

**ASPECTOS DE LA HISTORIA NATURAL Y DEMOGRAFÍA DE LA RANA
DARDO ANDINA, *ANDINOBTES OPISTHOMELAS* (DENDROBATIDAE)**

Juan David Loaiza Piedrahíta

UNIVERSIDAD DE ANTIOQUIA

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

MEDELLÍN

2013

ASPECTOS DE LA HISTORIA NATURAL Y DEMOGRAFÍA DE LA RANA DARDO
ANDINA (*ANDINOBATES OPISTHOMELAS*, DENDROBATIDAE)

JUAN DAVID LOAIZA PIEDRAHÍTA

Trabajo de Grado

Presentado como requisito para obtener el título de Biólogo

Asesores:

Brian C. Book

PhD, Ethology

Vivian P. Páez

PhD, Ecology, Behavior and Evolution

UNIVERSIDAD DE ANTIOQUIA

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

MEDELLÍN

2013

AGRADECIMIENTOS

Principalmente quiero agradecer a los profesores Brian C. Book y Vivian P. Páez por su asesoría y apoyo durante todo el tiempo de este trabajo de grado, que con su experiencia, recomendaciones y buenos consejos, permitieron hacer de este proceso un camino lleno de aprendizaje y crecimiento personal. Por otra parte, quiero agradecer enormemente a la empresa EPM, específicamente al Jefe el Área Ambiental, Jaime Trujillo Delgado quien autorizo toda la ayuda logística necesaria para el trabajo de campo del proyecto; a la bióloga Úrsula Jaramillo, quien fue pieza fundamental para la gestión de esta logística; a Víctor Sepúlveda, que sin su interés y apoyo, no hubiera podido acceder a las personas necesarias para el apoyo por parte de la empresa. A los funcionarios y contratistas de EPM del embalse El Peñol-Guatapé, especialmente al Ingeniero Juan Gabriel, a John Jairo, a don Abelardo y su familia, Elkin y “Hueso” que me acompañaron en los días de muestreo; a los conductores de las lanchas, Jair (siempre con su perro Rambo) y Bolívar.

A la organización Idea Wild por la ayuda brindada en cuanto a los equipos necesarios para el estudio, como el GPS y la cámara digital.

También quiero agradecer a los miembros del GHA (Carlos, a Charlie, Laura Pinto, Isa, Adri, Juan pa, Maria Isabel, Laura Vargas del grupo de Mastozoología, entre otros) por su apoyo y ayuda desinteresada, a los demás profesores que me encontré en esta hermosa carrera y que me contagiaron de su sed de conocimiento en diferentes áreas de la biología (John Jairo, Juan Manuel Daza, Juan Parra, Sergio Solari, Manuel, Callejas, Sandra Pérez, Cristina, entre otros).

Por último y no menos importantes, agradecer a mi familia, a mis padres por ser el apoyo más grande, y a Yenny López por sus grandes consejos, por estar a mi lado y poder contar con ella siempre.

TABLA DE CONTENIDO

1. RESUMEN	09
2. INTRODUCCIÓN	10
3. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA	15
4. HIPÓTESIS	16
5. OBJETIVOS	17
5.1 Objetivo general.....	17
5.2 Objetivos específicos.....	17
6. JUSTIFICACIÓN	18
7. MATERIALES Y MÉTODOS	20
7.1 Área de Estudio.....	20
7.2 Captura de Individuos.....	22
7.3 Medidas.....	23
7.4 Marcaje.....	24
7.5 Análisis de Datos.....	24
7.5.1 Historia Natural e Historia de vida.....	24
7.5.2 Captura-Recaptura.....	27
7.5.3 Proyección de Crecimiento Poblacional.....	32
8. RESULTADOS	35
8.1 Historia Natural e Historia de vida.....	35
8.2 Captura-Recaptura.....	41
8.3 Proyección de Crecimiento Poblacional.....	49

9. DISCUSIÓN.....	53
9.1 Historia Natural e Historia de vida.....	53
9.2 Captura-Recaptura.....	55
9.3 Proyección de Crecimiento Poblacional.....	60
10. RECOMENDACIONES.....	62
11. CONCLUSIÓN.....	63
12. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	64

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Modelos para evaluar la diferencia entre matrices de datos “Seguros” y “No seguros” en el programa MARK, y su explicación en base al efecto de los sitios (pasto y bosque) sobre sobrevivencia semanal (Φ) y detectabilidad (p), y su variabilidad en el tiempo.....	29
Tabla 2. Lista de modelos usados para evaluar la matriz 3 de datos en el programa MARK, y su explicación en base el efecto de los sitios (pasto y bosque) y variabilidad en el tiempo sobre sobrevivencia (Φ) y detectabilidad (p), incorporando clases de tamaño (Juveniles, Juv; Adultos de sexo indeterminado, ANA; Machos adultos, MAR).....	31
Tabla 3. Lista de modelos usados para evaluar la matriz 4 de datos en el programa MARK, y su explicación en base el efecto de los sitios (pasto y bosque) y variabilidad en el tiempo sobre sobrevivencia (Φ) y detectabilidad (p), incorporando clases de adultos (Adultos de sexo indeterminado, ANA; Machos adultos, MAR).....	32
Tabla 4. Resumen de encuentros por semana (cada salida), promedio por salida de temperatura a nivel del suelo y promedio humedad relativa de sustrato.....	35
Tabla 5. Total de encuentros por meses de muestreo.....	36
Tabla 6. Proporción de encuentros para cada clase de tamaño, incluyendo los renacuajos.....	41
Tabla 7. Ajuste de modelos evaluados para la matriz de recapturas “seguras” (Matriz 1, explicación de modelos en la Tabla 1).....	42

Tabla 8. Estimación de Φ y p para el periodo de muestreo bajo el modelo $\Phi(-\text{sitios})p(-\text{sitio})$ para la matriz 1 (recapturas “Seguras”).....	43
Tabla 9. Ajuste de modelos evaluados para la matriz de recapturas “No seguras” (Matriz 2, explicación de modelos en la Tabla 1).....	44
Tabla 10. Estimación de Φ y p bajo el modelo $\Phi(.)p(t)$ para la matriz 2 (recapturas “No seguras”).....	45
Tabla 11. Ajuste de modelos evaluados para la matriz de recapturas teniendo en cuenta las clases de tamaño (Matriz 3, explicación de modelos en la Tabla 2).....	46
Tabla 12. Estimación de Φ y p bajo el modelo $\Phi (-\text{sitios}-\text{Juv}-\text{ANA}-\text{MAR})p(-\text{sitios}-\text{Juv}-\text{ANA}-\text{MAR})$ para la matriz 3 (Separado por clases de tamaño).....	47
Tabla 13. Ajuste de modelos evaluados para la matriz de recapturas teniendo en cuenta las clases de tamaño, sin los juveniles (Matriz 4, explicación de modelos en la Tabla 3).....	48
Tabla 14. Estimación de Φ y p bajo el modelo $\Phi(-\text{sitios}-\text{ANA}-\text{MAR})p(-\text{sitios}-\text{ANA}-\text{MAR})$ para la matriz 4 (Separado por clases de tamaño, excluyendo los juveniles).....	49
Tabla 15. Encuentros mensuales (N), detectabilidad (p), encuentros mensuales esperados (\tilde{N}), tasas de crecimiento (λ), logaritmo natural de la tasa de crecimiento ($\text{LN}(\lambda)$), λ promedio y varianza para las clases de adultos ANA y MAR.....	50

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica de la Isla del Sol.....	21
Figura 2. a) Reconocimiento de recaptura “segura” entre dos fotografías de salidas en diferente momento. b) Recaptura “no segura” entre dos fotografías de salidas en diferente momento.....	25
Figura 3. Saco bucal presente en uno de los individuos capturados.....	26
Figura 4. a) Cantidad de encuentros por semana y b) Cantidad de encuentros por mes; se marca las épocas de lluvia y secas según el patrón de precipitación bimodal para la zona..	37
Figura 5. a) Gráfica de temperatura a la altura del suelo para cada individuo registrado con su línea de tendencia media b) Gráfica de humedad relativa para cada individuo registrado, con su línea de tendencia media.....	38
Figura 6. a) Regresión lineal que indica la relación entre la temperatura promedio por salida y la cantidad de encuentros. b) Regresión lineal que indica la relación entre la humedad promedio por salida y la cantidad de encuentros.....	39
Figura 7. Distribución de tamaños medidos en LRC para el total del muestreo; se observa el punto de corte para individuos adultos y juveniles.....	40
Figura 8. Proyección de 100 distintos escenarios de crecimiento poblacional para un tiempo de 12 meses teniendo en cuenta la tasa de crecimiento promedio y su varianza para a) MAR y para b) ANA.....	51
Figura 9. Distribución de frecuencias de LN (λ) para las modelaciones de a) MAR y b) ANA.....	52

1. RESUMEN

Andinobates opisthomelas es una especie catalogada en la categoría vulnerable (VU) por la IUCN debido a su decrecimiento poblacional, endemismo y distribución restringida; por lo que la información poblacional, de historia de vida y natural es útil para comenzar a generar planes de conservación para esta especie o especies relacionadas de una manera fundamentada en su biología y eficiente. Una de las poblaciones de esta especie, ubicada en la Isla del Sol en el embalse El Peñol-Guatapé, en el Oriente Antioqueño, es un modelo interesante para obtener este tipo de información, ya que al encontrarse aislada, está bajo presiones antrópicas menos severas que las poblaciones continentales. Por medio de análisis simples se determinaron características como fecundidad y tamaño mínimo reproductivo; por otra parte, usando un método no invasivo de marca-recaptura con foto-identificación (PIM), se generó un análisis poblacional por medio del efecto de los tipos de hábitat y de diferentes categorías dentro de la población en las tasas vitales; revelando un efecto negativo de la modificación del bosque nativo sobre la sobrevivencia, y las diferencias de estas tasas entre juveniles, adultos reproductivamente inactivos y adultos machos reproductivos, estos últimos presentando la menor sobrevivencia. Por último se realizó un análisis de proyección poblacional, determinando una tasa de crecimiento promedio y su varianza por el tiempo del estudio, la cual mostró que la población de este lugar es una población estable sin indicios de decrecimiento.

2. INTRODUCCIÓN

La pérdida de la biodiversidad es un fenómeno que afecta el funcionamiento normal de cualquier tipo de ecosistema. En anfibios, la evidencia de este fenómeno fue registrada por diversos estudios desde el año 1989 (Gross, 2009). En los últimos años, las tasas de disminución de poblaciones de muchas especies han tomado un incremento exagerado, con informes que reflejan una alta tasa de pérdida, tanto de poblaciones, como del tamaño total en las áreas de distribución de las especies (Blaustein *et al.*, 1994).

La mayoría de estudios realizados en anfibios que ilustran esta pérdida se basan en inventarios de especies en una zona determinada, su monitoreo y experimentación (Stebbins y Cohen, 1995; Blaustein *et al.*, 1998). Estos estudios son importantes e informativos para el conocimiento del estado actual de la diversidad de anfibios, pero no nos informan que tipo de manejo de las dinámicas poblacionales pueden ayudar a su recuperación o que efectos demográficos afectan en mayor o menor medida la estabilidad de una población.

Las dinámicas mencionadas anteriormente pueden ser evaluadas por medio de análisis de estructura poblacional con información sobre fecundidad, sobrevivencia, tasa de crecimiento y abundancia poblacional, por los cuales, posteriormente, se puede acceder a pruebas de sensibilidad y elasticidad que soportan la dirección de esfuerzos de conservación a estadios específicos de la estructura poblacional (Biek *et al.*, 2002; Schmidt, 2003).

La conservación de especies amenazadas en Colombia ha sido acogida como una prioridad de trabajo en el Plan de Acción Nacional en Biodiversidad (PANB), mediante la

ratificación de los tratados de Convención de Diversidad Biológica, CITES y Biota amenazada (IUCN), adoptados en la legislación nacional mediante las Leyes 17/1981, 99/1993, 165/1994, 357/1997, 812/2003 y 216/2003. Esta reglamentación define las acciones, los responsables, los recursos y la infraestructura para su ejecución y evaluación (Kattan *et al.*, 2005). Esto ratifica la importancia de trabajos que desencadenen respuestas contrarias a los efectos antrópicos sobre el decrecimiento de la biodiversidad, con un mayor enfoque a las especies endémicas (Marín-Gómez y Gómez-Hoyos, 2011).

En anuros, los trabajos poblacionales deben tener en cuenta el ciclo de vida complejo, ya que incluyen cambios ontogénicos abruptos individuales en la morfología, fisiología y el comportamiento asociado con los cambios de hábitat (Wilbur, 1980); por esta razón, la mayoría de los análisis demográficos para este grupo taxonómico involucra la estructuración de la población para la construcción de tablas de vida, en donde se tiene en cuenta las diferentes etapas ontogénicas y sus parámetros de sobrevivencia, fecundidad y mortalidad específicas para cada clase de edad. Las tablas de vida y la estructura de la población se realiza más comúnmente por medio de la relación de tamaños entre los individuos y su capacidad reproductiva, dando así resultados satisfactorios que posteriormente pueden ser usados en análisis y experimentos que nos muestren la dirección más conveniente de los esfuerzos de conservación para los anuros (Gillespie, 2010).

En cuanto a la familia Dendrobatidae, especialmente en especies de la subfamilia Dendrobatinae, se han hecho estudios poblacionales para los géneros *Oophaga* (e.g., Pröhl, 2001; Donnelly, 1989; Cooper *et al.*, 2009) y *Dendrobates* (e.g., Summers y Amos, 1996; Master, 1998; Silverstone, 1973). Estos estudios revelaron información importante de reacciones poblacionales a diferentes experimentaciones, tanto de disposición de alimento

como experimentos reproductivos; también aportaron conocimiento en observaciones comportamentales de diversas poblaciones; sin embargo, la información sobre estructura poblacional y dinámica demográfica natural es nula.

Dentro del género *Andinobates* existe un estudio de la ecología de *A. virolinensis* (Valderrama-Vernaza *et al.*, 2010), en el cual documentaron un rango de madurez sexual para los dos sexos de aproximadamente 16 mm en longitud rostro-cloaca (LRC), aunque las hembras alcanzaron tamaños significativamente mayores que los machos. También se sugiere que esta especie tiene reproducción continua que demanda la explotación permanente de recursos de agua para el desarrollo de los huevos y renacuajos, característica ecológica que comparten con *A. opisthomelas*.

Otros estudios con especies cercanas al género han documentado aspectos de historia natural tales como lugares de oviposición, en donde las charcas temporales más cercanas al suelo son los lugares de preferencia para el desarrollo de los huevos en la especie *Ranitomeya biolat* (Von May *et al.*, 2009), sugiriendo así un factor importante para la dinámica reproductiva de especies con este tipo de comportamiento.

Andinobates opisthomelas es una especie descrita por Boulenger en el año 1899, pertenece a la familia Dendrobatidae y se distribuye desde el flanco occidental de la Cordillera Central en el departamento de Antioquia y el flanco oriental de la misma cordillera en el departamento de Caldas (Colombia).

Esta especie es caracterizada por una coloración aposemática y una alta toxicidad. También tienen un comportamiento diurno y un comportamiento parental bastante elaborado (Twomey y Brown, 2009); *A. opisthomelas* puede encontrarse en la hojarasca del bosque

montano húmedo y en los troncos de los árboles del bosque primario. Sus huevos son depositados en la hojarasca y posteriormente, después de la eclosión, los renacuajos son cargados por el macho en su dorso hacia algún cuerpo de agua cercano (e.g., pequeñas charcas o plantas epífitas; Ramírez *et al.*, 2004).

Las mayores amenazas para la conservación de esta especie son la degradación y pérdida de hábitat debido a la agricultura, la explotación forestal e incendios, la contaminación como resultado de la fumigación de cultivos, e incluso la extracción ilegal para tráfico de fauna (IUCN, 2011); razones por la cual se clasifica como Vulnerable (VU) a la extinción, y se encuentra indexada en el apéndice II del CITES.

El conocimiento de las características demográficas de esta especie aún es muy restringido, conociéndose dos estudios realizados por Silva (2007) y Ríos (2011); en el primero, realizado en los bosques de la Reserva Natural de las Aves Arrierito Antioqueño ubicada al sur-oriente del municipio de Anorí, se resaltan algunos aspectos poblacionales tales como la proporción de adultos y juveniles, y diferencias entre dos hábitats muestreados, encontrando que la población de *A. opisthomelas* presenta densidades más altas en las épocas húmedas del año. A excepción de este estudio, no existe información sobre su ecología, aspectos demográficos y el estado de conservación del hábitat de esta especie (Galeano y Urbina, 2003; Gutiérrez-C, 2005); de este estudio, solo está disponible el resumen en la página web de la organización ProAves, ya que no fue publicado.

En el estudio de Ríos (2011), realizado en cuatro bosques del Oriente Antioqueño (El Carmen de Viboral, Vereda El Tronco en Guatapé, y las Islas Cantarina y del Sol dentro del embalse El Peñol-Guatapé), se determinó la asociación entre la densidad poblacional de

Andinobates opisthomelas con las variables ambientales y de hábitat, en el cual se evidenció el efecto de las modificaciones de los bosques nativos por plantaciones de pino, en donde la densidad poblacional fue significativamente más baja.

Muchos estudios poblacionales requieren que los individuos sean identificados para poder realizar inferencias de observaciones repetidas o para eliminar pseudoreplicas antes de un análisis. Para anfibios, el método más usado para identificación individual es marcarlos por medio del corte de falanges, donde individuos capturados son marcados con una combinación única de falanges amputadas que corresponden a un código alfanumérico único (Hero, 1989; Waichman, 1992). Este método es rápido, fácil, económico y de uso establecido por décadas. Sin embargo, existen objeciones éticas y metodológicas (Perry *et al.*, 2011) que han dado lugar al uso de otros métodos artificiales para marcar anfibios (e.g., marcas externas, marcas pasivas internas, lazos, tatuajes, elastómeros subcutáneos), pero también estos métodos comparten algunos de los mismos problemas que el corte de falanges, o presentan consecuencias peores (Zaffaroni *et al.*, 2012).

Un método alternativo de fácil ejecución en campo, no muy costoso y fiable que evita esos métodos artificiales, es el Método de Foto-Identificación (Photo-Identification Method, PIM), el cual usa fotografías como única marca natural; sin embargo, este método necesita de una alta habilidad del investigador para identificar los individuos, si se hace de manera manual, lo que puede ser muy efectivo para pequeñas bases de datos fotográficos, pero bastante impreciso cuando estas van creciendo, razón por la cual es necesario un sistema algorítmico de pareo de imágenes (Kelly, 2001; Arzoumanian *et al.*, 2005; Speed *et al.*, 2007).

3. FORMULACIÓN DEL PROBLEMA

Amphibia es la Clase de vertebrados que en el momento está pasando por la mayor tasa de pérdida de especies que se ha registrado (McCallum, 2007), llegando al punto en que la tercera parte de estas especies se encuentra en algún grado de amenaza de extinción (Stuart *et al.*, 2004), por lo que es necesario tomar medidas al respecto, tales como planes de conservación de especies o de los hábitats donde se encuentran, que ayuden a diezmar el problema de la disminución dramática en la diversidad de especies y las abundancias poblacionales.

Para realizar un plan de conservación para cualquier especie es necesario realizar investigación que nos brinden la información del estado demográfico de la especie en cuestión y, además, se debe tener conocimiento anterior acerca de la historia natural de la especie, ya que este aspecto afecta enormemente las estrategias a tomar en el momento de decidir un plan de acción para evitar la disminución de una especie. En anuros, por lo expuesto anteriormente, es necesario por parte de los investigadores agilizar la generación de bases teóricas y prácticas para llevar a cabo la conservación de las poblaciones en peligro.

Andinobates opisthomelas es una especie de anuro endémica de Colombia, en estado Vulnerable (IUCN, 2011), por lo que es necesario tener un conocimiento más detallado de esta especie, tanto de historia natural como de aspectos demográficos que ayuden y aporten posteriormente a esfuerzos de conservación y sirvan de modelo para otras especies de anfibios.

Por lo anterior, este trabajo pretende responder la siguiente pregunta: ¿Cuál es el estado de una población de *Andinobates opisthomelas*, teniendo en cuenta la abundancia y la proyección de crecimiento poblacional; y qué aspectos no descritos de la historia natural e historia de vida se pueden conocer a través de la estructuración de dicha población?

El Oriente Antioqueño es un lugar donde las poblaciones de *A. opisthomelas* se encuentran agregadas en zonas específicas, lo que hace de la región un lugar propicio del cual se pueden extraer una cantidad de datos significativa para hacer inferencias del estado poblacional en cuanto a abundancia y proyección de la población y además analizar aspectos de la historia de vida e historia natural aún no descritos para la especie. Específicamente, el municipio de Guatapé tiene como principales objetivos mantenerse como destino turístico. Por lo tanto, es necesario la construcción de infraestructura en diversos lugares cerca al embalse el Peñol-Guatapé, Antioquia (POT, 2011), acciones que pueden afectar la biodiversidad de la zona. Por eso, se realizó este proyecto en esta zona del Oriente Antioqueño.

4. HIPÓTESIS:

Si la población de estudio de *A. opisthomelas* se ve afectada por la dinámica antrópica en los bosques remanentes del embalse El Peñol-Guatapé, estos procesos se reflejarán, con proyecciones de decrecimiento, en la dinámica poblacional, siendo este patrón consecuente con la tendencia general de la especie.

5. OBJETIVOS:

5.1 Objetivo general:

Conocer el estado demográfico de una población de la rana endémica *A. opisthomelas*; y registrar nuevos aspectos de la historia natural y la estrategia de vida de esta especie.

5.2 Objetivos específicos:

- Examinar los efectos en cuanto a rigurosidad de detección de recapturas por medio de PIM (Photo-Identification Method) sobre la determinación de modelos de sobrevivencia y detectabilidad.
- Determinar características de la historia de vida de la población de *A. opisthomelas* tales como Tamaño Mínimo Reproductivo (TMR) y fecundidad.
- Realizar la estimación de la sobrevivencia y detectabilidad de la población bajo distintos modelos que difieren en cuanto a sitio, tiempo de muestreo y clases de tamaño.
- Describir aspectos de uso del hábitat observados en los individuos de *A. opisthomelas* durante el tiempo de muestreo en cuanto a temperatura y humedad de microhábitat.
- Realizar una proyección del crecimiento poblacional para inferir una tendencia de crecimiento o decrecimiento en la población.

6. JUSTIFICACIÓN

Andinobates opisthomelas es una especie endémica de Colombia que se encuentra entre la Cordillera Central y Occidental en el departamento de Antioquia y llega hasta el flanco oriental de la Cordillera Central en el departamento de Caldas (entre los 1160 y 2200 msnm) (IUCN, 2011). Todo su rango de distribución ha sufrido de efectos antrópicos, principalmente deforestación y contaminación del ambiente, que hace que los estudios del estado de las poblaciones existentes de la especie sean prioritarios.

El estudio de las poblaciones de *A. opisthomelas* presenta grande importancia en varios aspectos, uno de ellos es el endemismo y la distribución de esta especie en áreas relativamente pequeñas, lo que la hace más vulnerable a la desaparición y por tanto es necesario actuar rápidamente; y otro es que esta especie, como la mayoría de las especies de la familia Dendrobatidae, se caracterizan por un comportamiento territorialista, en donde los machos son los que cuidan un área determinada, en la cual se encuentran los huevos previamente fecundados, normalmente ubicados en plantas epifitas o en la hojarasca; este fenómeno comportamental puede facilitar el estudio de su dinámica poblacional, ya que con el registro de los primeros estadios de vida y la asignación de parentales se puede hacer una estructuración poblacional más verosímil, permitiendo así un análisis completo basado en tablas de vida que posteriormente se puede usar para hacer un análisis de proyección por un modelo matricial (Caswell,2001), pero también hace a estas especies bastante susceptibles a las modificaciones de su hábitat.

Toda esta información demográfica de *A. opisthomelas*, junto con parámetros de la historia de vida e historia natural, como tamaño de madurez sexual y usos del hábitat, pueden

proporcionar bases sólidas para posteriores planes de conservación de especies cercanamente emparentadas que tiendan al decrecimiento, ya que compartirían características comportamentales y de hábitat que pueden servir como modelo para agilizar la protección de especies.

Las acciones dirigidas a la conservación de anfibios son fundamentales, ya que son componentes relevantes en la dinámica de los ecosistemas continentales; además, constituyen un excelente grupo bio-indicador, debido a que su presencia o ausencia y densidad poblacional reflejan el estado y calidad de los ecosistemas (Rueda-Almonacid *et al.*, 2004).

7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1 Área de estudio.

La población de *A. opisthomelas* estudiada en este proyecto se ubica en el altiplano del Oriente Antioqueño; esta región se encuentra al extremo norte de la Cordillera Central Andina Colombiana (5,75 a 6,33 N y -75,08 a -75,58 O). La región posee un rango altitudinal entre 1900-2500 msnm y una temperatura media que varía entre 13 y 18°C. (Ríos *et al.*, 2011).

Específicamente, el estudio se llevó a cabo en una isla del embalse El Peñol-Guatapé, el cuál comprende mayormente el cauce del antiguo río Nare (Roldan, 2009) con una extensión de 6240 ha (EPM-ESP, 1993). La represa tiene una gran cantidad de islas con parches de bosque clasificado como de transición entre el Premontano y Montano Bajo Tropical según la nomenclatura de Holdridge (1978), con una humedad alta debido al régimen de precipitación, el cual es de 2300 mm anual en un patrón bimodal, con tiempo lluvioso entre abril – mayo y agosto – octubre (Montoya-M, 2008; Centro de investigaciones ambientales y de ingeniería, 1993). La isla es llamada “Isla del Sol”, la cual posee una altitud promedio de 1936 msnm con un área de 8,5 hectáreas, se encuentra en las coordenadas 6,2744 N,-75,1889 O, con una distancia de 5,4 km de la cabecera urbana del municipio de Guatapé y pertenece a la Jurisdicción del municipio de El Peñol (Figura 1).

La isla se encuentra cubierta en un 70 % por bosque en sucesión secundaria, que según la familia que habita la Isla, anteriormente se usaba para extracción de madera de manera no comercial; está un 20 % cubierta por plantaciones de pino no usadas para uso comercial; y un 10 % cubierta por pastos resultantes de plantaciones de frutas para subsistencia de la

familia que la habita. La Isla del Sol se encuentra aislada, por el agua del embalse, desde 1978, año en que se culmina la segunda etapa de la construcción de la central hidroeléctrica El Peñol-Guatapé (Ríos *et al.*, 2011). Las condiciones climáticas del lugar y la posición geográfica, junto con el aislamiento por parte del cuerpo de agua, hace de esta isla un ambiente muy propicio para evaluaciones demográficas en donde se asume la presencia de una población cerrada, donde los eventos de inmigración y emigración son despreciables; y los modelos a usar para la estimación de la abundancia estarán menos sesgados, ya que se cumple, de manera práctica, algunos de los supuestos dentro de los modelos usados, en donde el flujo de individuos tanto de entrada como de salida de la población no se tienen en cuenta.

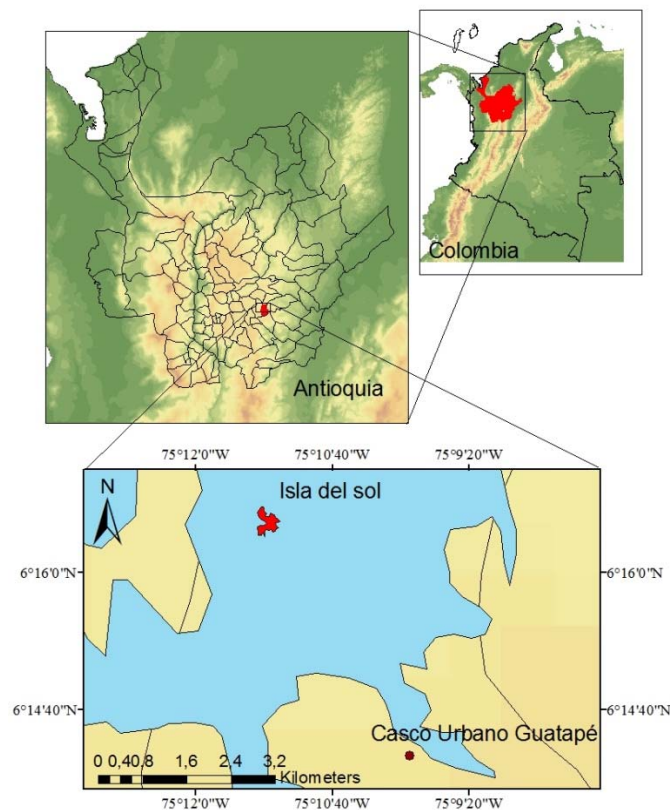


Figura 1. Ubicación geográfica de la Isla del Sol.

7.2 Captura de individuos

El trabajo de campo se realizó entre el 2 de mayo de 2012 hasta el 24 de octubre del mismo año, con salidas de campo (generalmente semanales), observando la población tanto en época seca como en época de lluvia con el fin de observar patrones poblacionales que varíen según éstas y así obtener un mayor detalle de cualquier tipo de fluctuación que en espacios de tiempo más amplios entre muestreos pueden ser ignorados. En total fueron 23 salidas de campo.

El muestreo se llevó a cabo en la isla por medio de transeptos estandarizados en tiempo de 3 horas, escogidos de manera aleatoria, logrando un muestreo del área total de la isla con dos transeptos por día (3 horas en la mañana y 3 horas en la tarde), esto basado en los datos de picos de actividad en anuros diurnos, evitando horas del medio día en donde se resguardan de las altas temperaturas. Los individuos fueron buscados por el método de Relevamiento por Encuentros Visuales (Visual Encounter Survey, VES) descrito por Crump y Scott (1994).

7.3 Medidas

Una vez encontrado cada individuo se procedió a la captura para posteriormente tomar medidas de LRC por medio de un calibrador digital y asignar sexo, en este caso, solo fue posible asignarlo si se trataba de machos reproductivos, con base en aspectos comportamentales, tales como el canto o el transporte de renacuajos; o en aspectos morfológicos como lo es el saco bucal (Duellman, 1966). Esta asignación fue útil para estimar un tamaño mínimo reproductivo (TMR) en machos, basados en el tamaño más pequeño en el cual estos individuos mostraban actividad reproductiva. También se registró

hora de captura y punto geográfico por medio de dispositivo GPS Garmin eTrex 30; sustrato (Hojarasca, Raíces, Bromelias y Pasto) y hábitat (Bosque y Pastizal); y por último la temperatura y la humedad de cada sitio de captura por medio de termohigrómetro digital.

Posterior a la toma de datos para cada individuo, se liberaron de manera inmediata en la zona del transepto ya muestreada, para asegurarse de no volver a capturar el individuo varias veces en el mismo día, ya que el promedio de movimiento de algunos dendrobatidos en un día completo es de 31.2 m² (Brown *et al.*, 2009), lo que hace difícil que el movimiento sea lo suficientemente amplio para volver a capturar la misma rana consecutivamente en un solo muestreo e incluso entre transeptos.

7.4 Marcaje

Para la obtención de las tasas vitales poblacionales y estimar la abundancia, se usó el método de marca recaptura por medio de fotografías, las cuales fueron tomadas usando una cámara digital Fujifilm S2950, del patrón de coloración ventral de los individuos (Método de Foto-Identificación, PIM; Fujiwara y Caswell H, 2001; Meekan *et al.*, 2006), ya que estos presentan un patrón único individual de manchas desde el rostro hasta la parte anterior de las extremidades traseras (Suárez-Mayorga, 1999). Usar marcas artificiales para estudios ecológicos pueden alterar el comportamiento de los individuos (e.g., Gauthier-Clerc *et al.*, 2004): fuera de esto, estas marcas se pueden perder con el tiempo, distorsionando la interpretación de los eventos de recaptura y comprometiendo los parámetros demográficos estimados. (Bradshaw *et al.*, 2000; Schwarz y Seber, 1999; Wilson y McMahon, 2006; McMahon *et al.*, 2006); por lo que el reconocimiento por marcas naturales puede ser muy útil para algunas poblaciones (Speed *et al.*, 2007), por ejemplo la usada en este estudio.

Las fotos se evaluaron de manera manual (criterio de observador), en dos ocasiones, haciendo un pareo completo del total de individuos y el total de salidas. Las recapturas fueron reconocidas teniendo en cuenta el patrón ventral de coloración con coincidencia en cuanto a forma, tamaño y ubicación de las manchas en el individuo (Figura 2a); algunos patrones difíciles de determinar por el observador también fueron tenidos en cuenta para al final obtener tanto recapturas “seguras” y “no seguras” (figura 2b). Aunque este método tiende a ser dispendioso en tiempo y esfuerzo, es menos traumático para los individuos ya que ese evita realizar alguna intervención en el cuerpo del animal, tanto de amputación como de uso de reactivos en la piel, que pueden intervenir e influir en la sobrevivencia de los individuos o en el comportamiento de estos.

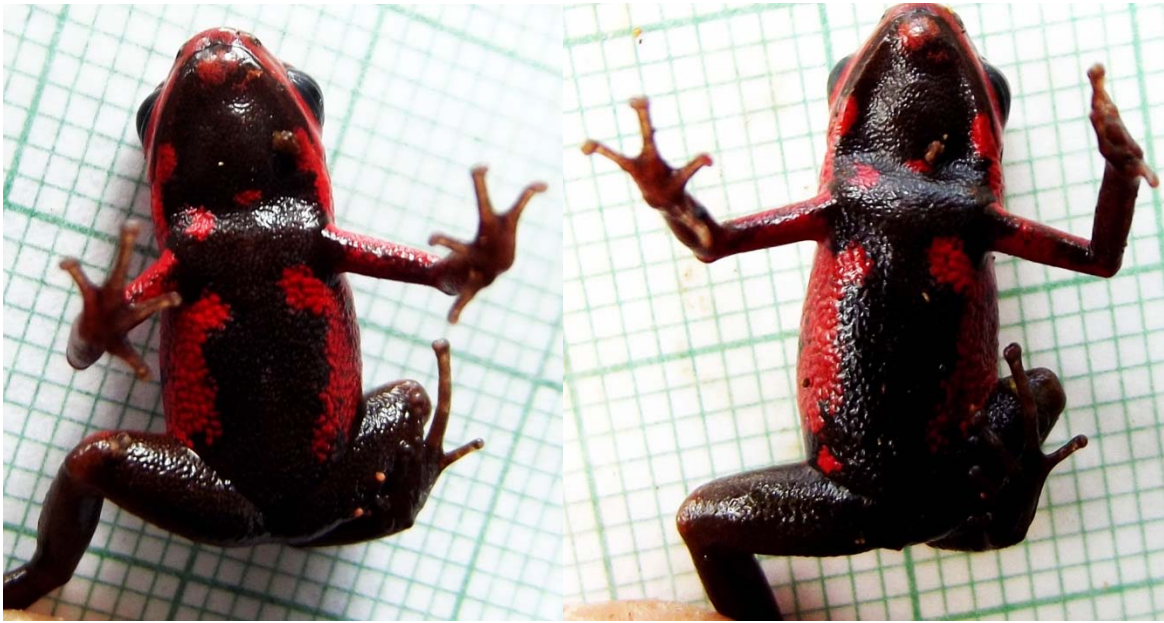
El uso de un software de foto identificación (e.g., Wild ID, I3S) no fue posible de usar ya que los algoritmos que usan no identificaron de manera confiable las recapturas de individuos del estudio, obteniendo resultados completamente distorsionados.

7.5 Análisis de datos

- 7.5.1 Historia Natural e Historia de vida

Los datos de historia natural se analizaron gráficamente por medio de histogramas para las variables discretas, como sustrato y actividad de los individuos; y las variables continuas (humedad y temperatura) por medio de regresiones con respecto a la cantidad de individuos encontrados por cada salida para evaluar su efecto en los encuentros.

a)



b)



Figura 2. a) Reconocimiento de recaptura “segura” entre dos fotografías de salidas en diferente momento. b) Recaptura “no segura” entre dos fotografías de salidas en diferente momento.

Los encuentros fueron observados previamente por medio de graficas de individuos encontrados (Ne) Vs. N° de salidas y de promedio mensual de encuentros (Ne') Vs. N° de meses.

El TMR se estableció usando el rango inferior de individuos que mostraban características tanto morfológicas (Saco bucal; Pough, 2004 ; figura 3) como comportamentales (carga de renacuajos y canto) que indicaban la actividad reproductiva de los machos de la población, y por medio de un histograma de distribución de tamaños.

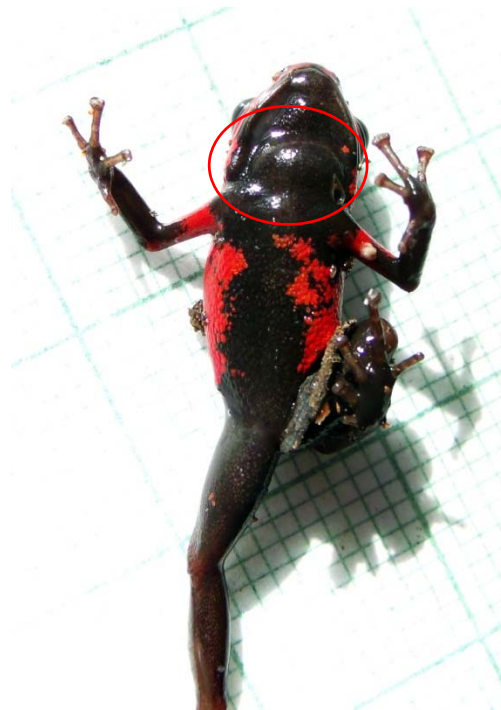


Figura 3. Saco bucal presente en uno de los individuos capturados.

Por último se estimó la natalidad de la población, usando la relación entre el número de renacuajos que cargaban los machos adultos y el número de estos que se observaron en el tiempo de muestreo, y se ajusta este valor con la sobrevivencia para esta clase de tamaño.

- 7.5.2 Captura-recaptura

Con las recapturas obtenidas, se construyeron cuatro matrices para los análisis, las primeras dos con las recapturas “Seguras” y “No seguras”, para evaluar el método de PIM usado en el reconocimiento de recapturas, en código binomial para cada salida y cada individuo (1 para captura y 0 para no captura); otra matriz se creó para diferenciar las clases de tamaño en cuanto a su supervivencia y detectabilidad, usando el TMR como límite entre adultos y juveniles, además esta matriz contenía códigos para diferenciar los adultos machos y los adultos sin determinación de sexo (Juveniles, 100; Adultos no activos, ANA, 010; Machos en actividad reproductiva, MAR, 001); y la última matriz se construyó excluyendo a los juveniles y analizando diferencias en cuanto a la sobrevivencia y detectabilidad de los machos reproductivos con respecto al resto de adultos con sexo indeterminado (porque no mostraban actividad reproductiva). A todas las matrices se les incorporaron dos variables discretas que indican el hábitat donde se encontraron los individuos con código binomial (Bosque, 01; Pastizal, 10); y una variable continua indicando la LRC. Las dos últimas matrices se construyeron basadas en los datos “seguros”, para evitar sesgos en cuanto al reconocimiento de las recapturas.

Posteriormente a la construcción de estas matrices, se ingresaron en el programa MARK (<http://www.phidot.org/software/mark/>), el cual es un programa gratuito, en calidad de modelo de marca y recaptura para proseguir a analizarlas, especificando los intervalos de cada salida y las variables tanto discretas como continuas establecidas para las matrices.

La evaluación de los datos para las matrices “Seguros” y “No seguros” se realizó bajo distintos modelos de explicación biológica (Tabla 1) con respecto a los hábitats donde se encontraron los individuos.

El software asigna a los modelos un valor de Criterio de Información de Akaike (AIC), el cual es usado para extender el método de Máxima Verosimilitud (maximum likelihood) a una situación multimodal (Akaike, 1987). En este criterio se evalúa la relación entre el número de parámetros de un modelo (K) y su valor maximizado de la función de likelihood (L):

$$AIC = 2k - 2\ln(L)$$

Posteriormente, al criterio se le incorpora una corrección para muestras finitas (AICc) en donde se agrega la relación con el tamaño de la muestra (n) y se interpreta como penalizaciones a los modelos por parámetros innecesarios (Akaike, 1973; Burnham y Anderson, 2004; Wiley y Lieberman, 2011):

$$AICc = AIC + \frac{2k(k+1)}{n-k-1}$$

Tabla 1. Modelos para evaluar la diferencia entre matrices de datos “Seguros” y “No seguros” en el programa MARK, y su explicación en base al efecto de los sitios (pasto y bosque) sobre sobrevivencia semanal (Φ) y detectabilidad (p), y su variabilidad en el tiempo.

Modelo	Explicación
$\Phi(.)p(.)$	Φ y p no varían entre sitios, y son constantes en el tiempo de muestreo
$\Phi(t)p(t)$	Φ y p no varían entre sitios, y son variables en el tiempo
$\Phi(.)p(t)$	Φ y p no varían entre sitios, Φ es constante en el tiempo de muestreo y p varía en el tiempo
$\Phi(t)p(.)$	Φ y p no varían entre sitios; Φ es variable en el tiempo y p es constante en el tiempo
$\Phi(-sitios)p(-sitio)$	Sobrevivencia (Φ) y detectabilidad (p) varían entre sitios (pasto y bosque) pero son constantes en el tiempo de muestreo
$\Phi(t-sitios)p(t-sitio)$	Φ y p varía entre sitios y varían en el tiempo
$\Phi(-sitios)p(t-sitios)$	Φ y p varían entre sitios; Φ es constante en el tiempo y p es variable en el tiempo
$\Phi(t-sitios)p(-sitios)$	Φ y p varían entre sitios; Φ es variable en el tiempo y p es constante en el tiempo
$\Phi(-sitios)p(-pasto-t-bosque)$	Φ no varía entre sitios y es constante en el tiempo; p varía entre sitios y es constante en el tiempo en pasto, pero variable en el tiempo en bosque
$\Phi(-sitios)p(t-pasto-.-bosque)$	Φ varía entre sitios y constante en el tiempo; p varía entre sitios, es variable en el tiempo en pasto pero constante en el tiempo en bosque
$\Phi(t-pasto-.-bosque)p(-sitios)$	Φ varía entre sitios y es variable en tiempo para pasto pero constante para bosque; p varía entre sitios y es constante en el tiempo
$\Phi(-pasto-t-bosque)p(-sitios)$	Φ varía entre sitios y es constante en el tiempo para pasto pero variable para bosque; p varía entre sitios y constante en el tiempo
$\Phi(t-pasto-.bosque)p(t-pasto-.bosque)$	Φ y p varían entre sitios; Φ varía en el tiempo en pasto y es constante en bosque; p varía en el tiempo en pasto y es constante en bosque
$\Phi(t-pasto-.-bosque)p(.pasto-t-bosque)$	Φ varía entre sitios, es variable en el tiempo en pasto pero constante en el tiempo en bosque; p varía entre sitios y es constante en el tiempo en pasto pero variable en el tiempo en bosque
$\Phi(t-pasto-t-bosque)p(t-pasto-.-bosque)$	Φ y p varían entre sitios; Φ es variable en el tiempo y p es variable en el tiempo en pasto, pero constante en el tiempo en bosque
$\Phi(-pasto-t-bosque)p(t-pasto-.-bosque)$	Φ varía entre sitios, es constante en el tiempo en pasto pero variable en el tiempo en bosque; p varía entre sitios y es variable en el tiempo en pasto pero constante en el tiempo en bosque
$\Phi(-pasto-t-bosque)p(-pasto-t-bosque)$	Φ varía entre sitios, es constante en el tiempo en pasto pero variable en el tiempo en bosque; p varía entre sitios y es constant en el tiempo en pasto pero variable en el tiempo en bosque
$\Phi(t-pasto-t-bosque)p(-pasto-t-bosque)$	Φ varía entre sitios, y es variable en el tiempo; p varía entre sitios y es constante en el tiempo en pasto pero variable en el tiempo en bosque
$\Phi(-pasto-t-bosque)p(t-pasto-t-bosque)$	Φ varía entre sitios, es constante en el tiempo en pasto pero variable en el tiempo en bosque; p varía entre sitios y es variable en el tiempo
$\Phi(t-pasto-.-bosque)p(t-pasto-t-bosque)$	Φ varía entre sitios, es variable en el tiempo en pasto pero constante en el tiempo en bosque; p varía entre sitios y es variable en el tiempo

Basado en los resultados arrojados por MARK en base del AICc y sus diferencias entre modelos (ΔAICc), se filtraron los modelos que más explican los datos y se usaron para determinar el efecto de la clase de tamaño (matriz 3; Tabla 2) y estado reproductivo (matriz 4; Tabla 3) en la sobrevivencia y en la detectabilidad. La matriz 4 se realizó también con el objetivo de retirar el ruido producido por los datos de juveniles ya que estos no presentaron recapturas durante el estudio.

Las estimaciones de sobrevivencia y detectabilidad que se tomaron en cuenta fueron las de los modelos con menor valor en el AICc, es decir, con menor penalización por exceso de parámetros y tamaño de la muestra, ya que son más acordes a los datos obtenidos.

Tabla 2. Lista de modelos usados para evaluar la matriz 3 de datos en el programa MARK, y su explicación en base el efecto de los sitios (pasto y bosque) y variabilidad en el tiempo sobre sobrevivencia (Φ) y detectabilidad (p), incorporando clases de tamaño (Juveniles, Juv; Adultos de sexo indeterminado, ANA; Machos adultos, MAR).

Modelo	Explicación
$\Phi(.)p(.)$	Φ y p no varían entre sitios ni clase de tamaño y constantes en el tiempo
$\Phi(-\text{sitios}-\text{sizes})p(-\text{sitios}-\text{sizes})$	Φ y p varían entre sitios, constantes en el tiempo y no varía entre clases de tamaño
$\Phi(-\text{PB}-\text{Juv}-\text{A})p(-\text{PB}-\text{Juv}-\text{A})$	Φ y p no varían entre sitios son constantes en el tiempo, varían entre juveniles y adultos, y no varían entre adultos no determinados y machos
$\Phi(-\text{sitios}-\text{Juv}-\text{A})p(-\text{sitios}-\text{Juv}-\text{A})$	Φ y p varían entre sitios, son constantes en el tiempo, varían entre juveniles y adultos, y no varían entre adultos no determinados y machos
$\Phi(-\text{sitios}-\text{Juv}-\text{ANA}-\text{MAR})p(-\text{sitios}-\text{Juv}-\text{ANA}-\text{MAR})$	Φ y p varían entre sitios, constantes en el tiempo y varían para las clases de tamaño.
$\Phi(-\text{PB}-\text{Juv}-\text{ANA}-\text{MAR})p(-\text{PB}-\text{Juv}-\text{ANA}-\text{MAR})$	Φ y p no varían entre sitios, constantes en el tiempo y varían para las clases de tamaño.
$\Phi(-\text{sitios}-\text{Juv}-\text{ANA}-\text{t}-\text{MAR})p(-\text{sitios}-\text{Juv}-\text{ANA}-\text{t}-\text{MAR})$	Φ y p varían entre sitios, varían en clases de edad y son constantes en el tiempo excepto para machos adultos
$\Phi(-\text{PB}-\text{Juv}-\text{ANA}-\text{t}-\text{MAR})p(-\text{PB}-\text{Juv}-\text{ANA}-\text{t}-\text{MAR})$	Φ y p no varían entre sitios, varían en clases de edad y son constantes en el tiempo excepto para machos adultos
$\Phi(-\text{sitios}-\text{Juv}-\text{t}-\text{ANA}-\text{t}-\text{MAR})p(-\text{sitios}-\text{Juv}-\text{t}-\text{ANA}-\text{t}-\text{MAR})$	Φ y p varían entre sitios, varían en clases de edad y son constantes tiempo excepto para Adultos no activos y machos adultos
$\Phi(-\text{PB}-\text{Juv}-\text{t}-\text{ANA}-\text{t}-\text{MAR})p(-\text{PB}-\text{Juv}-\text{t}-\text{ANA}-\text{t}-\text{MAR})$	Φ y p no varían entre sitios, varían en clases de edad y son constantes tiempo excepto para Adultos no activos y machos adultos
$\Phi(-\text{PB}-\text{t}-\text{Juv}-\text{t}-\text{ANA}-\text{t}-\text{MAR})p(-\text{PB}-\text{t}-\text{Juv}-\text{t}-\text{ANA}-\text{t}-\text{MAR})$	Φ y p no varían entre sitios, constantes en el tiempo para sitios y variables en el tiempo para las clases de tamaño
$\Phi(-\text{sitios}-\text{t}-\text{Juv}-\text{t}-\text{ANA}-\text{t}-\text{MAR})p(-\text{sitios}-\text{t}-\text{Juv}-\text{t}-\text{ANA}-\text{t}-\text{MAR})$	Φ y p varían entre sitios, constantes en el tiempo para sitios y variables en el tiempo para las clases de tamaño

Tabla 3. Lista de modelos usados para evaluar la matriz 4 de datos en el programa MARK, y su explicación en base el efecto de los sitios (pasto y bosque) y variabilidad en el tiempo sobre sobrevivencia (Φ) y detectabilidad (p), incorporando clases de adultos (Adultos de sexo indeterminado, ANA; Machos adultos, MAR).

Modelo	Explicación
$\Phi(-PB-.A)p(-PB-.A)$	Φ y p no varían entre sitios son constantes en el tiempo y no varían en adultos
$\Phi(-sitios-.A)p(-sitios-.A)$	Φ y p varían entre sitios, son constantes en el tiempo y no varían en adultos
$\Phi(-sitios-.ANA-.MAR)p(-sitios-.ANA-.MAR)$	Φ y p varían entre sitios, son constantes en el tiempo y varían para los adultos de sexo indeterminado y machos adultos
$\Phi(-PB-.ANA-.MAR)p(-PB-.ANA-.MAR)$	Φ y p no varían entre sitios, son constantes en el tiempo y varían para los adultos de sexo indeterminado y machos adultos
$\Phi(-sitios-.ANA-t-MAR)p(-sitios-.ANA-t-MAR)$	Φ y p varían entre sitios, varían entre adultos de sexo indeterminado y machos, y son constantes en el tiempo excepto para machos adultos
$\Phi(-PB-.ANA-t-MAR)p(-PB-.ANA-t-MAR)$	Φ y p no varían entre sitios, varían entre adultos de sexo indeterminado y machos, y son constantes en el tiempo excepto para machos adultos

- 7.5.3 Proyección de crecimiento poblacional

La proyección del crecimiento poblacional se realizó bajo un modelo de conteo, en donde se asume una igualdad en cuanto a las sobrevivencias para todos los individuos. Este modelo se aplica separado para las dos clases de adultos presentes en la población (Adultos de sexo indeterminado y Machos adultos; ANA y MAR respectivamente) correspondiente a los resultados de el análisis con la matriz 4.

Este modelo es determinístico ($N_t = N_0 * \lambda^t$) tiene en cuenta el valor de la tasa finita de crecimiento (λ) promedio [$\lambda = (\lambda_t \lambda_{t-1} \lambda_{t-2} \dots \lambda_1 \lambda_0)^{(1/t)}$], estimada a partir de la tasa finita para cada intervalo de tiempo evaluado. Los intervalos de tiempo a tener en cuenta fueron la

cantidad de encuentros mensuales (Tabla 4) tanto para ANA como para MAR para obtener un patrón más general.

Los valores de λ se obtuvieron bajo la siguiente ecuación:

$$\lambda = \frac{N_{t+1}}{N_t}$$

En donde N_{t+1} fue la cantidad de individuos del mes y N_t fue la cantidad de individuos en el mes anterior.

Estos valores fueron calibrados con los valores de la detectabilidad con el fin de no subestimar estas tasas de crecimiento con la siguiente ecuación (Schimdt, 2003):

$$\tilde{N} = \frac{N}{p}$$

En donde N fue el número de individuos observados para cada salida, p fue el valor de la detectabilidad calculada para la clase de tamaño y \tilde{N} fue la cantidad de individuos esperada para la salida.

Con base a estos datos del número de individuos esperados por mes (\tilde{N}), se calculó la tasa de crecimiento λ en su escala logarítmica para cada mes, y posteriormente con estos resultados se calculó la media total para $\text{LN}(\lambda)$ y su respectiva varianza, la cual nos da la incertidumbre necesaria para incorporar el efecto de la estocasticidad demográfica en el modelo usado.

Los resultados de la media total del logaritmo natural de λ y la varianza se incorporan, usando el software R (Gentleman y Ihaka), para realizar una simulación de 100 diferentes

escenarios producidos al azar por efectos de la varianza de la tasa de crecimiento para el crecimiento de la población 12 meses después de terminado el conteo de individuos con una población inicial de 10 individuos.

Por último se determinó la distribución de las distintas tasas de crecimiento y se graficó en manera de histogramas para poder observar el comportamiento de ésta bajo condiciones estocásticas.

8. RESULTADOS

8.1 Historia natural e historia de vida

Se registraron un total de 1094 individuos durante las 23 salidas realizadas. En la Tabla 4 se indica el número de capturados por semana (cada salida) y en la Tabla 5 se ilustran por mes.. Se observa un patrón gráfico preliminar de encuentros que coincide con el patrón de lluvias anual de la zona en donde en la época seca entre junio y agosto hay mayor cantidad de encuentros por salida (Figura 4a y 4b).

Tabla 4. Resumen de encuentros por semana (cada salida), promedio por salida de temperatura a nivel del suelo y promedio humedad relativa de sustrato.

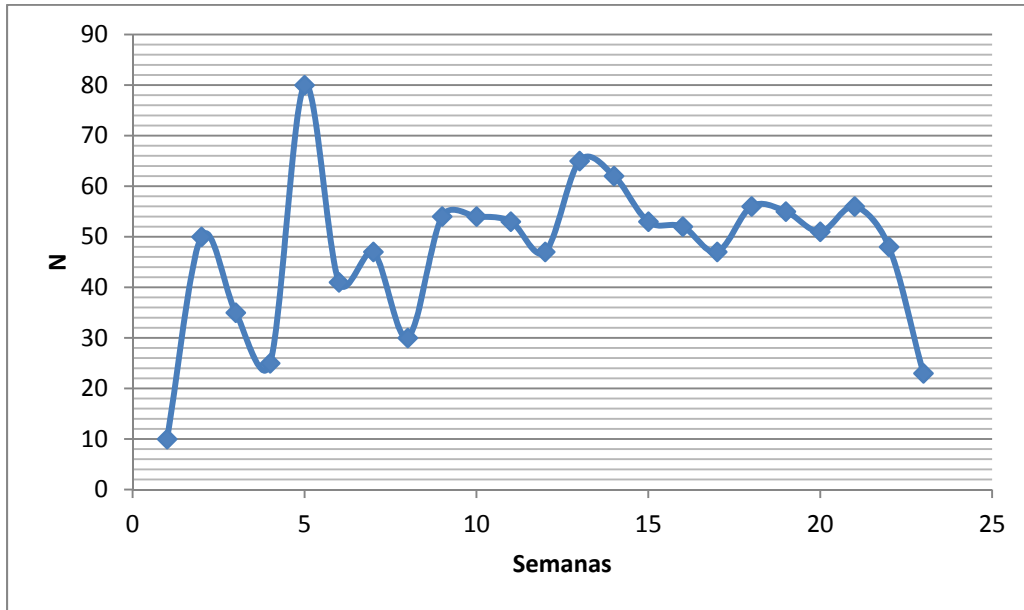
Salida	N	T (°C)	
		promedio	H (%) promedio
1	10	22,3	74,3
2	50	24,9	63,0
3	35	26,1	51,7
4	25	24,7	64,9
5	80	23,2	44,9
6	41	24,4	47,6
7	47	21,1	65,5
8	30	22,1	69,2
9	54	23,2	54,6
10	54	23,3	60,4
11	53	24,0	43,4
12	47	25,3	34,7
13	65	26,0	39,7
14	62	23,9	65,1
15	53	23,2	60,1
16	52	25,0	37,7
17	47	23,2	62,2
18	56	24,6	45,7
19	55	21,0	68,1
20	51	23,0	53,7
21	56	23,6	54,7
22	48	21,9	66,7
23	23	21,2	74,9
Total	1094		
Promedio	47,6	23,5	56,6
Varianza		2,12	131,75

Tabla 5. Total de encuentros por meses de muestreo.

Meses	N mensual
1	120
2	198
3	208
4	232
5	209
6	127

Los datos de temperatura (Figura 5a) mostraron un ajuste en donde se observa una temperatura promedio a nivel del suelo de 23,5 °C con una varianza de 2,12 °C (Tabla 4), lo que podría indicar un rango de uso de temperatura por los individuos de la población de 21,38°C a 25,62 °C. En cuanto a los registros de humedad relativa para cada individuo, no se muestra un patrón o un uso específico de algún rango de humedad, ya que la varianza para esta variable fue bastante amplia (131,75, figura 5b).

a)



b)

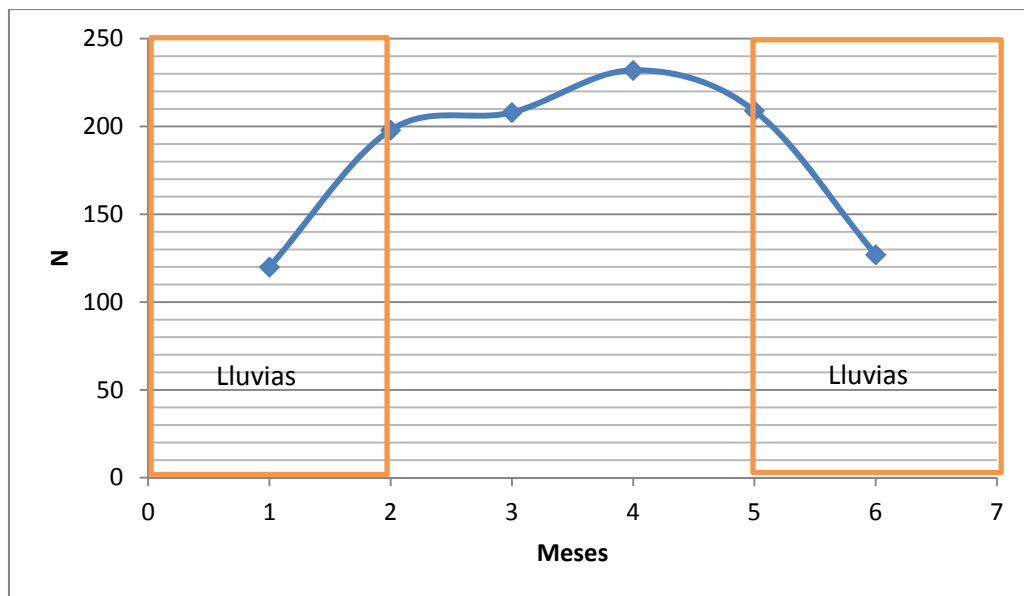
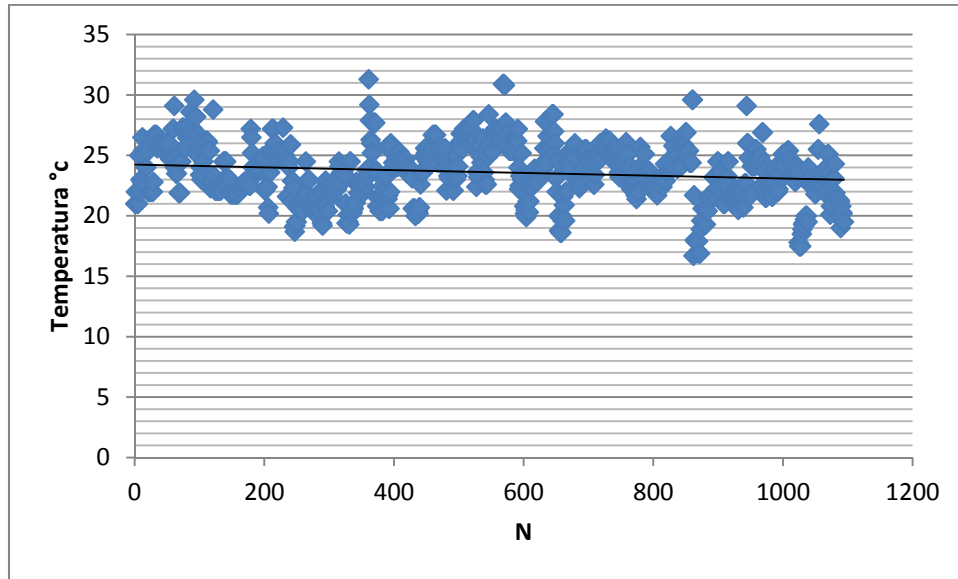


Figura 4. a) Cantidad de encuentros por semana y b) Cantidad de encuentros por mes; se marca las épocas de lluvia y secas según el patrón de precipitación bimodal para la zona

a)



b)

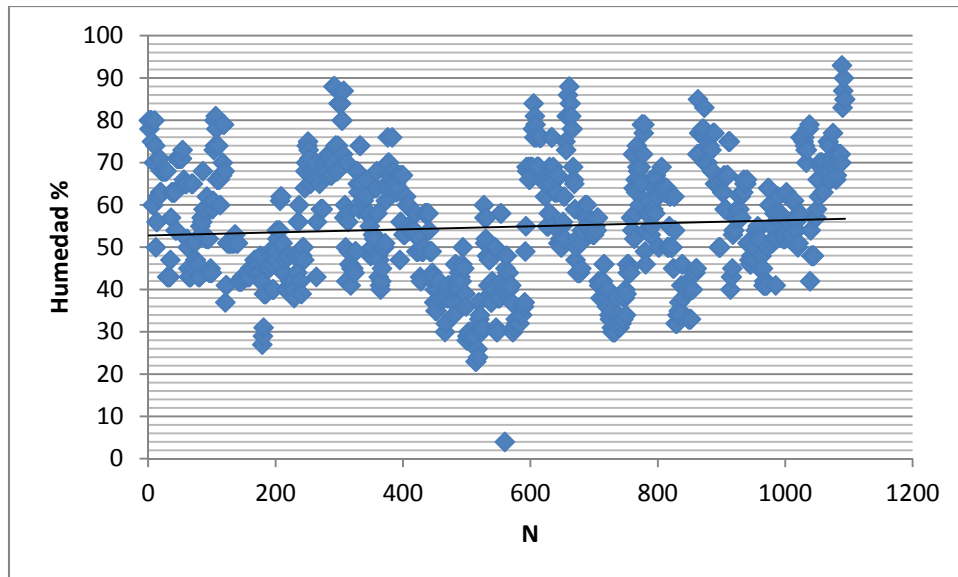
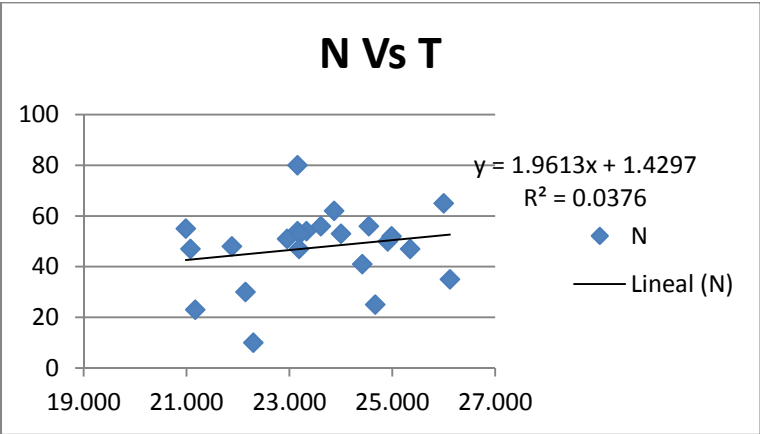


Figura 5. a) Gráfica de temperatura a la altura del suelo para cada individuo registrado con su línea de tendencia media **b)** Gráfica de humedad relativa para cada individuo registrado, con su línea de tendencia media.

La regresión lineal para evaluar si la temperatura promedio de cada salida y la humedad afectaban la cantidad de encuentros (Figura 6a y 6b) nos indica que no hay un efecto, ya que los coeficientes de correlación son cercanos a cero ($R^2=0,037$ para temperatura y $R^2= -0,289$ para humedad) y la línea de tendencia resultante de la regresión muestra un pendiente muy leve en estas relaciones, lo cual concuerda con la gran variación que existe en estos datos para cada individuo.

a)



b)

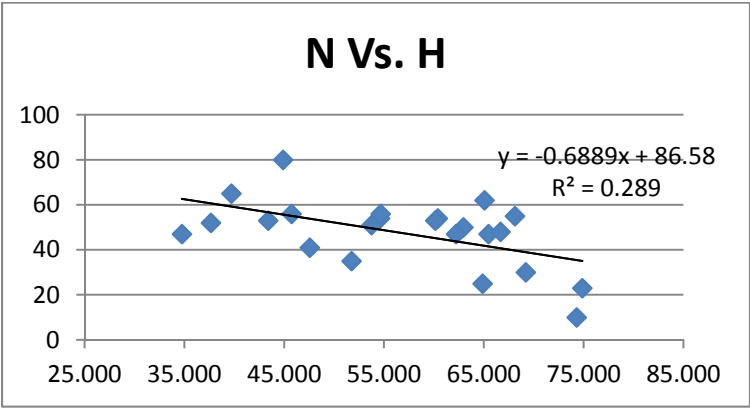


Figura 6. a) Regresión lineal que indica la relación entre la temperatura promedio por salida y la cantidad de encuentros. **b)** Regresión lineal que indica la relación entre la humedad promedio por salida y la cantidad de encuentros.

Los individuos colectados se clasificaron en diferentes clases de tamaño con base en el límite mínimo de tamaño de los individuos que presentaron algún comportamiento reproductivo. El tamaño mínimo reproductivo (TMR) se estableció en 12,9 mm y para estos individuos se observa una menor frecuencia de encuentros en la distribución de clases y su varianza en base al LRC (Figura 7). Con este valor se establecen proporciones encontradas para esta clase de edad en todo el muestreo. Los renacuajos que cargaban los individuos adultos se contaron, aunque no fueron tenidos en cuenta los análisis poblacionales por la imposibilidad de marcarlos; por otro lado, los adultos se dividieron en dos clases: machos en actividad reproductiva (MAR), en donde era evidente un comportamiento reproductivo (cargaban renacuajos) o por su saco bucal y la otra clase representa a los que no se pudieron identificar por que no se observaron características sexuales evidentes (ANA; Tabla 5).

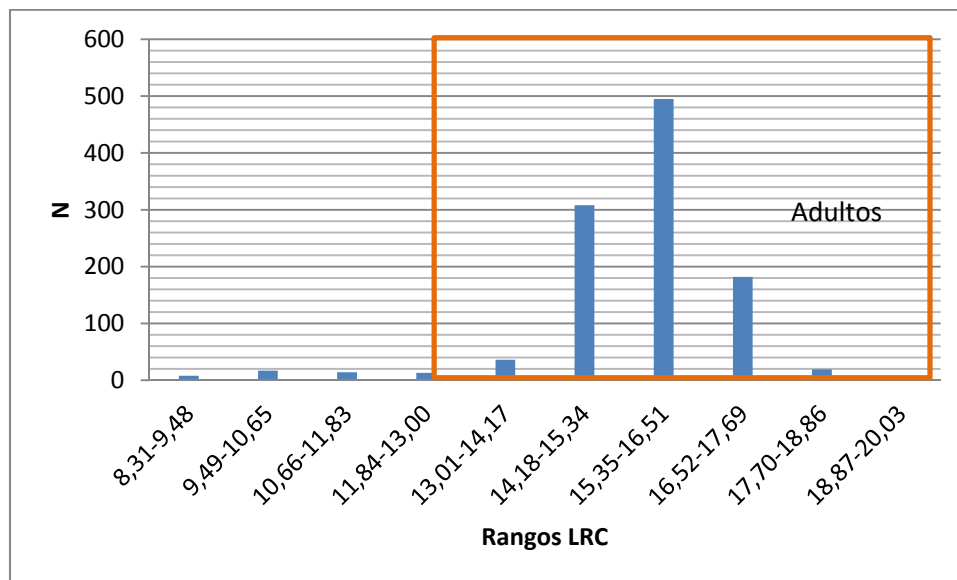


Figura 7. Distribución de tamaños medidos en LRC para el total del muestreo; se observa el punto de corte para individuos adultos y juveniles.

Tabla 6. Proporción de encuentros para cada clase de tamaño, incluyendo los renacuajos.

Clase de tamaño	N	Proporción
Renacuajos	194	0,15
Juveniles	54	0,04
Adultos sexo indeterminado	423	0,33
Machos cantando y con saco gular evidente	454	0,35
Machos cargando renacuajos	161	0,13
Total Adultos	1038	
Total	1286	1

Se calcularon las tasas de natalidad por medio del número de renacuajos y los individuos que se encontraron realizando este comportamiento, se calculó una tasa de natalidad de 1,21 de renacuajos/macho, con un valor máximo de 3 renacuajos en 1 encuentro. Al ajustar esta valor con la sobrevivencia estimada, se obtiene un valor de 1,16 renacuajos/macho.

8.2 Captura-recaptura

De acuerdo al método PIM se lograron identificar 85 recapturas “Seguras” (7,76%) y 19 “No seguras” para un total de 104 (9,51%), con las cuales se realizaron las historias de encuentro para las matrices 1 y 2 respectivamente.

Estas matrices se analizaron bajo los modelos descritos en la Tabla 1 y se pueden observar para la matriz 1 (Tabla 6) que el modelo con menos puntaje en cuanto el criterio de información de Akaike corregido (AICc) es aquel donde Φ y p son constantes en el tiempo, pero varían según el sitio de encuentro, indicandop así que existe un efecto del ambiente (bosque o pastizal) en la sobrevivencia y la detectabilidad (Tabla 7). Los demás modelos

para esta matriz se alejan significativamente del primer modelo, con $\Delta AICc > 2$ los cuales no se ajustan a los datos ingresados (Johnon y Omland, 2004).

Tabla 7. Ajuste de modelos evaluados para la matriz de recapturas “seguras” (Matriz 1, explicación de modelos en la Tabla 1).

Modelo	AICc	$\Delta AICc$	AICc Weights	Parámetros
$\Phi(-\text{sitios})p(-\text{sitio})$	991,3556	0,0000	0,57584	4
$\Phi(.)p(.)$	992,7831	1,4275	0,28205	2
$\Phi(.)p(t)$	994,2531	2,8975	0,13524	23
$\Phi(-\text{sitios})p(-\text{pasto-t-bosque})$	1001,1994	9,8438	0,00420	25
$\Phi(t\text{-pasto- bosque})p(t\text{-pasto- bosque})$	1002,4176	11,0620	0,00228	21
$\Phi(t\text{-pasto- -bosque})p(-\text{sitios})$	1006,0466	14,6910	0,00037	17
$\Phi(-\text{sitios})p(t\text{-pasto- -bosque})$	1013,1043	21,7487	0,00001	25
$\Phi(t\text{-pasto- -bosque})p(t\text{-pasto-t-bosque})$	1015,8634	24,5078	0,00000	43
$\Phi(t\text{-pasto- -bosque})p(. \text{pasto-t-bosque})$	1016,9780	25,6224	0,00000	38
$\Phi(t)p(.)$	1019,9980	28,6424	0,00000	23
$\Phi(-\text{pasto-t-bosque})p(-\text{sitios})$	1021,0596	29,7040	0,00000	25
$\Phi(-\text{sitios})p(t\text{-sitios})$	1024,7256	33,3700	0,00000	46
$\Phi(t\text{-pasto-t-bosque})p(t\text{-pasto- -bosque})$	1029,2220	37,8664	0,00000	40
$\Phi(t\text{-sitios})p(-\text{sitios})$	1036,8382	45,4826	0,00000	38
$\Phi(t)p(t)$	1037,0903	45,7347	0,00000	44
$\Phi(-\text{pasto-t-bosque})p(t\text{-pasto- -bosque})$	1044,5858	53,2302	0,00000	46
$\Phi(-\text{pasto-t-bosque})p(-\text{pasto-t-bosque})$	1045,2769	53,9213	0,00000	46
$\Phi(t\text{-sitios})p(t\text{-sitio})$	1057,0312	65,6756	0,00000	62
$\Phi(t\text{-pasto-t-bosque})p(-\text{pasto-t-bosque})$	1059,9705	68,6149	0,00000	58
$\Phi(-\text{pasto-t-bosque})p(t\text{-pasto-t-bosque})$	1068,4157	77,0601	0,00000	66

Los valores de Φ y p para este modelo, se muestran en la Tabla 7, en donde Φ es menor en el pastizal que en el bosque, mientras que p es mayor en el pastizal que en el bosque.

Tabla 8. Estimación de Φ y p para el periodo de muestreo bajo el modelo $\Phi(\text{-sitios})p(\text{-sitio})$ para la matriz 1 (recapturas “Seguras”).

Modelo $\Phi(\text{-sitios})p(\text{-sitio})$	
Φ Pastizal	81 %
Φ Bosque	97 %
p Pastizal	5 %
p Bosque	0,9 %

En cuanto a la evaluación de la matriz 2 (recapturas “No seguras”), los modelos que más se ajustan a estos datos son diferentes con respecto a la matriz 1, en donde el modelo que indica que no hay diferencia entre el pastizal y el bosque para Φ y p pero hay una variación en cada salida de p , es el que posee un menor valor de AICc (Tabla 9).

Tabla 9. Ajuste de modelos evaluados para la matriz de recapturas “No seguras” (Matriz 2, explicación de modelos en la Tabla 1).

Modelo	AICc	Δ AICc	AICc Weights	Parámetros
$\Phi(.)p(t)$	1158,4656	0,0000	0,56790	23
$\Phi(.)p(.)$	1159,8187	1,3531	0,28870	2
$\Phi(.-sitios)p(.-sitio)$	1161,4336	2,9680	0,12876	4
$\Phi(.-sitios)p(.-pasto-t-bosque)$	1165,7833	7,3177	0,01463	25
$\Phi(.-sitios)p(t-pasto-.-bosque)$	1180,4656	22,0000	0,00001	25
$\Phi(t)p(.)$	1183,5379	25,0723	0,00000	23
$\Phi(.-sitios)p(t-sitios)$	1186,5946	28,1290	0,00000	46
$\Phi(.-pasto-t-bosque)p(.-sitios)$	1186,9906	28,5250	0,00000	25
$\Phi(t-pasto-.-bosque)p(.-sitios)$	1194,6570	36,1914	0,00000	24
$\Phi(t-pasto-.-bosque)p(.-pasto-t-bosque)$	1200,6988	42,2332	0,00000	45
$\Phi(t-pasto-.bosque)p(t-pasto-.bosque)$	1201,6927	43,2271	0,00000	36
$\Phi(t)p(t)$	1203,0779	44,6123	0,00000	44
$\Phi(.-pasto-t-bosque)p(t-pasto-.-bosque)$	1207,8019	49,3363	0,00000	46
$\Phi(.-pasto-t-bosque)p(.-pasto-t-bosque)$	1208,4299	49,9643	0,00000	45
$\Phi(t-pasto-.-bosque)p(t-pasto-t-bosque)$	1211,0347	52,5691	0,00000	58
$\Phi(t-sitios)p(.-sitios)$	1221,9061	63,4405	0,00000	45
$\Phi(t-pasto-t-bosque)p(t-pasto-.-bosque)$	1230,0052	71,5396	0,00000	57
$\Phi(.-pasto-t-bosque)p(t-pasto-t-bosque)$	1231,0400	72,5744	0,00000	66
$\Phi(t-pasto-t-bosque)p(.-pasto-t-bosque)$	1245,0560	86,5904	0,00000	65
$\Phi(t-sitios)p(t-sitio)$	1261,2296	1,02,7640	0,00000	80

Los valores de Φ y p bajo este análisis nos indican que la sobrevivencia para todo el muestreo tiene un valor del 100% y hay una estimación de 23 p 's diferentes para cada salida (Tabla 10).

Tabla 10. Estimación de Φ y p bajo el modelo $\Phi(.)p(t)$ para la matriz 2 (recapturas “No seguras”).

Modelo $\Phi(.)p(t)$			
1:Φ	1,0000000	pSalida12	2 %
pSalida1	42 E-013 %	pSalida13	1 %
pSalida2	10 E-014 %	pSalida14	1 %
pSalida3	3 %	pSalida15	1 %
pSalida4	0,9 %	pSalida16	0,3 %
pSalida5	1 %	pSalida17	1 %
pSalida6	1 %	pSalida18	1 %
pSalida7	1 %	pSalida19	0,4 %
pSalida8	3 %	pSalida20	0,8 %
pSalida9	3 %	pSalida21	0,3 %
pSalida10	0,7 %	pSalida22	0,3 %
pSalida11	0,4 %	pSalida12	2 %

Para los análisis de la matriz 3 y 4 solo se usaron como referencia los dos primeros modelos ($\Phi(-sitios)p(-sitio)$; $\Phi(.)p(.)$) de los análisis “Seguros”, esto debido al sesgo y los resultados diferentes que arroja la matriz 2, incluyendo las recapturas “No seguras”.

La matriz número 3 tiene en cuenta las clases de tamaño anteriormente separadas por el TMR, en donde los juveniles fueron todos aquellos individuos con un tamaño menor a 12,9

mm y se clasifican en la primera clase de tamaño. El modelo que soporta más adecuadamente estos datos fue aquel donde había diferencias entre sitios (soportando los resultados del análisis de los datos en la matriz 1), tanto para Φ como para p , los cuales también varían entre las diferentes clases de tamaño (Juveniles, Adultos con sexo indeterminado y Machos adultos; Tabla 11).

Tabla 11. Ajuste de modelos evaluados para la matriz de recapturas teniendo en cuenta las clases de tamaño (Matriz 3, explicación de modelos en la Tabla 2).

Modelo	AICc	Δ AICc	AICc Weights	Parámetros
$\Phi(.-sitios-.Juv-.ANA-.MAR)p(.-sitios-.Juv-.ANA-.MAR)$	1964,9190	0,0000	0,66992	9
$\Phi(.-PB-.Juv-.ANA-.MAR)p(.-PB-.Juv-.ANA-.MAR)$	1966,3409	1,4219	0,32905	7
$\Phi(.-sitios-.Juv-.A)p(.-sitios-.Juv-.A)$	1978,8242	13,9052	0,00064	7
$\Phi(.-PB-.Juv-.A)p(.-PB-.Juv-.A)$	1980,2536	15,3346	0,00031	5
$\Phi(.-sitios.-sizes)p(.-sitios.-sizes)$	1984,5079	19,5889	0,00004	6
$\Phi(.-sitios-.Juv-.ANA-t-MAR)p(.-sitios-.Juv-.ANA-t-MAR)$	2011,3556	46,4366	0,00000	50
$\Phi(.-PB-.Juv-.ANA-t-MAR)p(.-PB-.Juv-.ANA-t-MAR)$	2012,6176	47,6986	0,00000	48
$\Phi(.-sitios-.Juv-t-ANA-t-MAR)p(.-sitios-.Juv-t-ANA-t-MAR)$	2064,4220	99,5030	0,00000	88
$\Phi(.-PB-.Juv-t-ANA-t-MAR)p(.-PB-.Juv-t-ANA-t-MAR)$	2065,5271	100,6081	0,00000	86
$\Phi(.-PB-t-Juv-t-ANA-t-MAR)p(.-PB-t-Juv-t-ANA-t-MAR)$	2089,5507	124,6317	0,00000	97
$\Phi(.-sitios-t-Juv-t-ANA-t-MAR)p(.-sitios-t-Juv-t-ANA-t-MAR)$	2090,6938	125,7748	0,00000	100
$\Phi(.)p(.)$	3085,4680	1120,5490	0,00000	3

Las diferentes sobrevivencias y detectabilidades de las clases de tamaño se pueden observar en la Tabla 12; los juveniles dentro del muestreo, al no presentar recapturas, poseen unos valores de Φ y p bastante bajos; en cuanto a los adultos, sí se presentan diferencias entre los machos adultos, con un valor de Φ de 96 % y de p igual a 1,5 %, y los adultos no sexados con valores de Φ igual a 99 % y de p igual a 0,4 %.

Tabla 12. Estimación de Φ y p bajo el modelo Φ (-sitios--Juv--ANA--MAR) p (-sitios--Juv--ANA--MAR) para la matriz 3 (Separado por clases de tamaño).

Modelo Φ (-sitios--Juv--ANA--MAR)p(-sitios--Juv--ANA--MAR)	
Φ Pastizal	81 %
Φ Bosque	97 %
Φ Juvenil	44E-016 %
Φ Adultos sexo indeterminado	99 %
Φ Adultos Machos	96 %
p Pastizal	6 %
p Bosque	0,9 %
p Juvenil	6 %
p Adultos sexo indeterminado	0,4 %
p Adultos Machos	1,5 %

La matriz número 4, en donde se excluye la clase de tamaño de los juveniles debido a la tasa de recaptura nula, se evalúan bajo los mismos dos primeros modelos con menor valor en el AICc del análisis de la matriz 1.

El modelo que mejor explicó los datos donde solo se tienen en cuenta los adultos discriminados por el sexo, fue aquel donde había diferencias entre los sitios (apoyando nuevamente los resultados del análisis de recapturas “Seguras”) y había diferencias en cuanto a las supervivencias y las detectabilidades con respecto a los machos adultos y los adultos sin determinación de sexo (Tabla 13).

Tabla 13. Ajuste de modelos evaluados para la matriz de recapturas teniendo en cuenta las clases de tamaño, sin los juveniles (Matriz 4, explicación de modelos en la Tabla 3).

Modelo	AICc	Delta AICc	AICc Weights	Parámetros
$\Phi(-\text{sitios}-\text{-ANA}-\text{-MAR})p(-\text{sitios}-\text{-ANA}-\text{-MAR})$	1954,1152	0,0000	0,67261	8
$\Phi(-\text{PB}-\text{-ANA}-\text{-MAR})p(-\text{PB}-\text{-ANA}-\text{-MAR})$	1955,5605	1,4453	0,32653	6
$\Phi(-\text{sitios}-\text{-A})p(-\text{sitios}-\text{-A})$	1968,2271	14,1119	0,00058	6
$\Phi(-\text{PB}-\text{-A})p(-\text{PB}-\text{-A})$	1969,6802	15,5650	0,00028	4
$\Phi(-\text{sitios}-\text{-ANA-t-MAR})p(-\text{sitios}-\text{-ANA-t-MAR})$	2001,0902	46,9750	0,00000	49
$\Phi(-\text{PB}-\text{-ANA-t-MAR})p(-\text{PB}-\text{-ANA-t-MAR})$	2002,3674	48,2522	0,00000	47

Los datos calculados para las sobrevivencias y las detectabilidades para esta matriz, no difieren en los resultados arrojados en los análisis con la matriz 3; se presentó una sobrevivencia del 99, 5 % para los adultos sin comportamiento reproductivo evidente, mientras que para los machos reproductivos se presentó una sobrevivencia del 96 %, mientras que las detectabilidades son 0,4 % y 1,5 % respectivamente (Tabla 14).

Tabla 14. Estimación de Φ y p bajo el modelo $\Phi(\text{-sitios-.-ANA-.-MAR})p(\text{-sitios-.-ANA-.-MAR})$ para la matriz 4 (Separado por clases de tamaño, excluyendo los juveniles).

Modelo $\Phi(\text{-sitios-.-ANA-.-MAR})p(\text{-sitios-.-ANA-.-MAR})$	
Φ Pastizal	81%
Φ Bosque	97%
Φ ANA	99%
Φ MAR	96%
p Pastizal	6%
p Bosque	0,9%
p ANA	0,4%
p MAR	1,5%

- 8.3 Proyección de crecimiento poblacional

Los valores calculados para la tasa de crecimiento calibrada fue separada para los dos clases de adultos encontrada (ANA y MAR) dada la diferencia en la supervivencia y detectabilidad encontrada con el análisis del software MARK sobre la matriz 4, donde se separan estas clases.

Los valores de λ para las dos clases, después de calibrar los valores de N con las detectabilidades halladas bajo el modelo $\Phi(\text{-sitios-.-ANA-.-MAR})p(\text{-sitios-.-ANA-.-MAR})$ fueron un poco mayores que uno (indicando una tendencia de crecimiento poblacional), pero existe una diferencia entre estas 2 clases siendo la tasa de crecimiento de ANA mayor que la tasa de crecimiento de MAR ($1,15334959 > 1,05629504$; Tabla 15).

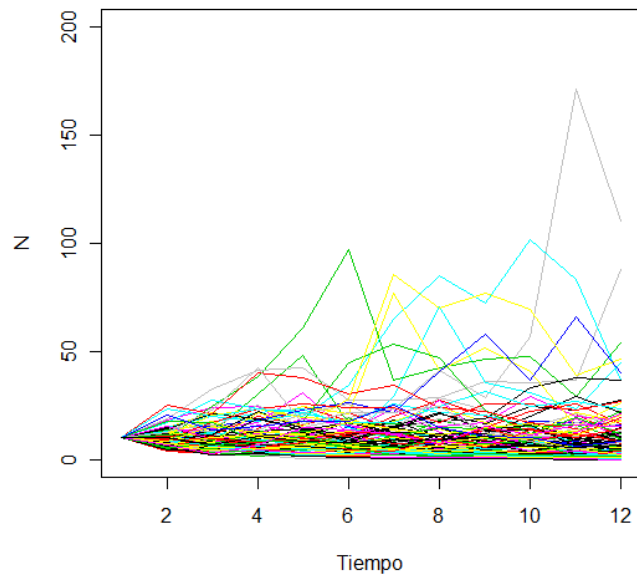
Tabla 15. Encuentros mensuales (N), detectabilidad (p), encuentros mensuales esperados (\tilde{N}), tasas de crecimiento (λ), logaritmo natural de la tasa de crecimiento ($\text{LN}(\lambda)$), λ promedio y varianza para las clases de adultos ANA y MAR.

MAR					
Meses	N	P	\tilde{N}	λ	$\text{LN}(\lambda)$
1	67	0,0155254	4315,508779		
2	131	0,0155254	8437,785822	1,95522388	0,6705047
3	126	0,0155254	8115,732928	0,96183206	-0,03891542
4	142	0,0155254	9146,302189	1,12698413	0,11954515
5	95	0,0155254	6119,004985	0,66901408	-0,40195017
6	54	0,0155254	3478,171255	0,56842105	-0,56489285
Total	615		λ promedio	1,05629504	-0,04314171
			Varianza	0,24200017	0,18734877
ANA					
Meses	N	P	\tilde{N}	λ	$\text{LN}(\lambda)$
1	41	0,0038343	10692,95569		
2	60	0,0038343	15648,22784	1,46341463	0,3807725
3	75	0,0038343	19560,2848	1,25	0,22314355
4	75	0,0038343	19560,2848	1	0
5	100	0,0038343	26080,37973	1,33333333	0,28768207
6	72	0,0038343	18777,87341	0,72	-0,32850407
Total	423		λ promedio	1,15334959	0,11261881
			Varianza	0,06983675	0,06440833

Los valores de las tasas de crecimiento junto, a su varianza dentro de la proyección de 100 posibles escenarios de crecimiento poblacional muestran una tendencia de crecimiento moderado aunque la mayoría de líneas proyectadas se encuentran en estabilidad para los próximos 12 meses (Figura 8).

Las distribuciones de λ (Figura 9) para las proyecciones confirman lo observado en las gráficas de proyección, donde la mayor cantidad de las tasas de crecimiento ($\text{LN}(\lambda)$), en valores cercanos a cero, en donde $\lambda=1$, lo que nos indica una estabilidad poblacional.

a)



b)

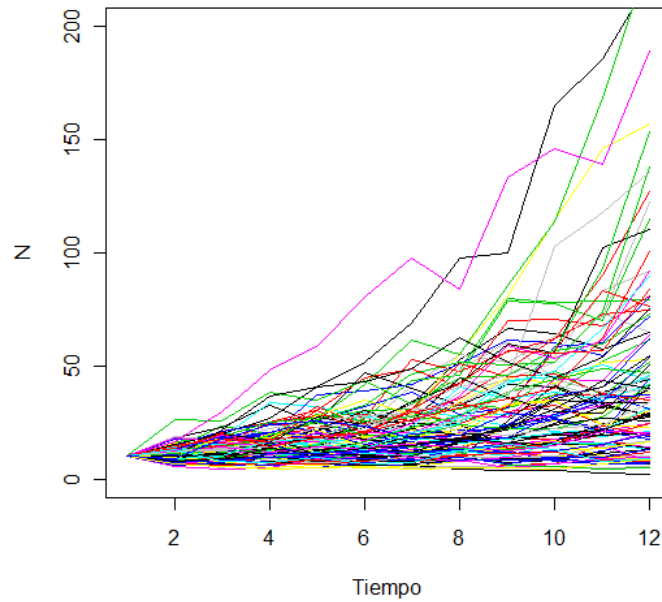
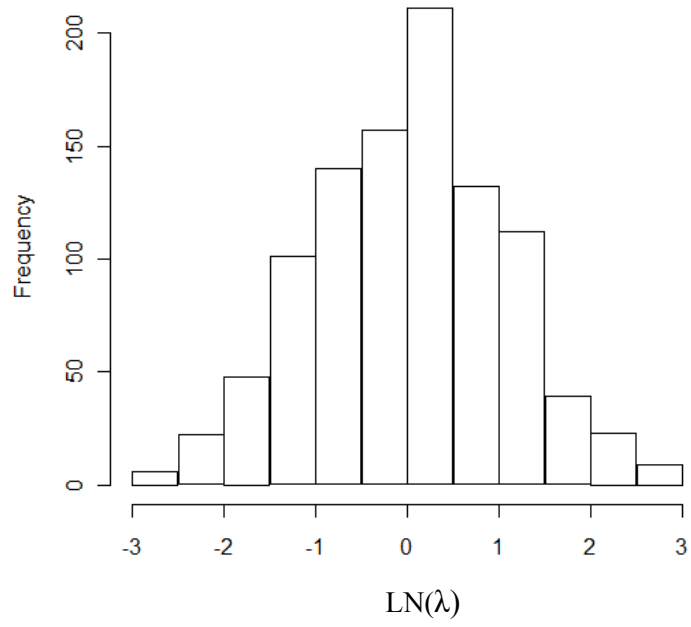


Figura 8. Proyección de 100 distintos escenarios de crecimiento poblacional para un tiempo de 12 meses teniendo en cuenta la tasa de crecimiento promedio y su varianza para **a)** MAR y para **b)** ANA.

a)



b)

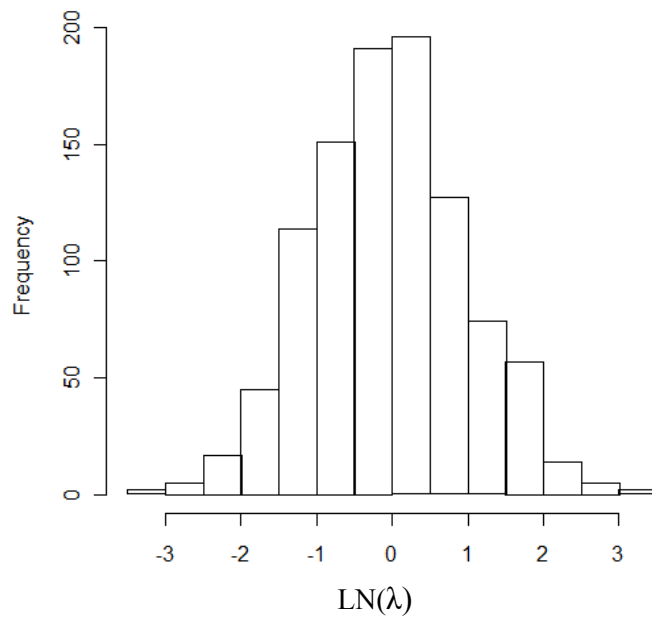


Figura 9. Distribución de frecuencias de LN (λ) para las modelaciones de **a)** MAR y **b)** ANA

9. DISCUSIÓN

9.1 Historia Natural e Historia de vida

La población de *A. opisthomelas* de la Isla del Sol, ubicada en el embalse El Peñol-Guatapé, es una población atípica, la cual no cumple con el patrón descrito a nivel de especie por la lista roja de la IUCN, en la cual se describe como tendencia poblacional un decrecimiento general (Ramírez *et al.*, 2012).

La población estudiada presentó una alta abundancia de encuentros, siendo éstos más frecuentes en la segunda época seca del año (Junio – Agosto), lo cual no concuerda con los resultados obtenidos por Ríos *et al.* (2011) en la misma área de estudio, en donde no encontró una diferencia en cuanto a la abundancia relativa en época húmeda o en época seca, en comparación lo observado en este estudio, donde las épocas secas revelaron mayor cantidad de encuentros.

Para esta localidad no se cumplen los patrones descritos por Barrientos (2006), en donde las épocas secas obligan a los individuos de *A. opisthomelas* a buscar recursos hídricos en otros niveles del bosque, tal como fitotelmatas, por lo que la abundancia en época seca es menor, tal como se reportan en otros estudios (La Marca y Lötters, 1997; La Marca, 2005; Urbina y Galeano, 2009).

Ésta diferencia cuestiona al patrón de lluvias como un efecto importante en la detectabilidad de los individuos de la población en la Isla del Sol en las fechas en las que se realizó el estudio, ya que al observar las figura 6 observamos que a nivel de microhábitat la temperatura se encuentra constante durante el tiempo de muestreo, y la humedad mantiene una variación alta durante todo el tiempo; lo cual no sugiere algún patrón asociado a las

temporadas de lluvia. Según Vitt y Caldwell (2009), la temperatura y la humedad sí afectan la detectabilidad de los anfibios directamente al actuar a nivel de microhábitat y por lo tanto determinan mejor la abundancia aparente de una especie en un sitio que las condiciones generales de este, como la precipitación (Primack *et al.*, 2001; Vargas y Bolaños, 1999); al estar relativamente constantes estas variables durante la época de muestreo no se puede atribuir el porqué de la diferencia en cuanto a las tasas de encuentro entre las temporadas secas o lluviosas.

Una evaluación comportamental relacionada al patrón bimodal de lluvias y una nueva réplica de muestreo en distintas épocas podría explicar la razón del aumento de los encuentros en la época seca o si este suceso solo fue un evento al azar.

Al observar la figura 3, en la que se ilustran los encuentros semanales, no se revela un patrón en que indique alguna relación entre los encuentros y las distintas épocas del año, esto debido a la resolución que tienen las observaciones (Bedarf *et al.*, 2001), por lo tanto las diferencias entre temporadas pluviométricas en cuanto encuentros, solo pueden ser detectadas al evaluarlas mensualmente.

En la población estudiada, el TMR de 12,9 mm marca una diferencia en la cantidad de encuentros en el estudio (Figura 7), dando un indicio, por medio de análisis gráfico, de la baja detectabilidad para los juveniles, esto probablemente a que existe una segregación de nicho de nivel ontogénico ya que los juveniles presentan un patrón general donde existe un uso de recursos que incrementa las probabilidades de desarrollo hasta la adultez en lugares más crípticos en comparación con los adultos debido a una vulnerabilidad implícita en el gasto de energía para el incremento de tamaño corporal (Werner y Gilliam, 1984). La

vulnerabilidad a la depredación también es un factor importante que influye en la detectabilidad de los juveniles ya que estos presentan una locomoción más reducida (Wasserburg y Sperry, 1977). También podría haber una mortalidad mucho más alta y por eso no hay recapturas.

El valor calculado para la natalidad (1,16 renacuajos/macho), nos indica que la población debe presentar una sobrevivencia constante en las clases de edad, ya que los machos solo se están remplazando a si mismos en la población y aportando un 16 % más para el a la primera generación. Si observamos este patrón por medio de curvas de supervivencia, la estrategia para *A. opisthomelas* se expresa en una curva de supervivencia de tipo II ya que la mortalidad intrínseca de la población permanece constante para todas las clases de tamaño, este patrón es común para especies con ciclo de vida de longevidades al menos mayores de un año y para especies con cuidado parental (Cichón y Kozłowski, 2000).

Esta curva de sobrevivencia, y tanto las características observadas como descritas de la especie, la ubican en un tipo de estrategia K-selection. Esta estrategia de selección es propia de especies con una gran inversión en cuidado parental, tal como el transporte y cuidado de renacuajos desde el lugar de anidación; también esta estrategia se caracteriza por presentar una baja cantidad de nacimientos por temporada reproductiva; en este caso, reproducción continua, ya que se presentó nacimiento de renacuajos durante toda la época de muestreo; y por la alta inversión de energía que se tienen en estrategias de defensa (toxicidad y coloración aposemática; Rockwood, 2006).

9.2 Captura-recaptura

Para evaluar el método de identificación de recapturas por medio del PIM, observamos los resultados comparativos del análisis en MARK sobre las matrices 1 y 2 (“Seguros” y “No seguros”) y encontramos que el modelo con menor valor de AICc para cada matriz es distinto.

Las evaluaciones para las recapturas “No seguras” nos muestran un modelo en el que las sobrevivencias no difieren en cuanto a los sitios pero si hay un cambio en la detectabilidad por cada salida para toda la población en general; esta situación implica que en un lapso de 1 semana haya un cambio en la posibilidad de detectar un individuo para toda la población. Los cambios que afectan la detectabilidad pueden darse a nivel ontogénico, fenológico, geográfico y de hábitat; las cuales el cambio de estas pueden involucrar un rango de tiempo mayor, más que todo para una especie de una familia en la que se describe hasta 15 años de longevidad para individuos en cautiverio (Zimmerman, 1989), por lo tanto, este modelo no es explicativo biológicamente para la especie. El software MARK es un programa en el que los datos de recaptura deben ingresarse correctamente, ya que cualquier pequeño error en la identificación de las recapturas, es decir, al identificar como recaptura a un individuo que representa un nuevo registro o viceversa, genera resultados distintos (Cooch y White, 2012). Por esta razón los análisis consecuentes se realizan solo con los datos de recaptura seguros, para evitar estos sesgos implícitos en una mala identificación de recapturas por el método PIM.

El método PIM, entonces, necesita una gran rigidez y habilidad del observador, además de fotografías de alta definición para obtener una acertada detección de las recapturas, aunque

puede tener un error implícito al igual que el método Toe-Clipping, dependiendo de la especie (Speed *et al.*, 2007; Stafford y Lloyd, 2011; Zaffaroni *et al.*, 2012). Para *A. opisthomelas* pueden llegar a ser un buen método, ya que los patrones de coloración ventral observados son bastante conspicuos y fáciles de reconocer, inclusive sin mucha experiencia.

El modelo que mejor se ajustó a los datos de la matriz de Recapturas Seguras nos muestra una detectabilidad y una sobrevivencia que no cambian con respecto al tiempo de muestreo, lo que es más congruente a su relación con el ciclo de vida y la no modificación del hábitat en este mismo periodo; pero estas características poblacionales presentan una variación con respecto al tipo de hábitat (bosque o pastizal) que se encuentran en la isla.

La Isla del Sol, es uno de los pocos lugares dentro del embalse que posee un gran porcentaje de su área con bosque nativo, ya que las demás islas encuentran usadas por pobladores, incluyendo modificaciones de plantaciones de vegetales para comercio o de bosques de pino. Pero la modificación del 10% que tiene en plantaciones y pastos genera un impacto sobre la sobrevivencia de los individuos de ésta especie, evidenciado en el valor para este parámetro en el modelo en los dos hábitats.

Una de las razones que poseen un impacto fuerte sobre la diversidad de anfibios es la deforestación y la modificación antrópica de los ecosistemas (e.g., Lips, 1998; Stallard, 2001; Houlahan y Findlay, 2011; Collins, 2003), debido a la pérdida de recursos alimenticios, reproductivos y de refugios (Becker *et al.*, 2009).

Por estas razones la sobrevivencia puede estar afectada debido al pastizal, el cual no presenta pocas bromelias y árboles que puedan generar un resguardo, tanto para los

renacuajos como para los juveniles y adultos (factores altamente observados en el bosque nativo), aumentando así la detectabilidad no solo para los investigadores, sino también para depredadores. La presencia de individuos en este lugar debe darse principalmente por el consumo de alimento dado a la observación de hormigas y grillos aún presentes en este microhábitat, los cuales se pueden ver favorecidos por este tipo de modificación del ecosistema (Kremsater y Bunnell, 1999).

En el otro ecosistema presente en la isla, el bosque de pino, no se observaron, posiblemente por la falta de bromelias en esta área (Coello *et al.*, 2012). También existen ciertas evidencias en las cuales la reducción del pH del suelo producido por las plantaciones de pino, puede desfavorecer la presencia de anfibios en estos lugares (Frisbie y Wyman, 1991).

Al separar la población por clases de edad (Matriz 3), fuera de que se apoya el modelo anterior para la matriz 1, en donde había diferencias entre los hábitats en cuanto a sobrevivencia y detectabilidad, también el análisis mostró una diferencia entre las clases de edad. En los juveniles se obtienen valores poco explicativos biológicamente ya que la supervivencia estimada por el modelo arroja un resultado extremadamente bajo (orden de 10^{-16}), lo que no concuerda con la curva de sobrevivencia para la especie y con la natalidad que se observa en la población, por lo que se atribuye este error a la tasa de recaptura nula en los muestreos para esta clase de tamaño.

Las especies que presentan tasas de mortalidad implícitas tan altas, son aquellas que tienen una estrategia de vida tipo r, en donde el tamaño de la primera clase de edad es mucho

mayor, con el cual se contrarrestan los efectos de la baja sobrevivencia (Taylor *et al.*, 1990).

La razón por la que se realiza el tercer análisis con la Matriz 4 excluyendo a los juveniles, es para observar si las subestimaciones de las tasa vitales de la primera clase de tamaño afecta a las demás, pero a pesar de estos valores de sobrevivencia y detectabilidad distorsionados para los juveniles, no se observó ningún efecto sobre estos de los en las clases de adultos (ANA; MAR).

Las clases que separan los adultos con respecto a su comportamiento reproductivo difieren en cuanto a los valores estimados para la sobrevivencia y la detectabilidad, siendo menor y mayor, respectivamente, para los adultos con comportamientos reproductivos e identificados como machos; sugiriendo entonces que para estos individuos existe un costo asociado a la reproducción que se refleja en una menor y mayor detectabilidad.

La reproducción tiene una contribución positiva al fitness, pero ésta posee un costo, en otros componentes del fitness (Sobrevivencia) causado por la inversión de recursos para la reproducción o mayor exposición a los depredadores (Reznick *et al.*, 2000; Reznick 1985).

Este patrón se evidencia en *A. opisthomelas*, en donde la emisión de cantos y el transporte de los renacuajos a lugares a un nivel más alto del bosque en busca de plantas epífitas en donde llevar a cabo el desarrollo por parte de los machos, genera que estos individuos sean más detectables para los depredadores, afectando esto directamente la sobrevivencia de estos individuos (Lehtonen *et al.*, 2011).

Además de los costos asociados a una mayor detectabilidad, también existen los costos metabólicos y fisiológicos que afectan la sobrevivencia de los individuos, debido al gasto

energético que implican los comportamientos reproductivos, en el caso de *A. opisthomelas*, tanto en la inversión de la protección de los huevos y renacuajos, como en los desplazamientos con los renacuajos en el dorso y en el gasto energético que implican las vocalizaciones.

Aunque esta disminución en la sobrevivencia es evidenciable y significativa, no es muy pronunciada, seguramente debido a la estrategia defensiva que presentan los dendrobatidos, que es la toxicidad de la piel y su color aposemático, el cual alerta a los predadores al asociar el individuo con efectos tóxicos (Hagman y Forsman, 2003). Por lo tanto es más probable que la disminución en la sobrevivencia en los machos reproductivos no se deba exclusivamente a que sufran una mayor tasa de depredación, si no a los costos de la reproducción en cuanto a un “trade off” con la inversión en mantenimiento.

Todos los análisis de las matrices de marca-recaptura muestran otra característica candidata a explicar los datos ya que su AICc es menor a 2 en todos; esta característica que no existe diferencia en cuanto al Bosque y al Pastizal, lo cual se presenta debido a que se está hablando de una sola población que no presenta algún tipo de barrera geográfica para llegar a cualquiera de los dos hábitats.

9.3 Proyección poblacional

Las diferencias en sobrevivencia y los costos de la reproducción de los adultos también se ven reflejados en las proyecciones realizadas para los adultos, en las cuales los machos reproductivos (MAR) tienen una tasa de crecimiento menor que los demás adultos no reproductivos (ANA). En general, para la población de adultos, la tasa de crecimiento evidencia una población estable, con una distribución de λ cercana a 1 (Figura 9; $\text{LN}(\lambda)=0$).

La estabilidad de esta población puede estar relacionada a sus condiciones ambientales, en las cuales se presenta una sobrevivencia alta (hasta del 99%), al menos un plazo de tiempo corto.

Esta estabilidad puede ser mantenida si no hay una modificación abrupta del hábitat en donde se encuentra la población, ya que como se evidenció en los modelos para el método de capturas y recapturas, la falta de bosque nativo disminuye la sobrevivencia de los individuos, soportando el efecto importante que tienen las modificaciones del hábitat sobre las especies nativas.

A un plazo de 12 meses, con unas condiciones estables del ambiente, esta población presenta unas altas probabilidades de permanecer.

Esta población estable al presentarse aislada puede evitarse las presiones antrópicas de los sitios continentales, por lo que es necesario llevar a cabo un estudio de este tipo en lugares fuera del embalse y unidos a la matriz del paisaje, para determinar un estado poblacional más claro de la especie; aunque los resultados obtenidos en esta investigación, permiten observar las características ambientales necesarias para mantener una población saludable y relativamente libre de efectos antrópicos que aceleren su decrecimiento.

10. CONCLUSIONES

La población de *Andinobates opisthomelas* estudiada presentó una estabilidad a corto plazo, con pocas probabilidades de declinación a menos que se presenten cambios en la estructura del hábitat (aumento en las zonas de pasto), lo cual afectaría la sobrevivencia de los individuos, a través de un aumento su detectabilidad ante depredadores.

Existe una disminución de la sobrevivencia implícita para los adultos con comportamientos reproductivos, lo cual es consecuente con los gastos energéticos y riesgos de depredación que implica esta fase de la historia de vida de los individuos. Con respecto a los juveniles no fue posible generar una conclusión en cuanto a sus tasa vitales debido a la baja detectabilidad de éstos, por lo que es necesario establecer otra técnica de muestreo para aumentar la posibilidad de recapturarlos.

El método PIM es un método que funciona para *A. opisthomelas* al tener en cuenta su patrón de coloración ventral, el cual varía al nivel de los individuos; pero es necesario realizar el reconocimiento con alta rigurosidad, ya que los errores mínimos pueden generar un sesgo en el análisis de los datos.

11. RECOMENDACIONES

Es necesario que un futuro estudio evidencie una segregación temporal y espacial de nicho con el cual se pueda diseñar una estrategia de muestreo para esta clase de tamaño, también para huevos y renacuajos, y así obtener una cantidad de recapturas suficiente que permita hacer un correcto análisis demográfico y estructurado para toda la población.

Para conocer una tendencia poblacional más precisa y a un plazo más largo de tiempo, es necesario continuar con el estudio por varios años y perfeccionar un método de muestreo y de captura-recaptura que no afecte la sobrevivencia de los individuos y permita obtener información de todas las clases de edad, para agregar variación y estructura a una población.

12. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. *In International Symposium on Information Theory, 2 nd*, Tsahkadsor, Armenian SSR, p 267-281.

Akaike H. 1987. Factor analysis and AIC. *Psychometrika*, Vol. 52(3), p 317-332.

Aranda-Coello, J. M, Ochoa-Ochoa, L. M, Naranjo-Piñera, E. J. 2012. Evaluation of some effects of traditional harvesting of bromeliads on the forest herpetofauna in Chanal, Chiapas. *Acta Zoológica Mexicana*. México. Vol. 28(3), p 621-624.

Arzoumanian Z, Holmberg J, Norman B. 2005. An astronomical pattern-matching algorithm for computer-aided identification of whale sharks *Rhincodon typus*. *Journal of Applied Ecology*, Vol. 42, p 999-1011.

Barrientos L.S. 2006. Fauna anfibia arbórea del Alto de Ventanas. Trabajo de grado, Instituto de Biología, Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 23p.

Bedarf A. T, McKaye K. R, Van Den Berghe E. P, Perez L. J. L, Secor D. H. 2001. Initial six-year expansion of an introduced piscivorous fish in a tropical Central American lake. *Biological Invasions*. Holanda. Vol. 3, p 391-404.

Becker C. G, Loyola R. D, Haddad C. F. B, Zamudio K. R. 2009. Integrating species life-history traits and patterns of deforestation in amphibian conservation planning. *Diversity and Distributions*. I (2009), p 1-10.

Bernal M. H, Luna-Mora V. F, Gallego O, Quevedo A. 2007. A New Species Of Poison Frog (Amphibia: Dendrobatidae) From The Andean Mountains Of Tolima, Colombia. *Zootaxa*. Nueva Zelanda. Vol. 1638, p 59-68.

Biek R, Funk W. C, Maxell B. A, Mills. 2002. What Is Missing In Amphibian Decline Research : Insights From Ecological Sensitivity Analysis. *Conservation Biology*. Estados Unidos. Vol, 16 N°3. Junio, p 728-734.

Blaustein A. R. 1994. Chicken Little or Nero's Fiddle? A Perspective on Declining Amphibian Populations. *Herpetologica*. Estados Unidos. Vol. 50, N° 1, p 85-97.

Blaustein A. R, Kiesecker J. M, Chivers D. P, Hokit D. G, Marco A, Belden L. K, Hatch A. 1998. Effects of Ultraviolet Radiation on Amphibians: Field Experiments. *American Zoologist*. Vol. 38(6), p 799-812.

Boitani L, Fuller T. K. 2000. Research Techniques in Animal Ecology. *Columbia University Press*. Estados Unidos. Pp 442.

Bock B. C, Zapata A. M, Páez V. P. 2010. Survivorship Rates of Adult *Anolis mariarum* (Squamate: Polychrotidae) In Two Populations With Differing Mean and Asymptotic Body Sizes. *Papéis Avulsos de Zoologia*. Brasil. Vol 50 (3), p 43-50.

Bradshaw C. J, Barker,R. J, Davis L. S. 2000. Modeling tag loss in New Zealand fur seal pups. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*. P 475-485.

Brault S, Caswell H. 1993. Pod-Specific Demography of Killer Whales (*Orcinus orca*). *Ecology*. Estados Unidos. Vol. 74, No. 5 (Jul., 1993), pp. 1444-1454.

Brown J. L, Morales V, Summers K. 2009. Home range size and location in relation to reproductive resources in poison frogs (Dendrobatidae): a Monte Carlo approach using GIS data. *Animal Behaviour*. Estados Unidos. Vol. 77, p 547-554.

Brown J. L, Twomey E, Amézquita A, De Souza M. B, Caldwell J. L, Lötters S, Von May R, Melo-Sampaio P. R, Mejía-Vargas D, Perez-Peña P, Pepper M, Poelman E. H, Sanchez-Rodríguez M, Summers K. 2011. A Taxonomic Revision Of The Neotropical Poison Frog Genus *Ranitomeya* (Amphibia: Dendrobatidae). *Zootaxa*. Nueva Zelanda . Vol. 3083, p 1-120.

Burnham K. P, Anderson D. R. 2004. Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods & Research*. Estados Unidos. Vol. 33, No. 2, November 2004, p 261-304.

Caswell H. 2006. Matrix Population Models. *John Wiley & Sons, Ltd*.

Cichón M, Kozłowski J. 2000. Ageing and typical survivorship curves result from optimal resource allocation. *Evolutionary Ecology Research*. Estados Unidos. Vol. 2, p 857–870.

Conroy S. D. S, Brook B. W. 2003. Demographic Sensitivity and Persistence of the White and Orange Bellied Frogs of Western Australia. *Population Ecology*. Alemania. Vol. 45, p 105-114.

Collins J. P, Storfer A. 2003. Global amphibian declines: sorting the hypotheses. *Diversity and Distributions*. Vol 9, p 89–98.

Cooper W. E, Caldwell J. P, Vitt L. J, Conspicuousness and vestigial escape behaviour by two dendrobatid frogs, *Dendrobates auratus* and *Oophaga pumilio*. *Behaviour*. Estados Unidos. Vol 146, N° 3, p 325-349

Cooch E, White G. 2012. Program MARK, “A Gentle Introduction”. Edición 11.

Costa C, Angelini C, Scardi M, Menesatti P, Utzeri C. 2008. Using image analysis on the ventral colour pattern in *Salamandrina perspicillata* (Amphibia: Salamandridae) to discriminate among populations. *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 96, p35–43.

Donnelly M. A. 1988. Demographic Effects Of Reproductive Resource Supplementation In A Territorial Frog, *Dendrobates pumilio*. *Ecological Monographs*. Estados Unidos. Vol. 59, N° 3 (Sep), p 207-221.

Duellman, W. E. 1966. Aggressive behavior in dendrobatid frogs. *Herpetologica*. Estados Unidos. Vol. 22(3), p 217-221.

Fujiwara M, Caswell H. 2001. Demography of the endangered North Atlantic right whale. *Nature*. Estados Unidos. Vol. 414, p 537–541.

Frisbie M. P, Wyman R. L. 1992. The effect of environmental pH on sodium balance in the red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens*. *Archives of environmental contamination and toxicology*. Vol. 23(1), p 64-68.

Funk W. C, Mills L. S. 2003. Potential causes of population declines in forest fragments in an Amazonian frog. *Biological Conservation*. Estados Unidos. Vol. 111, p 205-214.

Funk W. C, Blouin M. S, Corn P. S, Maxell B. A, Pilliod D. S, Amish S, Allendorf F. W. 2005. Population Structure of Columbia Spotted Frogs (*Rana luteiventris*) is Strongly Affected by the Landscape. *Molecular Ecology*. Estados Unidos. Vol. 14, p 483-496.

Gauthier–Clerc M, Gendner J. P, Ribic C. A, Fraser W. R, Woehler E. J, Descamps S, Le Maho Y. 2004. Long–term effects of flipper bands on penguins. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. Inglaterra. Vol. 271(Suppl 6), p 423-426.

Gillespie G. 2010. Population Age Structure of the Spotted Tree Frog (*Litoria spenceri*): Insights Into Population Declines. *Wildlife Research*. Australia. Vol. 37, p 19-26.

Grafe T. U, Kaminsky S. K, Bitz J. H, Lissow H, Linsenmair K. E, 2004. Demographic Dynamics of the Afro-tropical Pig-nosed Frog, *Hemisus marmoratus*: Effects of Climate And Predation on Survival and Recruitment. *Oecologia*. Alemania. Vol. 141, p 40-46.

Gross J. 2009. Declive En Poblaciones De Seis Especies De Anfibios Anuros Del Paramo Mucubaji, Estado Mérida, Venezuela. *Herpetotrópicos*. Venezuela. Vol. 5(1) p 09-20.

Green D. M. 2003. The ecology of extinction: population fluctuation and decline in amphibians. *Biological Conservation*. Estados Unidos. Vol. 111, p 331-343.

Gutiérrez-C P.D. 2005.- Geographic distribution: *Cochranella susatamai*. *Herpetological Review*. p 36: 73.

Hagman M, Forsman A. 2003. Correlated Evolution Of Conspicuous Coloration And Body Size In Poison Frogs (Dendrobatidae). *Evolution*. Estados Unidos. Vol. 57 (12), p 2904-2910.

Harper E. B, Rittenhouse T. A. G, Semlitsch R. D. 2007. Demographic Consequences of Terrestrial Habitat Loss for Pool-Breeding Amphibians: Predicting Extinction Risks Associated with Inadequate Size of Buffer Zones. *Conservation Biology*. Vol. 22, No. 5, p 1205–1215.

Hayward G. D, McDonald D. B. Matrix Population Models as a Tool in Development Habitat Models. 2nd Owl Symposium.

Hero J. M. 1989. A simple code for toe clipping anurans. *Herpetological Review*. Vol 20, N° 3, p 66-69.

Hodgson D. J, Townley S. 2004. Linking Management Changes to Population Dynamic Responses: The Transfer Function of a Projection Matrix Perturbation. *Journal of Applied Ecology*. Londres. Vol. 41, p 1155-1161.

Houlahan J. E, Findlay C. S. 2003. The effects of adjacent land use on wetland amphibian species richness and community composition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Canada. Vol. 60, p 1078-1094.

Johnson J. B, Omland K. S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*. Estados Unidos. Vol 19, p 101-108.

Jolivet R, Antoniazza M, Strehler-Perrin C, Gander A. Impact Of Road Mitigation Measures On Amphibian Populations: A Stage-Class Population Mathematical Model. Groupe d'Etude et de Gestion Grande Cariçaie, Champ-Pittet, CH-1400 Yverdon-les-Bains, Switzerland.

Kattan G., P. A. Mejía., y C. Valderrama. 2005. Protocolo para la formulación de planes de conservación y manejo de especies focales. Fundación EcoAndina/WCS Programa Colombia. Cali. 81 pp.

Kelly M. J. 2001. Computer-aided photograph matching in studies using individual identification: an example from Serengeti cheetahs. *Journal of Mammalogy*. Vol. 82, p 440-449.

Kremsater L, Bunnell F. L. 1999. Edge effects: theory, evidence and implications to management of western North American forests. *Forest fragmentation: wildlife and management implications*, p 117-53.

La Marca E, & Lötters S. 1997. Monitoring of declines in Venezuelan *Atelopus* (Amphibia: Anura: Bufonidae). *Herpetologia Bonnensis*, p 207-213.

Lehtonen J, Jennions M. D, Kokko H. The Many Costs Of Sex. 2011. *Trends in Ecology and Evolution*. Estados Unidos. Vol. 27, No. 3. Marzo, p 172-178.

Lips K. R, Reeve J. D, Witters L. R. 2003. Ecological Traits Predicting Amphibian Population Declines in Central America. *Conservation Biology*. Estados Unidos. Vol. 17. N° 4. Agosto, p 1078- 1088.

Lips K. R. 2008. Decline of a Tropical Montane Amphibian Fauna. *Conservation Biology*. Estados Unidos. 18 Julio 2002. P 1523-1739

Manzanilla J, Péfaur J. E. 2000. Consideraciones Sobre Métodos y Técnicas De Campo Para El Estudio De Anfibios y Reptiles. *Revista de Ecología Latino Americana*. Venezuela. Vol. 7. N°1-2. Art. 3, p 17-30.

Marín-Gómez O. H & Gómez-Hoyos D. A. 2011. Estado Actual de *Ranitomeya bombetes* (Anura: Dendrobatidae). *Editorial académica Española*. Plan de Manejo para la rana venenosa del Cauca.

McCarthy M. A, Parris K. M. 2004. Clarifying the effect of toe clipping on frogs with Bayesian statistics. *Journal of Applied Ecology*. Inglaterra. Vol 41, p 780-786.

McCallum M. L. 2007. Amphibian decline or extinction? Current declines dwarf background extinction rate. *Journal of Herpetology*. Vol 41, N°3, p 483-491.

McMahon C. R, Burton H. R, Hoff J. V. D, Woods R, & Bradshaw C J. 2006. Assessing hot-iron and cryo-branding for permanently marking southern elephant seals. *Journal of Wildlife Management*. Vol. 70(5), p 1484-1489.

Meekan M. G, Bradshaw C. J. A, Press M, McLean C, Richards A, Quasnichka S, Taylor J. G. 2006. Population size and structure of whale sharks *Rhincodon typus* at Ningaloo Reef, Western Australia. *Marine Ecology-Progress Series*. Estados Unidos. Vol. 319, pp 275.

Montoya-M Y. 2008. Variaciones Nictimerales De Algunas Variables Climáticas, Físicas y Químicas En Una Laguna Somera En Guatapé (Antioquia), Colombia. *Actualidades Biológicas*. Colombia. Vol. 30, p 83-89.

Meyer J. S, Ingersoll C. G, McDonald L. L, Boyce M. S. 1986. Estimating Uncertainty in Population Growth Rates: Jackknife vs. Bootstrap Techniques. Estados Unidos. *Ecology*. Vol. 67, No. 5 (Oct., 1986), pp. 1156-1166

Myers C. W, Daly J. W. 1980. Taxonomy and Ecology of *Dendrobates bombetes*, a New Andean Poison Frog With New Skin Toxins. *American Museum Novitates*. Vol . 2692, p 1—23.

Osorno-Muñoz M. 1999. 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 Academia Colombiana de Ciencias*. Colombia. Vol. 23. Suplemento especial. Diciembre, p 347-356.

Pendleton G. W. 1995. Effects of Sampling Strategy, Detection Probability, and Independence of Counts on the Use of Point Counts. *USDA Forest Service*. Estados Unidos. Vol. 159, p 131-133.

Perry G, Wallace M. C, Perry D, Cruzer H, Muhlberger P. 2011. Toe Clipping of Amphibians and Reptiles: Science, Ethics and the Law 1. *Journal of Herpetology*. Estados Unidos. Vol. 45(4), p 547-555.

Pfister C. A. 1998. Patterns of variance in stage-structured populations: Evolutionary predictions and ecological implications. *The National Academy of Sciences*. Estados Unidos. Vol. 95, p 213–218.

Pough F. H, Andrews R. M, Cadle J. E, Crump M. L, Savitsky A. H, Wells K. P, Savage J. 1998. Herpetology (p. 577). *Upper Saddle River (NJ): Prentice Hall*. Estados Unidos.

Primack R, Kobori H, Mori S. 2001. Dragonfly pond restoration promotes conservation awareness in Japan. *Conservation Biology*. Estados Unidos. Vol. 14(5), p 1553-1554.

Pröhl H. 2001. Population Differences In Female Resource Abundance, Adult Sex Ratio, And Male Mating Success In *Dendrobates pumilio*. *Behavioral Ecology*. Vol. 13. N° 2 p 175-181. Londres

Ramírez M P, Osorno-Muñoz M, Rueda J. V, Amézquita A, Ardila-Robayo M. C. 2004. *Ranitomeya opisthomelas*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. (www.iucnredlist.org).

Reznick D, Nunney L, Tessier A. 2000. Big Houses, Big Cars, Superfleas And The Costs Of Reproduction. *TREE*, Vol. 15, N° 10, Octubre. Estados Unidos, p 421-426.

Reznick D. 1985. Costs of Reproduction: An Evaluation of the Empirical Evidence. *Oikos*. Suecia. Vol. 44, No. 2 (Abril., 1985), pp. 257-267

Ríos C, Puerta-P. L, Sierra-E. J. 2011. Densidad Poblacional de *Ranitomeya opisthomelas* y su Relación con Variables Ambientales y de Hábitat en Cuatro Bosques de la Cordillera Central Colombiana. *Boletín Científico Museo de Historia Natural*. Colombia. Vol. 15 (2), p 121-129.

Romero-Mares P, Bacab-Sánchez J. R, Ramírez-Jiménez D. P, Rincón- Enríquez G, Rosell-García J. 2001. Muestreo Por Captura y Recaptura: Un Ejemplo Biológico. *Instituto De Investigaciones Matemática Aplicadas Y De Sistemas, Universidad Nacional Autónoma de México*. México.

Rockwood L. L, 2006. Population ecology. Blackwell publishing. Vol 1. Estados Unidos.

Rueda-Almonacid J. V, Lynch J. D, Amézquita A. 2004. Libro Rojo de los Anfibios de Colombia. *Conservación Internacional Colombiana*. Universidad Nacional, Instituto de Ciencias Naturales, Ministerio del Medio Ambiente.

Roldán P. G. 2009. Colombian Limnology Development: Four Decades Of Progressive Advancements. *Actualidades Biológicas*. Colombia. Vol. 31(91), p 227-237.

Salvidio S. 2008. Detecting amphibian population cycles: The importance of appropriate statistical analyses. *Biological Conservation*. Estados Unidos. Vol. 142 (2009), p 455-461.

Sauer J. R, Slade N. A. 1987. Size-Based Demography of Vertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Estados Unidos. Vol. 18 pp. 71-90.

Schmidt B. R. 2003. Count data, detection probabilities, and the demography, dynamics, distribution, and decline of amphibians. Suiza. *Comptes Rendus Biologies*. Vol. 326, p 121-124.

Schwarz C. J. The Jolly-Seber model: More than just abundance. Department of Mathematics and Statistics, Simon Fraser University, Burnaby, BC V5A 1S6, Canada.

Schwarz C. J, & Seber G. A. 1999. Estimating animal abundance: review III. *Statistical Science*. P 427-456.

Silva González., N. 2007. Algunos aspectos poblacionales e historia natural de *Ranitomeya opisthomelas* (Anura: Dendrobatidae). Proyecto *Lipaugus weberi*. Proaves. Colombia. Resumen. (<http://www.proaves.org/proaves/index.php/es/investigaci%C3%B3n/anfibios-amenazados/ranitomeya-opisthomelas>).

Speed C. W, Meekan M. G, Bradshaw C. J. 2007. Spot The Match – Wildlife Photo-Identification Using Information Theory. *Frontiers in Zoology*. Alemania. Vol 4:2, 11 pp.

Stafford R, Lloyd J. R. 2011. Evaluating a Bayesian approach to improve accuracy of individual photographic identification methods using ecological distribution data. *Computational Ecology and Software*, Hong Kong. Vol. 1(1), p 49-54.

Stallard R. F. Possible Environmental Factors Underlying Amphibian Decline in Eastern Puerto Rico: Analysis of U.S. Government Data Archives. *Conservation Biology*. Estados Unidos. Vol 15 (4), p 1523-1739.

Stebbins R. C, Cohen N. W. 1995. A Natural History of Amphibians. Princeton, NJ: *Princeton University Press*.

Suárez-Mayorga, A. 1999. Comportamiento reproductivo de *Myniobates bombetes* (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). Trabajo de grado para optar el título de biólogo. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 136 pp. Colombia.

Stuart S. N, Chanson J. S, Cox N. A, Young B. E, Rodriguez A. S, Fischman D. L, Walter R. W, 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*. Vol. 306 (5702), p 1783-1786.

Swanack T. M, Grant W. E, Forstner M. R. J. 2009. Projecting population trends of endangered amphibian species in the face of uncertainty: A pattern-oriented approach. *Ecological Modelling*. Estados Unidos. Vol. 220, p 148-159.

Taylor D. R, Aarssen L. W, Loehle, C. 1990. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos*. Suecia, p 239-250.

Taylor R. L, Walker B. L, Naugle D. E, Mills L. S. 2012 Managing Multiple Vital Rates to Maximize Greater Sage-Grouse Population Growth. *The Journal of Wildlife Management*. Estados Unidos. Vol. 76 (2), p 336-347.

Twomey E, Brown J. L, Another new species of *Ranitomeya* (Anura: Dendrobatidae) from Amazonian Colombia. *Zootaxa*. Estados Unidos. Vol. 2302, p 48–60.

Urbina J, Galeano S. 2009. Abundance, activity patterns and microhabitat of *Rhinella macrorhina*, an endemic toad from the cloud forests of the Colombian Central Andes. *Herpetological Journal*. Estados Unidos. Vol. 19, p 35-40.

Valderrama-Vernaza M, Serrano-Cardozo V. H, Ramírez-Pinilla M. P. 2010. Reproductive Activity of the Andean Frog *Ranitomeya virolinensis* (Anura: Dendrobatidae). *Copeia*. Estados Unidos. 2010, N°2, p 211-217.

Vargas F, Bolaños M. 1999. Anfíbios 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*. Colombia. Vol. 23, 499-511.

Vitt L. J, & Caldwell J. P. 2009. *Herpetology*. Academic Press.

Vonesh J. R, De la Cruz O. 2002. Complex Life Cycles and Density Dependence: Assessing the Contribution of Egg Mortality to Amphibian Declines. *Oecology*. Alemania. Vol. 133, p 325-333.

Von May R, Medina-Müller M, Donnelly M. A, Summers K. 2009. Breeding-size selection by the poison frog *Ranitomeya biolat* in Amazonian bamboo forests: an experimental approach. *Canadian Journal of Zoology*. Canada. Vol. 87, p 453-464.

Waichman A. V. 1992. An alphanumeric code for toe clipping amphibians and reptiles. *Herpetological Review*. Vol. 23 (1), p 19-21.

Wassersug, R. J, Sperry D. G. 1977. The relationships of locomotion to differential predation on *Pseudacris triseriata* (Anura: Hylidae). *Ecology*. Estados Unidos. P 830-839.

Werner E. E, Gilliam J. F. 1984. The Ontogenetic Niche and Species Interactions in Size-Structured Populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Estados Unidos. Vol. 15, pp. 393-425.

Wilbur H. M. 1980. Complex Life Cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Estados Unidos. Vol. 11 , pp. 67-93.

Wiley E. O, Lieberman B. S. Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics, Second Edition. *John Wiley & Sons, Inc.*, Hoboken, New Jersey. Estados Unidos.

Wilson R. P, & McMahon C. R. 2006. Measuring devices on wild animals: what constitutes acceptable practice?. *Frontiers in Ecology and the Environment*. Vol. 4(3), p 147-154.

Young B. E, Lips K. R, Reaser J. K, Ibañez R, Salas A. W, Cedeño R, Coloma L. A, Ron S, La Marca E, Meyer J. R, Muñoz A, Bolaños F, Chaves G, Romo D. 2001. Population Declines and Priorities for Amphibian Conservation in Latin America. *Conservation Biology*. Estados Unidos. Vol. 15. N° 5. Octubre, p 1213-1212.

Zaffaroni V, Rocha R, Grant T. 2012. Clip or Snap? An Evaluation of Toe-Clipping and Photo-Identification Methods for Identifying Individual Southern Red-Bellied Toads, *Melanophryniscus cambaraensis*. *South American Journal of Herpetology*. Brazil. Vol.7(2), p 79-84.

Zimmermann, H. (1989). Conservation studies on the 'dart-poison' frogs Dendrobatidae in the field and in captivity. *International Zoo Yearbook*. Vol. 28(1), p 31-44.