfico esperado debido a que la especie es conocida en las regiones Amazónicas de Colombia y Perú muy cerca de los límites con Ecuador (Frost 2004).

*Bufo dapsilis* es una especie muy poco conocida que ha sido reportada en Brasil (localidad típica), Perú, Colombia y Ecuador (Frost 2004). Sin embargo, más de una especie puede estar confundida bajo este nombre (Marinus Hoogmoed com. pers). Miyata (1981) citó la especie para Ecuador sin mencionar especímenes, al igual que autores posteriores (Almendariz 1991, Coloma y Quiguango 2000-2004). El registro de la Estación

de Biodiversidad Tiputini y especímenes colectados en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno (Cisneros-Heredia, datos sin publicar) coinciden muy bien con la descripción original de este taxón y proveen los primeros especímenes testigo que confirman la presencia de esta especie en Ecuador.

*Bufo guttatus* previamente no era reconocida como presente en el país (Almendariz 1991 y Coloma y Quiguango 2000-2004) debido a que no se habían mencionado especímenes testigo colectados en Ecuador. Sin embargo, Frost (2002) sí incluye a Ecuador dentro del rango de distribución de la especie. Especímenes de la Estación de Biodiversidad Tiputini confirman la presencia de esta especie en el país (Bustamante *et al.* en prensa). Sin embargo, la taxonomía de las especies *Bufo glaberrimus* y *B. guttatus* aún es confusa. La especie identificada en la lista como *Bufo cf. glaberrimus* corresponde a un taxón del grupo *guttatus* pero cuyo nombre correcto aun no se define. El nombre *B. glaberrimus* fue asignado erróneamente por Duellman (1978) a la especie de la baja Amazonía, cuando en realidad corresponde a un taxón que vive en los flancos de la Cordillera Oriental de Colombia, y cuya localidad tipo está en el departamento de Cundinamarca. La especie de la baja Amazonía se diferencia del taxón del piedemonte colombiano por la ausencia de una mancha rosada en la ingle (Cisneros-Heredia y McDiarmid en. prep.). Rivero (1961) consideró a *B. glaberrimus* como subespecie de *B. guttatus* pero los diferenció por sus patrones de coloración, por su tamaño (*B. glaberrimus* < *B. guttatus*) y por la presencia de una prominente cresta preocular en *B. guttatus*, ausente en *B. glaberrimus*, características indicadas por Lötters *et al.* (2000) también como diagnósticas para separar ambas especies. Sin embargo, algunos especímenes de la Amazonía ecuatoriana y peruana (colecciones DFCH-USFQ, QCAZ, USNM) presentan un

gran tamaño (como *B. guttatus*) pero ningún desarrollo de la cresta preocular (como *B. glaberimus*), y al parecer difieren en patrones de distribución de las glándulas cutáneas y en coloración. Estos especímenes podrían representar una cuarta especie emparentada con *B. guttatus*.

*Bufo marinus* a pesar de ser una especie ampliamente distribuida en América y que ha sido introducida en varias zonas fuera de su distribución natural (Zug y Zug 1979), es una de las especies de Bufonidos más rara en la EBT, donde solamente se registró en tres ocasiones, y un individuo adulto fue colectado. *Bufo marinus* es en general mucho más común en áreas abiertas que en bosques primarios (Zug y Zug 1979), donde al parecer está limitado por la disponibilidad de sitios de puesta ya que parece preferir charcas expuestas al sol (Zug y Zug 1979). Todos los especímenes observados y colectados de esta especie fueron localizados en el área de la chancha de volley, cerca al Río Tiputini, la única zona de la EBT donde existen charcas lénticas permanentemente expuestas a la luz solar directa.

Tres especies de Bufonidos han sido identificadas como miembros del grupo *Bufo margaritifera*. Estas especies corresponden a taxa previamente conocida bajo el nombre de *Bufo typhonioides*, una de ellas probablemente corresponde a la especie *Bufo proboscideus*; sin embargo es difícil determinar los nombres adecuados para las diferentes poblaciones de este complejo de especies, al menos hasta que Marinus Hoogmoed y Claudia Vélez (de manera independiente) finalicen sus estudios sobre este grupo de sapos. Las especies codificadas como *Bufo* sp. 2 y sp. 3 difieren entre sí por su morfología, biología y ecología. La primera es pequeño tamaño y se reproduce en riachuelos de agua corriente, mientras que la otra es de tamaño mayor y se reproduce en charcas lénticas.

El nombre *Dendrophryniscus minutus* es asignado a una población muy similar a la descrita para la región del norte de Loreto, Perú, por Duellman y Mendelson (1995), con el vientre rojo purpúreo con algunas manchas amarillas o anaranjadas. Caldwell (1996) señaló que bajo este nombre probablemente existen varias entidades evolutivas asignables como especies, por lo que la verdadera identidad de los *Dendrophryniscus* de la EBT debe esperar a un estudio taxonómico de todas las poblaciones actualmente nombradas *D. minutus*.

**3.1.1.5. Extensiones del rango de distribución y notas de historia natural de Ranas de Cristal, Orden Anura, Familia Centrolenidae:** *Cochranella ametarsia* es una rana de cristal previamente conocida solo de la localidad tipo en el Departamento de Leticia, Colombia (Frost 2004). Un espécimen colectado en la EBT es similar al holotipo y a material adicional depositado en las colecciones del Instituto de Ciencias Naturales (ICN), Bogotá. El individuo de *C. ametarsia* se colectó en EBT en una bromelia a 25 m de altura. Datos de los especímenes colombianos confirman los hábitos arborícolas de la especie. EBT es la segunda localidad conocida para la especie.

*Hyalinobatrachium munozorum* es una especie que se conoce de pocas localidades en la Amazonía de Ecuador y Perú (Frost 2004), de hecho en Ecuador se conocía solo de la localidad tipo (Santa Cecilia). Los registros de Tiputini proveen la segunda localidad para la especie en Ecuador. *Hyalinobatrachium ruedai*, una especie recientemente descrita de Colombia, es muy similar a *H. munozorum* y se ha encontrado en la zona de Tena (Provincia de Napo) en la región de transición entre la Amazonía y los flancos andinos y

podría distribuirse también en la Amazonía Baja; *H. munozorum* difiere de esta especie especialmente por tener el pericardio desprovisto de una capa de guanóforos (corazón visible a través de la pared abdominal y de color rojo), al contrario de *H. ruedai* que tiene el corazón cubierto por una capa de guanóforos (corazón de color blanco).

**3.1.1.6. Extensiones del rango de distribución y notas de historia natural de Ranas Venenosas, Orden Anura, Familia Dendrobatidae:** Especímenes asignados bajo el nombre de *Colostethus insperatus* fueron determinados usando Morales (2001). Los especímenes bajo el nombre *Colostethus* sp. 1 corresponden a una especie similar a *C. insperatus* y *C. marchesianus*, sin embargo su determinación a nivel de especie no coincide con las descripciones provistas por Morales (2001). Debido a que la taxonomía de los *Colostethus* de la Amazonía aún es confusa y algunos herpetólogos están en el proceso de descripción y redescipción de especies, estudios posteriores deberán determinar la correcta identidad de estos *Colostethus* de la EBT (T. Grant, com. pers., 2003).

El nombre *Dendrobates duellmani* es asignado a una especie similar a *D. ventrimaculatus* pero con coloración rojiza en sus bandas dorsales. Debido a que la nomenclatura y taxonomía de este grupo es aún controversial (K.-H. Jungfer, com. pers. 2004), la identificación de los *Dendrobates* de la EBT es preliminar, en especial aguardando el esclarecimiento de las varias especies actualmente identificadas bajo el nombre *D. ventrimaculatus* (K.-H. Jungfer y C. Myers, com. pers.).

**3.1.1.7. Extensiones del rango de distribución y notas de historia natural de Ranas Arbóreas, Orden Anura, Familia Hylidae:** Dos ranas del género *Hemiphractus* fueron

observadas a 2 y 5 m sobre el suelo, una vocalizando desde una rama y la otra sentada. A pesar de que su identificación genérica fue posible debido a la particular forma de la cabeza y a la vocalización, los individuos en ambos casos escaparon y su identificación a nivel de especie es tentativa.

Los especímenes asignados bajo el nombre *Hyla minuta* podrían corresponder a la especie descrita bajo el nombre *H. delarivai* (J. Kohler com. pers; obs. pers.), sin embargo, existen confusiones entre *H. delarivai* y otras especies relacionadas con *H. minuta* de Perú y Colombia. Hasta que las identificaciones de cada especie se esclarezcan, la especie del grupo *minuta* de la EBT se denominará como *H. minuta*.

*Hyla miyatai* fue descrita del área de Garzacochoa, Amazonía Ecuador y ha sido subsecuentemente reportada de pocas localidades adicionales, todas ampliamente separadas: Iquitos, Perú (Rodríguez y Duellman 1994); Amazonas, Colombia (Ruiz-Carranza *et al.* 1996); y Río Juruá, Brasil (Gascon 1996). Especímenes colectados en EBT aumentan la distribución de la especie en Ecuador cerca de 35 km ESE y corresponden a la segunda localidad para el país. Los especímenes fueron colectados de una agregación de machos vocalizando a 0-20 cm sobre la superficie del agua sobre hojas de árboles sumergidos de *Genipa americana*, Rubiaceae en el lago de herradura (Cisneros-Heredia 2005).

*Hyla tuberculosa* se distribuye en la Amazonía de Brasil, Colombia, Ecuador, y Peru, sin embargo, es conocida de solamente tres localidades en el sureste de Ecuador

(provincia de Pastaza) (Frost, 2004). Un espécimen fotografiado por Kelly Swing es el primer registro para la provincial de Orellana y la localidad más norteña de la especie.

Las recientemente descritas *Osteocephalus yasuni* y *Osteocephalus mutabor* fueron colectadas en EBT, siendo su localidad más oriental. Estos registros extienden el rango de *O. yasuni* ca. 31 km E desde su localidad tipo y el rango de *O. mutabor* ca. 54 km SE desde los registros más cercanos en San Pablo de Kantesiaya (Jungfer y Hödl 2002). Los adultos de *Osteocephalus yasuni* fueron reportados con huesos blancos, membranas interdigitales café y coloración ventral amarilla con una intensificación del color hacia la ingle (Ron y Pramuk 1999); sin embargo, los juveniles encontrados en EBT tenían los huesos verdes (un cambio ontogénico observado también en *Osteocephalus leprieurii*, Jungfer y Hödl 2002) y tenían una intensa coloración amarillo-naranja en las membranas interdigitales y en todo el vientre y garganta. *Osteocephalus yasuni* fue encontrada principalmente en bosques primarios de tierra firme (hembras y machos no reproductivos) y en bosques inundados de aguas negras (machos en estado reproductivo).

Los especímenes registrados como *Scinax funereus* al parecer corresponden a esta especie, sin embargo presentan variaciones en la coloración que podrían reflejar o variación intraespecífica o diferencias taxonómicas (J. Faivovich com. pers. 2003).

**3.1.1.8. Extensiones del rango de distribución y notas de historia natural de Ranas Terrestres, Orden Anura, Familia Leptodactylidae:** Dos especies de *Adenomera* se encuentran en EBT, provisionalmente identificadas bajo los nombres *A. hylaeadactyla* y *A.*

*andreae*, sin embargo los verdaderos nombres de estas taxa deben esperar hasta que estudios sobre la sistemática del género aclaren su identidad (A. Angulo com. pers. 2004).

Dos especímenes de *Eleutherodactylus* fueron identificados como *E. orphnolaimus*, una especie conocida por pocos especímenes y pocas localidades en Ecuador, sin embargo difiere ligeramente de la descripción original y la confirmación de su identificación deberá ser realizada con el análisis de la variación morfológica de la especie.

Algunos especímenes identificados como *E. cf. ockendeni* corresponden a formas que presentan gran variación con respecto a *E. ockendeni*, su identificación taxonómica debe esperar hasta que trabajos en marcha aclaren su identidad (K. Elmer com. pers. 2003, L. Coloma com. pers. 2003).

**3.1.1.9. Extensiones del rango de distribución y notas de historia natural de Ranas de Boca Angosta, Orden Anura, Familia Microhylidae: *Chiasmocleis bassleri***, una de las cuatro especies de Microhylidos colectadas en EBT, fue la especie más colectada en la EBT, por medio de trampas de caída. Los hábitos semifosoriales de esta especie sumados a su excelente camuflaje en la hojarasca del suelo, y a técnicas de muestreo concentradas en anfibios arborícolas, pueden haber prevenido que la abundancia verdadera de esta especie no haya sido cuantificada correctamente en otras localidades, considerándola muchas veces rara o poco común.

Sendos especímenes de *Hamptophryne boliviana* y *Sinapturanus rabus* fueron colectados con trampas de caída, al igual que varios *Sincope antenori*. Estas tres especies,

al igual que la mayoría de Microhylidos Ecuatorianos, son pobremente conocidas, con distribuciones limitadas a pocas localidades, y estos registros amplían su rango de distribución hacia el área de la EBT.

#### **3.1.1.10. Extensiones del rango de distribución y notas de historia natural de Ranas**

**Pipa, Orden Anura, Familia Pipidae:** *Pipa pipa* está ampliamente distribuida en la Amazonía de Venezuela, Colombia, Ecuador Perú, Bolivia y Brasil, las Guianas y Trinidad (Frost 2004). En Ecuador ha sido reportada de dos localidades (Santa Cecilia y Yasuní (Duellman, 1978, Ron, 2001) y EBT corresponden a la tercera para la especie en el país.

#### **3.1.1.11. Extensiones del rango de distribución y notas de historia natural de Ranas,**

**Orden Anura, Familia Ranidae:** La presencia de *Rana palmipes* en la EBT fue registrada con base en un individuo observado durante la tarde al filo de un riachuelo, próximo a desembocar en el río Tiputini. Esta especie que comúnmente está asociada a hábitats más secundarios o áreas donde existen extensivas áreas inundables, no se ha vuelto a observar en EBT y probablemente no es residente.

#### **3.1.1.12. Extensiones del rango de distribución y notas de historia natural de**

**Tortugas, Orden Chelonia:** La familia Chelidae está representada por seis especies en EBT, *Chelus fimbriatus*, *Platemys platycephala*, *Batrachemys heliostemma*, *Batrachemys raniceps*, *Mesoclemmys gibba*, and *Phrynops geoffroanus*. Las últimas cuatro especies corresponden al grupo de tortugas comúnmente conocidas como “cabezas de sapo”, todas previamente clasificadas bajo el género *Phrynops* hasta la reciente evaluación de McCord *et al.* (2001).

*Batrachemys heliostemma* fue registrada dos veces en EBT; un juvenil fue observado en Agosto 1999 y otro en Febrero 2001, ambos en los pantanos ubicados en la parte posterior del lago durante el día. Ambos individuos presentaron las marcas faciales amarillas características de la especie. El segundo individuo fue capturado, examinado y liberado; tenía el caparazón de 121 mm de largo, el plastrón con una longitud total de 100 mm, y el ancho del caparazón de 92 mm. El hábitat de ambos individuos coincide con lo descrito por McCord *et al.* (2001). *Batrachemys heliostemma* es una especie recientemente descrita de la Amazonía alta con registros en Venezuela, Colombia, Ecuador, Brasil, y Peru (McCord *et al.* 2001). La especie era conocida en Ecuador solo de la localidad “Mariam” en la provincia de Sucumbíos y EBT constituye la segunda localidad de la especie en el país.

**3.1.1.13. Extensiones del rango de distribución y notas de historia natural de Serpientes, Orden Squamata, Suborden Serpentes:** Un individuo del género *Micrurus*, codificado en la lista de especies de la EBT como sp. 1, fue observado en la hojarasca de bosque primario, sin embargo escapó al tratar de ser capturado en una grieta, por lo que su identificación específica no fue posible.

### **3.1.2 Efectividad de los métodos de captura**

De las 120 especies de anfibios colectadas en la EBT, 70 especies fueron colectadas a través del método de transectos, 15 con cuadrantes, 24 con trampas de caída, 22 por estudio de larvas y 57 en puntos independientes. Veinte y nueve especies fueron colectadas únicamente en transectos, 8 especies únicamente en trampas de caída y 39 únicamente en

puntos independientes. Sesenta y tres por ciento de las especies de anfibios de la EBT (76 spp.) fueron colectadas solamente a través de un método de inventario, 22% (26 spp.) en dos métodos, 10% (12 spp.) en tres métodos y 5% (6 spp.) en cuatro métodos; ninguna especie fue detectada por todos los métodos en conjunto. Los resultados en reptiles fueron menos claros, pues se colectó un menor número de especímenes. De las 95 especies de reptiles registradas en la EBT, 40 especies fueron colectadas a través del método de transectos, 6 con cuadrantes, 5 con trampas de caída y 85 en puntos independientes. Nueve especies fueron colectadas únicamente en transectos, 1 especie únicamente en trampas de caída y 54 únicamente en puntos independientes. Sesenta y siete por ciento de las especies de anfibios de la EBT (64 spp.) fueron colectadas solamente a través de un método de inventario, 25% (24 spp.) en dos métodos, 4% (4 spp.) en tres métodos y 3% (3 spp.) en todos los métodos en conjunto.

En relación con las diferentes familias, los transectos fueron particularmente eficientes en la detección de especies de (en orden descendente de efectividad) salamandras (Plethodontidae, 100% de las especies fueron detectadas con este método), ranas venenosas (Dendrobatidae, 89% de las especies), ranas terrestres (Leptodactylidae, 78% de las especies), sapos (Bufonidae, 56% de las especies) y ranas arbóreas (Hylidae, 51% de las especies), parcialmente eficientes para ranas de boca angosta (Microhylidae, 25% de la especies) y en extremo deficientes para la detección de ranas de cristal (Centrolenidae), ranas pipa (Pipidae), ranas verdaderas (Ranidae) y cecilias (Caeciliidae) (0% en todos los casos). Los cuadrantes detectaron con cierta eficiencia Dendrobatidae (44%) y Plethodontidae (33% de las especies), en grado bajo Bufonidae (22%), Leptodactylidae (19%) e Hylidae (2%) y fueron en extremo deficientes para ranas de

crystal (Centrolenidae), ranas de boca angosta (Microhylidae), ranas pipa (Pipidae), ranas verdaderas (Ranidae) y cecilias (Caeciliidae) (0% en todos los casos). Las trampas de caída fueron altamente eficientes en la detección de Microhylidae (100%), y parcialmente eficientes para Bufonidae (56%), Leptodactylidae (33%) y Dendrobatidae (33%) y no capturaron especímenes de Centrolenidae, Hylidae, Pipidae, Ranidae, Plethodontidae o Caeciliidae. El estudio de larvas fue eficiente para detectar Dendrobatidae (78%) y parcialmente para Bufonidae (44%) e Hylidae (20%), poco eficiente para detectar Leptodactylidae (3%) y deficiente para el resto de familias (0%). Los puntos independientes fueron altamente eficientes en la detección de Centrolenidae, Caeciliidae, Pipidae y Ranidae (100% en todos los casos), eficiente para Hylidae (76%), poco eficientes en la detección de Bufonidae (22%), Leptodactylidae (19%) y Dendrobatidae (11%).

Los sapos de la familia Bufonidae (9 spp. en EBT) fueron igualmente detectados en transectos (5 spp.) y trampas de caída (5 spp.), y parcialmente detectados por estudio de larvas (4 spp.), cuadrantes (2 spp.) y puntos independientes (2 spp.). Las ranas de cristal Centrolenidae (4 spp. en EBT) fueron registradas únicamente por puntos independientes (4 spp.). Las ranas venenosas Dendrobatidae (9 spp. en EBT) fueron registradas igualmente por transectos (8 spp.) y estudio de larvas (7 spp.), parcialmente detectadas por cuadrantes (4 spp.) y trampas de caída (3 spp.), y pobremente registradas en puntos independientes (1 spp.). Las ranas arbóreas Hylidae (49 spp. en EBT) fueron registradas en especial en puntos independientes (37 spp.) y transectos (25 spp.), parcialmente por estudio de larvas (10 spp.), pobremente registradas en cuadrantes (1 sp.) y no fueron detectadas trampas de caída. Las ranas terrestres Leptodactylidae (36 spp. en EBT) fueron en especial registradas en transectos (28 spp.), parcialmente en trampas de caída (12 spp.), cuadrantes (7 spp.) y

puntos independientes (7 spp.), pero pobremente registrados por estudio de larvas (1 spp.). Las ranas de boca angosta Microhylidae (4 spp. en EBT) fueron altamente registradas por trampas de caída (4 spp.) y pobremente en transectos (1 spp.), mientras que no fueron registradas en cuadrantes, estudio de larvas o puntos independientes. Las ranas verdaderas Ranidae (1 sp. en EBT), las ranas acuáticas Pipidae (1 sp. en EBT) y las cecilias Caeciliidae (4 spp. en EBT) fueron únicamente registradas por puntos independientes, mientras que las salamandras Plethodontidae (3 spp. en EBT) fueron detectadas principalmente en transectos (3 spp.) y parcialmente en cuadrantes (1 spp.).

## **3.2. ECOLOGIA DE LA COMUNIDAD DE ANUROS**

### **3.2.1. Morfometría**

Al analizar las características ecológicas del uso de recursos por parte de los anuros se encontraron diferencias significativas entre las familias en las medias de SUL de las especies (Kruskal Wallis,  $df= 4$ ,  $H= 15,719$ ,  $p= 0,0034$ ); la familia Hylidae presentó los mayores valores de la media de SUL mientras que Dendrobatidae tuvo el menor valor de la media de SUL. Sin embargo, el rango de SUL fue mayor para Bufonidae (97,7 mm) (Tabla 6). 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 pues todos los especímenes se capturaron con trampas de caída y no se tomaron datos de masa pues los especímenes estaban muertos) (Tabla 6?), difiriendo en general las cuatro familias de manera altamente significativa (Kruskal Wallis,  $df= 4$ ,  $H= 38,61$ ,  $p= 0,0001$ ).

### 3.2.2. Dieta

El 30,33 % de los anuros registrados está 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. 5).

Entre las familias, en general, existen diferencias extremadamente significativas en relación al uso del alimento (analizado como amplitud de nicho-dieta) (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 7).

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 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 pasivos. Los Microhylidos e Hylidos son forrajeadores pasivos, mientras que los Bufonidos y Dendrobatidos son activos (Tabla 8). Al analizar la forma de forrajeo entre las diferentes familias se obtuvo una diferencia extremadamente significativa (Kruskal Wallis,  $df=4$ ,  $H=78,88$ ,  $p=0,0001$ ).

### 3.2.3. Preferencias De Hábitat

**3.2.3.1. Estratos verticales:** En cuanto a la distribución de altura, el 66,83 % de los anfibios anuros registrados fue terrestre, mientras que en el primer estrato solo estuvieron 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 (46 especímenes). Los Leptodactylidos fueron los mayores representantes del estrato uno (58,33 %, 133 especímenes). Todos los Microhylidos así como la mayoría de Bufonidos (82,86 %, 60 especímenes), Dendrobatidos (81,82 %, 18 especímenes) y Leptodactylidos (70,33 %, 132 especímenes) fueron terrestres. El 55% de los Hylidos estuvieron en el segundo estrato (46 especímenes). 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 9, Fig. 6). 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 al parecer la comunidad de anfibios anuros tiene también diferencias en la ocupación vertical del espacio en relación con las categorías taxonómicas superiores.

**3.2.3.2. Tipos de bosque y microhábitats:** El 53,77 % de los anuros fue colectado en el bosque de tierra firme primario (219 especímenes), de estos, el 47,66 % fue de la familia Leptodactylidae. Todos los individuos de la familia Dendrobatidae y el 90,91 % de Microhylidos (41 especímenes) 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 (24 especímenes) (Fig. 7). 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 EBT.

Al analizar los datos de microhábitat versus las familias, se obtuvieron 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 uso de los microhábitats se relaciona con los estratos verticales; todos los Microhylidos y la mayoría de Bufonidos (82,86 %, 60 especímenes), Dendrobatidos (81,82 %, 18 especímenes) y Leptodactylidos (70,33 %, 132 especímenes) fueron encontrados mayormente entre la hojarasca o en el suelo desnudo, el 50% de los especímenes de Centrolenidos fueron encontrados en hojas sobre riachuelos de agua corriente mientras que el restante 50% se encontraron en ramas del dosel; todos los Pipidos fueron encontrados dentro de riachuelos así como todos los Ranidos, la diferencia es que los Pipidos estaban siempre completamente sumergidos en el agua mientras que los Ranidos estaban en la orilla. Los Hylidos en su mayoría (78%) fueron encontrados sobre ramas de variado grosor o sobre troncos de arbustos.

#### **3.2.4. Actividad**

El 93,47 % de los anuros (381 especímenes) estuvieron activos al momento de la captura; no habiendo diferencia entre las familias en relación con su actividad (Kruskal-Wallis,  $df=4$ ,  $H= 2,52$ ,  $p=0,64$ ). El 68,34 % de los anuros (279 especímenes) fueron

colectados mientras estaban activos por la noche, y de estos el 44,12 % correspondió a la familia Leptodactylidae y el 27,94 % a Hylidae. Todos los individuos de la familia Microhylidae fueron nocturnos (45 especímenes), al igual que el 95 % de Hylidos (78 especímenes) y el 65,93 % de Leptodactylidos (123 especímenes).

La mayoría de Dendrobatidos fueron colectados en el día (90,91 %, 20 individuos). Durante la tarde y noche, los Leptodactylidos fueron los más comunes (58,54% y 44,12% respectivamente), mientras que por la mañana se colectaron en especial Dendrobatidos (36,36 %) (Fig. 8). Los Bufonidos fueron encontrados con abundancias similares en la mañana y tarde (57,14 %) y en la noche (42,86 %). Al analizar estas diferencias de temporalidad diaria de los individuos activos de las diferentes familias se encuentra que difieren muy significativamente (Kruskal Wallis,  $df=4$ ,  $H= 13,47$ ,  $p= 0,0092$ ).

## **4. DISCUSION**

### **4.1. DIVERSIDAD**

La herpetofauna de la Estación de Biodiversidad Tiputini (EBT) tiene una diversidad alfa muy alta en relación a otros sitios del planeta, con una herpetofauna compuesta por 215 especies, de las cuales 120 especies son anfibios y 95 especies son reptiles; posicionándola entre una de las áreas con mayor diversidad de anfibios y reptiles en el planeta. Estudios previos reconocían a la localidad de Santa Cecilia (también en Ecuador) como la localidad con mayor cantidad de anfibios en el planeta (94 especies) (Duellman, 1978; Caldwell, 1996). Santa Cecilia, ahora muy afectada por la destrucción

del hábitat, se encuentra a aproximadamente 120 km NNO de la EBT, y está localizada mucho más cerca de las laderas de los Andes. Estudios posteriores al trabajo publicado por Duellman (1978), en zonas Amazónicas previamente inexploradas, revelaron otras áreas con diversidades alfa de anfibios y reptiles altas: en la Estación Científica Yasuní y sus alrededores se han registrado 98 especies de anfibios (Ron, 2003); Doan y Arizabal (2002) reportaron 100 especies de anfibios y 110 especies de reptiles para la región de Tambopata, Perú; en los alrededores de Iquitos, Perú, se encontraron 115 especies de anfibios y 120 especies de reptiles (Rodríguez y Duellman 1994, Rivera y Soini, 2003); y en la región de Leticia, Colombia, se han registrado 121 especies de anfibios (J. D. Lynch, com. pers. 2004). Sin embargo, el análisis comparativo de los diferentes datos en las zonas mencionadas y la realización de generalizaciones a cerca de la riqueza de especies de la fauna deben ser cautelosos, pues los regímenes de muestreo son muy diferentes entre los diferentes sitios, con diferencias en metodologías aplicadas, en tiempos de muestro y en área muestreada, lo cual produce una importante heterogeneidad en la detectabilidad de las especies y en los datos colectados. Así, Doan y Arizabal (2002) presentaron a la zona de Tambopata como la de mayor diversidad en el planeta, pues registraron una diversidad combinada total de anfibios y reptiles de 210 especies, con 100 especies de anfibios y 110 de reptiles. En EBT, la diversidad combinada de anfibios y reptiles es 215 especies, ligeramente mayor a la encontrada en la zona de Tambopata, de las cuales 120 corresponden a anfibios. Doan y Arizabal (2002) colectaron sus datos entre 1997 y 1998, dentro de un área de muestreo de 1600 km<sup>2</sup>, con un área efectiva de estudio de 21.2 hectáreas, dividida entre cinco localidades diferentes, utilizaron cuadrantes y transectos, e individualmente en ninguno de los sitios encontraron más de 162 especies de anfibios y reptiles en total. En comparación, para el presente estudio se colectaron datos entre 1998 y

2001, en una sola localidad, dentro de un área de muestro de 6 km<sup>2</sup>, con un área efectiva de estudio de 6 hectáreas y con la aplicación de cinco metodologías. Problemas comparativos similares se observan con los datos de las zonas de Leticia, Iquitos y Yasuní. John D. Lynch ha estudiado recientemente la zona de Leticia, Colombia, con una combinación de metodologías tanto tradicionales como experimentales (ej. búsqueda arbórea sistemática), los resultados de la diversidad de especies aún no se han publicado, pero hasta el 2004 incluyeron cerca de 120 especies de anfibios (J.D. Lynch com. pers., 2004). La diversidad de Leticia es muy similar a la de la EBT en el número de especies, aunque difieren en la composición de especies, pues existen algunas especies que no comparten las dos áreas (ej. *Hyla allenorum*, *H. microderma*, *H. haraldschultzi*, *Phyllomedusa coelestis*, *Eleutherodactylus croceoinguinis*) (J.D. Lynch, com. pers. 2004). Sin embargo, las investigaciones en el área de Leticia se realizan en más de una localidad, a lo largo de la carretera que comunica todo el sector oriental del departamento (J.D. Lynch, com. pers. 2004). Para todos los casos, si se analiza solamente el valor neto del número de especies en una sola localidad, la Estación de Biodiversidad Tiputini, con 215 especies de anfibios y reptiles, es la localidad más diversa de anfibios y reptiles en el mundo.

Dos familias representan los mayores contribuidores a la diversidad de anfibios en EBT, las ranas terrestres de la familia Leptodactylidae y las ranas arbóreas de la familia Hylidae. Estas familias son también las que mayor diversidad presentan en toda América tropical, con cerca del 75% de los anfibios continentales de América (Duellman 1988). A su vez, los dos mayores géneros dentro de estas familias *Eleutherodactylus* e *Hyla*, son a nivel de América los géneros con el mayor número de especies, constituyendo sus representantes cerca del 40% de la fauna anfibia de los trópicos Americanos continentales

(Duellman 1988). Los Hylidae han sido reconocidos como los más amplios en número de especies en especial en la región de la Amazonía Occidental superior, un hecho que se confirma en la EBT donde representan cerca del 40% de su anfibiofauna. El otro grupo dominante son los Leptodactylidae, que de forma similar a otros sitios en la Amazonía, cuenta por el 30% de los anfibios (Duellman 1988, 1990). El género *Eleutherodactylus* incluye a 21 especies en la EBT, lo que representa uno de los valores de diversidad más altos para el género en un sola localidad, y coincide con lo afirmado por Duellman (1988) que indicó que en la Amazonía, el número de especies de este género es amplio en la parte ecuatorial de la parte oeste superior. Los patrones de diversidad de las diferentes familias coinciden con patrones generales previamente observados en regiones amazónicas del oeste superior (Duellman 1988, 1990). Un patrón algo diferente son los bufónidos, que en la EBT tiene un número relativamente alto, con 9 especies. Sin embargo, esto también se debe a que en este estudio reconocemos a cada una de las especies del grupo *margaritifera* como taxa diferentes, mientras que en otros sitios se las ha considerado como una sola especie morfológicamente variable o complejo (Duellman 1988, 1990). En el caso de los Centrolenidae, es común que sean poco representados en la Amazonía (Duellman 1988), y en mucho menor proporción los ranidos y pípidos, sin embargo, en la EBT la cantidad de especies de Centrolenidae supera estimaciones previas para sitios amazónicos.

De las seis familias reconocidas como endémicas para América tropical, solo dos se encuentran presentes en la EBT (y en general en la Amazonía de Ecuador): Centrolenidae y Dendrobatidae. Las otras familias (Allophrynidae, Brachycephalidae, Pseudidae y Rhinophrynidae) se encuentran en áreas fuera de los límites de Ecuador (Duellman 1988). En cuanto a los componentes biogeográficos representados en la EBT, el componente

Norteamérica es el menos representado, con solo un representante (*Rana palmipes*), mientras que el mayor número de especies es asignable al componente biogeográfico Sudamericano (Duellman 1988).

Doan y Arizabal (2002) encontraron que dentro de su área de muestreo en Tambopata, Perú, existían variantes microgeográficas en la composición de las especies entre las diferentes localidades estudiadas; y que estas variaciones de la diversidad podrían estar relacionadas con características geográficas a pequeña escala como son la hidrografía local, la topografía, los tipos de suelo y las consecuentes formaciones vegetacionales resultantes. Al analizar preliminarmente datos de la diversidad en el área más general de la EBT: la Reserva de la Biosfera Yasuní (RBY), se observa un patrón similar de variantes microgeográficas. La EBT se encuentra en la sección nororiental de la RBY; mientras que hacia la sección más noroccidental de la RBY se encuentra la Estación Científica Yasuní, cuya anfibiafauna ha sido estudiada por varios años por Santiago Ron y colaboradores (Ron 2001). A pesar de estar solamente a aproximadamente 40 km de distancia de la EBT, la diversidad y composición de especies de anfibios de la Estación Yasuní difiere ligeramente, con especies al parecer totalmente ausentes de la EBT como son el sapo arlequín *Atelopus* cf. *spumarius*, o cuyos registros en la EBT son ocasionales como *Rana palmipes*. La región sur de la RBY ha sido poco explorada, pero datos preliminares sugieren que también existen diferencias microgeográficas, por ejemplo, la rana venenosa *Allobates zaparo* solo se encuentra en la sección sur de la RBY (Ron, 2001). Estos datos junto a los de Doan y Arizabal (2002) apoyan las propuestas de Tuomisto *et al.*, (1995), Caldwell (1996) y Duellman (1999), entre otros autores, sobre la influencia de factores abióticos sobre la heterogeneidad en la diversidad y distribución de las especies a escala

local y regional, reconociendo una Amazonía con patrones microgeográficos diferentes, al contrario del pensamiento común de una Amazonía homogénea. Más aún, confirman que es necesaria una exploración más detallada de porciones previamente inexploradas del bosque amazónico y que existen áreas donde la cantidad de especies es superior a predicciones previas (Heyer, 1988), por lo que sus interacciones son particularmente interesantes en estudios macroecológicos y macroevolutivos. La diversidad de la Reserva de la Biosfera Yasuní en conjunto (EBT y Estación Yasuní juntas) bordea las 240 especies de anfibios y reptiles (Ron, 2001; Cisneros-Heredia, 2003, este trabajo, obs. pers.).

No todos los componentes de la herpetofauna de EBT son igualmente conocidos. El conocimiento sobre los anuros es mayor, tanto en su diversidad como en su ecología. Las serpientes y las cecilias son los grupos menos conocidos, y numerosas adiciones de especies se pueden esperar. Especies adicionales de cecilias y de serpientes de familias de serpientes como Leptotyphlopidae o Typhlopidae o géneros como *Atractus* y *Ninia* seguramente están presentes en EBT, sin embargo y en especial por sus hábitos fosoriales, su detección por métodos comunes de prospección herpetológica no ha sido exitosa. Vertebrados fosoriales y semifosoriales requieren métodos específicos que realicen investigaciones en los hábitat y microhábitats ocupados por estas especies y teniendo en consideración que sus variables ecológicas son seguramente muy diferentes a las requeridas por especies arbóreas y terrestres de superficie (Gower y Wilkinson 2005).

La diversidad de reptiles registrada para la EBT es relativamente baja al comparar con sitios proporcionalmente diversos en reptiles, como son las zonas de Iquitos y Tambopata, en Perú. Esto podría ser considerada como una tendencia natural, producto

también de variantes microgeográficas; sin embargo, el patrón de crecimiento de la curva de acumulación de especies con un descubrimiento constante de especies previamente no registradas en la EBT y la gran diferencia de la diversidad de especies con otros sitios similares, sugiere que esta tendencia no es natural y al parece es producto de: (a) las metodologías aplicadas fueron más efectivas en la detección de anfibios que de reptiles; y (b) a las características diferentes entre reptiles y anfibios en términos biológicos, ecológicos, comportamentales y morfológicos, que producen una tasa de detección y colección de los reptiles menor a la de los anfibios (Duellman 1999). La pendiente de crecimiento de la curva de acumulación de anfibios es menor que la de reptiles, pero el patrón de crecimiento de la curva difiere. Los reptiles exhiben una tasa crecimiento mucho más baja en todos los períodos, menor o igual a 0.07; en comparación con los anfibios que llegan a tasas de crecimiento de hasta 0.20. Estos datos a la vez muestran que en función del esfuerzo y el número de especies, las metodologías fueron más eficientes en la detección de anfibios y no en reptiles. Si bien las metodologías establecidas capturan reptiles, la tasa de detección de especies de reptiles es lenta en comparación con la de anfibios; y mucho menos eficiente en términos de tiempo, pues en el caso de los anfibios, la curva de acumulación de especies aparentemente está llegando a una meseta de estabilización; mientras que para los reptiles, la curva es aun creciente.

Las diferentes metodologías utilizadas de manera conjunta (Métodos Múltiples de Inventario) permitieron en aproximadamente 960 horas/persona (6 meses/persona) registrar el 80% del total de especies conocidas de anfibios en la EBT y llegar a la relativa estabilización de la curva de acumulación de especies. Debido que las metodologías utilizadas en este estudio permitieron una captura mayor de anfibios que de reptiles, tanto

especies como de especímenes; las comparaciones a continuación se van a referir solamente a los anfibios.

Las metodologías más eficientes en la colección de anfibios por el número de especies que en total se registraron son los transectos (70 spp.) y los puntos independientes (57 spp.). Las trampas de caída y el estudio de larvas registraron valores menores (24 y 22 spp. repectivamente), mientras que los cuadrantes fueron la metodología con menor tasa de detección de especies (15 spp.). Cuando analizamos el número de especies exclusivamente encontradas por las diferentes metodologías, 29 spp. fueron registradas solamente en transectos, 39 solamente en puntos independientes y 8 solamente en trampas de caída; mientras que las metodologías de estudio de larvas o cuadrantes no registraron especies únicas. De las 120 especies de anfibios registradas en este estudio para la EBT, la mayor parte de especies fueron registradas por una o dos de las metodologías y ninguna especie fue detectada por todas las metodologías.

El estudio de larvas y los cuadrantes son metodologías que no revelaron especies no detectadas por otras metodologías. Los cuadrantes registraron pocas especies y ninguna única de esta metodología; un patrón observado también en otros estudios (J. D. Lynch com. pers., obs. pers.), por lo que se deduce que esta metodología no es eficiente para la EBT y probablemente para áreas Amazónicas, además de que es una de las técnicas que mayores recursos necesita (Lips et al. 2001). El estudio de larvas, sin embargo, ayudó en algunos casos en la detección posterior de especies de ranas arbóreas (Hylide), al encontrar sitios de reproducción y su aplicación podría ser útil en especial cuando el tiempo de muestreo no permite la aplicación de metodologías más exhaustivas como los puntos

independientes. Además, el estudio de larvas provee datos sobre la biología y ontogenia de las especies.

Campbell y Christman (1982) y Vogt y Hine (1982) describieron metodologías con trampas de caída y trampas de embudo que resultaron eficientes en el muestro de especies terrestres, secretivas o pequeñas, pero dijeron que esas metodologías debe ser aplicadas en conjunto con otras técnicas que permitan la detección de otras especies, en especial arbóreas. Campbell y Christman (1982) indicaron también, que la colección oportunística (equivalente a puntos independientes) es importante, y en su estudio en Florida, USA, encontraron que cerca del 40% de las especies de la comunidad eran detectadas únicamente en esta metodología. En la EBT, el 32.5% de las especies fueron únicamente detectadas por puntos independientes.

Estos datos sugieren que las diferentes metodologías no son mutuamente excluyentes, sino que por el contrario permiten recabar información complementaria. Además, se aprecia que por su eficiencia y aplicabilidad, las técnicas de transectos, puntos independientes y trampas de caída fueron las más adecuadas en el presente estudio, pues detectaron en conjunto el mayor porcentaje de especies y además individualmente detectan especies que caso contrario no serían encontradas por las otras metodologías. Los transectos y los puntos independientes permiten una detección particularmente exitosa de anfibios arbóreos o arbustivos, mientras que las trampas de caída permiten una mejor apreciación de la fauna terrestres. Así, *Chiasmocleis bassleri* (Microhylidae) se reveló como el anfibio más común de la estación, a pesar de en otros lugares de la Amazonía es registrado como poco frecuente (Duellman 1978), debido al uso de trampas de caída. Esta

especie fue encontrada en transectos, pero su real abundancia fue determinada con las trampas de caída. Las otras tres especies de Microhylidae fueron únicamente detectadas en trampas de caída, al igual que el nuevo registro para el país, *Phyllonastes myrmecoides* (Leoptodactylidae).

#### **4.2. ECOLOGIA**

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 bastante fuerte entre la estructura taxonómica/filogenética y el uso de los diferentes recursos. En el caso de uso del recurso hábitat, la ausencia de diferencias entre las familias se puede relacionar a que la amplitud de la clasificación establecida para el hábitat no necesariamente refleja la realidad ecológica de las comunidades de anuros y a sesgos en la colección de especímenes en ciertos sitios por su accesibilidad. Sin embargo, estudios en hábitat fragmentados (ej. Steffan-Dewenter, 2003; Krauss *et al.* 2003) han encontrado que el área y la conectividad de fragmentos de hábitat son muy importantes para la existencia de especialistas en hábitat, mientras que los generalistas en hábitat pueden aprovechar una matriz paisajística circundante diversa. Además en los mismos estudios se ha sugerido que el área del hábitat es un factor importante en la predicción de la estructura de las comunidades e influye a especialistas más que a generalistas; y que la diversidad de ambientes parece ser más importante para los generalistas que para los especialistas. Taxa con mayor grado de especialización de hábitat, con poblaciones lo suficientemente grandes como para mostrar una probabilidad baja de extinción estocástica

y con ciclos de vida que incluyen estadíos resistentes a las extinciones catastróficas al parecer tienen efectos más fuertes de la diversidad de hábitat; mientras que taxa con bajo grado de especialización, con densidades poblacionales bajas o ambas tienen efectos más pronunciados del área y no de la diversidad de hábitat (Steffan-Dewenter, 2003; Krauss *et al.*, 2003). Los anfibios al parecer presentan las características del último grupo, por lo que el efecto de la diversidad de los hábitats no es significativa, con excepción de muy pocas especies. Por el contrario, los reptiles podrían representar al primer grupo que si es afectado en mayor grado por la diversidad de hábitat, datos posteriores en la comunidad de reptiles de la EBT deben indagar esta hipótesis. Estudios ecológicos (ej. Ricklefs y Lovette 1999, Pisek *et al.* 2002) han sugerido que la diversidad de especies, en especial la de anfibios y reptiles (al contrario de los patrones de diversidad en aves y micro-mamíferos) se encuentra ligada a efectos directos e indirectos del área y la diversidad de hábitats. Esto también se relaciona con la hipótesis anterior sobre la importancia del área y la conectividad de los fragmentos de hábitat con relación al grado de especialización de las especies.

Al analizar esto en relación a los datos de la EBT, se puede considerar que la EBT está en general cubierta por hábitat de tierra firme, con pocos “parches” de áreas inundables que no están ampliamente conectados, la ausencia de una relación estrecha entre las especies y los hábitat, puede reflejar este patrón, donde las especies más generalistas en hábitat ocupan toda la matriz del hábitat estudiado, mientras que las especies especialistas en hábitat casi no se encuentran debido a la falta de conectividad entre los bosques inundables estudiados. Esta hipótesis podría estar soportada por datos, que aunque no fueron estadísticamente relevantes, sugieren la existencia de pequeñas

comunidades de taxa especialistas en hábitats de aguas negras (*Scinax* sp. nov. y *Osteocephalus yasuni*) y del lago (*Hyla triangulum*, *Hyla miyatai*); estas especies estarían caracterizadas por ser taxa parte de clados con tasas de especialización más alta y densidades poblacionales mayores por lo que sí son afectados por la diversidad de hábitat. Sin embargo, mayores análisis, en especial cuantitativos, se requieren para poder evaluar con objetividad estos variantes macroecológicos.

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. Tendencias generales que parecen seguir un patrón filogenético incluyen el alto grado de especificidad en la dieta de los Microhylidae y Bufonidae (altamente especialistas todas las especies), la amplitud de nicho alimenticio de los Hylidae (generalistas todas las especies), la especificidad de presas de Bufonidae y Mycrohilidae (especialmente mirmecófagos) y los patrones de forrajeo de los Microhylidae e Hylidae (forrajeo pasivo en todas las especies) y Bufonidae y Dendrobatidae (forrajeo activo en todas las especies).

Si bien, Duellman (1978), en su estudio en Santa Cecilia, sugirió que hay una tendencia generalista en los anfibios con relación a su dieta y microhábitat. El mismo Duellman (1989, 1990), y Parmelee (1999), entre otros autores, han encontrado que los anfibios muy por el contrario, tienen especificidad en su dieta y en el uso de los recursos, lo cual soporta las conclusiones de este estudio en la EBT. Sin embargo, también se ha sugerido que dependiendo de la estacionalidad y temporalidad, las comunidades pueden cambiar sus patrones de competencia por comida y otros recursos, y se ha sugerido que en

momentos cuando un recurso es limitado, los anfibios se especializan más y evitan de esta manera la competencia (Toft 1980). Además, se han encontrado diferencias ontogénicas en el uso y repartición de los recursos (Lima y Magnusson, 1998), por lo que es necesario un mayor esfuerzo en comparaciones tanto en relación a factores temporales como a factores poblacionales. Antes de hacer generalizaciones macroecológicas respecto a los diferentes patrones y factores causales en comunidades de anfibios, se debe coleccionar y analizar un mayor número de datos, tomando en cuenta las diferentes variables tanto bióticas como abióticas que influyen en las comunidades.

## **5. CONCLUSIONES**

Este estudio registra un total de 120 especies de anfibios y 95 especies de reptiles para la Estación de Biodiversidad Tiputini (EBT), por lo que esta área debe ser considerada una de las áreas con mayor número de especies de anfibios en el planeta.

La Reserva de la Biosfera Yasuní, que incluye entre otras localidades, a la Estación de Biodiversidad Tiputini y a la Estación Científica Yasuní, es probablemente la zona con mayor diversidad de anfibios por unidad de área en el planeta. Variaciones microgeográficas se pueden detectar cuando se comparan diferentes localidades dentro de la Reserva de la Biosfera Yasuní. Estas variaciones en la diversidad podrían estar relacionadas con características abióticas a pequeña escala que influyen sobre formaciones vegetacionales (Doan y Arizabal 2002). Estos factores soportan propuestas de varios científicos (ej. Tuomisto *et al.*, 1995; Caldwell, 1996; Duellman, 1999) respecto a la

heterogeneidad a escala local y regional de la Amazonía y la necesidad de incrementar los estudios sobre la diversidad de esta región en muchas más localidades (Heyer, 1988).

Comparaciones con otras zonas de alta diversidad deben ser cautelosas pues existe una alta heterogeneidad respecto a las metodologías de muestreo y tiempo de estudio, lo cual previene la posibilidad de comparaciones directas. Esto revela la necesidad de tomar en cuenta la heterogeneidad respecto a la detectabilidad de las especies entre los diferentes estudios, lo que puede afectar las conclusiones respecto a la riqueza de especies (Boulinier *et al.* 1998).

Los patrones zoogeográficos y la composición porcentual de la fauna anfibia de la EBT es similar a componentes observados para los trópicos Americanos continentales (Duellman 1988). Las familias Hylidae (género *Hyla*) y Leptodactylidae (género *Eleutherodactylus*) tienen el mayor número de especies. Los patrones generales de diversidad de las diferentes familias coinciden con patrones generales previamente observados en regiones amazónicas del noroeste. Existen diferencias en la familia Bufonidae y en la familia Centrolenidae, sin embargo, estas diferencias se relacionan con la profundidad taxonómica del estudio (al reconocer a las diferentes entidades evolutivas dentro del grupo *Bufo margaritifera* como especies independientes) y a las metodologías aplicadas que permitieron la detección de más especies (especies arbóreas como *Cochranella ametarsia*).

El conocimiento sobre los anuros de la EBT es mayor, tanto en su diversidad como en su ecología, que para otras comunidades de anfibios o para reptiles. Las metodologías

de este estudio se enfocaron en un mayor esfuerzo de muestreo hacia anfibios , lo que sumado a las características biológicas, ecológicas, comportamentales y morfológicas de los reptiles, produjo una tasa de detección y colección de reptiles menor a la de anfibios.

Las pendientes de crecimiento de las curvas de acumulación de anfibios y reptiles aún tienen valor positivos, pero el patrón de crecimiento de la curva difiere. Los reptiles exhiben una tasa crecimiento mucho más baja en todos los períodos, menor o igual a 0.07; en comparación con los anfibios que llegan a tasas de crecimiento de hasta 0.20. Por lo que se espera que en el futuro exista un incremento mayor en el número de especies de reptiles.

La aplicación de los Métodos Múltiples de Inventario permitió una mayor eficiencia de colección y de detección de la diversidad de especies de la EBT, pues en solo 6 meses/persona se logró registrar el 80% del total de especies conocidas de anfibios en la EBT y llegar a la relativa estabilización de la curva de acumulación de especies.

Las metodologías más eficientes para investigaciones en condiciones similares a este estudio son los transectos, las trampas de caída y los puntos independientes. Estas metodologías no son mutuamente excluyentes, sino que por el contrario permiten recabar información complementaria.

Se encontró una relación muy fuerte entre la estructura taxonómica/filogenética y el uso de los recursos de microhábitat, distribución vertical y en varias consideraciones de la dieta y los patrones de forrajeo. Sin embargo, en el caso de uso del recurso hábitat no se encontraron diferencias entre las especies; lo cual puede deberse a que la clasificación

establecida para el hábitat no necesariamente refleja la realidad ecológica de las comunidades de anuros, a que existen sesgos en la colección de especímenes en ciertos hábitats o a factores ecológicos no considerados.

Los análisis de uso de recursos apoyan las hipótesis que indican que los anfibios tienen especificidad en su dieta y en el uso de los recursos. Sin embargo, más análisis son necesarios para entender los factores causales, tanto temporales como poblacionales que afectan estas relaciones bióticas/abióticas.

## **6. SUGERENCIAS**

Se sugiere que futuros estudios en la EBT incluyan metodologías, que no se utilizaron en este estudio, que permitan una mayor efectividad en la detección de especies de reptiles, de tal manera que se revelen los verdaderos patrones de diversidad de este grupo. Las trampas de embudo son probablemente una de las mejores opciones para la detección de reptiles. En comparación con las trampas de caída, las trampas de embudo capturan más especies pero un menor número de individuos y la riqueza promedio de especies es menor que el promedio en trampas de caída. Estas diferencias entre las trampas de caída y las de embudo al parecer se relacionan con diferencias en comportamiento y morfología. Sin embargo, las trampas de caída y las de embudo entregan resultados complementarios y la elección del tipo de trampa depende de las especies que se desean muestrear y la muestra que se desea obtener. Así, las trampas de caída capturan más lagartijas pequeñas terrestres, ranas, herpetofauna semifosorial y serpientes pequeñas

mientras que las trampas de embudo en general son muy útiles para la captura de serpientes y lagartijas grandes. Las trampas de embudo de doble apertura capturan más serpientes que las de una sola apertura, por lo que se recomienda que en proyectos en la EBT se usen estas trampas. Las trampas de caída y las de embudo estiman similares abundancias para lagartijas y ranas pero no para serpientes (Campbell y Christman, 1982, Vogt y Hine, 1982; Greenberg et al. 1994, Crosswhite, et al. 1999).

El uso de búsquedas en tiempos o espacios determinados (ej. transectos) tienen en general una mayor eficiencia, sin embargo más especies pueden ser capturadas por trampeo que con búsquedas personales, y la tasa de captura se incrementa si se asocian cercas con las trampas. El material de las trampas de embudo es importante, y se debe tener en cuenta el tipo de malla para evitar roturas y escapes (Campbell y Christman, 1982, Vogt y Hine, 1982; Greenberg *et al.*, 1994, Crosswhite *et al.*, 1999). En el presente estudio en la EBT se colocaron las trampas de caída sin cercas, sin embargo la tasa de captura se incrementa con cercas, por lo que el uso de materiales de bajo costo, no perecibles y disponibles en Ecuador puede ser un útil complemento para este método (Zug *et al.* 2001).

La EBT es particularmente interesante en el estudio de los procesos evolutivos y ecológicos que llevan a la formación e interacción de las comunidades, debido a la gran cantidad de especies que se encuentran en simpatría e incluso en sintonía. Sugiero que se incremente el área de muestro de tal manera que se incluya un mayor espectro dentro de la matriz de hábitats y microhábitats y de esta manera se puedan recabar más datos para análisis de las diferentes hipótesis macroecológicas. Es necesario que se realicen mayores observaciones sobre el uso del microhábitat y la dieta pues se necesita una muestra de

tamaño mayor para poder establecer conclusiones de validez tanto interna como externa. Además, se deben 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. Se requiere mayor información sobre los patrones de distribución en períodos a lo largo de varios años y durante una mayor cantidad de meses. En especial, se deberían iniciar estudios que determinen las estructuras genéticas de la comunidad, de tal manera que se puedan proveer perspectivas claras de la integración de los diferentes procesos macro y microevolutivos en relación a la ecología de la comunidad de herpetofauna y los patrones relacionados a la genética de las comunidades, donde se analicen las relaciones entre la estructura genética, los patrones evolutivos filogenéticos y se encuentren explicaciones microevolutivas para los procesos macroevolutivos que influyen sobre los organismos y sus interacciones dentro de la comunidad y se realicen pruebas de hipótesis sobre los procesos de especiación a niveles regionales y locales (Caldwell, 1996; Cavender-Bares y Wilczek 2003; Ricklefs, 2003).

## **7. REFERENCIAS**

- Almendáriz, A. 1991. Anfibios y reptiles. Pp.89-162 en Barriga, R., A. Almendáriz, y L. Albuja. Lista de Vertebrados de Ecuador. Revista Politécnica, Quito XVI(3).
- 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.
- Bibby, C. J., Collar, N. J., Crosby, M. F., Heath, M. F., Imboden, Ch., Johnson, T. H., Long, A. J., Stattersfield, A. J. y Thirgood, S. J. 1992. Putting biodiversity on the map:

- priority areas for global conservation. International Council for Bird Preservation ICBP. Cambridge. pp. 90.
- Brame, A. H., & D. B. Wake. 1963. The salamanders of South America. Contributions in Science. Natural History Museum of Los Angeles County, 69:16.
- Brame, A. H., & D. B. Wake. 1972. New species of salamanders(genus *Bolitoglossa*) from Colombia, Ecuador, and Panamá. Contributions in Science. Natural History Museum of Los Angeles County, (219):1-34.
- Bonnet, X. & Shine, R. y Lourdais, O. 2002. Taxonomic chauvinism. Trends in Ecology & Evolution, 17(1): 1-3.
- Boulinier, T., J. D. Nichols, J. R. Sauer, J. E. Hines, y K. H. Pollock. 1988. Estimating species richness : The importance of heterogeneity in species detectability. Ecology 79(8): 1018-1028.
- Cadle, J.E. y 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 Patters. Pp. 73-78. En: A. C. Gibson. Neotropical Biodiversity and Conservation. Ocassional Publications 1 of the Mildred E. Mathias Botanical Garden. University of California, Los Angeles.
- Campbell, H. W. y S. P. Christman. 1982. Field techniques for Herpetofaunal Community Analysis. Pp. 193-200. En: Scott, N. Herpetological Communities. US Department of Interior, Fish and Wildlife Service, Wildlife Research Report 13: 1-239.

- Campbell, J. A. y W. W. Lamar. 2004. The venemous Reptiles of the Western Hemisphere. Cornell Univ. Press. Ithaca.
- Cavender-Bares, J. y A. Wilczek. 2003. Integrating micro- and macroevolutionary processes in community ecology. *Ecology* 84(3): 592–597.
- 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.
- Cisneros-Heredia, D. F. 2005. On the distribution and natural history of *Hyla miyatai* Vigle & Golberghan-Vigle, 1990 in Amazonian Ecuador. *Herpetozoa* (3/4): 70-71.
- Coloma, L. A. y A. Quiguango. 2004. Anfibios de Ecuador: lista de especies y distribución altitudinal. Ver. 1.3 [en línea: 02 April 2001]. Quito, Ecuador (Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador), <<http://www.puce.edu.ec/Zoologia/anfecua.htm>> (Último acceso: 14 January 2003).
- Crosswhite, D. L., S. F. Fox, y R. E. Thill. 1999. Comparison of Methods for Monitoring Reptiles and Amphibians in Upland Forests of the Ouachita Mountains. *Proc. Okla. Acad. Sci.* 79:45-50.
- Crump, M. K. y N. J. Scott, Jr. 1994. Visual encounter surveys. En: Heyer, R., Donnely, M. y Foster, M. *Methods for Measuring and Monitoring Amphibians*. Smithsonian Press. New York.

- Dixon, J. R. y P. Soini. 1976. The Reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos region, Peru. II. Crocodylians, turtles and snakes. Milwaukee Public Museum Press. Milwaukee.
- Dodd, C. K., Jr. 1993. Strategies for Snake Conservation; pp. 363-393. En: Seigel, R. A. & Collins, J. T. (Eds.). Snakes, Ecology and Behavior. New York. McGraw-Hill, Inc.
- Duellman, W. E. 1974. A reassessment of the taxonomic status of some neotropical hylid frogs. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Occ. Pap. 27: 1-27.
- 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. 1988. Patterns of Species Diversity in Anuran Amphibians in the American Tropics. Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 79-104.+
- Duellman, W. E. 1990. Herpetofaunas in Neotropical Rainforests: Comparative Composition, History, and Resources Use. Pp. 455-505. En: Gentry, A. (Ed.). Four Neotropical Rainforests. Yale Univ. Press, New haven. 627 pp.
- Duellman, W. E. 1995. Temporal Fluctuation in abundance of Anuran amphibians in a Seasonal Amazonian rainforest. Journal of Herpetology 29(1): 13-21.
- Duellman, W. E. 1999. Distribution Patterns of Amphibians in South America. Pp. 255-328. En: W. E. Duellman (ed.). Patterns of Distribution of Amphibians: A global perspective. The John Hopkins Univ. Press. Baltimore.
- Duellman, W. E. y J. Mendelson. 1995. Amphibians and reptiles from northern Departamento Loreo, Peru. Univ. Kansas Scien. Bull. 55: 329-376.
- Duellman, W. E. y 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. y L. Trueb. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill. New York.
- Ehrlich, P. R. y A. H. Ehrlich. 1992. The Value of Biodiversity. *Ambio*, 21(3): 219-226.
- Faivovich, J., J. Moravec, D. F. Cisneros-Heredia y J. Kohler. En prensa. A Remarkable New Species of Gladiator Frog with a mental gland from the Western Amazon Basin (Amphibia: Anura: Hylidae). *Journal of Herpetology*.
- Frost, D. R. 2004. *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 3.0 (22 August, 2004). <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Greenberg, C. H., D. G. Neary Y L. D. Harris. A Comparison of Herpetofaunal Sampling Effectiveness of Pitfall, Single-ended, and Double-ended Funnel Traps Used with Drift Fences. *Journal of Herpetology* 28 (3): 319-324.
- Gower, D. J. y M. Wilkinson. 2005. Conservation biology of Caecilian Amphibians. *Conservation biology* 19(1): 45-55.
- Heyer, R., Donnely, M. y 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.
- Jaeger, R. G. y R. F. Inger. 1994. Quadrats. En: Heyer, R., Donnely, M. y Foster, M. *Methods for Measuring and Monitoring Amphibians*. Smithsonian Press. New York.
- Jungfer, K.H. y W. Hold. 2002. A new species of *Osteocephalus* from Ecuador and a redescription of *O. ieprieurii* (Duméril y Bibron, 1841) (Anura: Hylidae). *Amphibia-Reptilia* 23: 21-46.

- Krauss, J., I. Steffan-Dewenter y T. Tschardt. 2003. How does landscape context contribute to effects of habitat fragmentation on diversity and population density of butterflies? *Journal of Biogeography* 30: 889–900.
- Lima, A. P. y W. E. Magnusson. 1998. Partitioning seasonal time: interactions among size, foraging activity and diet in leaf litter frogs. *Oecologia* 16: 259-266.
- Lips, K., Reaser, J. K., Young, B. y 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.
- Lötters, S., I. De la Riva, S. Reichle y G. Soto. 2000. First records of *Bufo guttatus* from Bolivia with comments on *Bufo glaberrimus* (Amphibia: Bufonidae). *Bonn. Zool. Beitr* 49(1-4): 75-78.
- Lynch, J. D. 1979. The Amphibians of the Lowland Tropical Forests. Pp. 189-215. En: Duellman, W. E. (Ed.). *The South American Herpetofauna: Its origin, evolution and dispersal*. Univ. Kansas. Mus. Nat. Hist. Monogr. 7: 1-485.
- Magnusson, W. E. 1997. Biogeography of frogs: history as the magic bullet. *Journal of Biogeography* 24: 251-252.
- Mayden, R.L. 1987. Historical ecology and North American highland fishes: a research program in community ecology. Pp.: 210-222. En: Matthews, W.J. y D.C. Heins (eds).

- Community and evolutionary ecology of North American stream fishes. Univ. of Oklahoma Press. Norman, OK.
- McCord, W. P., M. Joseph-Ouni y W. W. Lamar. 2001. A Taxonomic Reevaluation of *Phrynops* (Testudines: Chelidae) with the description of two new genera and a new species of *Batrachemys*. *Rev. Biol. Trop.* 49(2): 715-764.
- 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. y López A.. 1995. Tropical Amphibian Monitoring: A Comparison of Methods for Detecting Inter-site Variation in Species Composition. *Herpetologica* 51(3): 327-337.
- Perrings, C., C. Folke y K.-G. Mäler. 1992. The Ecological and Economics of Biodiversity Loss: The Research Agenda. *Ambio*, 21(3): 201-211.
- 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.
- Pysek, P, T. Kucera y V. Jarosik. 2002. Plant species richness of nature reserves: the interplay of area, climate and habitat in a central European landscape. *Global Ecology & Biogeography* 11: 279–289.
- Raven, P.H. y Wilson, E. O. 1992. A fifty-year plan for biodiversity survey. *Science*, Wash. 258: 1099-2000.
- Ricklefs, R. E. 2003. A comment on Hubbell 's zero-sum ecological drift model. *Oikos* 100: 1.

- Ricklefs, R. E. y I. J. Lovette. 1999. The roles of island area per se and habitat diversity in the species±area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology* 68: 1142-1160.
- Ridgely, R. S. y P. J. Greenfield. 2001. *The Birds of Ecuador: Status, Distribution and Taxonomy*. Volume 1. Ithaca, New York (Cornell Univ. Press.).
- Rivera, C. y P. Soini. 2003. La herpetofauna de Allpahuayo-Mishana, Loreto, Perú. Resúmenes VI Congreso Latinoamericano de Herpetología. Lima.
- Rivero, J. A. 1961. Salientia of Venezuela. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 126: 1-206.
- Rodríguez, L. O. y W. E. Duellman. 1994. Guide to the Foros of the Iquitos Region, Amazonian Peru. *Univ. Kansas Nat. Hist. Mus. Spec. Publ.* 22: 1-80.
- Ron, S. R. 2001. Anfibios de Parque Nacional Yasuní, Amazonía ecuatoriana. [en línea]. Ver. 1.3 (2 Marzo 2001). QCAZ Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador. <<http://www.bio.utexas.edu/grad/ecuador/web/yasuni/esp/anfyas.htm>> Consultado en Diciembre 2004.
- Ron, S. y J.B. Pramuk. 1999. A new species of *Osteocephalus* (Anura: Hylidae) from Amazonian Ecuador and Peru. *Herpetologica* 55: 433-446.
- Salati, E. y P. B. Vose. 1984. Amazon basin: a system in equilibrium. *Science* 225: 129-138.
- Salvador Van Eysenrode. 2000. Gaps, diversity and canopy dynamics in a terra firme rainforest in Amazonian Ecuador. Tesis Ph.D. Universiteit Antwerpen, Antwerpen, Holanda.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-

- 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.
- Sierra, R. (Ed.). 1999. Propuesta Preliminar de un sistema de Clasificación de Vegetación para el Ecuador Continental. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia. Quito, Ecuador.
- Simpson, E.H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Smith, R. L. 1992. *Elements of Ecology*. 3<sup>rd</sup>. Edition. Harper Collins Publishers. New York, Ecuador
- Steffan-Dewenter, I. 2003. Importance of Habitat Area and Landscape Context for Species Richness of Bees and Wasps in Fragmented Orchard Meadows. *Conservation Biology* 17(4): 1036–1044.
- Sutherland, W. J. 2000. *The Conservation Handbook: Research, Management and Policy*. Blackwell Science, Cambridge, UK.
- Toft, C. A. 1980. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia* 45: 131-141.
- Thorpe, R.S., R.P. Brown, M. Day, A. Malhotra, D.P. McGregor y W. Wuster. 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.; K. Ruokolainen; R. Kalliola; A. Linna; W. Danjoy y Z. Rodriguez. 1995. Dissecting Amazonian biodiversity. *Science* 269: 63-66.
- Vanzolini, P. E. y W. R. Heyer. 1988. Proceedings of a workshop on Neotropical Distribution Patterns. Academia Brasileira de Ciencias. Río de Janeiro. 488 pp.

- Vitt, L.J. y J.P. Caldwell. 1994. Resource utilization and guild structure of small vertebrates in the Amazon forest leaf litter. *J. Zool. Lond.* 234: 463-476.
- Vitt, L.J. y S. de la Torre. 1996. Guía para la investigación de las lagartijas de Cuyabeno. Monografía 1, Museo de Zoología, Centro de Biodiversidad y Ambiente, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador.
- Vitt, L.J. y P.A. Zani. 1996. Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Can. J. Zool.* 74: 1313-1335.
- Vitt, L.J. y P.A. Zani. 1998. Prey use among sympatric lizard species in lowland rain forest of Nicaragua. *J. Trop. Ecol.* 14: 537-559.
- Vogt, R. C. y R. L. Hine. 1982. Evaluation of Techniques of Assessment of Amphibian and Reptile Populations in Wisconsin. Pp. 201-219. En: Scott, N. *Herpetological Communities*. US Department of Interior, Fish and Wildlife Service, Wildlife Research Report 13: 1-239.
- Zug, G. R., W. Z. Lhon, T. Z. Min, K. Kyaw, T. Thin, H. Win, M. T. D. Nyein, y K. T. Tun. 2001. Durability of Silt-Fencing for Drift-Fence Arrays at a Tropical Site. *Herp. Review* 32(4): 235-236.

**TABLA 1.** Ubicación de los transectos con respecto al metraje de los senderos de la EBT.

	<b>Sendero</b>		
	<b>Guacamayo</b>	<b>Numa</b>	<b>Matapalo</b>
Distancia desde el campamento (m)	871	235	953
	<b>Lago 1</b>	<b>Lago 2</b>	<b>Harpía</b>
Distancia desde el campamento (m)	736	1331	3050

**TABLA 2.** Ubicación de los cuadrantes con respecto a los cuadrados de la cuadrícula ubicada alrededor de cada transectos de 100 metros, a una distancia máxima de 50 metros del punto central del transecto, a espacios de 5 metros de separación (ver Figura 3).

<b>Transecto</b>					
<b>Guacamayo</b>	<b>Matapalo</b>	<b>Harpia</b>	<b>Numa</b>	<b>Lago 2</b>	<b>Lago 1</b>
151	23	11	161	219	84
24	53	10	2	35	24
30	122	66	95	236	113
51	18	92	212	207	166
23	187	188	228	221	189

**TABLA 3.** Ubicación de las trampas de caída con respecto a los cuadrados de la cuadrícula ubicada alrededor de cada transectos de 100 metros, a una distancia máxima de 50 metros del punto central del transecto, a espacios de 5 metros de separación (ver Figura 3).

<b>Transecto</b>					
<b>Guacamayo</b>	<b>Matapalo</b>	<b>Harpia</b>	<b>Numa</b>	<b>Lago 2</b>	<b>Lago 1</b>
211	235	117	7	185	113
230	81	168	107	21	56
186	189	109	158	3	187
18	91	166	28	135	216
109	5	173	142	66	138
68	10	214	2	211	3

**TABLA 4.** Ubicación de charcas artificiales con respecto a los cuadrados de la cuadrícula ubicada alrededor de cada transectos de 100 metros, a una distancia máxima de 50 metros del punto central del transecto, a espacios de 5 metros de separación (ver Figura 3).

<b>Transecto</b>					
<b>Guacamayo</b>	<b>Matapalo</b>	<b>Harpia</b>	<b>Numa</b>	<b>Lago 2</b>	<b>Lago 1</b>
169	150	30	66	130	178
130	174	69	17	61	154

**TABLA 5.** Número de especies dentro de cada familias de anfibios y reptiles registrados en la EBT.

Clase	Orden	Suborden	Familia	Spp.	% del total
Amphibia	Anura		Bufoidea	9	7,5
Amphibia	Anura		Centrolenidae	4	3,3
Amphibia	Anura		Dendrobatidae	9	7,5
Amphibia	Anura		Hylidae	49	40,8
Amphibia	Anura		Leptodactylidae	36	30,0
Amphibia	Anura		Microhylidae	4	3,3
Amphibia	Anura		Pipidae	1	0,8
Amphibia	Anura		Ranidae	1	0,8
Amphibia	Caudata		Plethodontidae	3	2,5
Amphibia	Gymnophiona		Caeciliidae	4	3,3
<b>TOTAL DE ANFIBIOS</b>				<b>120</b>	
Reptilia	Chelonia		Chelidae	6	6,3
Reptilia	Chelonia		Kinosternidae	1	1,1
Reptilia	Chelonia		Podocnemidae	2	2,1
Reptilia	Chelonia		Testudinidae	1	1,1
Reptilia	Crocodylia		Crocodylidae	4	4,2
Reptilia	Squamata	Sauria	Amphisbaenidae	1	1,1
Reptilia	Squamata	Sauria	Gekkonidae	4	4,2
Reptilia	Squamata	Sauria	Gymnophthalmidae	9	9,5
Reptilia	Squamata	Sauria	Hoplocercidae	2	2,1
Reptilia	Squamata	Sauria	Polychrotidae	7	7,4
Reptilia	Squamata	Sauria	Scincidae	1	1,1
Reptilia	Squamata	Sauria	Teiidae	3	3,2
Reptilia	Squamata	Sauria	Tropiduridae	3	3,2
Reptilia	Squamata	Serpentes	Aniliidae	1	1,1
Reptilia	Squamata	Serpentes	Boidae	5	5,3
Reptilia	Squamata	Serpentes	Colubridae	37	38,9
Reptilia	Squamata	Serpentes	Elapidae	3	3,2
Reptilia	Squamata	Serpentes	Viperidae	5	5,3
<b>TOTAL DE REPTILES</b>				<b>95</b>	

**TABLA 6.** Características morfométricas de las diferentes familias de anuros estudiadas. Se reporta la distancia hocico-urostilo (SUL) en milímetros y la masa en gramos; con la media y entre paréntesis la desviación estándar.

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

**TABLA 7.** Amplitud de nicho en dieta de las diferentes familias de anuros estudiados. Se reporta la media y entre paréntesis la desviación estándar.

<b>BUFONIDAE</b>	<b>DENDROBATIDAE</b>	<b>LEPTODACTYLIDAE</b>	<b>HYLIDAE</b>	<b>MICROHYLIDAE</b>
1.74	2.79	3.89	6.25	1.40
(0.02)	(0.97)	(3.83)	(3.33)	-

**TABLA 8. A.** Porcentaje de especímenes según la categoría de forrajeo (activo o pasivo) respecto a las familias de anfibios de EBT. **B.** Porcentaje de especímenes de cada familia respecto a las categorías de forrajeo.

**A**

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

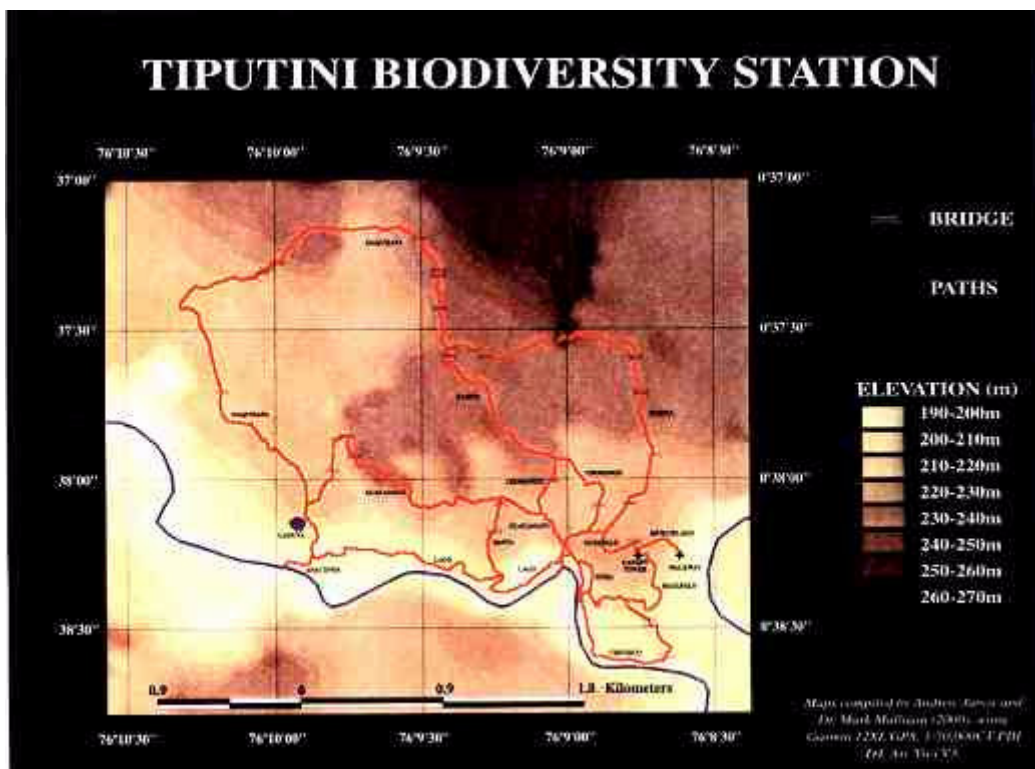
**B**

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

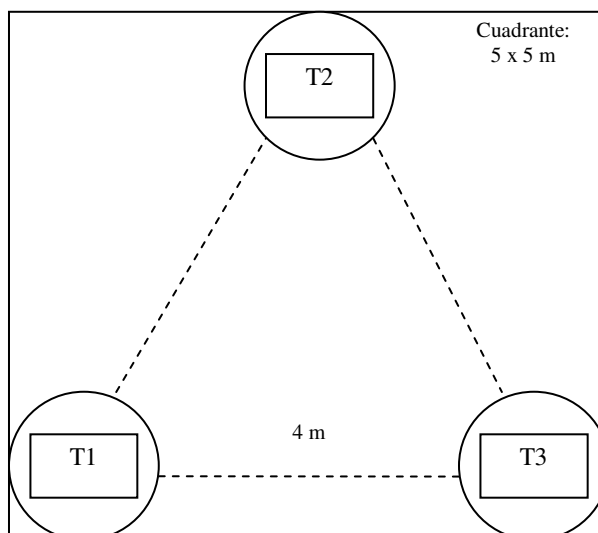
**TABLA 9.** Características de estrato vertical de las diferentes familias de anuros estudiados. Se reporta en metros de altura; con la media y entre paréntesis la desviación estándar.

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

**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.



**FIGURA 2.** Sistema de grupo triple de trampas de caída ( $T_n$ ), ubicadas en relación a un cuadrante de 5x5 m.



**FIGURA 3. A.** Cuadrícula de 400 cuadros de 5 x 5 metros ubicada sobre un transecto ( $T_0$ - $T_{100}$ ), utilizada para la ubicación aleatoria de los cuadrantes, trampas de caída y charcas artificiales. **B.** Transecto  $T_0$ - $T_{100}$  con divisiones de muestreo cada 10 m y subdivisiones cada 5 para la proyección de la cuadrícula.

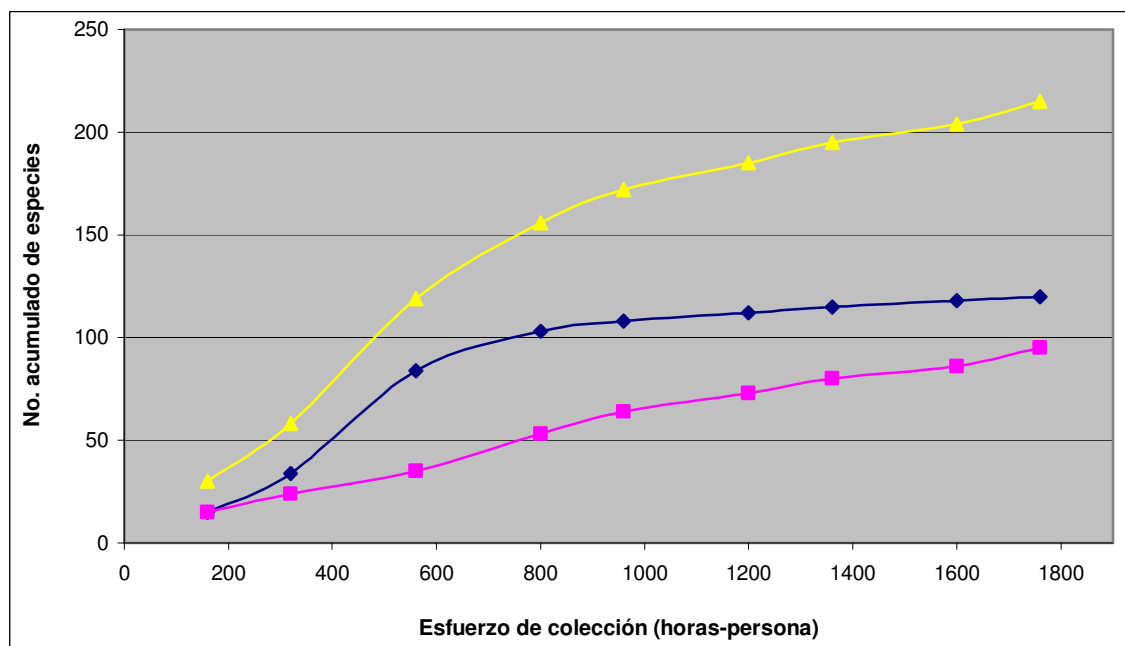
**A**

1	3	5	7	9	11	13	15	17	19	21	23	25	27	29	31	33	35	37	39
2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40
41	43	45	47	49	51	53	55	57	59	61	63	65	67	69	71	73	75	77	79
42	44	46	48	50	52	54	56	58	60	62	64	66	68	70	72	74	76	78	80
81	83	85	87	89	91	93	95	97	99	101	103	105	107	109	111	113	115	117	119
82	84	86	88	90	92	94	96	98	100	102	104	106	108	110	112	114	116	118	120
121	123	125	127	129	131	133	135	137	139	141	143	145	147	149	151	153	155	157	159
122	124	126	128	130	132	134	136	138	140	142	144	146	148	150	152	154	156	158	160
161	163	165	167	169	171	173	175	177	179	181	183	185	187	189	191	193	195	197	199
162	164	166	168	170	172	174	176	178	180	182	184	186	188	190	192	194	196	198	200
201	203	205	207	209	211	213	215	217	219	221	223	225	227	229	231	233	235	237	239
202	204	206	208	210	212	214	216	218	220	222	224	226	228	230	232	234	236	238	240
241	243	245	247	249	251	253	255	257	259	261	263	265	267	269	271	273	275	277	279
242	244	246	248	250	252	254	256	258	260	262	264	266	268	270	272	274	276	278	280
281	283	285	287	289	291	293	295	297	299	301	303	305	307	309	311	313	315	317	319
282	284	286	288	290	292	294	296	298	300	302	304	306	308	310	312	314	316	318	320
321	323	325	327	329	331	333	335	337	339	341	343	345	347	349	351	353	355	357	359
322	324	326	328	330	332	334	336	338	340	342	344	346	348	350	352	354	356	358	360
361	363	365	367	369	371	373	375	377	379	381	383	385	387	389	391	393	395	397	399
362	364	366	368	370	372	374	376	378	380	382	384	386	388	390	392	394	396	398	400

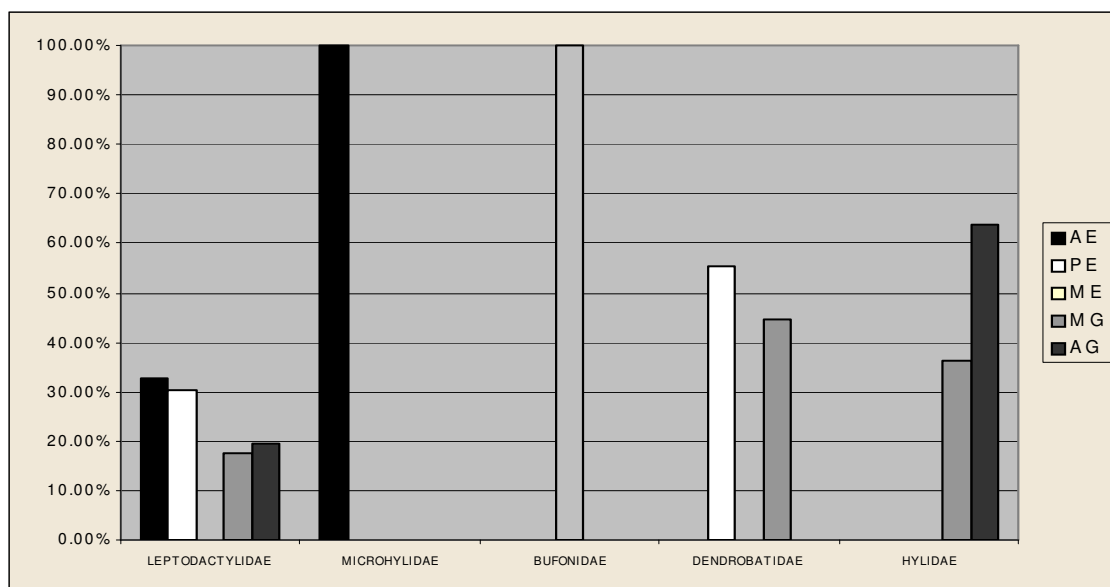
**B**

	10 m		20 m		30 m		40 m		50 m		60 m		70 m		80 m		90 m		100 m		
$T_0$	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100	$T_{100}$

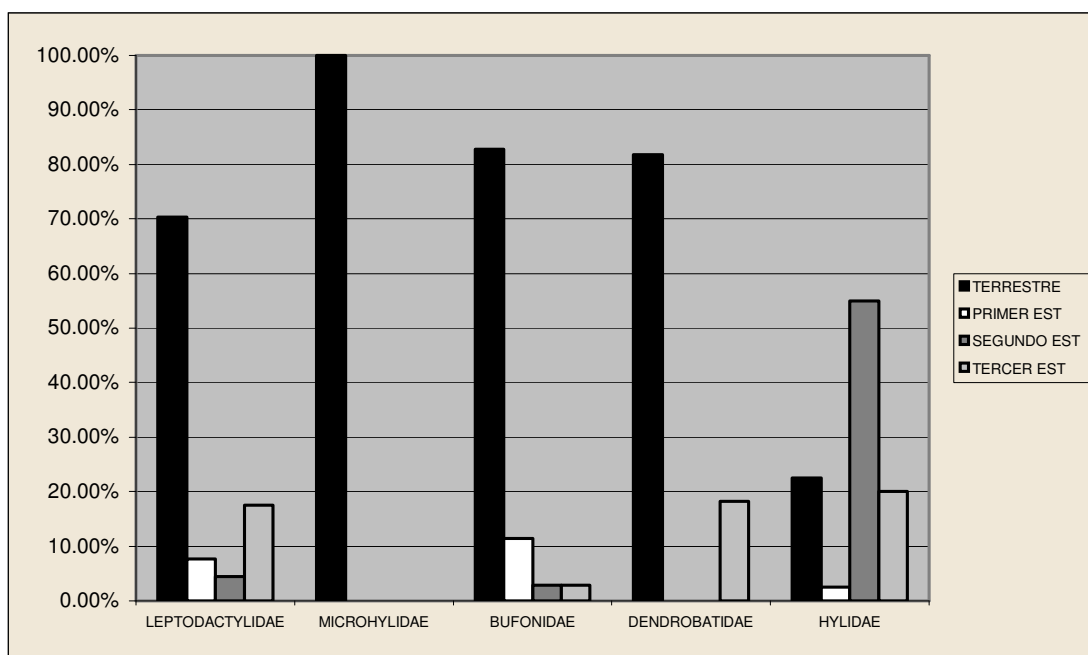
**FIGURA 4.** Curva de acumulación de especies. La línea amarilla corresponde a todas las especies de herpetofauna de la EBT. La línea azul corresponde a las especies de anfibios de la EBT. La línea rosada corresponde a las especies de reptiles de la EBT.



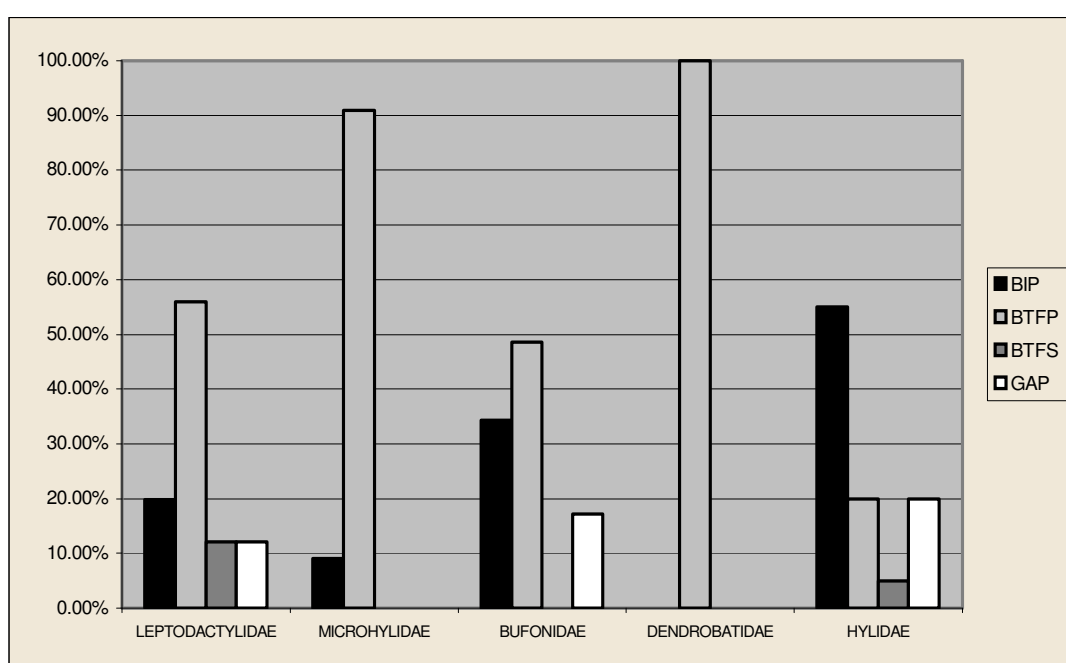
**FIGURA 5.** Distribución de Dieta (amplitud de nicho trófico) según las familias de Anuros. Las siglas corresponden a: AE = altamente especialista, PE = Poco especialistas, ME = medianamente especialistas, MG = medianamente generalistas, AG = altamente generalistas (ver texto para definición de cada categoría). El porcentaje de especímenes de cada familia en cada categoría se expresa en el eje y.



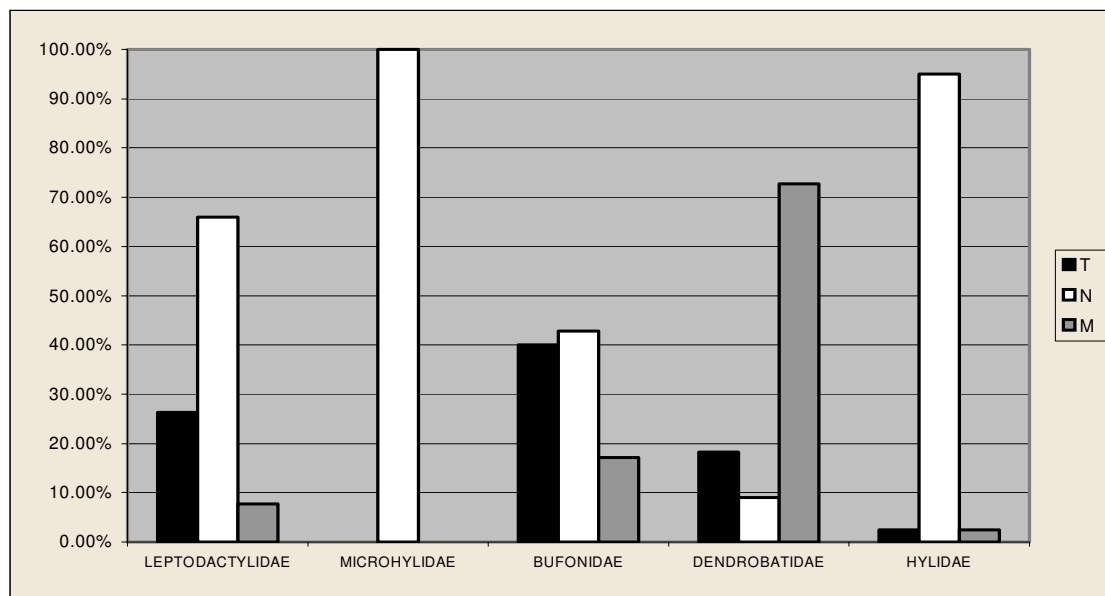
**FIGURA 6.** Distribución de las categorías de altura (distribución vertical) según las familias de Anuros. La distribución vertical (altura) se clasifica en cuatro niveles: Terrestre 0- 0.25 m, primer estrato 0.26-0.50 m, segundo estrato 0.51-1.0 m, tercer estrato >1.0 m. El porcentaje de especímenes de cada familia en cada categoría se expresa en el eje y.



**FIGURA 7.** Distribución de hábitat según las familias de anuros. Las siglas corresponden a: BIP = bosque inundable primario, BTFP = bosque tierra firme primario, BTFS= bosque tierra firme secundario, GAP = gaps de bosque (ver texto para definición de cada categoría). El porcentaje de especímenes de cada familia en cada categoría se expresa en el eje y.



**FIGURA 8.** Distribución de hora de colección según las familias de anuros. Las siglas corresponden a T= tarde, M=mañana y N=noche. El porcentaje de especímenes de cada familia en cada categoría se expresa en el eje y.



## APÉNDICE 1. Lista de Especies de Anfibios y Reptiles de la EBT

CLASE	ORDEN	SUBODEN	FAMILIA	NOMBRE CIENTÍFICO
AMPHIBIA	ANURA		BUFONIDAE	<i>Bufo ceratophrys</i>
AMPHIBIA	ANURA		BUFONIDAE	<i>Bufo</i> cf. <i>proboscideus</i> ( <i>margaritiferus</i> complex)
AMPHIBIA	ANURA		BUFONIDAE	<i>Bufo dapsilis</i>
AMPHIBIA	ANURA		BUFONIDAE	<i>Bufo guttatus</i>
AMPHIBIA	ANURA		BUFONIDAE	<i>Bufo marinus</i>
AMPHIBIA	ANURA		BUFONIDAE	<i>Bufo</i> sp. 1 (cf. <i>glaberrimus</i> )
AMPHIBIA	ANURA		BUFONIDAE	<i>Bufo</i> sp. 2 ( <i>margaritiferus</i> complex)
AMPHIBIA	ANURA		BUFONIDAE	<i>Bufo</i> sp. 3 ( <i>margaritiferus</i> complex)
AMPHIBIA	ANURA		BUFONIDAE	<i>Dendrophryniscus minutus</i>
AMPHIBIA	ANURA		CENTROLENIDAE	<i>Cochranella ametarsia</i>
AMPHIBIA	ANURA		CENTROLENIDAE	<i>Cochranella midas</i>
AMPHIBIA	ANURA		CENTROLENIDAE	<i>Cochranella resplendens</i>
AMPHIBIA	ANURA		CENTROLENIDAE	<i>Hyalinobatrachium munozorum</i>
AMPHIBIA	ANURA		DENDROBATIDAE	<i>Allobates femoralis</i>
AMPHIBIA	ANURA		DENDROBATIDAE	<i>Colostethus bocagei</i>
AMPHIBIA	ANURA		DENDROBATIDAE	<i>Colostethus insperatus</i>
AMPHIBIA	ANURA		DENDROBATIDAE	<i>Colostethus sauli</i>
AMPHIBIA	ANURA		DENDROBATIDAE	<i>Colostethus</i> sp. 1
AMPHIBIA	ANURA		DENDROBATIDAE	<i>Dendrobates duellmani</i>
AMPHIBIA	ANURA		DENDROBATIDAE	<i>Dendrobates ventrimaculatus</i>
AMPHIBIA	ANURA		DENDROBATIDAE	<i>Epipedobates bilinguis</i>
AMPHIBIA	ANURA		DENDROBATIDAE	<i>Epipedobates hahneli</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Agalychnis craspedopus</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Gastrotheca longipes</i>

AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hemiphractus cf. proboscideus</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hemiphractus cf. scutatus</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla alboguttata</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla bifurca</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla boans</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla bokermanni</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla brevifrons</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla calcarata</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla cinerascens</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla fasciata</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla geographica</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla lanciformis</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla leucophyllata</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla marmorata</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla minuta</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla miyatai</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla parviceps</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla punctata</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla rhodopepla</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla riveroi</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla rosalleni</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla sp. nov.</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla triangulum</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Hyla tuberculosa</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Nyctimantis rugiceps</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Osteocephalus buckleyi</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Osteocephalus cabrerai</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Osteocephalus deridens</i>

AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Osteocephalus fuscifacies</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Osteocephalus mutabor</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Osteocephalus planiceps</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Osteocephalus taurinus</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Osteocephalus yasuni</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Phrynohyas coriacea</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Phrynohyas resinifictrix</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Phrynohyas venulosa</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Phyllomedusa coelestis</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Phyllomedusa tarsius</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Phyllomedusa tomopterna</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Phyllomedusa vaillanti</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Scinax cruentomma</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Scinax funereus</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Scinax garbei</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Scinax ruber</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Scinax</i> sp. nov.
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Sphaenorhynchus carneus</i>
AMPHIBIA	ANURA		HYLIDAE	<i>Sphaenorhynchus lacteus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Adenomera</i> cf. <i>andreae</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Adenomera</i> cf. <i>hylaedactyla</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Ceratophrys cornuta</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Edalorhina perezii</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus acuminatus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus altamazonicus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus</i> cf. <i>ockendeni</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus conspicillatus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus croceoinguinis</i>

AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus diadematus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus lacrimosus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus lanthanites</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus malkini</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus martiae</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus nigrovittatus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus ockendeni</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus orphnolaimus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus paululus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus peruvianus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus pseudoacuminatus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus</i> sp. nov. 1
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus</i> sp. nov. 2
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus sulcatus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus variabilis</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Eleutherodactylus ventrimarmoratus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Ischnocnema quixensis</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Leptodactylus knudseni</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Leptodactylus mystaceus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Leptodactylus pentadactylus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Leptodactylus rhodomistax</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Leptodactylus stenodema</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Leptodactylus wagneri</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Lithodytes lineatus</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Phyllonastes myrmecoides</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Physalaemus petersi</i>
AMPHIBIA	ANURA		LEPTODACTYLIDAE	<i>Vanzolinius discodactylus</i>
AMPHIBIA	ANURA		MICROHYLIDAE	<i>Chiasmocleis bassleri</i>

AMPHIBIA	ANURA		MICROHYLIDAE	<i>Hamptophryne boliviana</i>
AMPHIBIA	ANURA		MICROHYLIDAE	<i>Sincope antenori</i>
AMPHIBIA	ANURA		MICROHYLIDAE	<i>Synapturanus rabus</i>
AMPHIBIA	ANURA		PIPIDAE	<i>Pipa pipa</i>
AMPHIBIA	ANURA		RANIDAE	<i>Rana palmipes</i>
AMPHIBIA	CAUDATA		PLETHODONTIDAE	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>
AMPHIBIA	CAUDATA		PLETHODONTIDAE	<i>Bolitoglossa equatoriana</i>
AMPHIBIA	CAUDATA		PLETHODONTIDAE	<i>Bolitoglossa peruviana</i>
AMPHIBIA	GYMNOPHIONA		CAECILIIDAE	<i>Caecilia disossea</i>
AMPHIBIA	GYMNOPHIONA		CAECILIIDAE	<i>Caecilia tentaculata</i>
AMPHIBIA	GYMNOPHIONA		CAECILIIDAE	<i>Osaecilia basslerii</i>
AMPHIBIA	GYMNOPHIONA		CAECILIIDAE	<i>Siphonops annulatus</i>
REPTILIA	CHELONIA		CHELIDAE	<i>Batrachemys heliostemma</i>
REPTILIA	CHELONIA		CHELIDAE	<i>Batrachemys raniceps</i>
REPTILIA	CHELONIA		CHELIDAE	<i>Chelus fimbriatus</i>
REPTILIA	CHELONIA		CHELIDAE	<i>Messoclemmys gibba</i>
REPTILIA	CHELONIA		CHELIDAE	<i>Phrynops Geoffroanus</i>
REPTILIA	CHELONIA		CHELIDAE	<i>Platemys platycephala</i>
REPTILIA	CHELONIA		KINOSTERNIDAE	<i>Kinosternon scorpioides</i>
REPTILIA	CHELONIA		PODOCNEMIDAE	<i>Podocnemis expansa</i>
REPTILIA	CHELONIA		PODOCNEMIDAE	<i>Podocnemis unifilis</i>
REPTILIA	CHELONIA		TESTUDINIDAE	<i>Geochelone denticulata</i>
REPTILIA	CROCODYLIA		CROCODYLIDAE	<i>Caiman crocodilus</i>
REPTILIA	CROCODYLIA		CROCODYLIDAE	<i>Caiman niger</i>
REPTILIA	CROCODYLIA		CROCODYLIDAE	<i>Paleosuchus palpebrosus</i>
REPTILIA	CROCODYLIA		CROCODYLIDAE	<i>Paleosuchus trigonatus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	AMPHISBAENIDAE	<i>Amphisbaena fuliginosa</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	GEKKONIDAE	<i>Gonatodes concinnatus</i>

REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	GEKKONIDAE	<i>Gonatodes humeralis</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	GEKKONIDAE	<i>Pseudogonatodes guianensis</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	GEKKONIDAE	<i>Thecadactylus rapicauda</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	GYMNOPHTHALMIDAE	<i>Alopoglossus angulatus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	GYMNOPHTHALMIDAE	<i>Alopoglossus atriventris</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	GYMNOPHTHALMIDAE	<i>Arthrosaura reticulata</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	GYMNOPHTHALMIDAE	<i>Bachia trisanale</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	GYMNOPHTHALMIDAE	<i>Cercosaura argula</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	GYMNOPHTHALMIDAE	<i>Cercosaura oshaughnessyi</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	GYMNOPHTHALMIDAE	<i>Iphisa elegans</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	GYMNOPHTHALMIDAE	<i>Leposoma parietale</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	GYMNOPHTHALMIDAE	<i>Neusticurus ecleopus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	HOPLOCERCIDAE	<i>Enyalioides cofanorum</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	HOPLOCERCIDAE	<i>Enyalioides laticeps</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	POLYCHROTIDAE	<i>Anolis fuscoauratus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	POLYCHROTIDAE	<i>Anolis nitens scypheus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	POLYCHROTIDAE	<i>Anolis ortonii</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	POLYCHROTIDAE	<i>Anolis punctatus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	POLYCHROTIDAE	<i>Anolis trachyderma</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	POLYCHROTIDAE	<i>Anolis transversalis</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	POLYCHROTIDAE	<i>Polychrus marmoratus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	SCINCIDAE	<i>Mabuya nigropunctata</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	TEIIDAE	<i>Dracaena guianensis</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	TEIIDAE	<i>Kentropyx pelviceps</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	TEIIDAE	<i>Tupinambis teguixin</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	TROPIDURIDAE	<i>Plica plica</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	TROPIDURIDAE	<i>Plica umbra ochrocollaris</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SAURIA	TROPIDURIDAE	<i>Uracentron flaviceps</i>

REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	ANILIIDAE	<i>Anilius scytale</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	BOIDAE	<i>Boa constrictor constrictor</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	BOIDAE	<i>Corallus caninus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	BOIDAE	<i>Corallus hortulanus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	BOIDAE	<i>Epicrates cenchria</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	BOIDAE	<i>Eunectes murinus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Atractus collaris</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Atractus elaps</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Atractus cf. major</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Chironius carinatus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Chironius fuscus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Chironius multiventris</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Chironius scurrulus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Clelia clelia</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Dipsas catesbyi</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Dipsas indica</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Dipsas pavonina</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Drepanoides anomalus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Drymarchon corais</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Drymobius rhombifer</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Drymoluber dichrous</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Echinantera brevirostris</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Erythrolamprus aesculapii</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	Genus sp.
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Helicops angulatus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Helicops pastazae</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Helicops petersi</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Hydrops martii callostictus</i>

REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Imantodes cenchoa</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Leptodeira annulata</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Leptophis ahaetulla nigromarginatus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Liophis reginae semilineata</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Oxybelis aeneus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Oxyrhopus cf. melanogenys</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Oxyrhopus petola</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Pseustes poecilonotus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Pseustes sulphureus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Siphlophis cervinus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Siphlophis compressus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Spilotes pullatus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Tantilla melanocephala</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Xenodon rabdocephalus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	COLUBRIDAE	<i>Xenoxybelis argenteus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	ELAPIDAE	<i>Micrurus</i> sp. 1
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	ELAPIDAE	<i>Micrurus spixii obscurus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	ELAPIDAE	<i>Micrurus surinamensis</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	VIPERIDAE	<i>Bothrocophias hyoprora</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	VIPERIDAE	<i>Bothriopsis taeniata</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	VIPERIDAE	<i>Bothrops atrox</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	VIPERIDAE	<i>Bothrops bilineatus smaragdinus</i>
REPTILIA	SQUAMATA	SERPENTES	VIPERIDAE	<i>Lachesis muta</i>

## APÉNDICE 2: Manuscrito con la descripción de *Hyla* sp. nov.

Manuscrito en prensa de Faivovich et al. donde se describe la nueva especie de *Hyla* encontrada en la Estación de Biodiversidad Tiputini.

\*\*\*\*\*

### A REMARKABLE NEW SPECIES OF GLADIATOR FROG FROM THE WESTERN AMAZON BASIN (AMPHIBIA: ANURA: HYLIDAE)

Julián Faivovich<sup>1</sup>, Jiří Moravec<sup>2</sup>, Diego F. Cisneros-Heredia<sup>3</sup>, And Jörn Köhler<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Department of Herpetology, American Museum of Natural History, Central Park West at 79th Street, New York, NY 10024-5192, USA and E3B, Columbia University.

<sup>2</sup> Department of Zoology, National Museum, 11579 Praha 1, Czech Republic

<sup>3</sup> Universidad San Francisco de Quito, Ave. Interoceanica y Calle Diego de Robles, Campus Cumbayá, edif. Maxwell, Casilla Postal 17-12-841, Quito, Ecuador

<sup>4</sup> Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Germany; Department of Zoology, Hessisches Landesmuseum, Friedensplatz 1, 64283 Darmstadt, Germany

**ABSTRACT.**— A new species of gladiator frog is described from the western Amazon basin. The new species is characterized by its medium size (SVL 24.4̄31.2 mm in adult males, 26.0̄36.0 mm in adult females), enlarged prepollex with a slender, slightly projecting, prepollical spine in males, absence of nuptial excrescences, and a mental gland in males, that is macroscopically different from the one present in the *Hyla bogotensis* group. In life, dorsal surfaces are bright yellowish green to tan, most frequently with an X-shaped mark; parietal peritoneum, pericardium and

sclerotic are covered by guanophores. The new species is most similar to *Hyla benitezi*, *H. lemai*, *H. rhythmicus*, and two species of the *H. geographica* group, *H. microderma* and *H. roraima*, but can be distinguished, among other characters, by the combination of dorsal x-shaped marking, central portion of abdominal parietal peritoneum, pericardium, and sclerotic covered by guanophores. The new species was confused in the past with *Hyla albopunctulata*, a species that is here associated with the *H. bogotensis* group.

**Key words:** Amphibia; Anura; Hylidae; *Hyla* sp. nov.; New species; Western Amazon Basin

The Western Amazon basin of Colombia, Ecuador and Peru holds a remarkably high biological diversity with regard to amphibians. For example, 112 frogs have been recorded from the Iquitos region, northeastern Peru (Rodríguez and Duellman, 1994) and 110 amphibian species from a single site, the Tiputini Biodiversity Station, in Amazonian Ecuador (Cisneros-Heredia, 2003). Recent fieldwork in these regions and the study of collections led to the discovery of a new species of *Hyla*, which because of the presence of a prepollex with a projecting spine, we associate with the Neotropical species groups of *Hyla* collectively known as "gladiator frogs" (Duellman et al., 1997; Faivovich et al., 2004).

## **MATERIALS AND METHODS**

The examined series of the new taxon comprises 24 specimens. Snout dorsal outlines follow Heyer et al. (1990) and McCranie and Wilson (2002); webbing formulae follow Savage and Heyer (1967) with subsequent modifications by Myers and Duellman (1982); all other terminology follows Duellman (1970). Abbreviations used throughout the text are: DF3, width of disc on third finger; EN, eye to nostril distance; ED, horizontal eye diameter; FL, foot length as the distance from the proximal edge of the inner metatarsal tubercle to the tip of the fourth toe; HL, head length as the straight line distance from the posterior mouth corner to the tip of the snout; HW, head width at the level of mouth corners; IOD, interorbital distance, taken between the anterior margins of the orbits;

IN, internarial distance; SVL, snout-vent length; TL, tibia length; and, TYD, tympanum diameter. Measurements (in millimeters) were taken using a dissecting microscope and electronic digital calipers (0.05 mm accuracy and rounded to the nearest 0.1 mm); all measurements were taken by the same person (DFCH) at least three times each one. Sex of specimens was determined by presence or absence of secondary sexual characters (prepollical spine and mental gland) or by direct observation of the gonads. Relative lengths of digits were determined by adpressing adjacent digits equally. Color pattern in life was taken from field notes and color photographs. Internal soft anatomy was examined by dissection of preserved specimens. Drawings were made by using a stereomicroscope with drawing tube attachment and according to color photographs (eye coloration). Classification of vegetation formations follows Sierra (1999). Geographic position and elevation of collection localities were determined using collectors' field notes and the 2000 physical map of the Republic of Ecuador 1:1,000,000 distributed by the Instituto Geografico Militar, and NIMA (2003). Institutional abbreviations used are as follows: AMNH – American Museum of Natural History, New York; BMNH – British Museum of Natural History, London; DFCH-USFQ – Universidad San Francisco de Quito, Quito; EPN – Departamento de Biología, Escuela Politécnica Nacional, Quito; FHGO-USFQ – Fundación Herpetológica G. Orcés collection deposited at Universidad San Francisco de Quito, Quito; ICN – Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá; KU – Natural History Museum at the University of Kansas, Lawrence; NMP6V – National Museum, Prague; QCAZ – Museo de Zoología, Universidad Católica del Ecuador, Quito; ROM – Royal Ontario Museum, Toronto; ZFMK – Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

## **SPECIES ACCOUNT**

*Hyla* sp. nov.

*Hyla albopunctulata* – Duellman and Mendelson, 1995:339; Cisneros-Heredia, 2003:17.

*Hyla* sp. – Moravec et al., 2002:36.

Holotype. — DFCH-USFQ 0355, an adult male from Ecuador: Provincia de Sucumbíos: Reserva de Producción Faunística Cuyabeno, (00°05'02"S, 76°12'54"W, 290 m a.s.l.), ca. 3.3 km E of the Lago Agrió-Tarapoa-Puerto El Carmen road (see remarks), collected on 19 July 2000 by D. F. Cisneros-Heredia, M. Brandt, A. León, C. Ponce, and T. Sugahara.

Paratypes. — AMNH 88088, 94193, 94196, 94198, ZFMK 82884 (females): Ecuador: Provincia de Morona-Santiago: Cusuime, Río Cusuime (02°40'S, 77°42'W), 60 Km airline SE Macas, collected between May and July 1971 by B. Malkin. KU 221637 (female): Provincia Sucumbíos: San Pablo de Kantesiya (00°15'S, 76°25'W), collected on 9 February 1988 by J. M. Touzet. DFCH-USFQ 1012 (male) and 1122 (female): Provincia de Orellana: Tiputini Biodiversity Station (00°37'S, 76°10'W, 190-270 m), collected on 10 August 1999 and 22 May 2001 by D. F. Cisneros-Heredia, A. Chiriboga, and T. Sugahara. QCAZ 14841 (male): Parque Nacional Yasuní (00°40'S, 76°24'W, ca. 300 m), collected on 21 July 1997 by S. Ron. QCAZ 18805 (male): same locality as before, collected on 23 January 2002 by S. Padilla. QCAZ 8907 (female): Provincia de Pastaza: Lorocachi (01°37' S, 75°57'W, 220 m), collected on 19 February 1996 by O. Torres et al. NMP6V 71202/1 (male), and 71202/2 (female): Peru: Departamento Loreto: ca. 5 km NW of the village of Tarapoto, ca. 19 km SW of Iquitos (03°47'12"S, 73°25'43"W, ca. 120 m), collected on 26 March 2001 by J. Moravec and I. Arista Tuanama. AMNH 96237 (male), 96238 (female): Yagua Indian village, headwaters of Río Loretoyacu: ca. 100 km NW Leticia (Colombia), collected between 22 April – 2 May 1970 by B. Malkin. KU 221849 (male): San Jacinto (02°18'44.8" S, 75°51'46.0" W), collected on 1 July 1993 by N. Woodman.

Referred material.— AMNH 94192, 94194, 94198 (juveniles): Ecuador: Provincia de Morona-Santiago: Cusuime, Río Cusuime (02°40'S, 77°42'W), 60 Km airline SE Macas, collected between May and July 1971 by B. Malkin. QCAZ 14706 (male): 2 km E de Santiago (220 m), collected on 28 December 2000. QCAZ 8092 (male): Provincia de Orellana: Carretera Pompeya Sur-Iro km 38 (ca. 300 m): collected on 21 January 1995. EPN 1562: Cotapino (00°42'S, 77°28'W, 600 m) (unknown sex, dehydrated specimen), collected by the Olalla brothers, unknown date. QCAZ 9685 (male): Parque Nacional Yasuní (ca. 300 m), collected on 11 May 1996; FHGO-USFQ 3674

(female): same locality as before, collected on 04 September 2002. FHGO-USFQ 2694 (male): Bataburo Lodge, Río Tigüino, collected on 03 September 2001. EPN 8950: Provincia de Pastaza: Unknown locality (unknown sex, poorly preserved adult), collected by A. Almendáriz. DFCH-USFQ 0390 (juvenile): Provincia de Sucumbios: collected at the type locality. QCAZ 16327 (unknown sex, poorly preserved adult): Singue (00°14'N, 76°18'W, ca. 280 m). QCAZ without number: Puerto Bolivar, Cuyabeno (0°05'19"S, 76°08'31"W, 240 m) collected on August 2003. ICN 47270 (male): Colombia: Departamento de Amazonas: Vía Tarapaca Km. 9, Comunidad Monilla-Amena., collected between 2-14 November 2001.

Diagnosis.— A medium-sized species of *Hyla* (SVL 24.431.2 in adult males, 26.036.0 in adult females) defined by the following combination of characters: slender body, head wider than body; snout truncate in dorsal view and protruding in lateral view because of strongly protuberant nostrils; large prominent eyes; small tympanum with annulus; limbs long and slender; axillary membrane absent; bifid distal subarticular tubercles under first, third, and fourth fingers; enlarged prepollex with slender slightly projecting bony spine in males; nuptial excrescences absent in males; mental gland in males; hands one-fourth webbed, feet three-fifths webbed; no inner tarsal fold, tarsal tubercles absent; heel tubercles and calcars absent; cloacal sheath absent or very short; in life, dorsal surfaces bright yellowish green to tan, ventral surfaces translucent bluish or greenish white, iris creamy golden with black periphery, bones green, parietal peritoneum, pericardium and sclerotic covered by guanophores.

Comparisons.— A prepollical spine is present in ten species groups of *Hyla* inhabiting South America (the *H. albomarginata*, *H. albopunctata*, *H. boans*, *H. circumdata*, *H. claresignata*, *H. geographica*, *H. granosa*, *H. pseudopseudis*, *H. pulchella*, and *H. punctata* groups) (Duellman *et al.*, 1997; Faivovich *et al.*, 2004), plus in several species not assigned to any species group (i.e., *H. benitezi*, *H. lemai*, *H. heilprini*, *H. rhythmicus*, *H. varelae*). The mental gland in males promptly distinguishes *H. sp. nov.* from all species groups and species of gladiator frogs, with the exception of *H. benitezi*, *H. granosa*, *H. heilprini*, *H. lemai*, and two species of the *H. geographica* group, *H. microderma* and *H. roraima*. Furthermore in contrast to *H. sp. nov.*, frogs of the *H. albopunctata*,

*H. boans*, *H. circumdata*, and *H. pseudopseudis* groups are much larger and robust with brownish or grayish dorsal colors dominating. In addition, frogs of the *H. boans* group have more extensive webbing on hands. Frogs of the *H. albopunctata* group have robust, rounded or slightly acuminate heads, whereas the head of *H. sp. nov.* is slender and truncate in dorsal view. The absence of a leaf green dorsal coloration in life distinguishes *H. sp. nov.* from all species of the *H. albomarginata*, *H. granosa*, and *H. punctata* groups. *Hyla sp. nov.* differs from *H. heilprini* for its smaller size, much more slender body, less developed prepollical spine, and absence of sac-like folds around the cloaca; furthermore, the mental gland in *H. heilprini* is conspicuously thicker. Species of the *H. geographica* group exhibit golden reticulation on the lower eyelid, heel tubercles or calcars and usually black markings on flanks and/or hidden surfaces of thighs (lacking in *H. sp. nov.*). However, *H. microderma* lacks these black markings and is similar to *H. sp. nov.* in size, slender appearance, head shape, truncate snout and iris coloration. It differs from the new species by the presence of small tubercular calcars on heels, golden reticulation on the lower eyelid, brown to tan dorsal color, and bright yellow discs in life. *Hyla roraima* differs from *H. sp. nov.* by having a reticulated palpebrum, brown markings on hidden surfaces of thighs, lacking lavender or purple coloration in preserved specimens, its larger size (males 35.6-37.9, n=2; females 38.5-45.5, n=5; this paper plus data from Duellman and Hoogmoed, 1992), and for exhibiting a small calcar. Furthermore, the mental gland is barely visible in the two available males of *H. roraima*. *Hyla benitezi*, *H. lemai*, and *H. rhythmicus*, like *H. sp. nov.*, lack any pattern in thighs. *Hyla sp. nov.* can be distinguished, however, because of its lavender or purplish coloration when preserved (brownish in the other species), and its most frequently present x-shaped dorsal markings. Furthermore, *H. benitezi* and *H. lemai* have an unpigmented peritoneum and pericardium (guanophores present in *H. sp. nov.*; character state unknown in *H. rhythmicus*).

Juveniles of *Hyla sp. nov.* could be confused with *H. miyatai*. However, *H. miyatai* has red markings on a metallic yellow to pink dorsum, pink venter and pinkish tan iris, while juveniles of *H. sp. nov.* have green markings on a bright yellow dorsum, greenish venter and greenish tan iris with black periphery. *Hyla albopunctulata*, a species only known from the

preserved type series (see discussion), might be superficially similar to *H. sp. nov.* in size, and for having parietal peritoneum and pericardium covered with guanophores. However, it differs from the new species by more robust body, rounded snout, thicker mental gland, a distinct supratympanic fold covering the upper half of the tympanum, shorter legs, a white supraclacal ridge, white ridge on the arm, and a white ridge on outer tarsus extending along the outer edge of the fifth toe.

Description of holotype.— Adult male; SVL 29.8; body slender; head wider than body, slightly wider than long, HW/HL=1.02, widest below eyes; snout truncate in dorsal view, slightly protruding in profile because of the prominent nostrils; snout slightly longer than diameter of eye, EN/ED=1.13; canthus rostralis curved, slightly rounded in section; loreal region concave; lips thin, slightly flared; internarial region distinctly depressed; nostrils strongly protuberant, directed dorsolaterally. Interorbital area flat, IOD/ED=1.90, IOD/HW=0.57; eyes large and protuberant, visible in ventral view, ED/HL=0.30, ED/HW=0.30; upper eyelid width, 3.2. Supratympanic fold poorly developed, semi-circular in outline, obscuring uppermost part of annulus, extending up to insertion of the arm; tympanum small, distinct, directed dorsolaterally, separated from eye by a distance slightly longer than its diameter; tympanic annulus present; tympanum diameter slightly larger than DF3. Arm slender, not hypertrophied, lacking an axillary membrane; a row of barely developed ulnar tubercles, appearing as an indistinct fold; fingers moderately long, bearing moderately large, round discs, diameter of disc on third finger slightly wider than tympanum; relative length of fingers I < II < IV < III; subarticular tubercles small, round, distal one of first, third, and fourth finger bifid, most prominent on first; supernumerary tubercles absent; carpal tubercles barely noticeable; inner metacarpal tubercle small, flat, round; outer metacarpal tubercle flat, large, elongate; nuptial excrescences absent; prepollex enlarged, slender bony spine slightly projecting at tip; webbing basal between fingers one and two; webbing formula II 2+—3+ III 3—3- IV. Hind limb long and slender; TL/SVL=0.51; heels overlapping when hindlimbs flexed perpendicular to axis of body; no tarsal fold; calcars and heel tubercles absent; toes moderately long, bearing round discs, slightly smaller than those on fingers; relative length of toes I < II < III <

V < IV; subarticular tubercles moderately large, round, elevated; supernumerary tubercles absent; outer metatarsal tubercle absent; inner metatarsal tubercle ovoid, flat, indistinct; webbing formula I 2—2½II 2—3+ III 2—3 IV 3—2 V. Skin on dorsum, head, and dorsal surfaces of forearms and thighs finely shagreened; skin on flanks smooth; skin on belly and ventral surfaces of thighs granular; oval mental gland. Cloacal opening directed posteriorly at upper level of thighs; cloacal sheath absent; cloacal tubercles present, scattered, extending to midlevel of thighs. Tongue ovoid, barely free behind; vomerine odontophores prominent, in two fairly straight series, each bearing 12 teeth, and with the inner margins bended and converging medially; choanae large, elongate; vocal slits moderately long, extending from midlateral base of tongue, almost reaching to angle of jaws; vocal sac single, median, subgular.

In life, dorsal surfaces light yellowish green, with distinct X-shaped gray marking on dorsum, gray horizontal line in sacral region, and gray interocular line; dark canthal stripe; dark anterior lateral stripe between the dorsum and the flanks; melanophores forming weakly defined, irregular transversal bars on dorsal surfaces of limbs; throat greenish cream, venter and ventral surfaces of limbs translucent greenish white, central portion of abdominal parietal peritoneum white, visible through ventral skin; webbing and discs transparent white; iris creamy golden, with broad black periphery, and sclerotic covered with guanophores; bones green (from D. F. Cisneros-Heredia and M. Brandt field notes, 19 July 2000; and color transparencies).

In alcohol, dorsal surfaces lavender to purplish gray with scattered melanophores. Faint brownish purple lines on dorsum, extending from scapular region to midlevel of body, forming an indistinct X-shaped marking. Faint brownish purple horizontal line in the interocular region. Faint brownish purple horizontal line in sacral region. Loreal region, lips and lateral sides of the head pale white with scattered melanophores; dark canthal stripe, extending from eye to nostril, larger melanophores scattered around nostrils. Upper half of flanks pale white with dark melanophores, forming an indistinct lateral stripe, lower half of flanks pale white; venter and throat cream; anterior, posterior and ventral surfaces of limbs and thighs cream; dorsal surfaces of limbs and

tights purplish gray with densely scattered melanophores; ventral surfaces of hands and feet, discs creamy white; cloacal region with scattered melanophores, cloacal tubercles enameled.

Measurements: SVL 29.8, HL 11.0, HW 11.1, ED 3.3, EN 3.8, IOD 6.3, TYD 1.5, DF3 1.2, NN 2.2, TL 15.3, FL 12.0.

Variation.— The vomerine odontophores occur either in straight series anteriorly convergent (NMP6V 71202/1), or with the inner margins bended medially, converging medially (holotype, AMNH 94193, and, DFCH-USFQ 1012). Also in the females AMNH 88088, DFCH-USFQ 1122, KU 221637, and ZFMK 82884 the vomerine odontophores are slightly S-shaped. A somewhat intermediate condition is exhibited by AMNH 94195. Vomerine teeth number vary in some paratypes as follows, males (n = 4) 7–11 ( $\bar{x}$  = 8.75) / 9–10 ( $\bar{x}$  = 9.75); females (n = 8) 9–15 ( $\bar{x}$  = 11.25) / 10–17 ( $\bar{x}$  = 12.63). The development of the supratympanic fold is quite variable, being indistinct or diffuse in some specimens (AMNH 96237–238), probably as a result of fixation artifacts. The toe webbing formulae vary as follow: I (2–2+)—(2–2½) II (1½–2)—(3–3+) III (1–2)—(2½–3) IV 3—(1½–2) V. Males present some variation in morphology of the mental gland. In the paratype AMNH 96237 the glandular tissue covers approximately the distal third of the gular area, KU 221849 has an intermediate condition, while in NMP6V 71202/1 the glandular tissue extends posteriorly up to the beginning of the distended vocal sac, covering approximately two thirds of the gular region.

The partially dissected male paratype KU 221849 presents ovoid, unpigmented testes, whose length (1.8 mm) is about 30% kidney length; wolffian ducts are not convoluted.

Overall dorsal coloration in preservative varies from lavender/purple (DFCH-USFQ 0335, 1012, NMP6V 71202/1-2, AMNH 94193, 14841, QCAZ 18805), pinkish purple (AMNH 88088, 94192, 94194-195, 94198, DFCH-USFQ 1122, KU 221637, 221849, QCAZ 8907, ZFMK 82884) to cream (AMNH 96237-238). Dorsal pattern varies mostly regarding presence and distinctiveness of the dark gray interocular band, dorsal X-shaped marking, and the lateral stripe. The X-shaped marking is present in most specimens, with the exception of AMNH 94193 and KU 221849. On NMP6V 71202/1 and DFCH-USFQ 1122 the marking is barely visible, but was very distinct in life (see

photo in Moravec et al., 2002). The canthal stripe is less marked in AMNH 88088 and DFCH-USFQ 1122. The lateral stripe is absent in NMP6V 71202/1 (color photographs of this specimen published by Moravec et al., 2002) and AMNH 96238. In juveniles, the lines that make up the marking are broader than in adults which exhibit less prominent narrow lines.

Duellman and Mendelson (1995) described the coloration in life of male paratype KU 221849 (using the name *Hyla albopunctulata*, see DISCUSSION) as "At night, pale purple; by day, pale dull green changing to dull tan on dorsum; pale purple on venter and hidden surfaces of limbs; peritoneum white; iris silvery bronze." The color in life of a juvenile (DFCH-USFQ 0390, SVL 15.5) was "bright yellow dorsum with green stripes, greenish tan iris with black periphery, translucent lemon green thighs with yellow marks, translucent lemon yellow venter, some internal organs visible [liver and intestines]" (from D. F. Cisneros-Heredia and M. Brandt field notes, 20 July 2000). Gross morphological features are fairly invariant, with the exception of NMP6V 71202/2 and DFCH-USFQ 0390 having a subacuminate snout in dorsal view instead of rounded. The density of the granules covering the abdominal portion of the parietal peritoneum is fairly variable, and they could be partially or totally lost in badly preserved or dehydrated specimens.

Distribution and ecology.— *Hyla* sp. nov. is distributed in the western Amazon basin. Specimens recorded herein originate from the northern and southern regions of eastern lowland Ecuador and from northeastern Peru at elevations below 600 m, and from lowlands of Colombia around Leticia. The northernmost locality of *H.* sp. nov. is "Singue", province of Sucumbíos, Ecuador (QCAZ 16327), whereas the southernmost record is Leticia, Colombia (K.-H. Jungfer pers. comm., May 2004; and referred specimen ICN 47270). The species probably also occurs in adjacent western Brazil.

*Hyla* sp. nov. seems to prefer the primary Amazonian Lowland Evergreen forests flooded by white waters (varzea) and black waters (igapo), and is only occasionally found in Lowland Evergreen non-flooded forest (terra-firme forest). The type locality is a swampy area (water depth  $\bar{5}20$  cm), approximately 50 m distance from a stream. The arboreal vegetation at the type locality includes species of the families Verbenaceae, Lauraceae, Arecaceae, Bombacaceae, Actinidiaceae, and

Rubiaceae, with stem diameters up to 450 mm; the herbaceous coverage was poor, the average canopy height was between 12–23 m (emergent trees up to 40 m). The general orography of the type locality is dominated by low hills with flat or slightly rounded tops and slightly convex slopes, the lowermost areas (where the holotype was collected) were flooded. The soils at the type locality are lixiviated, acid, brownish-red typical dystropepts. The holotype was collected at night (22:00 h) sitting on a leaf ca. 40 cm above water. Moravec et al. (2002) reported two specimens of *H. sp. nov.* (as *Hyla sp.*) collected "in a swampy area of primary forest with abundant epiphytes and vines and dense growth of herbaceous plants, low palms...perched on the same plant ca. 10 cm beside each other, ca. 130 cm above ground". One female paratype (DFCH-USFQ 1122) contains approximately 70 unpigmented oviductal eggs of ca. 2 mm. The advertisement call and larvae are unknown.

Other hylids collected at the type locality of *Hyla sp. nov.* are *H. boans*, *H. calcarata*, *H. fasciata*, *H. geographica*, *H. granosa*, *H. lanciformis*, *H. leucophyllata*, *H. marmorata*, *Hyla miyatai*, *Osteocephalus cabrerai*, *O. planiceps*, *O. taurinus*, *O. yasuni*, *Scinax ruber*, and *Sphaenorhynchus lacteus*.

Remarks.— The type locality was reached by way of a 3320 m transect cut into the primary rainforest of the Cuyabeno reserve; this transect was made during the environmental survey of the Ñanpaz foundation (a NGO partner in 2000 of City Investing Company, now part of EnCana Corp.). The transect had its initial point at the southeastern border of the "Cielito Lindo" farm, on the Lago Agri–Tarapoa–Puerto El Carmen road (ca. km 85), at 00°05'04"S, 76°14'46"W, and run eastwards. Two paratypes (NMP6V 71202/1-2) come from "ca. 5 km NW of the village of Tarapoto" in the department of Loreto, Peru. This locality must not be confused with the much better known town of Tarapoto in the department of San Martín. The locality "Cusuime, Río Cusuime" where Boris Malkin collected some paratypes of *Hyla sp. nov.* (AMNH 88088, 94192-195, 94198, ZFMK 82884) is called "Cusuimi, Río Cusuimi" in the physical map of the Republic of Ecuador 1:1,000,000. Also the locality San Pablo de Kantesiya where Jean-Marc Touzet

collected one paratype (KU 221637) is called "San Pablo de Kantesyia" in the physical map of the Republic of Ecuador and in Touzet (1986).

## DISCUSSION

Throughout this paper we employed the term "mental gland" to describe the macroscopically evident glandular tissue present in the mental area of males of some of the species addressed here. It should be stressed that unlike the morphology seen in the *Hyla bogotensis* group, where the glandular tissue forms a conspicuous, thick, glandular mass of clearly packed glandular units, the tissue in the present case forms a thinner layer, where the glandular units are less concentrated. Detailed histological work is needed to more appropriately characterize this type of mental gland and to compare it with that present in the *H. bogotensis* group (Romero de Pérez and Ruiz-Carranza, 1996).

Duellman and Mendelson (1995) referred two specimens (KU 221637, 221849) here considered as paratypes of *Hyla* sp. nov. to *H. albopunctulata*, and used one of them for a detailed redescription of the species. The allocation of that specimen to *H. albopunctulata* was based on the original description by Boulenger (1882) as well as notes and pictures of the type series taken in 1969 (Duellman and Mendelson, 1995). However, our recent examination of the syntypes of *H. albopunctulata* revealed several differences to *H. sp. nov.*. As correctly mentioned by Duellman and Mendelson (1995), only one syntype (formerly untagged, now BMNH 80.12.5.160) has white spots on the dorsum, whereas the others exhibit a uniformly pale brown dorsum with small, scattered melanophores. However, all syntypes have a relatively robust body, short and robust limbs, a well-developed supratympanic fold, a white supraclacal ridge, a white ridge on the arm, and a white ridge on the heel extending along the tarsus, and the outer edge of the fifth toe. The male syntypes exhibit distinct, thick mental glands, exactly like those present in species of the *H. bogotensis* group. These distinctive characters are absent in *H. sp. nov.*, arguing for a wrong

allocation of these specimens to *H. albopunctulata* by Duellman and Mendelson (1995). According to the characters observed in *H. albopunctulata*, it should be considered a member of the *H. bogotensis* group, as already suggested by Goin (in Rivero, 1969), and mentioned by Frost (1985). Specimens of *Hyla* sp. nov. have been commonly confused in collections and were either referred to the name *H. albopunctulata* or to centrolenids. The unique lavender or pinkish dorsal coloration of some preserved specimens of *H. sp. nov.* is similar to the coloration found in members of the genera *Centrolene* and *Cochranella* (Centrolenidae), and very different from most other hylids (the only other case we are aware of is the *H. rubicundula* group; Napoli and Caramaschi, 1998). Both, *H. sp. nov.* and species of *Centrolene* (e.g., *C. prosoblepon*, *C. grandisonae*) or *Cochranella* (e.g., *C. cochranae*, *C. megacheira*) have a greenish dorsal coloration in life which after a short time in preservative turns into lavender, pink, or even cream (variation probably related with the preservation methods or time in preservative). Starrett and Savage (1973) discussed the dorsal color patterns in Costa Rican centrolenids and termed the pigment that turns purple after preservation "pigment A", tentatively identifying it as guanine. Possibly, the pigment in the skin of *H. sp. nov.* that changes from green to lavender is the same found in centrolenids. In addition, *H. sp. nov.* has a parietal peritoneum, pericardium and sclerotic covered by guanophores, a feature also present in centrolenids and other species of *Hyla* (e.g. *Hyla bogotensis* group; Ruiz-Carranza and Lynch, 1991).

Knowledge of relationships among gladiator frogs is rather poor, and limited effectively to the phylogenetic study of the *Hyla pulchella* group and few outgroup gladiator frogs by Faivovich et al. (2004). In the present study we identified seven species of gladiator frogs, *H. benitezi*, *H. granosa*, *H. heilprini*, *H. lemai*, *H. microderma*, *H. sp. nov.*, and *H. roraima*, which share the presence of a mental gland, macroscopically different from that present in species of the *H. bogotensis* group. Two of these seven species, *H. microderma* and *H. roraima*, are members of the *H. geographica* group, whose monophyly has never been tested. *Hyla granosa* is a member of the *H. granosa* group (Hoogmoed, 1979), other grouping of dubious monophyly, and *H. heilprini* has been tentatively associated with the *H. albomarginata* group by Trueb and Tyler, 1974. Future

work will determine if all these species form a monophyletic group and if this is the case, whether they are a subclade of the *H. geographica* group or an independent lineage within "gladiator frogs."

Acknowledgments.— For the loan of specimens, provision of working space or kind hospitality, we thank Wolfgang Böhme (ZFMK), Barry T. Clarke (BMNH), Linda Ford and Taran Grant (AMNH), John D. Lynch (ICN), Linda Trueb and William E. Duellman (KU), Luis Coloma (QCAZ), Robert Murphy (ROM), Ana Almendáriz (EPN), Illich Arista Tuanama (IIAP, Iquitos), and Andrés Mármol Burgos (UNAP, Iquitos). Taran Grant kindly read the manuscript and provided useful criticisms. Karl-Heinz Jungfer provided unpublished data. DFCH is grateful to Margarita Brandt, Kelly Swing, Hugo Valdebenito, Vlastimil Zak, Tomi Sugahara, Andrés León, Leo Zurita and Susana Cardenas for field company and assistance. Work of JM was supported by the project MK0CEZ99F0201 and conducted in cooperation with the Museo de Zoología – UNAP, Iquitos (Andrés Mármol Burgos, research authorization N° 452-2000-INRENA-Loreto) under the auspices of the Universidad de la Amazonía Peruana, Iquitos (the agreement signed by José Torres Vásquez and Milan Stloukal). Field and laboratory work of DFCH was supported by the Tiputini Biodiversity Station and Life Sciences College, Universidad San Francisco de Quito, 2002 Research Training Program, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Smithsonian's Women Committee, and Maria Elena and Laura Heredia. The Ministry of Environment of Ecuador provided the scientific research authorization N° 19-IC-FAU-DFN. JF acknowledges the American Museum of Natural History, E3B/Columbia University, AMNH Roosevelt Grant, and National Science Foundation Grant DEB-0407632 for financial support.

#### **LITERATURE CITED**

- BOULENGER, G. A. 1882. Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the collection of the British Museum. 2. Ed. London, Taylor and Francis.
- 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. 1-21 pp. In: De la Torre, S. and Reck, G. (eds.). Ecología y Ambiente en el Ecuador: Memorias I Congreso de Ecología y Ambiente. CD. Universidad San Francisco de Quito.

DUELLMAN, W. E. 1970. Hylid frogs of Middle America. Monographs of the Museum of Natural History, University of Kansas 1-2: 1-753.

DUELLMAN, W. E. AND M. S. HOOGMOED. 1992. Some hylid frogs from the Guiana highlands, northeastern south America: new species, distributional records, and a generic reallocation. Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas 147: 1-21.

DUELLMAN, W. E. AND J. R. MENDELSON III. 1995. Amphibians and reptiles from northern Departamento Loreto, Peru: taxonomy and biogeography. University of Kansas Science Bulletin, 55(10): 329-376.

DUELLMAN, W. E., DE LA RIVA, I. AND E. R. WILD, 1997. Frogs of the *Hyla armata* and *Hyla pulchella* groups in the Andes of South America, with definitions and analyses of phylogenetic relationships of Andean groups of *Hyla*. Scientific Papers Natural History Museum University of Kansas, 3: 1-41.

FAIVOVICH, J., P. C. A. GARCIA, F. ANANIAS, L. LANARI, N. G. BASSO AND W. C. WHEELER. 2004. A molecular perspective on the phylogeny of the *Hyla pulchella* species group (Anura, Hylidae). Molecular Phylogenetics and Evolution 32: 938-950

FROST, D. R. 1985. Amphibian species of the world. A taxonomic and geographical reference. Allen Press & ASC, Lawrence, Kansas, USA.

HEYER, W. R., A. S. RAND, C. A. G. CRUZ, O. L. PEIXOTO, AND C. E. NELSON. 1990. Frogs of Boracéia. Arquivos de Zoologia 31: 231-410.

HOOGMOED, M.S. 1979. Resurrection of *Hyla ornatissima* Noble (Amphibia, Hylidae) and remarks on related species of green tree frogs from the Guiana area. Notes on the herpetofauna of Surinam VI. Zoologische Verhandelingen 172: 1-46.

MCCRANIE, J. R. AND L. D. WILSON. 2002. The Amphibians of Honduras. Contributions to Herpetology, Vol. 19. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 625 pp.

- MORAVEC, J., I. ARISTA TUANAMA, AND A. MÁRMOL BURGOS. 2002. Amphibians recently collected from the surroundings of Iquitos (Departamento Loreto, Peru). I. Hylidae. Časopis Národního muzea Řada přírodovědná, 171: 29-44.
- MYERS, C. W. AND W. E. DUELLMAN. 1982. A new species of *Hyla* from Cerro Colorado, and other tree frog records and geographical notes from western Panama. American Museum Novitates 2752: 1-32.
- NAPOLI, M. F. AND U. CARAMASCHI. 1998. Duas novas espécies de *Hyla* Laurenti, 1768 do Brasil central afins de *H. tritaeniata* Bokermann, 1965 (Amphibia, Anura, Hylidae). Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Zoologia 391: 1-12.
- NIMA. 2003. Geonet Names Server GNS, Geographic Names Data Base: official standard names approved by the United States Board on Geographic Names. National Imagery and Mapping Agency. [online: 30 August 2003]. USA. <www.nima.mil>
- RIVERO, J. A. 1969. A new species of *Hyla* (Amphibia, Salientia) from the region of Paramo de Tama, Venezuela. Caribbean Journal of Science 9: 145-150.
- RODRÍGUEZ, L. O. AND W. E. DUELLMAN. 1994. Guide to the frogs of the Iquitos region, Amazonian Peru. University of Kansas Natural History Museum Special Publication 22: 1-80.
- ROMERO de PEREZ, G. AND P. M. RUIZ-CARRANZA. 1996. Histología, histoquímica y estructura fina de la glándula mentoniana de dos especies de *Hyla* (grupo *bogotensis*) y del antebrazo de *Phrynopus adenobatrachius*. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 20: 575-584.
- RUIZ-CARRANZA, P. M. AND J. D. LYNCH. 1991. Ranas Centrolenidae de Colombia I. Lozania 57: 1-32.
- SAVAGE, J. M. AND W. R. HEYER. 1967. Variation and distribution in the tree-frog genus *Phyllomedusa*. Beiträge zur Neotropischen Fauna 5: 111-131.
- SIERRA, R. (Ed.). 1999. Propuesta Preliminar de un Sistema de Clasificación de Vegetación para el Ecuador Continental. Proyecto INEFAN/GEF/BIRF & EcoCiencia. Quito. 194 pp.

STARRETT, P. H. AND J. M. SAVAGE. 1973. The systematic status and distribution of Costa Rican glass-frogs, genus *Centrolenella* (Family Centrolenidae) with description of a new species. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 72: 57-78.

TRUEB, L. AND M. J. TYLER. 1974. Systematics and evolution of the greater Antillean hylid frogs. Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas 24: 1-60.

TOUZET, J.-M. 1986. Mordeduras de ofidios venenosos en la Comunidad de los Indigenas Siona-Secoya de San Pablo de Kantesyia y datos sobre la fauna de reptiles y anfibios locales. Publicaciones del Museo Ecuatoriana de Ciencias Naturales, Serie Revista 5: 163-190.

### **APÉNDICE 3: Manuscrito con la descripción de *Eleutherodactylus* sp. nov.**

Manuscrito en prensa de Guayasamín *et al.* donde se describe la nueva especie de *Eleutherodactylus* encontrada en la Estación de Biodiversidad Tiputini.

\*\*\*\*\*

#### **A NEW SPECIES OF FROG OF THE *ELEUTHERODACTYLUS LACRIMOSUS* ASSEMBLAGE (LEPTODACTYLIDAE) FROM THE WESTERN AMAZON BASIN**

JUAN M. GUAYASAMIN<sup>1,5,6</sup>, SANTIAGO R. RON<sup>2,5</sup>,

DIEGO F. CISNEROS-HEREDIA<sup>3</sup>, WILLIAM LAMAR<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Natural History Museum & Biodiversity Research Center, Department of Ecology and Evolutionary Biology, The University of Kansas, Lawrence, Kansas 66045-7561, USA

<sup>2</sup>Section of Integrative Biology and Texas Memorial Museum, University of Texas, Austin, USA

<sup>3</sup>Colegio de Ciencias Biológicas & Ambientales, Universidad San Francisco de Quito, Ave. Interoceánica, Campus Cumbayá,. Casilla Postal 17-12-841, Quito, Ecuador

<sup>4</sup>University of Texas at Tyler

<sup>5</sup>Museo de Zoología, Centro de Biodiversidad y Ambiente, Escuela de Biología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Av. 12 de Octubre y Roca, Apto. 17-01-2184, Quito, Ecuador

<sup>6</sup>CORRESPONDENCE: e-mail, [juanm@ku.edu](mailto:juanm@ku.edu)

**Abstract:** We describe a new species of *Eleutherodactylus* from the lowlands of the Western Amazon Basin. The new species belongs to the *Eleutherodactylus unistrigatus* group, *lacrimosus*

assemblage. It differs from other members of the group by its olive green coloration with an interocular creamy yellow stripe that extends posterolaterally and reaches the level of the sacrum. The new species inhabits tropical rainforests and has been found in arboreal bromeliads by day and on vegetation by night.

Key words: Anura; Leptodactylidae; *Eleutherodactylus sp. nov.*; New species; Ecuador

The *Eleutherodactylus lacrimosus* assemblage is a phenetic subgroup of the larger *E. unistrigatus* group and currently contains 14 species: *Eleutherodactylus apiculatus* Lynch and Burrowes 1990 (but see Heyer and Hardy, 1991:444); *E. boulengeri* Lynch 1981; *E. brevifrons* Lynch 1981; *E. bromeliaceus* Lynch 1979; *E. dorsopictus* Rivero and Serna 1988 “1987”; *E. eremitus* Lynch 1980; *E. lacrimosus* (Jiménez de la Espada 1875); *E. mendax* Duellman 1978a; *E. olivaceus* Köhler, Morales, Lötters, Reichle, and Aparicio 1998; *E. petersorum* Lynch 1991; *E. prolixodiscus* Lynch 1978; *E. schultei* Duellman 1990; *E. tayrona* Lynch and Ruíz-Carranza 1985; and *E. zimmermanae* Heyer and Hardy 1991. Most members of this assemblage seem to be bromeliad-dwelling and have a small body size (SVL in males, 14.5–26.6 mm; in females, 20.3–33.8 mm) and broad, flat, pointy heads.

Examination of specimens previously identified as *Eleutherodactylus lacrimosus* as well as recently collected material revealed the presence of an undescribed species from the western Amazon Basin. Herein, we describe this new species.

## **MATERIALS AND METHODS**

We examined alcohol-preserved specimens of frogs from the herpetological collections at Museo de Zoología of the Universidad Católica del Ecuador, Quito (QCAZ); Universidad San Francisco de Quito, Quito (DFCH-USFQ); and Natural History Museum of The University of Kansas, Lawrence (KU). In addition to the type series of the new species, specimens examined are

listed in Appendix I. Morphological measurements were taken as described in Guayasamin (2004) and are: (1) snout–vent length (SVL); (2) tibia length; (3) foot length; (4) head length; (5) head width; (6) interorbital distance; (7) upper eyelid width; (8) internarial distance; (9) eye-to-nostril distance; (10) snout-to-eye distance; (11) eye diameter; (12) tympanum diameter; (13) eye-to-tympanum distance; (14) radioulna length; (15) hand length; (16) Finger-I length. Sexual maturity was determined by the presence of eggs or convoluted oviducts in females and by the presence of vocal slits in males. Color patterns in life were taken from field notes and color photographs. Credits for photographs are as follows: WED = William E. Duellman; SRE = Stephan R. Edwards; WH = Walter Hödl; JDL = John D. Lynch; SRR = Santiago R. Ron. For ease of comparison, the diagnosis and description of the new species follow those of Lynch and Duellman (1997).

*Eleutherodactylus* sp. nov.

*Eleutherodactylus lacrimosus* – Duellman, 1978 (in part).

*Eleutherodactylus* sp. nov. – Ron 2001, Cisneros-Heredia, 2003.

*Holotype*. —QCAZ 20712 (field no. SC 10141), an adult male collected by Italo Tapia and Santiago Ron at the Yasuní Scientific Research Station, Universidad Católica del Ecuador (76° 24' 19" W, 00° 40' 32" S; altitude 230 m), Provincia de Orellana, Ecuador, on 7 May 2002.

*Paratopotypes*. —QCAZ 19534, adult female collected by Samael Padilla on December 3, 2001; QCAZ 20713 (field no. 10142), subadult male collected by Italo Tapia and Santiago Ron on 7 May 2002.

*Paratypes*. —DFCH-USFQ 0443, adult male collected by Diego F. Cisneros-Heredia and Andrés León at Tiputini Biodiversity Station, Universidad San Francisco de Quito (76°10'19"W, 00°37'05"S, 190–250 m), Provincia de Orellana, Ecuador on 15 February 2001; DFCH-USFQ 0559, juvenile collected by Diego F. Cisneros-Heredia at Tiputini Biodiversity Station, Universidad San Francisco de Quito, Provincia de Orellana, Ecuador on 31 July 2001; DFCH-USFQ 0734, subadult male, and DFCH-USFQ 0736, adult female collected by Diego F. Cisneros-Heredia and Andrés León at Tiputini Biodiversity Station, Universidad San Francisco de Quito, Provincia de

Orellana, Ecuador on August 2002; CRG 931, adult female collected by Carlos Rivera G. at Reserva Allpahuayo, 25 km S Iquitos, Loreto, Peru, on xxx; KU 220426, adult female collected by William Lamar at Explornapo Lodge, junction between Río Sucusari and Río Napo (03° 16' S, 72° 54' W), Departamento de Loreto, Peru, on 17 June 1992; KU 104623, juvenile collected at Limoncocha (00° 24' S, 76° 37' W; altitude 220 m) on 16 August 1966; KU 106967, adult male collected by W. E. Duellman at Limoncocha (00° 24' S, 76° 37' W; altitude 220 m), Provincia de Sucumbíos, Ecuador, on 22 November 1966; KU 123402, juvenile collected by M. L. Crump at Limoncocha (00° 24' S, 76° 37' W; altitude 220 m), Provincia de Sucumbíos, Ecuador, on 14 July 1968; KU 148902 and 148906, adult males collected by M. L. Crump at Santa Cecilia (00° 03' N, 76° 58' W; altitude 340 m), Provincia de Sucumbíos, Ecuador, on 05 October 1971 and 25 February 1972, respectively.

*Diagnosis.*—A member of the *Eleutherodactylus unistrigatus* group, *lacrimosus* assemblage (as defined by Lynch and Duellman, 1980; Lynch and Ruíz-Carranza, 1985; Lynch and Duellman, 1997) having (1) skin of dorsum finely shagreen, that on the venter aerolate; discoidal fold low; dorsolateral folds absent; (2) tympanic membrane absent in males and slightly evident in females; tympanic annulus only evident ventrally in males and ventrally and laterally in females, its length about 1/3 length of eye; (3) snout subacuminate in dorsal view, protruding in profile; (4) upper eyelid lacking tubercles, narrower than IOD; cranial crests absent; (5) dentigerous process of the vomer triangular, each bearing 0–6 teeth; (6) males with vocal slits and median subgular vocal sac; white nuptial pads present; (7) first finger shorter than the second; Fingers III–IV bearing apically rounded discs about twice as wide as digits; (8) fingers with narrow lateral fringes; (9) ulnar tubercles absent, except for antebrachial tubercle, or low and difficult to notice; (10) heel and tarsus lacking tubercles; (11) inner metatarsal tubercle oval, twice as long as round outer metatarsal tubercle; supernumerary plantar tubercles low, at the base of Toes II and IV; (12) toes with narrow lateral fringes; webbing absent; fifth toe much longer than third; (13) in life, males with dorsum olive green with an interocular golden yellow stripe that extends above the eyes and dorsolaterally to the sacrum, and females with dorsum olive brown to dark brown with an interocular creamy

yellow stripe that extends above the eyes and dorsolaterally to the sacrum; venter bright yellow to greenish creamy; posterior surfaces of thighs olive green; (14) adults small, SVL in males 19.7–24.3 mm ( $\bar{x} = 22.7 \pm 1.66$ ,  $n = 6$ ), in females 26.4–30.5 mm ( $\bar{x} = 27.8 \pm 1.86$ ,  $n = 4$ ); males with white testes (mesorchium).

*Comparison with similar species.*—*Eleutherodactylus* sp. nov. differs from all other species of the *E. lacrimosus* assemblage by its olive-green dorsal coloration with an inter-ocular creamy yellow stripe that extends above the eyes and dorsolaterally to the sacrum (Figs. 1, 2) and the absence of tubercles on the head, arm, and tarsus. The only other species of the assemblage lacking tubercles on the head, arm, and tarsus (except for small antebrachial tubercle) is *E. lacrimosus*. *Eleutherodactylus* sp. nov. differs from *E. lacrimosus* by having a dorsum olive green with an inter-ocular creamy yellow stripe that extends above the eyes and dorso-laterally to the sacrum (dorsum pale golden-brown or pale olive green in *E. lacrimosus*; Lynch and Duellman, 1980; pers. obs.) and lacking tubercles on dorsum (interspread tubercles present in *E. lacrimosus*); additionally, *E. sp. nov.* is slightly larger than *E. lacrimosus*; in lowland populations (below 800 m) of *E. lacrimosus*, SVL in males 16.1–20.0 mm ( $\bar{x} = 18.5 \pm 0.5$ ,  $n = 18$ ), and in females 20.6–24.4 mm ( $\bar{x} = 22.5 \pm 0.5$ ,  $n = 18$ ; Lynch and Duellman, 1980); in contrast, SVL in *E. sp. nov.* is as follows: males 19.7–24.3 mm, females 26.4–27.8 mm ( $n = 3$ ). Differences among species in the *E. lacrimosus* assemblage are summarized in Table 1.

*Description of holotype.*—Adult male (QCAZ 20712) with head as wide as long; snout subacuminate in dorsal view and protruding in lateral view, relatively short (snout-to-eye distance 16.9% SVL, < 20% SVL), with small papilla at tip (Fig. 3); in lateral view, canthus rostralis distinct; loreal region slightly concave; nostrils protuberant, directed dorsolaterally; interorbital area flat, broader than upper eyelid (upper eyelid width 61.8% interorbital distance); cranial crests absent; upper eyelid lacking tubercles; tympanic membrane not differentiated from surrounding skin; tympanic annulus distinct, round, with supratympanic fold obscuring upper and posterodorsal edges of annulus (Fig. 3); tympanum diameter 34.4% eye length; postrectal tubercles absent. Choanae small, nearly elliptical, not concealed by palatal shelf of maxillary; dentigerous process of

the vomer triangular, widely separated, posteromedial to choanae, each bearing 2–5 small teeth; shortest distance between dentigerous processes about 36% distance between choanae; tongue longer than wide, granular, with small notch in posterior border.

Skin of dorsum and flanks shagreen; dorsolateral folds absent; venter areolate; discoidal fold low; anal sheath absent. Forearm slender; radio-ulna length 20.6% SVL; ulnar tubercles and ulnar fold absent; hand length longer than radio-ulna length (hand length 26.7% SVL); fingers with narrow lateral fringes; finger lengths  $I < II < IV < III$ ; palmar tubercle bifid, thenar tubercle oval (Fig. 4); subarticular tubercles round, prominent; supernumerary palmar tubercles present at the base of fingers (Fig. 4); disc cover of Finger I slightly expanded; those of Fingers II–IV expanded (Fig. 4); outer discs of fingers as wide as those of toes; all disc covers with elliptical ventral pads defined by grooves.

Hind limbs relatively slender; tibia length 53.1% SVL; foot length shorter than tibia length (foot length 82.9% tibia length); tarsal fold and tarsal tubercles absent; heel lacking tubercles; toes with narrow lateral fringes (Fig. 4); subarticular tubercles round, prominent; inner metatarsal tubercle oval, about twice the size of subconical outer tubercle; supernumerary plantar tubercles low, at the base of toes (Fig. 4); disc covers slightly expanded; toes with defined pads; disc pads nearly elliptical; toe lengths  $I < II < III < V < IV$  (Fig. 4); tip of Toe V reaching proximal border of distal subarticular tubercle of Toe IV; tip of Toe III reaching distal border of medial subarticular tubercle of Toe IV.

*Color of holotype in life.*—Dorsum light olive green with an interocular creamy yellow stripe that extends above the eyes and dorsolaterally to the sacrum, dorso-lateral portion of stripe faint; surfaces of hind limbs and forearm olive green; dorsal surface of arm greenish yellow; flanks olive green with lighter flecks. Venter bright yellow; throat greenish cream becoming pale gray towards the jaw; ventral surfaces of hind limbs greenish salmon; tibiofibula externally visible, white; sides of head olive green becoming greenish cream towards the lips. Iris reddish bronze with reddish brown median horizontal streak (S. R. Ron, field notes, 8 May 2002).

*Color of holotype in ethanol.*— Dorsum brown with an interocular whitish stripe that extends above the eyes and dorsolaterally to the sacrum, posterior portion of stripe faint; surfaces of limbs brown; flanks light brown; groin cream. Throat, venter, and underside of limbs cream; palms and soles cream with some brown pigmentation on external fingers and toes.

*Measurements of holotype and paratypes.*—See Table 2.

*Variation.*— Snout round in dorsal view and lacking papilla at tip (QCAZ 20713, KU 123402, DFCH-USFQ 0559). Papilla poorly defined in female DFCH-USFQ 0736. Three low tubercles present on the inner margin of tarsus (KU 104623, 106967, 123402, 148902, 148906, DFCH-USFQ 0734, 0443). The number of teeth on the dentigerous processes of the vomers is variable; some specimens (KU 148906, QCAZ 19534, 20713, DFCH-USFQ 0734) have 5 or 6 teeth, whereas others (KU 104623, 106967, 123402, DFCH-USFQ 0443, 0736) have only 1 to 3 or lack them altogether (KU 148902). Two small ulnar tubercles are present in CRG 931. In life, males have the dorsum with pale (DFCH-USFQ 0443) or dark (QCAZ 20713, DFCH-USFQ 0734) olive green coloration; the interocular stripe is bright golden to yellow during night and pale golden during day, and it extends above the eyes and dorsolaterally down to the sacrum or to mid-flanks; coloration of ventral surfaces of arms and legs is similar to that on venter. Females have a darker coloration, with olive brown to dark brown dorsal coloration and the interocular stripe is creamy yellow (DFCH-USFQ 0736), coloration of ventral surfaces of arms and legs are dark brown, unlike venter coloration. Venter coloration varies from bright yellow (QCAZ 20712, DFCH-USFQ 0736, 443), pale cream (DFCH-USFQ 0734), to greenish creamy (QCAZ 20713). Posterior surfaces of thighs vary from olive green to dark brown. Juvenile (DFCH-USFQ 0559) with dark brown dorsum, ventral surfaces white bluish, posterior surfaces brown with indistinct darker transversal bands and flecks, cream interocular stripe, iris dark brown. In preservative, soles and palms with light brown coloration (CRG 931; DFCH-USFQ 0736); dorsum creamish brown (KU 148906), reddish brown (DFCH-USFQ 0443) or dark brown (DFCH-USFQ 0736) with cream dorsolateral stripes.

*Distribution and natural history.*—Add information about Peruvian specimens *Eleutherodactylus* sp. nov. has been found in localities below 350 m of elevation, in the upper Amazon Basin in eastern Ecuador and Peru (Fig. 5). The vegetation type is Amazonian Evergreen Lowland Forest (Palacios et al. 1999). The Yasuní Scientific Research Station of Universidad Católica del Ecuador and the Tiputini Biodiversity Station of Universidad San Francisco de Quito are located on the bank of the Río Tiputini at elevations between 190–250 m. Limoncocha is a oxbow lake on the north bank of the Napo River at an elevation of 220 m. At these localities, the vegetation is composed of terra firme forest (non-flooded forest), varzea (flooded forest), and seasonally flooded forest. The vegetation type and climate at Santa Cecilia (Provincia de Sucumbíos, 340 m) have been described in detail by Duellman (1978b). The holotype and one subadult male (QCAZ 20713) were collected by day (May 7, 2002) in a tank bromeliad over a tree on terra firme forest. The bromeliad was at a height of 25 m. In the same bromeliad where QCAZ 20712-3 were collected (May 7, 2002), at least 10 tadpoles of *Osteocephalus planiceps* (e.g. QCAZ 20873) dwelled in the water accumulated among the leaves. On 2 May 2002, an adult male *Osteocephalus planiceps* was collected at the same place. On 7 May 2002, on a tree hole 7 m below the same bromeliad, an adult male and female and several tadpoles (QCAZ 20875) of *Phrynohyas resinifictrix* were found; the next day, an additional adult female was collected in the same hole (S. R. Ron fieldnotes). An adult male *E.* sp. nov. (DFCH-USFQ 0443) was collected while calling by night over a leaf ca. 45 m height on a Ceiba tree on terra firme forest. A subadult male (DFCH-USFQ 0734) and an adult female (DFCH-USFQ 0736) were collected by day inside a bromeliad ca. 40 m height over a tree on terra firme forest (D.F. Cisneros-Heredia fieldnotes). An adult female *E.* sp. nov. (QCAZ 19534) was collected by night over a window on a building of the Universidad Católica del Ecuador Yasuní Scientific Research Station on December 3, 2001. A female (not collected) was observed during day inside a bromeliad ca. 40 m height, together with an adult *Dendrobates ventrimaculatus* (D.F. Cisneros-Heredia fieldnotes). Two males (KU 148902, 148906) were found at night on low vegetation (W. E. Duellman fieldnotes); one juvenile (KU 123402) was found on forest floor by day (M. L. Crump fieldnotes), while another juvenile

(DFCH-USFQ 0559) was found in low vegetation (50 cm) by night (D.F. Cisneros-Heredia fieldnotes). Six out of 9 adults with ecological data have been found at heights > 20 m suggesting that *E. sp. nov.* is predominantly a canopy dweller.

*Remarks.*— The morphological resemblance among the species in the *Eleutherodactylus lacrimosus* assemblage has been explained as the result of convergent evolution in response to their microhabitat use (bromeliads; Lynch and Ruíz-Carranza, 1985), rather than historical reasons (common ancestry), although no formal test has been performed to distinguish between these two hypotheses. Until phylogenetic hypotheses are available, the *E. lacrimosus* assemblage is recognized only as a matter of convenience (Lynch and Ruíz-Carranza, 1985).

## DISCUSSION

### *Canopy neglect in amphibian inventories?*

Most amphibian inventories in tropical rainforests are carried out at ground level, along a shallow stratum only ~2 m in height, characterized by higher humidity and lower ambient temperature than other microhabitats. Therefore, accounts of the diversity, community composition, and abundance of amphibians in these structurally complex forests are biased toward a relatively localized environmental space. *Eleutherodactylus sp. nov.* and other members of the *lacrimosus* assemblage are good examples of species that can be overlooked as a consequence of microhabitat sampling bias.

This bias should be influential in inventories on which visual encounter surveys (VES), transect surveys, or quadrates are predominant sampling methods. An example is given by inventories carried out in the Yasuní Scientific Research Station, Universidad Católica del Ecuador, and at the Tiptutini Biodiversity Station, Universidad San Francisco de Quito. Surveys (mainly VES) have been carried out regularly since 1995 at the former and since 1998 at the last. During the VES,

most of the amphibians found were collected; thus, the number of specimens can be used as a proxy for inventory sampling effort.

At the Yasuni Scientific Research Station, between 1995 and 2003, a total of 1540 specimens, belonging to 69 species, have been collected (QCAZ database). Despite the large sampling effort, only one *E. sp. nov.* (QCAZ 19534) was found. The only additional *E. sp. nov.* known from this locality (QCAZ 20712-13) were collected during sporadic canopy searches (especially in tank bromeliads) carried out during one week in May 2002.

At the Tiputini Biodiversity Station, between 1998 and 2001, almost 600 specimens, belonging to 87 species of amphibians have been collected (Cisneros-Heredia 2003, D. F. Cisneros-Heredia unpubl.data). Together with transect VES and quadrates, canopy surveys were carried on through a 100 m-long canopy bridges system, and bromeliad inspections were performed (surveys of all bromeliads on three trees once per year). Only the juvenile paratype (DFCH-USFQ 0559) was found near floor, all other were collected in canopy situation. Aside from the paratypes of *E. sp. nov.*, nine additional specimens were also collected during the yearly canopy surveys (no longer extant, used in experiments with destructive sampling methods).

The specimens from the Yasuni Scientific Research Station represent the 19% of the total number found in the canopy searches, and the specimens from the Tiputini Biodiversity Station represent the 27%. These results suggest that *E. sp. nov.* might be a proportionally abundant anuran in the higher strata of the forest. In addition, at Yasuni Scientific Research Station, the canopy searches yielded 13 specimens belonging to 6 species: *Dendrobates ventrimaculatus*, *Nyctimantis rugiceps*, *Osteocephalus deridens*, *O. fuscifacies*, *O. planiceps*, and *Phrynohyas resinifictrix*. At the Tiputini Biodiversity Station, the canopy searches yielded 32 records belonging to 13 species: *Hyalinobatrachium munozorum*, *Cochranella ametarsia*, *Dendrobates ventrimaculatus*, *Dendrobates duellmani*, *Eleutherodactylus lacrimosus*, *Gastrotheca longipes*, *Nyctimantis rugiceps*, *Osteocephalus deridens*, *O. planiceps*, *O. taurinus*, *Phrynohyas coriaceae*, *P. resinifictrix*, and *Sphaenorhynchus carneus*.

Similarly to *E. sp. nov.*, all these species found in canopy situation have been extremely rare during VES; two of them were described recently as well (Jungfer et al. 2000). Its scarcity in herpetological collections is likely an artifact of survey methodology.

Although our sampling effort was limited, the results are consistent with the notion that canopy surveys can improve species richness assessments and inventory efficiency in tropical rainforests (e.g., Longino and Colwel, 1997; Kalko and Handley, 2001). Sampling methodologies that distribute capture effort more evenly among vertical strata of rainforests have the potential to improve significantly our understanding of tropical amphibians communities.

*Acknowledgments.*—For comments on this manuscript, we thank William E. Duellman, Edgar Lehr, and Linda Trueb. Fieldwork at Yasuni was assisted by I. G. Tapia. Access to KU specimens and photographs was provided by L. Trueb and J. E. Simmons. Loans from QCAZ were arranged by L. A. Coloma. Research by JMG is partially supported by The University of Kansas, Fundación Numashir para la Conservación de Ecosistemas Amenazados, and a fellowship from the Fundación para la Ciencia y Tecnología del Ecuador (FUNDACYT) under the sponsorship of the Departamento de Ciencias Biológicas of the Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Research by DFCH was partially supported by Universidad San Francisco de Quito, Tiputini Biodiversity Station, the 2002 Research Training Program, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Smithsonian Women’s Committee, and Ma. Elena and Laura Heredia.

#### LITERATURE CITED

CISNEROS-HEREDIA, D. F. 2003. Herpetofauna de la Estación de Biodiversidad Tiputini, Amazonía Ecuatoriana. En: DE LA TORRE, S. & RECK, G. (eds). *Ecología y Ambiente en el Ecuador: Mem. I Congreso de Ecología y Ambiente*. CD. Universidad San Francisco de Quito. Quito

- DUELLMAN, W. E. 1978a. Three new species of *Eleutherodactylus* from Amazonian Perú (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica* 34:264–270.
- . 1978b. The biology of an Equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Miscellaneous Publications, Natural History Museum, The University of Kansas* 65:1–352
- . 1990. A new species of *Eleutherodactylus* from the Andes of northern Peru (Anura: Leptodactylidae). *Journal of Herpetology* 24:348–350.
- GUAYASAMIN, J. M. 2004. A new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the northwestern lowlands of Ecuador. *Herpetologica* 60:103–116.
- HEYER, W. R. AND L. M. HARDY. 1991. A new species of frog of the *Eleutherodactylus lacrimosus* assembly from Amazonia, South America (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) from the northwestern lowlands of Ecuador. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 104:436–447.
- JUNGFER, K. S. R. RON, R. SEIPP, A. ALMENDÁRIZ, AND G. KÖHLER. 2000. Two new species of hylid frogs, genus *Osteocephalus*, from Amazonian Ecuador. *Amphibia&Reptilia* 21:327–340.
- KALKO, E. K. V., AND C. O. HANDLEY. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology* 153:319–333.
- KÖHLER, J., V. R. MORALES, S. LÖTTERS, S. REICHLER, AND J. APARICIO. 1998. A new green frog, genus *Eleutherodactylus*, from Bolivia and Perú (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 33:93–99.
- LONGINO, J. T., AND R. K. COLWELL. 1997. Biodiversity assessment using structured inventory: capturing the ant fauna of a tropical rainforest. *Ecological Applications* 7:1263–1277.
- LYNCH, J. D. 1978. A new *Eleutherodactylus* frog from the Andes of northern Colombia (Leptodactylidae). *Copeia* 1978:17–21.
- . 1979. Leptodactylid frogs of the genus *Eleutherodactylus* from the Andes of southern Ecuador. *Miscellaneous Publications, Natural History Museum, The University of Kansas* 66:1–62.

- . 1981. Two new species of *Eleutherodactylus* from western Colombia (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan 697:1–12.
- LYNCH, J. D. AND W. E. DUELLMAN. 1980. The *Eleutherodactylus* of the Amazonian slopes of the Ecuadorian Andes (Anura: Leptodactylidae). Miscellaneous Publications, Natural History Museum, The University of Kansas 69:1–86.
- . 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) in western Ecuador: systematics, ecology, and biogeography. The University of Kansas Natural History Museum Special Publication 23:1–236.
- LYNCH, J. D. AND P. M. RUÍZ-CARRANZA. 1985. A synopsis of the frogs of the genus *Eleutherodactylus* from the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan 711:1–59.
- PALACIOS, W., C. CERÓN, R. VALENCIA, AND R. SIERRA. 1999. Las formaciones naturales de la Costa del Ecuador. Pp. 109–119. In R. Sierra (Ed.), Propuesta Preliminar de Clasificación de Vegetación para el Ecuador Continental. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF and EcoCiencia, Quito, Ecuador.
- RIVERO, J.A. AND M. A. SERNA. 1988 “1987”. Tres nuevas especies de *Eleutherodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae) de Antioquia, Colombia. Caribbean Journal of Sciences 23:386–399.
- RON, S. R. 2001. Anfibios del Parque Nacional Yasuní, Amazonía ecuatoriana. [on line]. Ver. 1.3 (2 Marzo 2001). Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador. <<http://www.bio.utexas.edu/grad/ecuador/web/yasuni/esp/anfyas.htm>>
- TORRES-CARVAJAL, O. 2005. A new species of iguanian lizard (*Stenocercus*) from the western lowlands of southern Ecuador and northern Peru. Herpetologica 61:75–85.

**APÉNDICE 4: Fotografías de algunas especies de anfibios y reptiles de la EBT**

Ver Disco Compacto (CD) en el bolsillo de la portada posterior interna de este documento.

## NOTA AÑADIDA “IN PROOF”

Luego de que este documento fue terminado y aprobado por el Comité del Proyecto, Faivovich *et al.* (2005, “Systematic review of the frog family Hylidae, with special referente to Hyliinae: Phylogenetic Análisis and Taxonomyc revision”, Bull. American Mus. Nat. Hist. 294; publicado el 24 de junio 2005, recibido en Quito en noviembre 2005) presentaron una revisión que modificó la taxonomía y sistemática de las especies y géneros tratados en este documento como parte de la familia Hylidae. El género *Hyla* fue dividido y 297 de las 353 especies incluidas previamente en dicho género fueron divididas en 15 géneros, cuatro de los cuales eran géneros ya en uso, cuatro géneros se revalidaron de la sinonimia de *Hyla* y siete se describieron como nuevos. El género *Phrynohyas* se incluyo en la sinonimia de *Trachycephalus*. Los géneros *Gastrotheca* y *Hemiphractus* fueron excluidos de la familia Hylidae y provisionalmente transferidos a la familia Leptodactylidae, que sin embargo continúa siendo polifilética y pendiente de un análisis systemática que presente las verdaderas relaciones evolutivas de las especies actualmente incluidas dentro de Leptodactylidae. Este cambio de familia no afecta los análisis tróficos presentados en este documento pues esas especies no fueron incluidas.

Nascimento *et al.* (2005, “Taxonomic Review of the species groups of the genus *Physalaemus* Fitzinger, 1826 with revalidation of the genera *Engystomops* Jiménez-de-la-Espada, 1872 and *Eupemphix* Steindachner, 1863 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae)”, Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro, 63 (2), publicado en junio 2005, recibido en Quito en enero 2005) redefinieron los grupos de especies del género *Physalaemus* y revalidaron el género *Engystomops* para el grupo formalmente conocido como grupo *Physalaemus pustulosus*.

A continuación presento una tabla donde se exponen los cambios taxonómicos que afectan a las especies tratadas en este documento.

Nombre usado en el texto de este documento		Nombre actual según Faivovich et al. (2005)	
FAMILIA	NOMBRE CIENTÍFICO	FAMILIA	NOMBRE CIENTÍFICO
HYLIDAE	<i>Agalychnis craspedopus</i>	HYLIDAE	<i>Cruziohyla craspedopus</i>
HYLIDAE	<i>Gastrotheca longipes</i>	LEPTODACTYLIDAE	<i>Gastrotheca longipes</i>
HYLIDAE	<i>Hemiphractus cf. proboscideus</i>	LEPTODACTYLIDAE	<i>Hemiphractus cf. proboscideus</i>
HYLIDAE	<i>Hemiphractus cf. scutatus</i>	LEPTODACTYLIDAE	<i>Hemiphractus cf. scutatus</i>
HYLIDAE	<i>Hyla alboguttata</i>	HYLIDAE	(Género <i>incerta sedis</i> ) <i>alboguttata</i>
HYLIDAE	<i>Hyla bifurca</i>	HYLIDAE	<i>Dendropsophus bifurcus</i>
HYLIDAE	<i>Hyla boans</i>	HYLIDAE	<i>Hypsiboas boans</i>
HYLIDAE	<i>Hyla bokermanni</i>	HYLIDAE	<i>Dendropsophus bokermanni</i>
HYLIDAE	<i>Hyla brevifrons</i>	HYLIDAE	<i>Dendropsophus brevifrons</i>
HYLIDAE	<i>Hyla calcarata</i>	HYLIDAE	<i>Hypsiboas calcaratus</i>
HYLIDAE	<i>Hyla cinerascens</i>	HYLIDAE	<i>Hypsiboas cinerascens</i>
HYLIDAE	<i>Hyla fasciata</i>	HYLIDAE	<i>Hypsiboas fasciatus</i>
HYLIDAE	<i>Hyla geographica</i>	HYLIDAE	<i>Hypsiboas geographicus</i>
HYLIDAE	<i>Hyla lanciformis</i>	HYLIDAE	<i>Hypsiboas lanciformis</i>
HYLIDAE	<i>Hyla leucophyllata</i>	HYLIDAE	<i>Dendropsophus leucophyllatus</i>
HYLIDAE	<i>Hyla marmorata</i>	HYLIDAE	<i>Dendropsophus marmoratus</i>
HYLIDAE	<i>Hyla minuta</i>	HYLIDAE	<i>Dendropsophus minutus</i>
HYLIDAE	<i>Hyla miyatai</i>	HYLIDAE	<i>Dendropsophus miyatai</i>
HYLIDAE	<i>Hyla parviceps</i>	HYLIDAE	<i>Dendropsophus parviceps</i>
HYLIDAE	<i>Hyla punctata</i>	HYLIDAE	<i>Hypsiboas punctatus</i>
HYLIDAE	<i>Hyla rhodopepla</i>	HYLIDAE	<i>Dendropsophus rhodopeplus</i>
HYLIDAE	<i>Hyla riveroi</i>	HYLIDAE	<i>Dendropsophus riveroi</i>
HYLIDAE	<i>Hyla rosalleni</i>	HYLIDAE	<i>Dendropsophus rosalleni</i>
HYLIDAE	<i>Hyla sp. nov.</i>	HYLIDAE	<i>Hypsiboas sp. nov.</i>
HYLIDAE	<i>Hyla triangulum</i>	HYLIDAE	<i>Dendropsophus triangulum</i>
HYLIDAE	<i>Hyla tuberculosa</i>	HYLIDAE	<i>Ecnomiohyla tuberculosa</i>

HYLIDAE	<i>Phrynohyas coriacea</i>	HYLIDAE	<i>Trachycephalus coriaceus</i>
HYLIDAE	<i>Phrynohyas resinifictrix</i>	HYLIDAE	<i>Trachycephalus resinifictrix</i>
HYLIDAE	<i>Phrynohyas venulosa</i>	HYLIDAE	<i>Trachycephalus venulosus</i>
HYLIDAE	<i>Scinax cruentomma</i>	HYLIDAE	<i>Scinax cruentommus</i>
LEPTODACTYLIDAE	<i>Physalaemus petersi</i>	LEPTODACTYLIDAE	<i>Engystomops petersi</i>