
**PARTICIÓN DE MICROHÁBITATS ENTRE ESPECIES DE
BUFONIDAE Y LEIUPERIDAE (AMPHIBIA: ANURA)
EN ÁREAS CON BOSQUE SECO TROPICAL DE LA REGIÓN
CARIBE-COLOMBIA**

**Microhabitat Partitioning Between Leiuperidae and Bufonidae
Species (Amphibia: Anura) in Tropical Dry Forest Areas in
Colombian Caribbean**

ARGELINA BLANCO TORRES¹, M.Sc.; MARÍA ARGENIS
BONILLA GÓMEZ², Ph. D.

¹Área Curricular de Biología, ²Departamento de Biología, Facultad de
Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
Calle 34 # 28A-63, apto. 502. Bogotá D.C., Colombia.
argelinab@gmail.com, mabonillag@unal.edu.co

Presentado 26 de enero de 2010, aceptado 10 de agosto de 2010, correcciones 13 de octubre de 2010.

RESUMEN

Se analizó la partición de microhábitats de cinco especies de anuros pertenecientes a las familias Bufonidae (*Rhinella marina*, *R. granulosa*), y Leiuperidae (*Engystomops pustulosus*, *Pleurodema brachyops* y *Pseudopaludicola pusilla*) en seis localidades del Caribe colombiano con fragmentos de bosque seco tropical y diferentes usos de suelo. Se identificaron 29 microhábitats. Los más usados fueron charco de agua permanente de potreros con árboles (CPPA) y potreros inundables sin árboles (PISA). La especie que mayor cantidad de microhábitats utilizó, fue *E. pustulosus*. No hubo especialistas en el uso de estos ambientes. Se presentaron diferencias en el uso de este recurso a escalas regional y local. La dinámica de uso de los microhábitats estuvo influenciada por las variaciones climáticas del bosque seco tropical. Existió partición de microhábitats como mecanismo de coexistencia en estas especies para época seca y no ocurre en época de lluvias.

Palabras clave: coexistencia, bosque seco tropical, partición de recursos, anuros.

ABSTRACT

We analyzed partitioning of microhabitats by five species of frogs in the families Bufonidae (*Rhinella marina*, *R. granulosa*), and Leiuperidae (*Engystomops pustulosus*, *Pleurodema brachyops* and *Pseudopaludicola pusilla*) in six different localities of the Colombian Caribbean with tropical dry forest fragments and different land uses. We identified 29 types of microhabitats; permanent ponds in pastures with trees (CPPA) and flooded pastures without trees (PISA) were the most important environmental used. *Engystomops pustulosus* used the most microhabitats, and none are used by specialist species. Thus, differences

in the use of resource on regional and local scales appeared. Dynamics of microhábitat uses was influenced by the climatic variations of the tropical dry forest. Microhábitats distribution as a mechanism of coexistence in these species is implemented for dry season but in rainfall season this mechanism not exists.

Key words: coexistence, tropical dry forest, resource partitioning, anurans.

INTRODUCCIÓN

La partición de recursos generalmente se refiere a la reducción del solapamiento en el uso de recursos por especies que coexisten en un mismo territorio, y puede aliviar potenciales interacciones competitivas.

Según Toft, 1985, la partición de recursos hace referencia a la forma como las especies difieren en el uso de los recursos, siendo el hábitat la primera dimensión dividida o partida en anfibios. La utilización de microhábitats específicos es uno de los mecanismos que hace posible mantener una alta densidad de población y una explotación óptima de los recursos disponibles, desarrollando nichos muy estrechos que atenúan los grados de competencia. En ensamblajes de herpetofauna, las interacciones intra e interespecificas relacionadas con el hábitat, dieta y tiempo de actividad, así como la forma de compartir estos recursos y su utilización diferencial, son los factores más importantes para el conocimiento de su estructura (Schoener, 1974; Toft, 1985; Pianka, 1973).

A pesar de la importancia del conocimiento de los mecanismos que permiten la estructuración de las comunidades, especialmente en zonas diversas como los bosques secos tropicales y con un alto riesgo de pérdida de especies y funciones por la intervención antrópica, los estudios realizados hasta el momento con la fauna de anfibios se han centrado en su sistemática.

En Colombia y Latinoamérica se han desarrollado trabajos sobre la utilización del hábitat por especies de anfibios y reptiles por separado o en ensamblajes de estas (p.e: Rincón y Castro, 1998; Vargas y Castro, 1999; Vargas y Bolaños, 1999; Urbina y Londoño, 2003; Suárez-Badillo y Ramírez-Pinilla, 2004; Gutiérrez-Lamus *et al.*, 2004; Herrera-Montes *et al.*, 2004; García *et al.*, 2005; García *et al.*, 2007; Arroyo *et al.*, 2003; Duré *et al.*, 2009; Peltzer *et al.*, 2005; Arroyo *et al.*, 2008) pero las investigaciones utilizan una escala con menos detalle en la división del hábitat que la usada en este trabajo, por ello es importante analizar cómo es la división del recurso a una escala con mayor detalle espacial.

El objetivo de este trabajo fue analizar la partición del recurso microhábitat en un ensamble entre especies de Bufonidae (*Rhinella marina* y *R. granulosa*) y Leiuperidae (*Engystomops pustulosus*, *Pleurodema brachyops* y *Pseudopaludicola pusilla*) en bosque seco tropical del Caribe colombiano.

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en seis localidades de muestreo en tierras bajas del Caribe colombiano (0-500 metros de altitud), con presencia de relictos de bosque seco tropical (Fig.



Figura 1. Ubicación de las seis localidades de estudio en tierras bajas del Caribe colombiano. 1. Cerrejón (Albania-La Guajira). 2. Finca Las Delicias (Aracataca-Magdalena). 3. Finca La Joya (El Copey-Cesar). 4. Finca Los Mameyales (Piojó-Atlántico). 5. Hacienda El Ceibal (Santa Catalina-Bolívar). 6. Reserva Natural de la Sociedad Civil (RNSC) Campoalegre (Los Córdoba-Córdoba).

	Ubicación	Altitud	Extensión	Actividades antrópicas
Cerrejón	10° 54' 54" N 72° 44' 35" W	79 m	69.000 has	Minería de carbón a cielo abierto
Finca Las Delicias	10° 4.862' N 74° 0.0729' W	197 m	400 has	Conflicto armado. Cultivos de pan coger. Ganadería extensiva de bovinos.
Finca La Joya	10° 9.010' N 73° 28.123' W	82 m	500 has	Plantaciones palma africana. Ganadería extensiva de bovinos.
Finca Los Mameyales	10° 45' 24.80" N 75° 06' 45.83" W	206 m		Cultivos de pancoger. Ganadería extensiva de bovinos.
Hacienda El Ceibal	10° 37.527' N 75° 14.70 W	34 m	1.200 has	Ganadería semi-intensiva de bovinos.
RNSC Campoalegre	8° 48.502 N 76° 19.52 W	120 m	600 has	Ganadería semi-intensiva de bovinos.

Tabla 1. Características geográficas y actividades antrópicas en las localidades de muestreo.

1 y Tabla 1). Las localidades de estudio presentan tres formas de uso del suelo: ganadería, agricultura desarrolladas desde tiempos remotos debido a la productividad de sus suelos (Meisel y Pérez, 2006) y minería, que ha llevado a la pérdida del bosque seco tropical.

En toda la zona existe un alto déficit hídrico en casi todo el año, muy notorio para todas las localidades en época seca y en general para el inicio de las lluvias. Los valores

mensuales de temperatura oscilaron entre 26,6-30,1 °C, en las diferentes localidades, lo cual varía según la posición geográfica de cada una. Los valores más altos de precipitación se presentaron entre los meses de agosto y noviembre y los más bajos para los primeros meses del año. Las localidades ubicadas en áreas de serranía presentaron temperaturas menores y mayor humedad que aquellas áreas bajas cercanas al mar y sujetas al efecto de los vientos como Cerrejón y El Ceibal (Fig. 2).

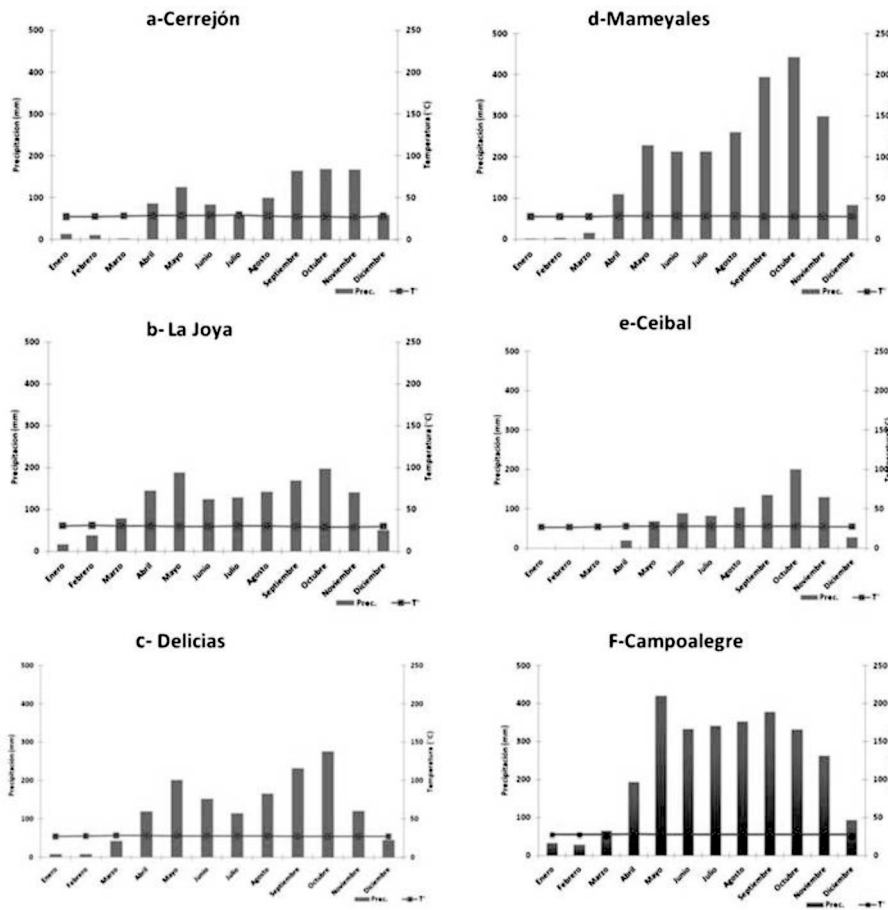


Figura 2. Valores de precipitación promedio mensual (mm) y temperaturas promedio mensuales (°C) registrados desde 1987 a 2007 en localidades climatológicas del IDEAM para las localidades de muestreo. Las localidades de muestreo se ubican de norte a sur.

ESPECIES ESTUDIADAS

Para este trabajo se escogieron cinco especies de anuros de las familias Bufonidae y Leiuperidae presentes en tierras bajas de bosque seco tropical en el Caribe colombiano. Se tuvo en cuenta que son de las especies más comunes de estas aéreas, sin mayores problemas taxonómicos, todas de hábitos terrestres y nocturnos y de fácil captura.

Estas especies fueron para Bufonidae: *Rhinella marina* (Linneus, 1758) y *Rhinella granulosa* (Spix, 1824) y para Leiuperidae: *Engystomops pustulosus* (Cope, 1864), *Pleurodema brachyops* (Cope, 1869) y *Pseudopaludicola pusilla* (Rythven, 1916).

DISEÑO DE MUESTREO

Los datos se colectaron entre los meses de febrero a diciembre de 2007 en las épocas de lluvia y sequía.

En cada sitio de estudio se realizó un total de tres muestreos correspondientes a las épocas de precipitación, con una duración promedio de seis días cada uno, para un total de 18 muestreos. La primera época (febrero-marzo) corresponde a la de menor precipitación y se considera como época seca para todos los análisis. La segunda época (mayo-julio) es el inicio de las lluvias; en todo el texto se mencionará como la época de lluvias menores, y finalmente, la época de mayor precipitación (octubre-diciembre) que se mencionará como lluvias mayores. Esta clasificación se hizo con el objeto de realizar comparaciones entre las diferentes épocas del año para determinar variaciones temporales.

El encuentro visual fue el método utilizado para el muestreo de los anuros (Heyer *et al.*, 1994). Se realizaron recorridos entre las 18:00 y 23:00 horas dependiendo de la topografía del terreno a los cuales no se les asignó longitud promedio, ya que los datos de abundancia (variable utilizada para comparar los microhábitats) se tomaron durante 20 minutos de estos recorridos al azar para cada microhábitat. Se realizó una réplica en cada caso por noche, lo cual da un esfuerzo de muestreo de 50 horas por salida, ya que estos muestreos se afectaron con dos colectores.

En cada localidad se identificaron y clasificaron los microhábitats presentes teniendo en cuenta la ausencia o presencia de cuerpos de agua (temporales o permanentes), la vegetación acuática o terrestre, el uso del suelo, el tipo de bosque, las características particulares en la disposición de la vegetación, de los suelos y la ubicación de los mismos. Se denominaron como microhábitats permanentes aquellos que estuvieron presentes en todas las épocas climáticas y como temporales aquellos que solo se presentaron en una o dos de estas épocas.

Para toda el área de estudio se definieron 29 microhábitats utilizados por anuros. Estos no se presentaron en todas las localidades ni en todas las épocas climáticas; 11 tuvieron ubicación restringida para un sitio (Tabla 2).

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Los datos se analizaron a escala regional (entre localidades) y local (dentro de las localidades), con base en el supuesto de que si la variación entre ensamblajes no difiere de la variación dentro de ellos mismos, las conclusiones a una escala mayor serán explicadas por los patrones locales y tendrán fundamentación biológica (Inger y Voris, 1993).

Con el objeto de explorar si existían diferencias espaciales entre las localidades se analizaron los microhábitats usados teniendo en cuenta la abundancia de las especies para cada uno, con la aplicación de estadística multivariante. Para esto se realizó un Análisis de Correspondencia Sin Tendencia (*Detrended Correspondence Analysis*, DCA). Con este resultado se obtuvo una longitud de gradiente con valor mayor a cuatro; por tanto se aplicó un método unimodal (análisis de correspondencia - CA) según lo sugerido por Leps y Smilauer, 2003. La longitud del gradiente se estimó con el *software* CANOCO for Windows; el CA se corrió en el *software* PAST y la salida gráfica se obtuvo con el *software* MATLAB.

N.º asignado	Microhábitat	Ce	Joy	Del	Mam	Ceib	Camp	Época climática
1	Interior de Bosque (INT_BQ)	X	X	X	X	X	X	Todas
2	Caminos de Potreros (CAM_POT)		X	X	X	X	X	Todas
3	Charco Permanente de Potreros con Árboles (CPPA)		X	X	X	X	X	Todas
4	Charco Permanente con Vegetación Acuática (CPVA)	X	X			X	X	Todas
5	Potrero No Inundable con Árboles (PNIA)			X	X	X	X	Todas
6	Potrero No Inundable sin Árboles (PNISA)			X	X	X	X	Todas
7	Ribera de Arroyo Permanente con Pendiente Fuerte (RAPCPF)	X		X	X		X	Todas
8	Charco Temporal de Potreros con Árboles (CTPA)		X	X		X	X	II. Men
9	Caminos de Bosque (CAM_BQ)	X		X		X		Todas
10	Charco Temporal en Camino de Bosque (CTCB)	X		X		X		LL. Men- LL. May
11	Charco Temporal de Potreros Sin Árboles (CTPSA)			X		X	X	LL. Men- LI. May
12	Potrero Inundable Sin Árboles (PISA)		X			X	X	Todas
13	Ribera Arroyo Permanente de Pendiente Suave (RAPPS)		X	X	X			Todas
14	Charco Permanente de Potreros sin Árboles (CPPSA)					X	X	Todas
15	Charco Permanente con Vegetación de Herbazal (CPVH)		X			X		Todas
16	Potrero Inundable Con Arboles (PIA)		X			X		Todas
17	Ribera del Río con Pendiente Suave (RRPS)	X		X				Todas
18	Zona de Cultivo (ZC)			X	X			Seco- LI May
19	Áreas Rehabilitadas (AR)	X						Todas
20	Camino en Cultivo de Palma (CAM_PAL)		X					Todas
21	Charco Permanente de Borde de Bosque (CPBB)					X		Todas
22	Charco Permanente en Cauce de Arroyo Temporal (CPCAT)				X			Todas
23	Charco Temporal en Área Rehabilitada (CTAR)	X						LI Men
24	Charco Temporal de Caminos Intervenidos (CTCI)	X						LI May
25	Interior Cultivo de Palma (INT_PAL)		X					Todas
26	Ribera Arroyo Intervenido Permanente de Pendiente Suave (RAIPPS)	X						Todas
27	Ribera Río Con Pendiente Fuerte (RRCPF)	X						Todas
28	Vegetación Herbácea de Arroyo Intervenido (VHAI)	X						LI. Men - LI. May
29	Charco Temporal en Cauce de Arroyo (CTCA)				X			LI. Men

Tabla 2. Ubicación y permanencia temporal de de los microhábitats usados para las cinco especies de Bufonide y Leiuperidae estudiados en áreas con bosque seco del Caribe colombiano. Se le asignó un número a cada microhábitat para facilitar la salida gráfica de los análisis multivariados. Ce: Cerrejón, Joy: Finca La Joya, Del: Finca Las Delicias, Mam: Finca Los Mameyales, Ceib: Hacienda El Ceibal, Camp: RNSC Campoalegre.

Para explorar las diferencias temporales en la composición de microhábitats entre las épocas del año se realizó un análisis de cluster mediante el índice de similitud de Jaccard con el *software* PAST.

Para analizar si existían diferencias entre localidades y épocas climáticas teniendo en cuenta la abundancia de anuros en los microhábitats, se probaron supuestos estadísticos de normalidad y homocedasticidad para definir la pertinencia en la aplicación de un método paramétrico o no paramétrico y se aplicó el método Kruskal-Wallis con el *software* Statgraphics Plus 5.1.

Para establecer el grado de solapamiento en la dimensión espacial del nicho, se tomaron los datos de abundancia por especie en cada microhábitat por época climática y se aplicó el análisis de solapamiento mediante la ecuación propuesta por Pianka, 1973, con el *software* Ecosim 7.0; se utilizó el algoritmo de aleatorización RA2 el cual es más realista porque retiene la estructura de cero de la matriz; es un algoritmo útil cuando se cree que en la ausencia de interacciones de especies, ciertos estados del recurso no están disponibles para cada especie, pero no hay otros limitantes en la utilización del recurso (Gotelli y Entsminger, 2004).

RESULTADOS

En total, se encontraron 898 individuos de las especies de estudio distribuidos así: *Rhinella marina* (N=181), *R. granulosa* (N=116), *Pleurodema brachyops* (N=220), *Engystomops pustulosus* (N=271) y *Pseudopaludicola pusilla* (N=110). Estas especies usaron 27 microhábitats (Tabla 3).

Las cinco especies de anuros estuvieron presentes en todas las épocas climáticas y en las seis localidades de muestreo, con excepción de *P. pusilla* que solo se registró para las localidades de Cerrejón, La Joya y El Ceibal.

HETEROGENEIDAD ESPACIAL

Las localidades muestreadas presentaron microhábitats diferentes. Las localidades con mayor número de microhábitats usados por los anuros fueron Ceibal (15) y Las Delicias (13), seguidas por Cerrejón (12), Campo Alegre (11), La Joya (11) y Mameyales (10). La longitud del gradiente en el DCA (5,379) indicó que existe un gradiente que corresponde a la existencia de algunos microhábitats compartidos entre las localidades. Existe una tendencia a un agrupamiento en las mismas que obedece a características propias de la fisonomía del paisaje y las modificaciones de este por actividades antrópicas. Cerrejón se aísla de las demás localidades al tener una cantidad considerable de microhábitats únicos. Lo mismo pasa con Campoalegre, que es una zona con influencia de elementos húmedos de Urabá. Los dos primeros ejes del CA explicaron el 62,84% de la varianza total de la muestra y soportan este resultado (Fig. 3).

Las diferencias entre las localidades por la composición de microhábitats y la abundancia de anuros que estos presentaron no fueron significativamente diferentes (H: 13,9482, p: 0,987552).

VARIACIÓN ESPACIAL EN EL USO DE MICROHÁBITATS

Las zonas intervenidas presentaron mayor heterogeneidad espacial que las zonas de bosque, lo que se evidencia en el número de microhábitats identificados en este estudio.

Microhábitat	<i>E. pustulosus</i>	<i>P. brachyops</i>	<i>P. pusilla</i>	<i>R. granulosa</i>	<i>R. marina</i>	Total abundancia
CAM_POT	61	71		35	30	197
CPPA	27		45	2	32	106
PISA	19	22	35	6	6	88
CTCB	13	24	11	6		54
CAM_BQ	7	19	2	8	10	46
CPPSA	16			8	15	39
RAPPS	14	2		2	18	36
AR	17	8		7		32
CPVA	5		2	3	21	31
RRPS		2	2	1	23	28
INT_BQ	7	13		7		27
PIA	9	4	4	8		25
CAM_PAL	17	7				24
CTPSA	23					23
VHAI		16	1	1		18
PNISA	2	11		3		16
RAPCPF	12		2	1		15
RAIPPS	2	8	4			14
RRCPF	3	11				14
CPVH					13	13
PNIA	2				11	13
CPCAT	3			10		13
CTAR	4			6		10
INT_PAL	7					7
CTCI		2		2		4
ZC	1				2	3
CPBB			2			2

Tabla 3. Abundancia y riqueza de Bufonidae y Leiuperidae en los microhábitats identificados en áreas con bosque seco tropical del Caribe colombiano. Las siglas son tomadas de la Tabla 2.

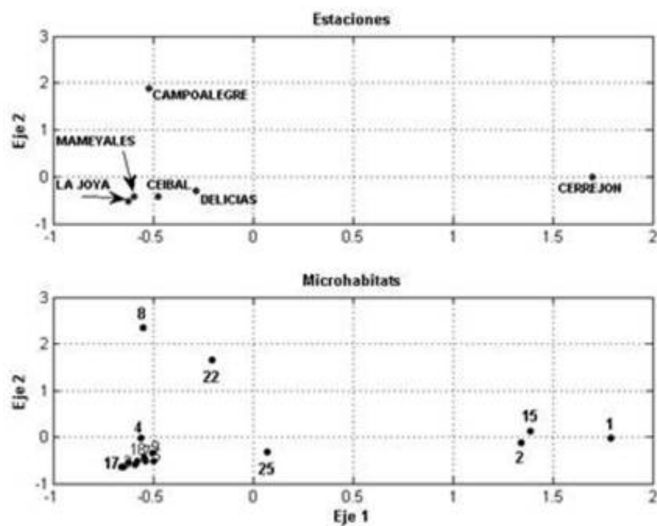


Figura 3. Distribución de los microhábitats en las localidades muestreadas en bosque seco del Caribe colombiano. Los números de los microhábitats corresponden a los establecidos en la tabla 2.

Al tener en cuenta los tres eventos climáticos en las seis localidades es notorio que el uso de microhábitats ubicados en áreas intervenidas y con humedad permanente en todas las épocas climáticas es el más frecuente dentro de las especies de estudio (Tabla 2). Los microhábitats permanentes albergaron el mayor número de especies e individuos (CAM-Pot, CPPA, RAPPs y RAPCP). Los dos microhábitats más contrastantes en cobertura de la vegetación fueron los únicos ocupados por todas las especies (Cam-BQ y PISA).

En cuanto a las especies, *E. pustulosus* se observó en casi todos los microhábitats y *P. pusilla* y *R. marina* fueron las que menor cantidad de microhábitats usaron. Particularmente, se encontró una mayor cantidad de individuos de todas las especies en los microhábitats CAM-Pot, CPPA y PISA, que son los hábitats abiertos.

Hubo valores altos de solapamiento en el uso de microhábitats (Fig. 4) entre *E. pustulosus*, *P. brachyops* y *R. granulosa* (Fig. 4). A escala local, fue evidente el solapamiento entre estas tres especies. *Rhinella granulosa* y *P. brachyops* mantuvieron valores de solapamiento superiores a 0,7 en cinco localidades de muestreo. *E. pustulosus* y *P. brachyops* tuvieron valores de solapamiento superiores a 0,7 en La Joya y Mameyales y *R. marina* y *R. granulosa* en el Ceibal.

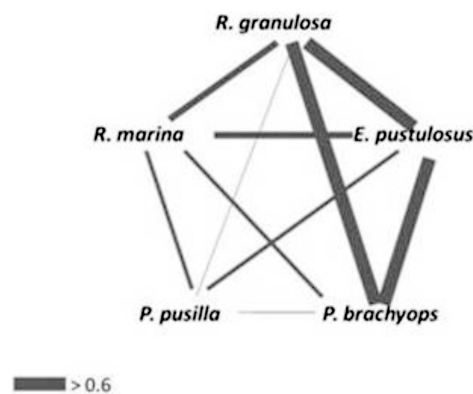


Figura 4. Solapamiento de la dimensión espacial del nicho entre las especies de Bufonidae y Leiuperidae en estudio a escala regional. Los valores mayores a 0,6 son las barras de mayor grosor.

VARIACIÓN TEMPORAL EN EL USO DE MICROHÁBITATS

Se observaron diferencias entre las épocas climáticas, en términos de microhábitats ofrecidos por cada uno de ellos. En sequía y lluvias mayores la oferta fue menor (19) mientras que en lluvias menores el número de microhábitats fue mayor (22).

Aunque algunos microhábitats se presentaron solo en algunas épocas climáticas, los periodos de lluvias menores y lluvias mayores comparten muchos de los ofrecidos para estas épocas, lo que genera algo de similitud entre ellas (Fig. 5).

En el periodo seco los microhábitats permanentes y húmedos concentraron la mayor cantidad de especies e individuos. Al llegar las primeras lluvias aumentó el número de microhábitats húmedos. Finalmente, para las lluvias mayores las especies se concentraron en pocos microhábitats; en este periodo las especies usaron microhábitats permanentes y temporales de gran extensión.

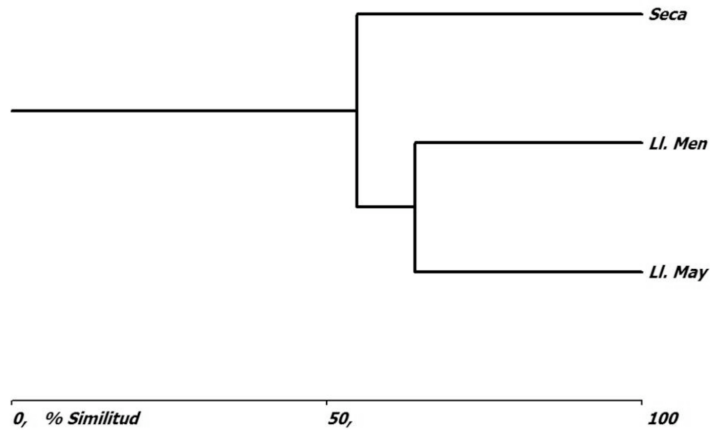


Figura 5. Dendrograma de similaridad entre las diferentes épocas climáticas muestreadas en este estudio utilizando el índice de Jaccard (Coef. Corr: 0,88).

No hubo diferencias significativas entre los microhábitats usados por las especies en las diferentes épocas estudiadas (H:22,963, p:0,734).

Los resultados del análisis de solapamiento teniendo en cuenta la variación climática mostraron valores altos en las épocas de lluvias. En lluvias menores se presentaron valores altos entre *R. marina* Vs. *R. granulosa* y *P. brachyops* así como entre *R. granulosa* Vs. *E. pustulosus* y *P. brachyops*. En lluvias mayores se identificaron valores altos entre *R. granulosa* Vs. *E. pustulosus* y *P. brachyops* así como entre *E. pustulosus* y *P. brachyops* (Fig. 6).

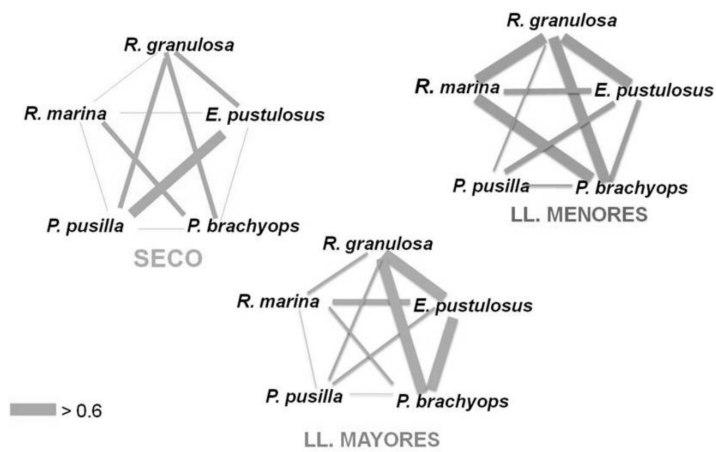


Figura 6. Solapamiento de la dimensión espacial del nicho entre las especies de Bufonidae y Leiuperidae en estudio por cada época climática. Los valores mayores a 0,6 que aparecen corresponden a las barras más gruesas.

Las especies destacadas con valores altos de solapamiento en la figura 6 utilizaron microhábitats que no son compartidos en la misma localidad y además son ambientes que en la época de lluvias ocupan gran extensión.

A escala local, en la época seca se presentaron seis valores de solapamiento mayores a 0,7. En El Ceibal entre *R. marina* y *E. pustulosus*. *E. pustulosus* y *P. brachyops* presentaron altos valores en las localidades Delicias y Mameyales. En la localidad La Joya solo presentaron altos valores de solapamiento *E. pustulosus* y *P. pusilla* y en Cerrejón solo entre *P. pusilla* y *P. brachyops*.

En la época de lluvias menores se presentaron nueve valores de solapamiento mayores a 0,7. En Cerrejón entre *R. granulosa* y *E. pustulosus*. Este par de especies también tuvieron valores altos en Delicias. En la Joya se presentaron altos valores entre *R. granulosa*-*P. brachyops* y *E. pustulosus*-*P. pusilla*. En Mameyales estos valores se presentaron entre *E. pustulosus* y *P. brachyops*. En el Ceibal se presentaron entre *R. marina*-*P. brachyops* y *E. pustulosus*-*P. pusilla*. En Campoalegre solo hubo valores altos entre *R. granulosa* y *P. brachyops*. Para las lluvias mayores se presentaron 23 valores de solapamiento mayores a 0,7 siendo la época con más pares de especies sobrepuestas. En las Delicias las especies presentes tuvieron el mayor valor posible de solapamiento (1). En Mameyales solo un par de especies presentó esta condición *E. pustulosus*-*P. brachyops*. En Campoalegre tres de cuatro pares de especies presentes presentaron altos valores de solapamiento. La localidad que presentó los menores valores y la menor proporción de especies en esta condición fue Cerrejón.

DISCUSIÓN

Las diferencias geográficas y de uso del suelo entre las localidades modificaron el paisaje de manera diferencial y generaron microambientes particulares a cada sitio muestreado concordante con lo sugerido en otros estudios (Ernst y Rodel, 2005; Inger y Voris, 1993). Si bien la mayoría de estos microambientes son compartidos hay algunos generados por una actividad en particular, como las zonas de rehabilitación en Cerrejón.

La heterogeneidad espacial no es sinónimo de complejidad (August, 1983) y esto parece cierto en áreas con fragmentos de bosque seco tropical en el Caribe colombiano. La mayor heterogeneidad espacial, en términos del número de microhábitats para los anuros estuvo presente en las áreas intervenidas; éstas presentaron la mayor riqueza y abundancia de individuos, y no dentro de los bosques, como se esperaría. Aunque los bosques secos presentan una alta complejidad estructural, tienen una arquitectura homogénea que ofrece menos microhábitats para las ranas, mientras que las áreas intervenidas brindan estructuras menos complejas de menor extensión y mayor cantidad de microambientes debido a las modificaciones hechas por el hombre, los animales de cría, las plantas de cultivo y la regeneración propia de ambientes abandonados temporales o permanentes.

Las localidades que presentaron mayor oferta de microhábitats fueron aquellas con presencia de actividad ganadera. Esta actividad genera, mayor heterogeneidad microespacial y mayor oferta de ambientes húmedos, como es el caso de los CPPA, que son microhábitats elaborados artificialmente como depósito de agua para ganado, y es de los que presentó mayor riqueza y abundancia de anuros. De tal forma que una mayor heterogeneidad espacial y de ambientes húmedos permite el establecimiento de anfibios (Vasconcelos y Rossa-Feres, 2008).

Los microhábitats húmedos y permanentes fueron los que presentaron mayor riqueza y abundancia de anuros, dado que estos organismos presentan altos requerimientos de hidratación por sus condiciones fisiológicas. Sin embargo, los dos microhábitats más contrastantes fueron los más usados (CPPA y PISA). Esto podría explicarse por que los

anuros presentan migraciones locales (Osorno, 1999) inducidas por las lluvias en bosque seco tropical del Caribe colombiano. De esta manera, logran establecerse en nuevos microhábitats creados a partir de las lluvias, disminuyen la competencia por espacio y optimizan las posibilidades de supervivencia. Es así como los microhábitats húmedos y permanentes son un refugio para los anuros en época de estrés hídrico y los microhábitats inundables de gran extensión permiten el establecimiento de un alto número de individuos de todos los estadios en época de lluvias. Las especies de anuros en estudio fueron generalistas en el uso de microhábitats, con variaciones espaciales y temporales en los tipos de microhábitat usados.

Desde un punto de vista espacial, sin tener en cuenta la influencia de las variaciones climáticas, no se evidencia claramente la partición de hábitat para el ensamble Bufonidae-Leiuperidae. A diferentes escalas espaciales los valores de solapamiento dan a entender que no está claramente delimitada la partición del recurso microhábitat para las cinco especies de anuros, aunque se presentan algunos pares de especies sin valores significativos de solapamiento a escala regional y local.

Los datos de este trabajo evidenciaron la partición del recurso hábitat entre las especies del ensamble Bufonidae-Leiuperidae de bosque seco tropical del Caribe colombiano en época seca, lo que indica que es un mecanismo dependiente de las variaciones climáticas de esta región.

Aunque se muestran altos valores de solapamiento en varios pares de especies en la época de lluvias, se asume que no existe competencia en estas épocas debido al aumento en la cantidad de microhábitats y el área húmeda de los mismos. Las interacciones pueden estar explicadas por la actividad reproductiva de las especies (Muñoz-G *et al.*, 2007; Vasconcelos y Rossa-Feres, 2008).

Los microhábitats permanentes en periodo seco revisten gran importancia en la supervivencia de los anuros al brindar refugio a las especies (centros de recepción de especies). Es decir, los anuros se encuentran restringidos a pocos microhábitats por razones de estrés hídrico, por lo cual en este periodo las especies evitan el uso de los mismos microhábitats para evitar competencia por escasez de recursos. En las primeras lluvias se produce un aumento en la cantidad de microhábitats posibilitando los procesos reproductivos muy importantes para esta época. Es posible que durante las primeras lluvias se produzca una migración de los individuos hacia nuevos microhábitats posibilitando los procesos reproductivos muy importantes para esta época. En las lluvias mayores se disminuye la cantidad de microhábitats debido a que muchos aumentan su extensión, lo cual permite la homogenización del sistema y que se establezcan un gran número de individuos en estos ambientes.

Posiblemente, en la época seca la partición de los microhábitats sea un mecanismo para evitar la competencia en condiciones de máximo estrés hídrico y falta de recursos. Al llegar las lluvias este mecanismo podría ser irrelevante debido a la elevada humedad, de tal forma que las ranas mantienen el mecanismo de partición de recursos desde la dimensión trófica. También es posible que logren una división del recurso mediante otros mecanismos de coexistencia como variaciones en cantos, modos reproductivos, tamaños, etc. La hipótesis que se genera alrededor de esta discusión es que posiblemente los diferentes modos reproductivos sean la estrategia principal para permitir la coexistencia en épocas de lluvias, durante la cual la reproducción es la actividad fundamental desarrollada por los anuros en estudio.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras agradecen a COLCIENCIAS y a la Universidad del Atlántico (Departamento de Biología), por la Beca de Joven Investigadora que permitió realizar esta investigación. Al posgrado en Ciencias-Biología y el departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia por el apoyo económico, logístico y académico. A Cerrejón Ltd., RNSC Campoalegre, Proyecto Tití, Fundación George Dahl y Corporaciones Autónomas Regionales de la Costa Atlántica por el apoyo logístico en las localidades de muestreo. Al profesor Gary Stiles de la Universidad Nacional de Colombia por la revisión del documento original y las sugerencias para las gráficas de solapamiento de nicho entre las especies de anuros. A los evaluadores anónimos quienes enriquecieron el manuscrito original con sus comentarios.

BIBLIOGRAFÍA

- ARROYO S, JEREZ A, RAMÍREZ-PINILLA M. Anuros de un Bosque de Niebla de la Cordillera Oriental de Colombia. *Caldasia*. 2003;25(1):153-167.
- ARROYO S, SERRANO-CARDOZO V, RAMÍREZ-PINILLA MP. Diet, Microhábitat and Time of Activity in a *Pristimantis* (Anura, Strabomantidae) Assemblage. *Phyllomedusa*. 2008;7:109-119.
- AUGUST VP. The Role of Habitat Complexity and Heterogeneity in Structuring Tropical Mammal Communities. *Ecology*. 1983;64:1495-1507.
- DURÉ M, KEHR A, SCHAEFER E. Niche Overlap and Resource Partitioning among Five Sympatric Bufonids (Anura, Bufonidae) from Northeastern Argentina. *Phyllomedusa*. 2009;8:27-39.
- ERNST R, RODEL M. Anthropogenically Induced Changes of Predictability in Tropical Anuran Assemblages. *Ecology*. 2005;86:3111-3118.
- GARCÍA-R J, CÁRDENAS-H H, CASTRO-H F. Relación entre la distribución de anuros y variables del hábitat en el sector La Romelia del Parque Nacional Natural Munchique (Cauca, Colombia). *Caldasia*. 2005;27(2):299-310.
- GARCÍA-R J, CÁRDENAS-H H, CASTRO-H F. Relación entre la diversidad de anuros y los estados sucesionales de un bosque muy húmedo montano bajo del Valle del Cauca, suroccidente colombiano. *Caldasia*. 2007;29(2):363-374.
- GOTELLI N, ENTSMINGER G. Software Ecosim. Null Models Software for Ecology. Version 7.0 Acquired Intelligence Inc & Kesey-Bear. 2004. Disponible en: URL: <http://together.net/~gentsmin/ecosim.htm>
- GUTIÉRREZ-LAMUS D, SERRANO V, RAMÍREZ-PINILLA M. Composición y abundancia de anuros en dos tipos de bosque (natural y cultivado) en la cordillera Oriental colombiana. *Caldasia*. 2004;26(1):245-264.
- HERRERA MONTES A, OLAYA-M L, CASTRO-H F. Incidencia de la perturbación antrópica en la diversidad, la riqueza y la distribución de *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) en un bosque nublado del suroccidente colombiano. *Caldasia*. 2004;26(1):265-274.
- HEYER WR, RAND S, DA CRUZ GA, PEIXOTO. *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press; 1994.

INGER RF, VORIS H. A comparison of Amphibian Communities through Time and from Place to Place in Bornean Forest. *J Tropical Ecol.* 1993;9:409-433.

LEPS J, SMILAUER P. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO.* Cambridge University Press; 2003.

MEISEL ROCA A, PEREZ GJ. La Guajira y el mito de las regalías redentoras. documentos de trabajo sobre economía regional n.º 73. Cartagena de Indias: Editorial Banco de la República; 2006.

MUÑOZ-GUERRERO J, SERRANO VH, RAMÍREZ-PINILLA MP. Uso de microhábitat, dieta y tiempo de actividad en cuatro especies simpátricas de ranas hílidas neotropicales (Anura: Hylidae). *Caldasia.* 2007;29:413-425.

OSORNO-MUÑOZ M. Evaluación del efecto de borde para poblaciones de *Eleutherodactylus viejas* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) frente a corredores de servidumbre en diferente estado de regeneración, en dos bosques intervenidos por líneas de transmisión eléctrica de alta tensión. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.* 1999;XXIII.

PELTZER P M, LAJMANOVICH R, ATTADEMO A, CEJAS W. Diversidad y conservación de anuros en ecosistemas agrícolas de Argentina: implicancias en el control biológico de plagas. *INSUGEO.* 2005;14:263-280.

PIANKA E. The Structure of Lizard Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 1973;4:53-74.

RINCON-FRANCO F, CASTRO F. Aspectos ecológicos de una comunidad de *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) en un bosque de niebla del occidente de Colombia. *Caldasia.* 1998;20(2):193-202.

SCHOENER T. Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science.* 1974;185:27-39.

SUAREZ-BADILLO H, RAMIREZ-PINILLA M. Anuros del gradiente altitudinal de la estación experimental y demostrativa el Rasgón (Santander, Colombia). *Caldasia.* 2004;26(2):395-416.

TOFT C.A. Resource Partitioning in Amphibians and Reptiles. *Copeia.* 1985;1:1-21.

URBINA-C J, LONDOÑO-M M. Distribución de la comunidad de herpetofauna asociada a cuatro áreas con diferente grado de perturbación en la isla Gorgona, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.* 2003;27(102):105-113.

VARGAS F, BOLAÑOS M. Anfibios y reptiles presentes en hábitats perturbados de selva lluviosa tropical en el bajo Anchicayá, Pacífico colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.* 1999;XXIII.

VARGAS F, CASTRO F. Distribución y preferencias de microhábitats en anuros (Amphibia) en bosque maduro y áreas perturbadas en Anchicayá, Pacífico colombiano. *Caldasia.* 1999;21(1):95-109.

VASCONCELOS T, ROSSA-FERES D. Habitat Heterogeneity and Use of Physical and Acoustic Space in Anuran Communities in Southeastern Brazil. *Phyllomedusa.* 2008;7:127-142.