

# COMPOSICIÓN DIETARIA DE DOS ESPECIES DEL GÉNERO *Andinobates* (Anura: Dendrobatidae) EN EL BOSQUE PLUVIAL TROPICAL EN EL DEPARTAMENTO DEL CHOCÓ, COLOMBIA\*

*Lucellis Maria Rivas<sup>1</sup>, Jhon Brayan García<sup>2</sup>, Jhon Tailor Rengifo<sup>3</sup>*

## Resumen

**Objetivo:** Determinar la composición dietaria de *Andinobates* en zonas de bosque pluvial tropical en el departamento del Chocó, Colombia, para incrementar el conocimiento de los Dendrobatidae en la región pacífica colombiana. **Metodología:** Se utilizó el método de relevamiento por encuentros visuales (VES); además se calculó el índice de importancia relativa, el índice de jerarquización y la diversidad trófica. **Resultados:** Se identificaron de acuerdo a la nomenclatura taxonómica un total de 140 individuos repartidos en dos phylum, tres clases y cinco ordenes, siendo el orden Hymenoptera el más abundante para las dos especies; por otro lado, no se predijeron más novedades tróficas. **Conclusiones:** Los índices permiten inferir que las especies estudiadas consumen una amplia variedad de invertebrados, por ello estas especies pueden ser especialistas o generalistas.

**Palabras clave:** dieta, Chocó, diversidad trófica, contenidos estomacales Hymenoptera.

## DIETARY COMPOSITION OF TWO SPECIES OF THE GENRE *Andinobates* (Anura: Dendrobatidae) IN THE TROPICAL PLUVIAL FOREST IN THE CHOCÓ DEPARTMENT, COLOMBIA

## Abstract

**Objectives:** To determine the dietary composition of *Andinobates* in tropical rain forest areas in the Department of Chocó, Colombia, to increase the knowledge of dendrobatids in the Colombian Pacific region. **Methodology:** The visual encounter survey method (VES) was used. In addition, the relative importance index, the hierarchy index, and the trophic diversity were calculated. **Results:** a total of 140 individuals divided into two phylum, three classes and five orders were identified according to the taxonomic nomenclature, being the Hymenoptera the most abundant order for the two species. On the other hand, no more trophic novelties were predicted. **Conclusions:** the indexes allow inferring that the species studied consume a wide variety of invertebrates, therefore these species can be specialists or generalists.

**Key words:** Diet, Chocó, Trophic diversity, Stomach contents, Hymenoptera.

\* FR: 28-II-18. FA: 14-X-18.

<sup>1</sup> Bióloga con énfasis en Recursos Naturales. Facultad de Ciencias Básicas. Universidad Tecnológica del Chocó, Quibdó, Colombia. E-mail: rivaslucelly10@gmail.com. ORCID: 0000-0002-8466-4474

<sup>2</sup> Biólogo con énfasis en recursos Naturales Facultad de Ciencias Básicas. Universidad Tecnológica del Chocó, Quibdó, Colombia. jhongcordoba@gmail.com. ORCID: 0000-0002-6731-961X

<sup>3</sup> Doctorado Universidad de León en (biología Animal y Vegetal). Facultad de Ciencias Básicas. Universidad Tecnológica del Chocó, Quibdó, Colombia. jhontailorengifo@gmail.com. ORCID: 0000-0003-4686-0252

## CÓMO CITAR:

RIVAS, L.M., GARCÍA, J.B. & RENGIFO, J.T., 2019.- Composición dietaria de dos especies del género *Andinobates* (Anura: Dendrobatidae) en el bosque pluvial tropical en el departamento del Chocó, Colombia. *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. U. de Caldas*, 23 (1): 85-97. DOI: 10.17151/bccm.2019.23.1.5



## INTRODUCCIÓN

Los anfibios juegan un papel muy importante en los ecosistemas que habitan debido a que controlan insectos, sirven de alimento para otros animales, incrementan la dinámica de sedimentos en los cuerpos de agua (sensu bioturbación) y generan un vínculo de materia y energía entre ambientes acuáticos y terrestres (WHILES *et al.*, 2006). De igual manera se ha resaltado que la forma en que los recursos espacio, dieta y tiempo son repartidos entre las especies, y como son usados, es de gran importancia para la estructuración de los ensamblajes de anuros (TOFT, 1980, 1985). Las interacciones de las especies, la variación temporal y espacial en la disponibilidad del recurso y la filogenia parecen estar actuando de una manera compleja, interviniendo en la conformación de las dietas de especies simpátricas (VITT & ZANI, 1998). Varios estudios han demostrado la importancia del alimento para el ensamblaje, evolución y organización de las comunidades de anuros tanto de adultos como de jóvenes en varios ecosistemas (DUELLMAN, 1967, 1978; HEYER & BELLIN, 1973; PIANKA, 1974; COBAS & ARBIB, 1992; CALDWELL *et al.*, 1996; LAJMANIVICH, 1996; LAMB, 1984).

La dieta constituye una de las fuerzas selectivas más potentes de la evolución fenotípica, existiendo numerosos ejemplos de adaptaciones frente a cambios dietarios tanto a nivel macroevolutivo —por ejemplo, cambios en el tamaño corporal o en la dentición— como microevolutivo —por ejemplo, organelos blancos de enzimas catabólicas— (BIRDSEY *et al.*, 2005).

Estos antecedentes han llevado a determinar una influencia del hábitat sobre las poblaciones de anfibios, en donde las modificaciones de este afectan la dieta y la estructura de las poblaciones (KRZYSIK, 1979; TOFT, 1980, 1981; BEEBEE, 1996; ANDERSON & MATHIS, 1999; ANDERSON *et al.*, 1999). La dieta representa entonces un importante componente de la historia natural de las especies y sugiere consecuencias ecológicas en la vida de estas en los diferentes hábitats que ocupan (ANDERSON & MATHIS, 1999).

Las especies *Andinobates minutus* (Shreve, 1935) y *Andinobates fulguritus* (Silverstone, 1975) (Figura 1) —pertenecientes al género *Andinobates*— se caracterizan por tener la piel levemente granulada, franjas dorsolaterales incompletas, pequeñas manchas en su dorso o vientre y con colores en el dorso que van desde el amarillo, verde oscuro, café hasta azul en la parte ventral; sus tamaños oscilan entre 12 a 17 mm, presentan cuidado parental y su mayor actividad se registra en las horas de la mañana. Para las especies *A. minutus* y *A. fulguritus* son pocos los estudios realizados sobre su dieta; hoy solo existe un trabajo reportado para *A. minutus*, que fue realizado en Isla Palma, en Colombia. Por esta razón, se pretende determinar la composición dietaria de estas dos poblaciones en zonas de bosque pluvial tropical en el departamento del Chocó (Colombia); lo que permite incrementar el conocimiento de los Dendrobatidae de la región pacífica colombiana en el noroccidente suramericano.



**Figura 1.** Ejemplares de *Andinobates*: *A. minutus* Shreve, 1935 y *A. fulguritus* Silverstone, 1975. Fuente: Jhon Tailor Rengifo-Mosquera.

## ÁREA DE ESTUDIO

Las zonas objeto de estudio se localizan en las llanuras aluviales y colinas bajas del valle del río Atrato en municipios aledaños a los alrededores de Quibdó, capital del departamento del Chocó, en donde se concentra la mayor pluviosidad del Andén del Pacífico y en donde las formaciones selváticas se encuentran entre las más ricas del mundo (CUATRECASAS, 1958; FORERO & GENTRY, 1989). Los puntos de muestreo están incluidos en las coordenadas geográficas 5°00' -6°45' N y 77°15' -76°30'0. El régimen de precipitación es de tipo bimodal tetraestacional con un período de mayor concentración de lluvias entre abril y octubre, y una época de menor concentración desde noviembre hasta marzo (POVEDA *et al.*, 2004). La precipitación anual es de 8558 mm con un promedio mensual de 395,5 (RANGEL-Ch. & LOWY, 1993; ESLAVA, 1994). La temperatura está dividida en dos tipos: temperatura megatermal baja (23,5 a 25,7 °C) y temperatura megatermal (25,7 a 27,9 °C), con un promedio anual de 23,5 °C (POVEDA *et al.*, 2004).

En el valle del río Atrato se ubicaron cinco municipios de la selva pluvial central; las zonas donde se realizaron los muestreos fueron: zona 1: municipio de Tadó, ubicado en la parte oriental del departamento del Chocó dentro del área del Alto San Juan; zona 2: municipio de Lloró, que está situado en la zona occidental del departamento del Chocó; zona 3: corregimiento de Samurindó, que pertenece al municipio del Atrato, situado al occidente sobre la margen derecha del río Atrato y dista a 15 km de la cabecera municipal de Yuto; finalmente el corregimiento de Pacurita que se encuentra a unos 15 km al suroriente de Quibdó y limita al norte con Guadalupe, al sur con el municipio de Atrato, al oriente con el resguardo de Playa Alta y al occidente con el área urbana de Quibdó.

## METODOLOGÍA

En un lapso de tiempo comprendido entre marzo y julio de 2016 se realizaron muestreos mensuales con una intensidad de cuatro horas y una duración de seis días para cada zona. Para la captura de los individuos adultos se utilizó el método de relevamiento por encuentros visuales (PEARMAN *et al.*, 1995); este consistió principalmente en la búsqueda de individuos en los diferentes microhábitats que ofrece el ecosistema, sin tener en cuenta ningún modelo sistemático (PATLA & PETERSON, 2003).

El sacrificio de las especies se realizó *in situ*, por inmersión en una solución de cloretona al 10 %, posteriormente se realizó una incisión desde la cintura escapular hasta la porción terminal del abdomen que permitió extraer todo el contenido estomacal; luego fueron transportados (contenido y ranas) al laboratorio de la Universidad Tecnológica del Chocó para el análisis de los mismos. La fijación de los individuos se realizó en cámaras de formalina, con posterioridad fueron marcados e introducidos en la Colección Herpetológica de la Universidad Tecnológica del Chocó (GIHUTCH-COLZOOCH-CH) para su conservación.

Con la ayuda de claves taxonómicas, y la utilización de un microscopio estereoscópico de referencia Zeiss, se analizaron e identificaron los ítems alimenticios de cada estómago hasta la categoría de orden; se presentaron varios casos en que los contenidos estomacales no pudieron ser identificados debido a que se trataba de tejidos en un estado avanzado de digestión, este material fue clasificado como “material no identificable”; fue catalogado como material vegetal a las semillas y restos vegetales lignificados y como material geológico a los restos de arena, piedra y barro que fueron encontrados en los estómagos; este material no fue utilizado para el análisis de las presas.

Los individuos fueron medidos con un calibrador Vernier (+ 0,02 mm), longitud rostro-cloaca (LRC) y ancho de la boca (AB), con el fin de calcular su volumen a través de la fórmula del volumen de un elipsoide (DUNHAM, 1983):

$$V = 4/3 \pi (L/2) (A/2)^2$$

Para conocer la contribución de cada categoría de alimento a la dieta se calculó el índice de importancia relativa (IRI) propuesto por PINKAS *et al.* (1971):

$$IRI = (N + W + F)/3$$

En donde *N* es el porcentaje numérico agregado, *W* es el volumen porcentual agregado y *F* la frecuencia de ocurrencia. Este índice permite comparar la importancia relativa que cada ítem representa para la dieta. Para calcular la jerarquía de las presas en la dieta se aplicó al valor de IRI el índice de jerarquización (DJ), que toma el valor más alto del IRI para calcular el porcentaje de todos los demás valores a partir de este:

si el porcentaje del ítem de la presa se encuentra incluido entre el 100 % y el 75 %, se le considera fundamental; si se ubica entre el 75 % y el 50 %, se le considera secundario; si está entre el 50 % y el 25 %, es accesorio y si está por debajo del 25 %, es accidental (MARTORI, 1991); además se calculó la diversidad trófica, según el criterio de HURTUBIA (1973), y la amplitud de nicho trófico (índice de Simpson):

$$Nb = (\sum p_{ij}^2)^{-1}$$

En donde Nb es amplitud del nicho trófico y  $p_{ij}$  es la probabilidad de hallar el ítem  $i$  en la muestra  $j$ ,  $I_j$  es el solapamiento de nicho trófico,  $c$  son las presas compartidas y  $a$  y  $b$  es el número de presas de cada una de las especies.

Se calcularon las novedades tróficas acumuladas para establecer la muestra mínima de ejemplares en este estudio; además se emplearon los estimadores Chao 2 e ICE, que presentan un índice de confianza del 95 %, a través del programa estadístico Estimates versión 8.0 (COLWELL, 2006). Para observar diferencias entre el número y el volumen de presas consumidas, entre las distintas especies, se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis (prueba no paramétrica) puesto que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza.

## RESULTADOS

Con un esfuerzo de muestreo de 360 horas/hombre se registró un total de 80 ranas para un éxito de 0,22 individuos/h-h. La identificación fue de acuerdo a la nomenclatura taxonómica orden para un total de 140 presas; el contenido fue clasificado dentro de dos filos, tres clases y 5 órdenes (Tabla 1); al aplicar los estimadores de riqueza se encontró que los estimadores Chao 2 e ICE mostraron el mismo comportamiento al no predecir más presas, registrando el 100 % de la dieta para las especies (Tabla 2).

**Tabla 1.** Composición taxonómica de la dieta de dos especies del género *Andinobates* (Anura: Dendrobatidae) en el bosque pluvial tropical en el departamento del Chocó, Colombia.

PHYLUM	CLASE	ORDEN	<i>A. minutus</i>	<i>A. fulguritus</i>
Arthropoda	Hexapoda	Hymenoptera	18	38
		Acari	14	24
		Coleoptera	14	18
	Arachnida		5	5
		Aranea	2	3
Molusca	Diplopoda	Julida	2	
2	3	5	52	88

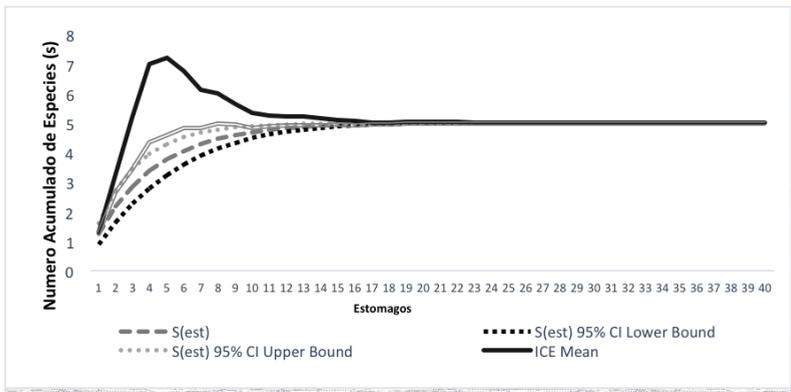
Fuente: elaboración propia.

**Tabla 2.** Estimadores de novedades tróficas de *A. minutus* y *A. fulguritus* en zonas de bosque pluvial tropical en el departamento del Chocó.

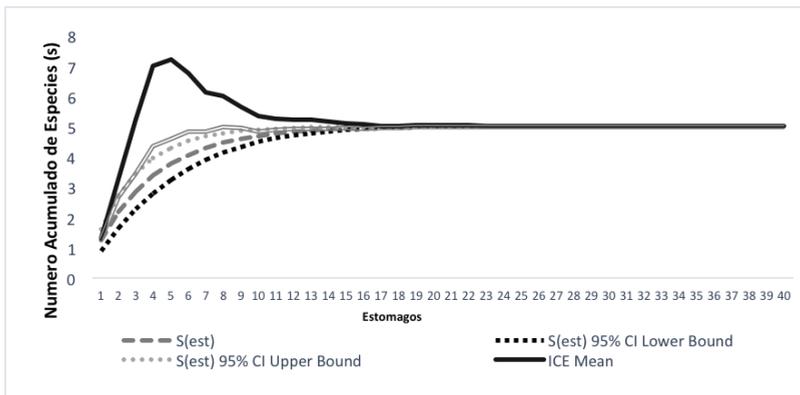
	<i>A. minutus</i>	<i>A. fulguritus</i>
Resultados	5	5
Chao 2	5 (100)	5 (100)
ICE	5 (100)	5 (100)

Fuente: elaboración propia.

Con los valores de los estimadores se elaboraron curvas de novedades tróficas, que muestran como a medida que se incrementa el esfuerzo de muestreo se suman más presas hasta llegar a alcanzar su asíntota. Las curvas muestran que se registró un porcentaje significativo de presas consumidas por las especies; por otro lado, los estimadores no muestran la aparición de nuevos ítems alimenticios (Figuras 2, 3).



**Figura 2.** Curvas de novedades tróficas acumuladas de *A. minutus* en zonas de bosque pluvial tropical en el departamento del Chocó.



**Figura 3.** Curvas de novedades tróficas acumuladas de *A. fulguritus* en zonas de bosque pluvial tropical en el departamento del Chocó.

En el análisis del contenido estomacal de las especies analizadas se destaca la presencia de restos minerales (arena, lodo y piedra) y de restos vegetales (madera, semillas y hojas). En este trabajo, alrededor del 20 % de las dos especies fueron encontradas con material vegetal en los contenidos estomacales (Tabla 3).

**Tabla 3.** Contenido de origen vegetal y mineral encontrado en los tractos digestivos.

Ítem	<i>A. minutus</i>	<i>A. fulguritus</i>
<b>Vegetal</b>		
Palos	X	
Hojas	X	X
<b>Mineral</b>		
Arena		X
Piedra	X	X

Fuente: elaboración propia.

La abundancia relativa de estas especies estuvo representada por los himenópteros con el 34 % para *A. minutus* y el 43,1 % para *A. fulguritus* respectivamente; la contribución de cada categoría se ve reflejada por el índice de importancia relativa (IRI); en donde los mayores valores correspondieron a Hymenoptera (38), Acari (25) y Coleóptero (18) (Tablas 4, 5).

**Tabla 4.** Presas de *A. minutus*.

Ítem	Ind	N %	F %	Vol. %	IRI	DJ
Coleoptera	2	5,88	0,12	26,4	32,42	46,5
Acari	8	23,52	0,18	26,4	50,12	71,9
Hymenoptera	12	35,29	0,47	34,0	69,73	100,0
Aránea	5	14,70	0,06	9,4	24,20	34,7
Julida	7	20,58	0,18	3,8	24,54	35,2
<b>Total</b>	34	100	1	100,0	201,00	288,3

Nota: Ind: abundancia, N %: abundancias relativas, F %: frecuencias relativas de presas, Vol. %: volumen de presas, IRI: índice relativo de importancia; DJ: índice de jerarquización.

Fuente: elaboración propia.

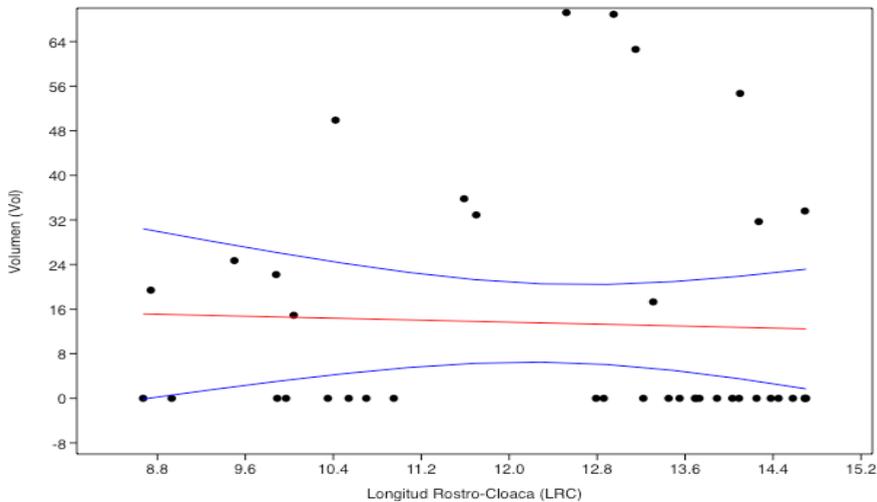
**Tabla 5.** Presas de *A. fulguritus*.

Ítem	Ind	N %	F %	Vol. %	IRI	DJ
Coleoptera	13	22,4	0,27	20,5	43,14	47,9
Acari	9	15,5	0,23	27,3	43,02	47,8
Hymenoptera	27	46,6	0,32	43,2	90,05	100,0
Arãnea	7	12,1	0,14	5,7	17,89	19,9
Julida	2	3,4	0,05	3,4	6,90	7,7
<b>Total</b>	<b>58</b>	<b>100,0</b>	<b>1,00</b>	<b>100,0</b>	<b>201,00</b>	<b>223,2</b>

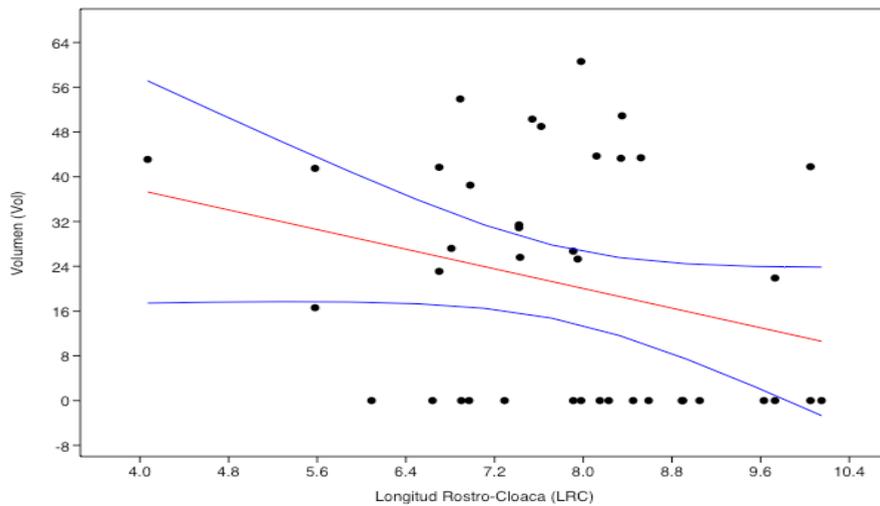
Nota: Ind: abundancia, N %: abundancias relativas, F %: frecuencias relativas de presas, Vol. %: volumen de presas, IRI: índice relativo de importancia; DJ: índice de jerarquización.

Fuente: elaboración propia.

Al explorar la relación entre la talla de la rana y el tamaño de la presa observamos que la pendiente para *A. minutus* fue débil, arrojando como resultados: ( $Y = -4,3918x + 55,158$ ) ( $R^2 = 0,07721$ ); mientras que para *A. fulguritus* no existió correlación, siendo valores: ( $Y = -0,4494x + 719,035$ ) ( $R^2 = 0,00168$ ) (Figuras 4, 5).



**Figura 4.** Correlación lineal de sperman entre LRC y volumen de presa de *A. minutus* en bosque pluvial tropical de la zona centro del departamento del Chocó, Colombia.



**Figura 5.** Correlación lineal de sperman entre LRC y volumen de presa de *A. fulguritus* en bosque pluvial tropical de la zona centro del departamento del Chocó, Colombia.

## DISCUSIÓN

Con base en los resultados de este trabajo, y a la utilización de claves taxonómicas, se observa que ambas especies coinciden en el consumo de presas del orden Hymenoptera. Aunque no se realizó una comparación, las especies no se diferencian de forma significativa en cuanto a las características tróficas; pues el consumo de Hymenoptera, Acari y Coleoptera es abundante en ambas. El gran consumo de hormigas se explica por la abundancia de este recurso en los bosques pluviales tropicales. KOVÁCS & TÖRÖK (1997) estiman que el número de individuos necesarios para describir la dieta de las especies de Dendrobatidae está entre 8 y 36, y que el tamaño necesario de muestra está directamente relacionado con la diversidad de la dieta; por lo que la cantidad (40 para cada especie) de individuos para analizar la dieta de estas especies, fue suficiente.

Estudios han sugerido que la ingestión de material vegetal en muchas especies de anuros es accidental, es decir que es producto de la ingestión de presas animales (GUIX, 1993; LAJMANOVICH, 1995; ZUG & ZUG, 1979); sin embargo para NUÑEZ *et al.* (1982), no existe claridad respecto a la importancia del ítem vegetal dentro de la dieta de los anuros. SILVA & BRITTO-PEREIRA (2006) sugieren que el consumo de plantas también pudiera estar funcionando como un mecanismo para secuestrar toxinas, esto sucede en algunas especies de anuros que ingieren exclusivamente artrópodos (DALY *et al.*, 2000) de agua adicional para prevenir desecación (ANDERSON *et al.*, 1999).

Por su parte DURANT & DOLE (1974, 1976) encontraron que más del 60 % de la dieta de un grupo de anfibios, incluyendo Dendrobatidae, está compuesta por hormigas y coleópteros; LIMA & MOREIRA (1992), expresan que el volumen de Formicidae incrementa con el aumento del tamaño del individuo. Según la disponibilidad de presas en el medio, los dendrobátidos pueden ser generalistas o especialistas de presas como hormigas y termitas; cuyo consumo repercute en la producción de veneno (CALDWELL, 1996). Los ácaros fueron el segundo ítem importante en este estudio, posiblemente esto se deba a que son un alimento fácil de ingerir y son comúnmente encontrados en el suelo y hojarasca de muchas áreas tropicales (SIMON & TOFT, 1991). Este resultado concuerda con el estudio realizado por GÓMEZ-FERNÁNDEZ *et al.* (2013) en Isla Palma, en donde expresan que por los hábitos terrestres y el pequeño tamaño corporal de *A. minutus* el grado de acarifagia en la rana no resulta inesperado.

El hecho de que las hormigas hayan sido las presas más consumidas en este estudio se debe a que estas son un recurso fácilmente disponible para predadores, ya que se encuentran en colonias y son lentas (PARMELEE, 1999). La especialización en el consumo de hormigas por parte de algunas especies pertenecientes a la familia Dendrobatidae ha sido asociada con el secuestro y síntesis de alcaloides (DONNELLY, 1991; DALY *et al.*, 1994; DALY *et al.*, 1997; DARST *et al.*, 2005).

TAIGEN & POUGH (1983) encuentran que la depredación de hormigas y termitas por parte de anuros tropicales también puede estar relacionada con aspectos fisiológicos de las ranas tales como su alta capacidad aeróbica, baja capacidad anaeróbica y alto metabolismo de respuesta.

Debido a que los anfibios tragan entera a su presa, el tamaño y diseño de su aparato trófico los limita morfológicamente para explotar ciertas categorías alimentarias (PIANKA, 1978). El tamaño de la rana puede explicar la presencia de algunas categorías de alimento en relación con la distribución del tamaño y abundancia del recurso (TOFT, 1981; LIMA & MAGNUSSON, 2000). En consecuencia, una presa de igual o mayor tamaño a las dimensiones del hocico de la boca de la rana puede resultar difícil de manejar y tragar; por el contrario, una presa pequeña puede ser más manejable pero puede no ser energéticamente rentable; por ello el tamaño de la rana se ha tomado como indicador del tamaño, tipo y número de presas que consume (CHRISTIAN, 1982; DONNELLY, 1991; LIMA, 1998; MANEYRO *et al.*, 2004). Al analizar la dieta de *A. minutus* y *A. fulguritus*, con la registrada para otras especies de la familia Dendrobatidae, se nota que existe una tendencia con el patrón cuyo ítem dietético más importante es las hormigas (DARST *et al.*, 2005).

## CONCLUSIONES

Los índices de importancia relativa y jerarquización permitieron determinar que las especies estudiadas consumen una amplia variedad de invertebrados destacando entre estos las hormigas, ácaros y coleópteros.

La variedad numérica de las presas consumidas en las especies estudiadas podría explicar la partición del nicho trófico puesto que no se encontraron diferencias significativas entre el volumen de presas consumidas.

Para estas dos especies existen varios factores que condicionan de uno u otro modo la dieta de los individuos analizados como, por ejemplo, el tamaño de la presa y predador y el modo de forrajeo. De igual manera existen otros factores que no están relacionados directamente con la dieta, pero que también la afectan tal como el micro hábitat y la morfología.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece al profesor Darío Antonio Barahona por su colaboración en la identificación de las presas y al Grupo en Herpetología de la Universidad Tecnológica del Chocó, quienes aportaron para que esta investigación se llevara a cabo.

## REFERENCIAS

- ANDERSON, A., HAUOKOS, D. & ANDERSON, J., 1999.- Diet composition of three anurans from the Playa wetlands of northwest Texas. *Copeia*, 2: 515-520.
- ANDERSON, M.T. & MATHIS, A., 1999.- Diets of two sympatric Neotropical Salamanders, *Bolitoglossa Mexicana* and *B. rufescens*, with notes on reproduction for *B. rufescens*. *Journal of Herpetol.*, 33: 601-607.
- ARCE, D.F. & RENGIFO, M.J.T., 2013.- Dieta de *Phyllobates aurotaenia* y *Oophaga histrionica* (Anura: Dendrobatidae) en el Municipio del Alto Baudó, Chocó, Colombia. *Acta Zoológica Mexicana*, 29 (2): 255-268.
- BEARD, K.H., ESCHTRUTH, A.K., VOGT, K.A., VOGT, D.J., SCATENA, F.N., 2003.- The effects of the frog *Eleutherodactylus coqui* on invertebrates and ecosystem processes at two scales in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*, 19: 607-617.
- BEARD, K.H., VOGT, K.A., KULMATISKI, A., 2002.- Top-down effects of a terrestrial frog on forest nutrient dynamics. *Oecologia*, 133: 583-593.
- BEEBEE, T.J., 1996.- *Ecology and conservation of amphibians. Conservation Biology Series*. London: Chapman & Hall.
- BIRDSEY, G.M., LEWIN, J., HOLBROOK, J.D., SIMPSON, V.R., CUNNINGHAM, A.A. & DANPURE, C.J., 2005.- A comparative analysis of the evolutionary relationship between diet and enzyme targeting in bats, Marsupials and other mammals. *Proc Biol Sci.*, 272 (1565): 833-840.
- BOICE, R. & WILLIAMS, R.C., 1971.- Competitive feeding behavior of rana Pipiens and rana clamitans. *Anim. Behav.*, 19: 548-551.
- CABEZAS-MELARA, F.A., 1996.- *Introducción a la entomología*. Ciudad de México: Ed. Trillas.
- CALDWELL, J.P., 1996.- The evolution of the mirmecophagy and its correlates in poison dart frogs (family Dendrobatidae). *Journal of Zoology*, 240: 75-101.
- COLWELL, R.K., 2006.- *EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 8. User's Guide and application*. Disponible en: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- COOK, F.R., 1965.- Collecting and preserving amphibians' and reptiles: 128-151 (en) ANDERSON, R.M. (ed.) *Methods of collecting and preserving vertebrates Animals*. Brentwood: Oakley Press.
- CORONADO-PADILLA, R. & MÁRQUEZ-DELGADO, A., 1978.- *Introducción a la entomología. Morfología y taxonomía de los insectos*. Ciudad de México: Ed. Limusa.
- CUATRECASAS, J., 1958.- Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 10: 221-268.
- DARST, C.R., MENÉNDEZ-GUERRERO, P.A., COLOMA, L.A., CANNATELLA, D.C., 2005.- Evolution of dietary specialization and chemical defense in poison frogs (Dendrobatidae): A comparative analysis. *Am. Nat.*, 165: 56-69.

- DAZA-VACA, J.D. & CASTRO-HERRERA, F., 1999.- Hábitos alimenticios de la rana Toro (Rana Catesbeiana) Anura: Ranidae, en el valle del Cauca, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23: 265-274.
- DUELLMAN, W.E., 1967.- Courtship isolating mechanisms in Costa Rican Hyliid frogs. *Herpetologica*, 23: 169-183.
- DUELLMAN, W.E., 1978.- The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian-Ecuador. *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications*, 65: 1-352.
- DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L., 1986.- *Biology of the amphibians*. New York: McGraw-Hill.
- DUNHAM, A.E., 1983.- Realized niche overlap resource abundance and intensity of interspecific competition: 261-280 (en) HUEY, R.B., PIANKA, E. & SCHOENER, T. (eds.) *Lizard ecology: Studies of a model organism*. Cambridge: Harvard University Press.
- DURANT, P. & DOLE, J.W., 1974.- Food of *Atelopus oxyrinchus* (Anura Dendrobatidae) in a Venezuelan cloud forest. *Herpetologia*, 30: 183-187.
- DURANT, P. & DOLE, J.W., 1976.- Información sobre la ecología de *Atelopus Oxyrinchus* (salientia: atelopodidae) en el bosque nublado de san Eusebio, Estado Mérida. *Revista Forestal Venezolana*, 83-91.
- ESLAVA, J., 1994.- Acerca de la distribución espacio-temporal de la precipitación en la región del Pacífico Colombiano. *Atmosfera*, 22: 71-80.
- ESLAVA, J., 1994.- Características térmicas de la región del Pacífico Colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 19 (72): 81-93.
- FLOWERS, M. & BRENT, M.G., 1995.- Prey Selectivity and Size-Specific Diet Changes in *Bufo cognatus* and *B. woodhousii* during Early Postmetamorphic Ontogeny. *Journal of Herpetology*, 29: 608-612.
- FORERO, E. & GENTRY, A.H., 1989.- *Lista anotada de las plantas del Departamento del Chocó, Colombia*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- GÓMEZ-FERNÁNDEZ, D., 2013.- Análisis trófico de *Andinobates minutus* (Anura: Dendrobatidae) en un bosque húmedo Tropical de la isla la Palma, Colombia. *Caldasia*, 35 (2): 325-332.
- GUIX, J.C., 1993.- Hábitat y alimentación de *Bufo paracnemis* en una región semiárida del nordeste de Brasil, durante el período de reproducción. *Revista Española Herpetología*, 7: 65-73.
- HEYER, W.R. & BELLIN, M.S., 1973.- Ecological notes on five sympatric Leptodactylus (Amphibia, leptodactylidae) from Ecuador. *Herpetologica*, 29 (1): 66-72.
- HURTUBIA, J., 1973.- Trophic diversity measurement in sympatric predatory species. *Ecology*, 54: 885-890.
- KOVÁCS, T. & TÖRÖK, J., 1997.- Determination of minimum sample size to estimate diet diversity in anuran species. *Herpetological Journal*, 7: 43-47.
- KRZYSIK, A.J., 1979.- Resource allocation, coexistence, and the niche structure of a streambank salamander community. *Ecological Monographs*, 49: 173-194.
- LAJMANOVICH, R.C., 1995.- Relaciones tróficas de Bufónidos (Anura, Bufonidae) en ambientes del Río Paraná, Argentina. *Alytes*, 13 (3): 87-103.
- LAJMANOVICH, R.C., 1996.- Dinámica trófica de juveniles de *Leptodactylus ocellatus* (Anura: Leptodactylidae), en una isla del Paraná, santa fe, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 10 (1-2): 11-23.
- LAMB, T., 1984.- The influence of sex and breeding condition on microhabitat selection and diet in the Pig Frog *Rana grylio*. *American Midland Naturalist*, 111: 311-318.
- LEVINS, R., 1968.- *Evolution in changing environments: Some theoretical explorations*. New Jersey: Princeton University Press.
- LIMA, A.P. & MOREIRA, G., 1993.- Effects of prey size and foraging mode on the ontogenetic change in feeding niche of *Colostethus stephens* (Anura: Dendrobatidae). *Oecologia*, 95: 93-102.
- MANEYRO, R., NAYA, D.E., ROSA, I., CANAVERO, A. & CAMARGO, A., 2004.- Diet of the South American frog *Leptodactylus ocellatus* (Anura, Leptodactylidae) in Uruguay. *Iheringia Sér. Zool.*, 94 (1): 57-61.
- MARTORI, A., 1991.- Alimentación de los adultos de *Euproctus asper* (Dugés 1853) en la montaña media del Pirineo catalán (España). *Revista Española de Herpetología*, 5: 23-36.
- MESA, N. & ZULUAGA, J., 1995.- *Guía básica para identificación de familias de insectos*. Palmira: Departamento de Agricultura sede Palmira.
- MURPHY, C.H.R., 1992.- The mating of the barking treefrog (*Hyla gratiosa*): Thesis, Cornell University.
- NÚÑEZ, H., LABRA, M.A. & YAÑES, J., 1982.- Hábitos alimenticios de dos poblaciones andinas de *Bufo spinulosus* Wiegmann, 1835 (Anura: Bufonidae). *Boletín Museo Nacional de Historia Natural de Chile*, 39: 81-91.
- PARMELEE, J.R., 1999.- Trophic ecology of a Tropical Anuran Assemblage. *Scientific Papers Natural History Museum*, 11: 1-59.
- PATLA, D.A. & PETERSON, C.R., 2003.- *Monitoring and Inventory amphibians and reptiles, Great Yellowstone Network: Grand Teton and Yellowstone National Parks*. Pocatello: Idaho State University.
- PINKAS, L., OLIPHANT, M. & IVERSON, I., 1971.- Food habitat of albacore, Bluefin Tuna, and bonito in California waters. *California Department of Fish and Game Bulletin*, 152: 1-350.
- PIÑERO, J. & DURANT, P., 1993.- Dieta y hábitat de una comunidad de anuros de selva nublada en Los Andes Merideños. *Ecotrópicos*, 6: 1-12.
- POVEDA, I.C., ROJAS-PULIDO, C.A., RUEDAS-LLERAS, A. & RANGEL-CHURIO, J.O., 2004.- El Chocó Biogeográfico: ambiente físico: 1-21 (en) RANGEL-CH., J.O. (ed.) *La biodiversidad de Colombia*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- RANGEL-CH., J.O. & LOWY-C., P.D., 1993.- Tipos de vegetación y rasgos fitogeográficos: 184-198 (en) LEYVA, P. (ed.) *Colombia pacífico. Tomo I*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- SCHOENER, T.W., 1989.- Should hindgut contents be included in lizard dietary compilations? *Journal of Herpetology*, 23: 455-458.
- SHREVE, B., 1935.- En un nuevo teiid y Amphibia de Panamá, Ecuador y Paraguay. *Boston Society of Natural History*, 8: 209-218.
- SILVERSTONE, P.A., 1973.- Observations on the behavior and Ecology of a Colombian poison-arrow frog, the Kókoé-pá (*Dendrobates histrionicus* berthold). *Herpetologica*, 29 (4): 295-301.
- TOFT, C.A., 1980.- Feeding ecology of thirteen syntopic species of Anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia*, 45: 131-141.
- TOFT, C.A., 1981.- Feeding ecology of Panamanian litter anurans: Patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology*, 15: 139-144.

- TOFT, C.A., 1985.- Resource partitioning in Amphibians and Reptiles. *Copeia*, 1: 1-21.
- WHITTAKER, JR. J.O., RUBIN, D. & MUNSEE, J.R., 1977.- Observations on food habits of four species of Spadefoot toad, genus *Scaphiopus*. *Herpetologica*, 33: 468-475.
- WHILES, M.R., LIPS, K.R., PRINGLE, C.M., KILHAM, S.S., BIXBY, R.J., BRENES, R., et al., 2006.- The effects of amphibian population declines on the structure and function of Neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4: 27-34.
- WELLS, K.D., 1978.- Territoriality in the green frog (*Rana clamitans*): Vocalizations and agonistic behavior. *Anim. Behav.*, 26: 1051-1063.
- ZUG, G.R. & ZUG, P.B., 1979. - The marine toad, *Bufo marinus*: A natural history resumé of native populations. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 284: 1-58.