

# Papéis Avulsos de Zoologia

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Volume 51(1):1-19, 2011

[www.mz.usp.br/publicacoes](http://www.mz.usp.br/publicacoes)  
<http://portal.revistasusp.sibi.usp.br>  
[www.scielo.br/paz](http://www.scielo.br/paz)

ISSN impresso: 0031-1049  
ISSN on-line: 1807-0205

## TAMAÑO POBLACIONAL, USO DEL HÁBITAT Y RELACIONES INTERESPECÍFICAS DE *AGALYCHNIS SPURRELLI* (ANURA: HYLIDAE) EN UN BOSQUE HÚMEDO TROPICAL REMANENTE DEL NOROCCIDENTE DE ECUADOR

H. MAURICIO ORTEGA-ÁNDRADE<sup>1,2</sup>  
CECILIA TOBAR-SUÁREZ<sup>2</sup>  
MÓNICA ARELLANO M.<sup>3</sup>

### ABSTRACT

*Throughout 2006 and 2007, at a small swamp in San Francisco del Cabo, northwestern Ecuador, monthly field expeditions were done to monitor a population of the leaf frog *Agalychnis spurrelli* with the following aims: (1) to determine population size and annual fluctuation; (2) to determine spatial distributional patterns and microhabitat resource partitioning; and (3) to analyze associations with other nocturnal frogs. We employed standardized sampling methods to study the population size, which included capture-recapture analysis using toe clip codes. In northwestern Ecuador, *Agalychnis spurrelli* presents highly effective population sizes, with local increments in relative density through rainy and breeding seasons, beginning in February. A low recapture rate was obtained and population size was projected between 1400 to 6000 individuals of *Agalychnis spurrelli* for Laguna del Diablo. Throughout the dry season this particular frog prefers the canopy of higher trees, descending only to low vegetation which occurs around the swamp when the breeding season begins. We obtained low rates in overlap and amplitude functional niche values, demonstrating a high level of specialization in resource partitioning in the habitat. Nine species of nocturnal anurans were identified around this body of water, among which, *Hypsiboas rosenbergi* and *H. pellucens* were the most similar species to *A. spurrelli* in resource use and spatial distribution at the swamp. The snake *Leptodeira septentrionalis* is its principal predator.*

KEYWORDS: Anura; *Agalychnis spurrelli*; Population size; Spatial distribution; Northwestern Ecuador.

<sup>1</sup> Programa para la Conservación de Especies en Peligro del Ecuador, Fundación EcoCiencia, Pasaje Estocolmo E2-166 y Av. Amazonas, Quito, Ecuador. E-mail: [biomauro@hotmail.com](mailto:biomauro@hotmail.com), [especiesenpeligro@ecociencia.org](mailto:especiesenpeligro@ecociencia.org) (Autor para correspondencia).

<sup>2</sup> Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, Sección de Vertebrados, División de Herpetología, calle Rumipamba 341 y Av. de los Shyris, Quito, Ecuador e Instituto de Ecología, A.C., Red de Biología y Conservación de Vertebrados, Carretera antigua a Coatepec 351, El Haya, AP 63, Xalapa, Veracruz, México.

<sup>3</sup> Investigadora independiente.

## INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales exhiben una enorme diversidad, pero los mecanismos para establecer y mantener esa diversidad aún son desconocidos (Bampfyde *et al.*, 2005), por lo que el estudio de la estructura e interacciones entre los miembros de las comunidades y sus poblaciones es indispensable para comprender los procesos que influyen en la diversidad y los patrones de distribución de las especies en el paisaje (Duellman, 1999; Halffter *et al.*, 2001; Duellman, 2005; Zeisset & Beebe, 2008). Cada población puede estar localmente semi-aislada o totalmente aislada (cerrada) de otras poblaciones similares por discontinuidades de hábitat o barreras de dispersión, recibiendo ocasionalmente inmigrantes de poblaciones cercanas o distantes (Zug *et al.*, 2001). El estudio de las consecuencias del cambio en los hábitats sobre las poblaciones es importante debido a la creación de barreras de dispersión y modificaciones en los sitios de reproducción, hábitáculos y microhábitats funcionales para los anfibios, cuya persistencia depende del conocimiento de su dinámica y uso, como base en el diseño de estrategias de conservación en paisajes fragmentados y con asentamientos humanos, como son los bosques del noroccidente de Ecuador (Gascon, 1993; Dupuis *et al.*, 1995; Zimmerman & Simberloff, 1996; Hager, 1998; Doan & Arriaga, 2002; Crawford & Semlitsch, 2007; Gardner *et al.*, 2007; Vitt *et al.*, 2007).

El género *Agalychnis* Cope, 1864 incluye diez especies distribuidas en el Neotrópico, desde el sureste de México a través de Centroamérica, la vertiente del Pacífico de Colombia hasta los bosques tropicales del centro-occidente de Ecuador, y en las estribaciones y tierras bajas de la Amazonía, así como en los bosques de la costa Atlántica de Brasil (Faivovich *et al.*, 2009; Frost, 2010). Son ranas nocturnas de tamaño pequeño a grande, presentan la pupila vertical, el iris rojo o rojo oscuro (excepto *A. annae* que lo tiene amarillo), el dorso verde, los flancos coloreados y con barras contrastantes en algunas especies, el vientre blanco, amarillo o anaranjado (Faivovich *et al.*, 2005, 2009). El desarrollo de extensas membranas interdigitales es característico en *Agalychnis spurrelli*, comparado las otras especies del género presentes en Ecuador. Durante la época reproductiva estas ranas depositan sus huevos en masas gelatinosas adheridas a hojas, lianas, ramas o troncos suspendidos sobre el agua y en los alrededores de riachuelos, charcas o humedales temporales o permanentes (Funkhouser, 1957; Caldwell, 1994; Gray, 1997; Vargas *et al.*, 2000), aunque también se ha reportado el uso de cavidades inundadas en troncos (Hoogmoed & Cadle, 1990).

*Agalychnis spurrelli* habita altitudes inferiores a los 885 m, en los bosques húmedos tropicales de tierras bajas del Pacífico, desde el sur de Costa Rica hasta el centro-occidente de Ecuador (Ortega-Andrade, 2008). Varios son los estudios respecto a la sistemática y ecología de especies congénéricas de *Agalychnis spurrelli* en el Neotrópico, en los cuales se han tratado revisiones taxonómicas (Funkhouser, 1957; Ortega-Andrade, 2008), aspectos reproductivos (Scott & Starrett, 1974; Roberts, 1994; Gray, 1997; Vargas *et al.*, 2000), comportamiento (Warkentin, 2000; McCay, 2003; Warkentin, 2005; Dudley *et al.*, 2007), dinámica poblacional (Vargas & Gutiérrez, 2005) y filogenia (Faivovich *et al.*, 2005; Wiens *et al.*, 2006; Gomez-Mestre *et al.*, 2008; Faivovich *et al.*, 2009). A pesar de los importantes aportes para entender la biología de *Agalychnis spurrelli*, en Ecuador es considerada como una especie casi amenazada (con el nombre *A. litodryas*) o con datos insuficientes para categorizarla (Ron *et al.*, 2008). Esto refleja el desconocimiento de determinados aspectos ecológicos, que incluyen al estudio de su tamaño poblacional, distribución y las relaciones interespecíficas.

Las interacciones entre las especies es fundamental para el entendimiento de la historia natural de los organismos que forman las comunidades (Pianka, 1988; Begon *et al.*, 2006). El nicho, entendido como un concepto abstracto de un hipervolumen (Hutchinson, 1957), es el espacio multidimensional donde las tolerancias y requerimientos físicos y bióticos interactúan para definir las condiciones y recursos necesarios para la sobrevivencia de una especie (Begon *et al.*, 2006). Varias son las métricas del nicho (*e.g.* dimensionalidad, deformación topológica) que han sido empleadas para comprender el concepto multidimensional del hipervolumen propuesto por Hutchinson (1957). En el área de estudio, ochos son las especies nocturnas que comparten el hábitat con *Agalychnis spurrelli*. La amplitud del nicho, entendida como el espectro en la línea de una dimensión (factor físico o biótico) del hipervolumen, y el solapamiento del nicho, entendido como el espacio del nicho en el cual dos especies comparten recursos, son índices que pueden ser usados para reflejar la especialización ecológica de las especies dentro de este ambiente en particular y el potencial de competencia de las especies que ocurren con *A. spurrelli* (Levins, 1968).

Es así que durante los años 2006 y 2007 se realizó un monitoreo poblacional de la rana arborícola *Agalychnis spurrelli*, en un pequeño humedal localizado al noroccidente de Ecuador. Los objetivos de este trabajo fueron: (1) estimar el tamaño poblacional de individuos adultos reproductores y analizar su

fluctuación anual; (2) determinar la distribución espacial y uso de recursos en el hábitat por categoría de edad; y (3) analizar las asociaciones con otras especies de anuros nocturnas, respecto a la partición de recursos en el hábitat. Este estudio complementa los conocimientos de la especie generados en Centroamérica (Scott & Starrett, 1974; Gray, 1997; Savage, 2002) y Colombia (Vargas *et al.*, 2000; Vargas & Gutiérrez, 2005), en una localidad en el límite sur de su rango de distribución, al noroccidente de Ecuador.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Área de estudio

El área de estudio se ubica en un pequeño humedal (00°39'16"N, 80°02'56"W, 30 m) a 1 km SE de la localidad San Francisco del Cabo, Cantón Muisne, provincia de Esmeraldas, correspondiente al Bosque Siempreverde de Tierras Bajas (Cerón *et al.*, 1999) del noroccidente de Ecuador (Figura 1). El

área es una pequeña laguna permanente de aproximadamente 2400 m<sup>2</sup> rodeada de árboles que superan los 15 metros, además de arbustos y heliconias que densifican el estrato bajo del bosque, característico en ambientes secundarios de la costa tropical ecuatoriana (Sierra, 1999). En un inventario florístico del sitio de estudio (Arellano *in litt.*), se determinó que la vegetación del estrato bajo (< 5 metros) estuvo representada principalmente por las familias Araceae, Piperaceae, Heliconiaceae, Solanaceae, Marantaceae y Cyclanthaceae, mientras que el estrato de dosel estuvo representado por árboles de hasta 18 m de altura, con especies de las familias Moraceae, Cecropiaceae, Mimosaceae y Fabaceae. Seis especies fueron identificadas como dominantes: *Heliconia longa* (Heliconiaceae), *Carludovica palmata* (Cyclanthaceae), *Tectaria* aff. *pilosa* (Dryopteridaceae) y *Cecropia litoralis* (Cecropiaceae) y *Rodosphata* sp. (Areaceae).

Durante los años 1998 y 2004 se reportaron entre 2000 y 3000 mm anuales de lluvia, en dos épocas climáticas: la más lluviosa entre Enero y Junio (177.42 ± 144 mm), y la menos lluviosa entre Julio

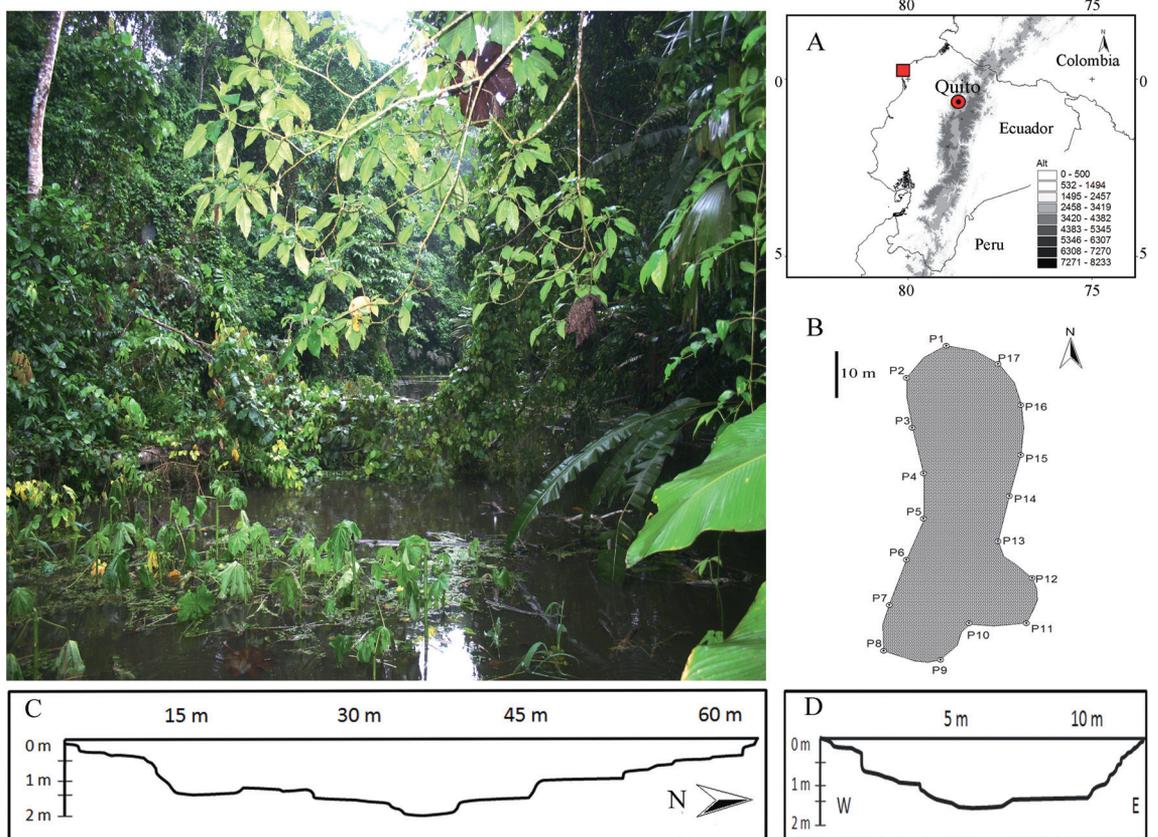


FIGURA 1: Ubicación del área de estudio (A), secciones de muestreo (B), perfil longitudinal (C) y transversal (D) de la Laguna del Diablo, San Francisco del Cabo, Noroccidente de Ecuador.

y Diciembre ( $21.18 \pm 27$  mm). Durante los días de muestreo las lluvias fueron esporádicas, con un máximo de 210 mm registrados en seis días del mes de febrero de 2007. El valor promedio de temperatura fue de  $24.6^{\circ}\text{C}$ , reportando en abril el valor máximo de  $30^{\circ}\text{C}$ . Al igual que la temperatura, la humedad relativa (Hr) del ambiente llegó a su pico en abril con un valor de 94% Hr y un promedio anual de 73% Hr.

### Muestreo y análisis de datos

Cuatro personas realizaron salidas de campo mensuales (sesiones) al área de estudio entre abril del 2006 y abril del 2007, de seis días (ocasiones) cada una, excepto en febrero de 2006 donde se estudió la población durante un período continuo de 12 días. Alrededor de la laguna se establecieron 17 secciones continuas de  $10 \times 6$  metros (Figura 1B), que formaron un transecto de 170 metros de longitud por 6 metros de banda ( $1020 \text{ m}^2$ ). La dirección de muestreo alrededor de la laguna (Este-Oeste) fue aleatorizada cada noche, comenzando desde la sección 1. Se emplearon cuatro data-logger Easylog USB V3.1 calibrados para el registro de temperatura y humedad relativa cada 12 horas en el área de estudio.

Los muestreos de *Agalychnis spurrelli* y la herpetofauna en general, fueron desarrollados a partir de las 19h00, tomando notas ecológicas sobre la longitud rostro-cloaca (SVL), longitud total en el caso de reptiles (TL), peso, distribución vertical desde el espejo de agua o desde el suelo (medida en metros), distribución horizontal (seis metros desde el borde de la laguna), sexo (determinado por las vocalizaciones y la presencia de excrescencias nupciales en los pulgares de los machos), edad [adultos ( $\geq 61.7$  mm), juveniles ( $\geq 19.5$  mm,  $\leq 34.5$  mm) y metamórficos (con vestigios o presencia de cola)], sustrato (*e.g.* hoja, hojarasca, ramas), comportamiento reproductivo (*e.g.* amplexus, vocalización, ovoposición), depredación, hora de captura y sección dentro del transecto. Todos los individuos de *A. spurrelli* capturados fueron marcados con combinaciones únicas mediante la técnica de remoción de falanges de los dedos (Donnelly & Guyer, 1994b; Donnelly *et al.*, 1994), para su posterior liberación y siguiente recaptura o re-avistamiento. Los efectos negativos sobre la tasa de captura y mortalidad de individuos después de la aplicación de esta técnica de marcaje han sido reportados como cuestionables y contradictorios (Funk *et al.*, 2005; Phillott *et al.*, 2007). Más aún, pocos son los trabajos que han evaluado alternativas a la remoción de falanges como técnica de marcaje (*e.g.* Hoffmann *et al.*, 2008), siendo

actualmente reconocida como una práctica aceptable para estudios de captura-recaptura de anfibios (Phillott *et al.*, 2007). Seguimos la codificación de Hero (1989), debido al bajo número en el corte de discos dactilares que esta metodología implica, habiendo removido un máximo de dos terminaciones dactilares por mano y/o pie en los individuos capturados en este estudio. Las tijeras fueron desinfectadas con alcohol antiséptico previo al marcaje de cada individuo; se usó además guantes quirúrgicos en cada sesión de muestreo. El corte fue realizado sobre la membrana interdígital, a nivel del primer tubérculo subarticular, procediendo a desinfectar el área afectada con alcohol antiséptico. En nuestro caso, no detectamos infección en los individuos recapturados durante el muestreo, observando una cicatrización rápida de los dedos marcados.

Los especímenes capturados y marcados fueron establecidos dentro de las siguientes categorías de edad: adultos ( $\geq 61.7$  mm), juveniles ( $\geq 19.5$  mm,  $\leq 34.5$  mm) y metamórficos (con vestigios o presencia de cola). La estimación del tamaño poblacional fue calculada únicamente con los adultos capturados y recapturados. No se separó el análisis por sexo, debido a que la probabilidad de encuentro de machos pudo verse sesgado por la facilidad de captura definida por sus vocalizaciones, aunque si se reportan la relación en el número de machos/hembras en el sitio de estudio. La información obtenida del estudio de metamórficos y juveniles, proveyó información complementaria sobre la densidad y movimientos de la especie en el hábitat. La información ecológica y de codificación fue tabulada y sistematizada en una matriz estándar siguiendo a Donnelly & Guyer (1994b). Se preparó una lista de depredadores de la especie, tanto para el hábitat acuático como terrestre.

Los especímenes colectados fueron preservados en alcohol etílico al 70%, previamente fijados con formalina al 10% (McDiarmid, 1994; Reynolds *et al.*, 1994). Éstos fueron depositados como especímenes testigo en la Colección Científica de Herpetología del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (DH-MECN). El permiso de investigación (N° 002) en la provincia de Esmeraldas fue acreditado por el Ministerio del Ambiente de Ecuador.

Estimación del tamaño poblacional. Cada sesión mensual ( $n_1 = 12$ ) fue considerada como periodo de muestreo primario, y cada ocasión (días) dentro de una sesión son periodos secundarios de muestreo ( $n_2 = 6$  días). El tamaño poblacional de adultos fue estimado en base a los criterios de población cerrada (donde se asume que no existen muertes, nacimientos, migración o inmigración, para los muestreos

mensuales) en el caso de las ocasiones (días) y como población abierta para las sesiones, asumiendo que en el periodo anual de muestreo existen muertes, nacimientos, migración e inmigración. Los datos de captura y recaptura fueron empleados para estimar el tamaño poblacional en cada sesión y en el total (N), la supervivencia de individuos ( $\Phi$ ) y ganancias ( $g$ ) poblacionales entre periodos primarios de muestreo a través con el estimador Jolly-Seber para poblaciones abiertas (sesiones) y el estimador de Jackknife para poblaciones cerradas (Rabinovich, 1978; Pollock, 1982). La técnica de Jolly-Seber permite estimar el tamaño poblacional asumiendo que la población es abierta, con réplicas distribuidas a través de todo el año de muestreo, que la intensidad de muestreo es baja, el tiempo para capturar y recapturar individuos es corto y que el índice no se ve afectado por capturas desiguales de los individuos marcados, circunstancias que se acoplan a los requisitos de este tipo de análisis (Donnelly & Guyer, 1994a). La técnica de Jackknife permite estimar el tamaño poblacional (N) en periodos primarios de muestreo a través de las 12 sesiones de muestreo. Este método asume que la población es cerrada, pues el número de réplicas es pequeño en un período corto de tiempo (seis días), que la intensidad de muestreo es baja, el tiempo para capturar y recapturar individuos es corto y que el índice no se ve afectado por capturas desiguales de los individuos (Efford, 2005). Siguiendo el principio de estimación de la riqueza propuesto por Colwell *et al.* (2004), se empleó el estimador paramétrico de Mao Tau y el no paramétrico de Cobertura Basada en Incidencia (ICE, del inglés). El tamaño poblacional estimado con el ICE considera la proporción de todos los individuos infrecuentes que no son únicos durante el muestreo, mientras que el de Mao Tau estima el tamaño poblacional de una sub muestra del total de individuos aleatorizados, respecto al total de individuos no marcados descubiertos a través del muestreo (Colwell, 2009). Estos modelos asumen que cada individuo tiene su propia probabilidad de presencia específica y por lo tanto se supone sigue una distribución binomial en cuanto al registro de presencia y ausencia entre muestras (Colwell *et al.*, 2004), y por rarefacción nos permite inferir el tamaño poblacional “verdadero”. Los datos de individuos observados fueron aleatorizados 1000 veces, con lo que se obtuvo intervalos de confianza (IC) para el estimador de Mao Tau, correspondientes a una significancia del 95%, mientras que para el ICE se presenta la desviación estándar (SD) alrededor del estimador, entre los muestreos aleatorizados. Los estimadores de rarefacción fueron calculados con la herramienta EstimateS 8 (Colwell, 2009), mientras que el cálculo del

tamaño de la población con Jackknife, ámbito hogar, movimientos y densidad, se empleó el software Density 3.3 (Efford, 2005).

El tipo de distribución espacial de la población (azar, aglomerada o uniforme) fue calculada mediante la razón varianza/media aplicada sobre la abundancia (Franco-López *et al.*, 2001), registrada a través de las 17 secciones en cada sesión de muestreo. Si los valores de esta relación son mayores a 1, se considera una distribución poblacional de tipo aglomerada, si es igual o cercano a 1 es de tipo aleatorio, mientras que valores menores a 1 son distribuciones de tipo uniforme.

*Asociación con otras especies de anuros:* Las asociaciones dentro de la comunidad de anfibios fueron evaluadas mediante dos técnicas: (1) dendrogramas de asociación interespecífica y (2) solapamiento de nicho interespecífico por pares de especies (*Cij*). Los dendrogramas se basaron en datos cualitativos (presencia – ausencia) de uso de recursos (*e.g.* distribución vertical, tipos de sustrato, habitat) en los cuales se describe gráficamente cómo una o un grupo de especies se asocian o diferencian dentro de una comunidad determinada.

Para propósitos de analizar las matrices de similitud entre las especies simpátricas, se evaluaron 23 categorías identificados en cinco tipos de recursos dentro del hábitat estudiado: A. Distribución vertical: suelo (0 m), estrato bajo (hasta 1 m desde el suelo), estrato medio (1-2 m) y estrato alto (2 m >). B. Sustratos: agua, fronda, hoja, liana, lodo/suelo, peciolo, rama, tallo. C. Tamaños corporales (longitud rostro-cloaca): Pequeño (< de 50 mm), mediano (> de 50 mm), grande (> de 100). D. Sitios de ovoposición: Agua, nido de barro, nido de espuma, terrestre, desarrollo directo, y vegetación suspendida sobre agua. E. Época reproductiva: continua, lluvias, y seca.

*Solapamiento de nicho:* Para representar el solapamiento del nicho se emplearon dendrogramas de similitud, con base en el índice cualitativo de Jaccard (Moreno, 2001):

$$J' = \frac{c}{a+b-c} \times 100 ;$$

donde *a* es el número de categorías de recursos ocupadas por la especie 1, *b* es el número categorías ocupadas por la especie 2, y *c* es el número de categorías compartidas entre ambas especies. El índice estima la similitud en la composición de las categorías en el espectro de recursos identificados en un determinado ambiente, independientemente de la abundancia

individual de cada una de ellas, por lo que nosotros la empleamos como un coeficiente cualitativo del solapamiento de nicho. El segundo tipo de presentación del solapamiento de nicho interespecífico ( $C_{ij}$ ) se deriva del análisis anterior, con la diferencia de que los valores del índice se presentan específicamente por pares de especies, expresados en una matriz de interrelación. Esta comparación pareada, resultan en un valor de 0 cuando ambas especies no comparten ninguna categoría de los recursos, y 100 cuando el número de categorías compartidas es idéntico. Este análisis fue desarrollado con el programa Biodiversity Pro<sup>®</sup>.

*Amplitud de Nicho*: Describe el espectro de uso de determinadas dimensiones del nicho, medido en una matriz de recursos (Colwell & Futuyma, 1971):

$$B = \frac{1}{\sum p_{ij}^2};$$

donde  $p_{ij}$  es la proporción de individuos de la especie  $i$  asociada a un recurso  $j$ . Los valores estandarizados de la amplitud de nicho ( $B_{ST}$ ) se obtienen por:

$$\frac{B-1}{n-1};$$

donde  $n$  es el número de número de recursos evaluados (Krebs, 1999). Valores cercanos a 0 corresponden a nichos especializados en una sola categoría de recurso, mientras que valores cercanos a 1 representan nichos diversificados en varias categorías del recurso, cuya frecuencia relativa (individuos asociados a cada categoría) es más equitativa entre ellas.



**FIGURA 2:** Macho adulto de *Agalychnis spurrelli*, Laguna del Diablo, Noroccidente de Ecuador. Fotografía: H. Mauricio Ortega-Andrade.

Para probar la hipótesis de que existe correlación entre variables de la población y el ambiente (e.g. pluviosidad, N individuos por edad, N individuos depredador, N individuos presa), se emplearon los coeficientes de Pearson ( $r$ ) y el no paramétrico de Spearman ( $r_s$ ). Sus estadísticos fueron comparados con la tabla de la prueba  $z$ , a un nivel de significancia ( $P$ ) mayor a 95%. Se empleó una prueba- $t$  pareada para comparar los datos de abundancia entre las épocas de lluvia y seca. Las diferencias significativas entre la frecuencia de encuentro de individuos asociado a los tipos de sustratos fueron analizadas con la prueba de  $\chi^2$  cuadrada ( $X^2$ ). Se obtuvo el logaritmo natural de los datos de abundancia, con el fin de acercarlos a una distribución normal (Zar, 1999).

## RESULTADOS

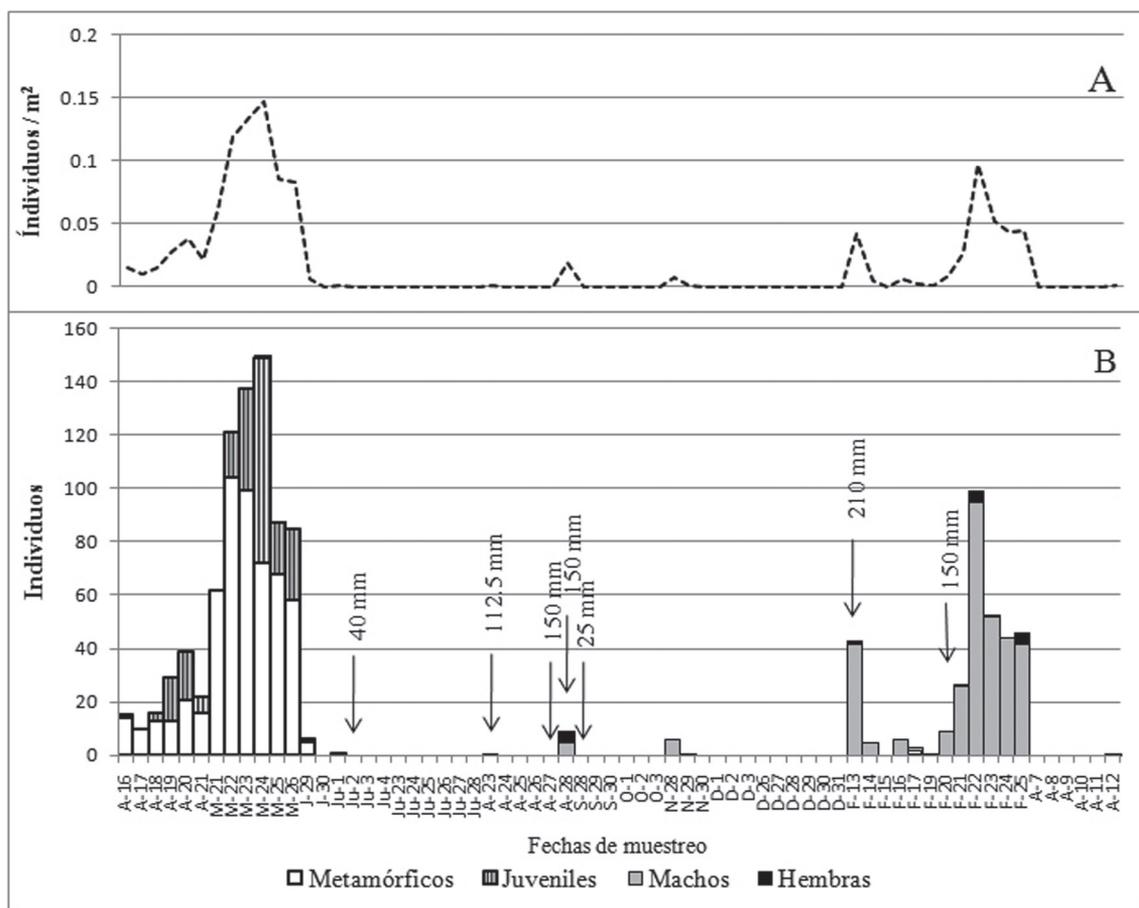
Tamaño poblacional y ciclo anual. Se registraron un total de 1147 individuos de la especie *Agalychnis spurrelli* (Figura 2), de los cuales el 49% (557 individuos) fueron metamórficos, el 29% (336 ind.) fueron machos adultos, el 20% (224 ind.) fueron juveniles, el 2% (18 ind.) fueron hembras adultas y el 1% (12 ind.) fueron adultos avistados sin sexo determinado. Durante las doce sesiones de muestreo, el 99% de los individuos adultos fueron reportados inmediatamente después de cortos periodos de lluvia (Figura 3). La proporción de juveniles-metamórficos fue de 1:2.3 individuos para la época de eclosión (abril-mayo), mientras que la proporción hembras-machos es de 1:28 para la época en que comienzan las lluvias (febrero).

La densidad relativa total para el área de estudio fue de 0.204 ind./m<sup>2</sup>, con fluctuaciones mensuales entre 0.005 y 0.155 ind./ha. Los valores más altos de densidad relativa fueron registrados a inicio de la época lluviosa, durante el período de reproducción (Figura 3). Se encontró una correlación significativa ( $r = 0.82$ ,  $g.l. = 5$ ;  $P = 0.02$ ), con un incremento en el número de individuos/m<sup>2</sup> respecto a la precipitación (Figura 3C). Las primeras recapturas de individuos adultos ocurrieron a partir del mes de febrero de 2006, fechas en las cuales también se registraron altos valores de ganancia de individuos y tasas moderadas de sobrevivencia (Tabla 1, Apéndices 1, 2, 3). El tamaño de la población calculado para *Agalychnis spurrelli* en la Laguna del Diablo varía desde 1660.5-1837.5 individuos adultos ( $1749.05 \pm 94.5$  ind.) con el estimador de Jackknife y desde 575.8-2652.0 individuos ( $1430.6 \pm 1085.5$  ind.) con Jolly-Seber (Tabla 1). Durante la época lluviosa se registra un incremento

**TABLA 1:** Abundancia y estimadores del tamaño poblacional de individuos adultos de *Agalychnis spurrelli* obtenidos durante 12 sesiones de muestreo entre los años 2006-2007, Laguna del Diablo, Cabo San Francisco, Noroccidente de Ecuador. NE = Valor no estimado.

Sesiones	Ocasión †	Ámbito hogareño (m)	Capturas	Recapturas	Individuos	Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	Estimador Jackknife	Estimador Jolly-Seber
S1 (abril)	6	—	2	0	2	0.001	NE	—
S2 (mayo)	6	—	—	—	—	—	—	—
S3 (junio-julio)	6	—	—	—	—	—	—	—
S4 (julio)	6	—	—	—	—	—	—	—
S5 (agosto)	6	—	21	0	21	0.012	NE	—
S6 (sept-oct)	6	—	—	—	—	—	—	—
S7 (oct-nov)	6	—	—	—	—	—	—	—
S8 (nov-dic)	6	—	0	0	8	0.004	NE	—
S9 (diciembre)	6	—	—	—	—	—	—	—
S10 (febrero)	6	7.2	56	2	54	0.030	186.4 ± 21.9 (150.1-236.7)	—
S11 (febrero)	6	3.6	285	10	275	0.154	923.2 ± 48.5 (835.0-1025.4)	—
S12 (abril)	6	—	1	0	1	0.001	—	—
Anual	17*	3.9	375	12	363	0.204	1749.05 ± 94.5 (1660.5-1837.5)	1430.6 (575.8-2652.0)

† = Días. \* = Número de días donde se registraron especímenes adultos a través de los años 2006-2007.



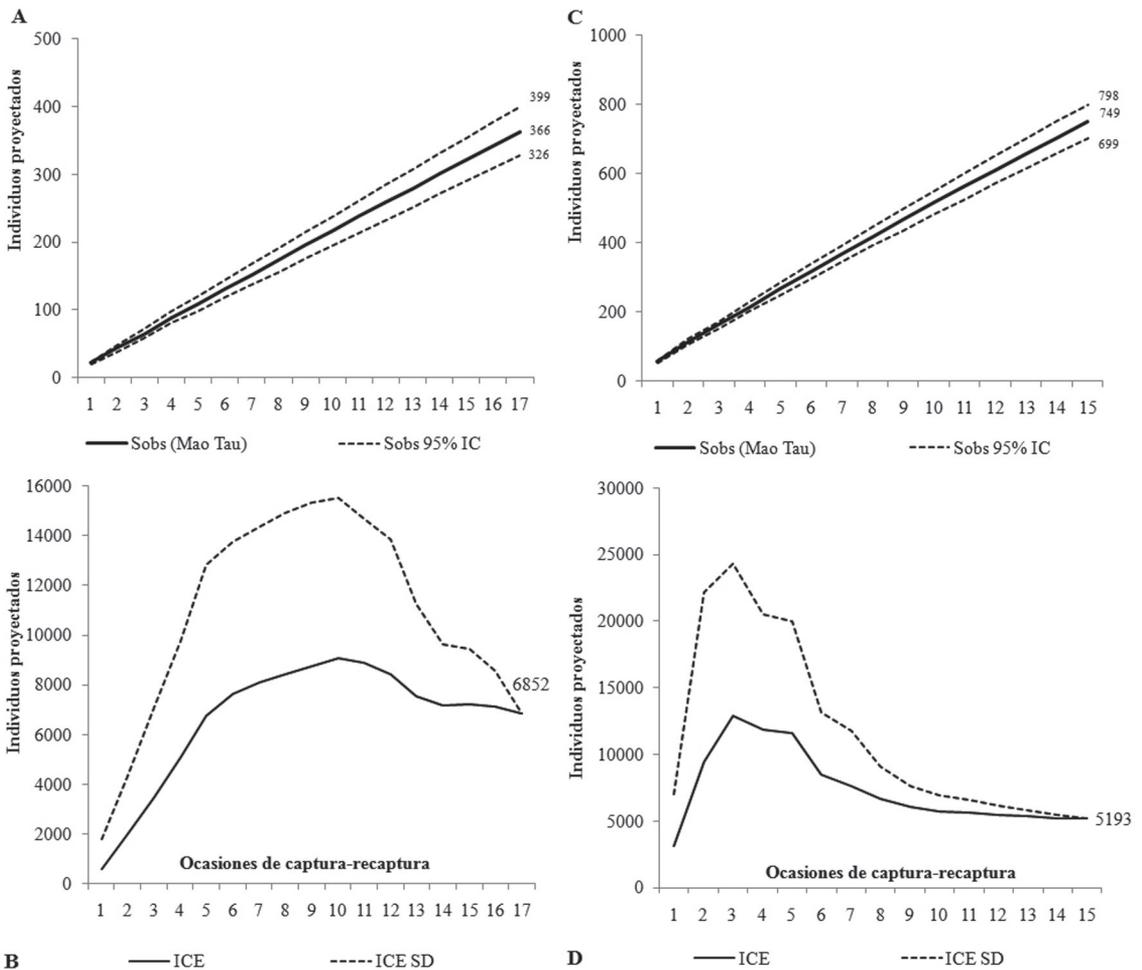
**FIGURA 3:** Registros de densidad (A) y abundancia (B) de *Agalychnis spurrelli* por categoría de edad durante 12 sesiones de muestreo en la Laguna del Diablo, Noroccidente de Ecuador. La codificación hace referencia al mes y día de muestreo a partir de abril (A) de 2006 hasta abril de 2007. Las flechas verticales indican los días en los cuales se reportó lluvias, expresadas en mm. SD = Sin identificación de su sexo.

en 19.16 individuos por día de muestreo ( $r_s = 0.99$ ,  $n = 17$ ,  $P < 0.001$ ) según el estimador de Mao Tau, y una población estimada de 6852 individuos adultos con el estimador ICE (Figura 4). La población de juveniles presenta un incremento de 49.4 individuos por día de muestreo ( $r_s = 0.99$ ,  $z = 5.19$ ,  $n = 15$ ,  $P < 0.001$ ), y una población proyectada de 5193 individuos, según el modelo ICE (Figura 4).

**Distribución espacial y movimientos:** Los valores obtenidos de la relación varianza/promedio entre las secciones de la laguna son mayores a 1, revelando una distribución espacial de tipo aglomerada para metamórficos, juveniles y adultos en la especie *Agalychnis spurrelli* (Tabla 2). La densidad relativa para juveniles y metamórficos alcanza su máximo valor entre abril y

mayo, mientras que en adultos estos valores son máximos a inicio de la época lluviosa, en el mes de febrero (Figura 3).

Los tres grupos de edad (adultos, juveniles y metamórficos) presentaron diferencias significativas en los patrones de distribución vertical (Tabla 2). Durante la época seca (junio-enero), los individuos adultos prefirieron significativamente ( $X^2 = 7.28$ ;  $g.l. = 2$ ;  $P < 0.05$ ) los estratos altos del bosque, superiores a los 2 m de altura. Durante la época lluviosa se contabilizaron un total de 1153 individuos, 95% de los cuales estuvieron asociados a los estratos bajos del bosque ( $X^2 = 80.47$ ;  $g.l. = 2$ ;  $P < 0.01$ ), hasta 1 m sobre el suelo (Tabla 2). Se detectó un incremento significativo ( $t = 10.54$ ;  $g.l. = 371$ ;  $P < 0.05$ ) en la distribución vertical entre la época seca y la



**FIGURA 4:** Proyecciones del número de individuos observados y esperados para una población adultos (A-B) y metamórficos (C-D) de *Agalychnis spurrelli* calculados con los estimadores Mao Tau y de Cobertura Basado en Incidencia (ICE), en la localidad de Laguna del Diablo, Noroccidente de Ecuador. Se detallan los intervalos de confianza (IC) con una significancia del 95%, y la desviación estándar (SD) como medida de varianza.

**TABLA 2:** Prueba de chi-cuadrado  $\chi^2$  (\* $P < 0.05$ ;  $g.l. = n-1$ .) aplicada a los valores de abundancia por categoría de edad de *Agalychnis spurrelli* registrados en cuatro estratos verticales de la Laguna del Diablo, Cabo San Francisco, Noroccidente de Ecuador.

Época		Seca			Lluviosa		
<i>n</i>	Estratos/Edad	Metamórficos	Juveniles	Adultos	Metamórficos	Juveniles	Adultos
1	Nivel del suelo/agua	—	—	—	141	25	12
2	< 1 m	5	2	8	345	136	156
3	1 m-2.0 m	—	—	3	49	32	117
4	2 m-10.0 m	—	—	14	3	4	44
Total individuos		5	2	25	538	197	329
$\chi^2$		—	—	7.28*	512.68*	212.36*	158.6*

época lluviosa (Figura 5). En la época lluviosa, 13% de los individuos fueron capturados por encima de dos metros de altura, mientras que en la época seca el número de individuos se incrementó al 56%. El 98% de los individuos metamórficos y juveniles fueron capturados hasta los 2 metros sobre el nivel del agua.

Se observó una correlación significativa ( $r = -0.99$ ;  $g.l. = 4$ ;  $P < 0.05$ ) entre la abundancia de individuos (juveniles, adultos y metamórficos) de *Agalychnis spurrelli* y la distancia de captura a partir del borde de la laguna. Durante la época lluviosa, las correlaciones fueron significativas para metamórficos ( $r = -0.98$ ;  $g.l. = 4$ ;  $P < 0.05$ ) y juveniles ( $r = -0.97$ ;  $g.l. = 4$ ;  $P < 0.05$ ). La abundancia de individuos adultos fue mayor hacia el borde de la laguna durante la época lluviosa ( $r = -0.93$ ;  $g.l. = 4$ ;  $P < 0.05$ ), mientras que durante la época seca los adultos se distribuyeron horizontalmente de una manera aleatoria.

La descripción de los movimientos de la especie, los valores de ámbito hogareño y densidad por categoría de edad se detallan en la Tabla 3. Los adultos presentaron valores de ámbito hogareño (HR = 3.9 m) y desplazamientos promedios ( $2.8 \text{ m} \pm 1.4 \text{ m}$ ) más

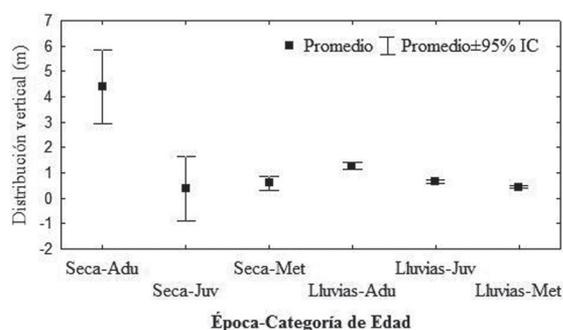
**TABLA 3:** Datos de capturas-recapturas de metamórficos, juveniles y adultos de *Agalychnis spurrelli*, con los valores calculados para ámbito hogareño, desplazamiento promedio medido en metros (PRMD) y densidad relativa en una población de la Laguna del Diablo, Cabo San Francisco, Noroccidente de Ecuador. SD = Desviación estándar.

Indicadores	Metamórficos	Juveniles	Adultos
Capturas	577	241	375
Recapturas	25	20	12
Individuos	552	221	363
Ámbito hogareño (m)	5.9	6.1	3.9
PRMD (promedio $\pm$ SD)	$5.5 \pm 1.2$	$5.7 \pm 1.5$	$2.8 \pm 1.4$
Densidad (ind./m <sup>2</sup> )	0.54	0.22	0.36

bajos, comparado con las otras dos categorías de edad, mientras que los juveniles presentaron el valor más bajo de densidad ( $D = 0.22 \text{ ind./m}^2$ ).

**Sustratos:** Se identificaron ocho categorías de sustratos utilizados por *Agalychnis spurrelli*. La frecuencia de individuos metamórficos, juveniles y adultos asociados a esas categorías, presentaron diferencias significativas (Apéndice 5). Los adultos fueron frecuentemente encontrados sobre hojas y peciolo de heliconias, mientras que los juveniles y metamórficos son observados frecuentemente sobre hojas (Figura 6).

**Asociación entre organismos:** Se identificaron nueve especies de anuros que forman la comunidad de anfibios nocturnos en la Laguna del Diablo, correspondientes a cuatro familias (entre paréntesis) de Anura: *Agalychnis spurrelli*, *Hypsiboas pellucens*, *H. rosenbergi*, *Scinax quinquefasciatus*, *Trachycephalus venulosa* (Hylidae), *Pristimantis achatinus* (Strabomantidae), *Leptodactylus labrosus*, *L. rhodomerus* (Leptodactylidae) y *Rhinella marina* (Bufonidae). Durante la época de reproducción de *Agalychnis spurrelli*, solamente *Hypsiboas pellucens*, *H. rosenbergi* y *Scinax quinquefasciatus* presentaron indicios reproductivos (vocalizaciones, amplexus u ovoposiciones) en el área de estudio.

**FIGURA 5:** Distribución vertical de individuos de *Agalychnis spurrelli* en dos épocas de muestreo en la localidad de la Laguna del diablo, Cabo San Francisco, Noroccidente de Ecuador. Nomenclatura para edades: Adultos (Adu), metamórficos (Met), juveniles (Juv).

**TABLA 4:** Valores pareados de solapamiento en el nicho (*Cij*) evaluados en la distribución vertical, sustratos, tamaños corporales, sitios de ovoposición y época reproductiva de nueve especies de anuros en la Laguna del Diablo, Cabo San Francisco, Noroccidente de Ecuador.

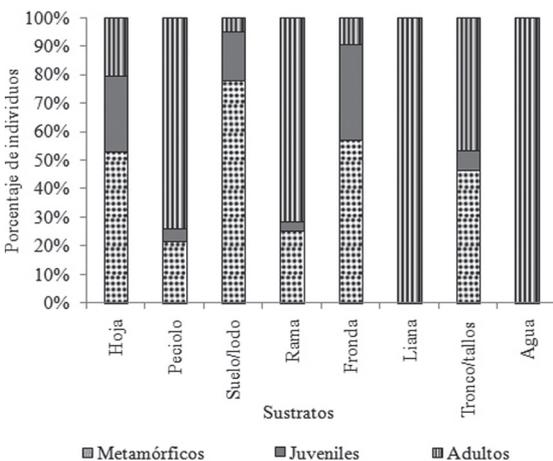
Id.	Especies	Especies (Id.)								<i>Cij</i>
		2	3	4	5	6	7	8	9	Rango
1	<i>Agalychnis spurrelli</i>	0.11	0.50	0.76	0.61	0.56	0.18	0.65	0.38	0.11-0.76
2	<i>Rhinella marina</i>	*	0.13	0.25	0.19	0.15	0.25	0.13	0.09	0.09-0.25
3	<i>Pristimantis achatinus</i>	*	*	0.59	0.44	0.38	0.13	0.67	0.19	0.13-0.67
4	<i>Hypsiboas pellucens</i>	*	*	*	0.61	0.47	0.11	0.65	0.38	0.11-0.76
5	<i>Hypsiboas rosenbergi</i>	*	*	*	*	0.41	0.19	0.50	0.24	0.19-0.61
6	<i>Leptodactylus labrosus</i>	*	*	*	*	*	0.36	0.44	0.31	0.15-0.56
7	<i>Leptodactylus rhodomerus</i>	*	*	*	*	*	*	0.20	0.09	0.09-0.36
8	<i>Scinax quinquifasciatus</i>	*	*	*	*	*	*	*	0.43	0.13-0.67
9	<i>Trachycephalus venulosus</i>	*	*	*	*	*	*	*	*	0.09-0.43
Rango de solapamiento entre todas las especies										0.10-0.75

En general, la comunidad de herpetofauna presentó rangos de solapamiento de nicho con valores entre 0.10 y 0.75 (Tabla 4). Según el dendrograma de similitud (Figura 7), *Agalychnis spurrelli* presentó un mayor grado de solapamiento del nicho con la ranas *H. pellucens* (*Cij* = 0.76) y *Scinax quinquifasciatus* (*Cij* = 0.65). *Agalychnis spurrelli* e *Hypsiboas pellucens* resultaron ser las especies con la mayor variación en la similitud de recursos compartidos (*Cij* = 0.11-0.76), mientras que *Leptodactylus labrosus* y *Rhinella marina* fueron las especies que menos recursos compartieron (Tabla 4).

*Agalychnis spurrelli* también fue una de las dos especies con valores altos en la amplitud de nicho a nivel de distribución vertical, solamente superada en equivalencia por *Hypsiboas rosenbergi* (Tabla 5). *Pristimantis achatinus* presentó el valor más alto de

**TABLA 5:** Amplitud del nicho (BST) evaluado para de las especies de anuros relacionadas con el uso de recursos a nivel de la distribución vertical y categorías de sustrato en la Laguna del Diablo, Cabo San Francisco, Noroccidente de Ecuador.

Especies	Individuos	Distribución vertical	Sustrato
<i>Agalychnis spurrelli</i>	375	0.83	0.37
<i>Hypsiboas pellucens</i>	132	0.56	0.31
<i>Hypsiboas rosenbergi</i>	105	0.88	0.10
<i>Leptodactylus labrosus</i>	81	0.00	0.00
<i>Leptodactylus rhodomerus</i>	3	0.00	0.37
<i>Pristimantis achatinus</i>	13	0.44	0.51
<i>Rhinella marina</i>	1	0.00	0.00
<i>Scinax quinquifasciatus</i>	16	0.66	0.29
<i>Trachycephalus venulosus</i>	2	0.33	0.14

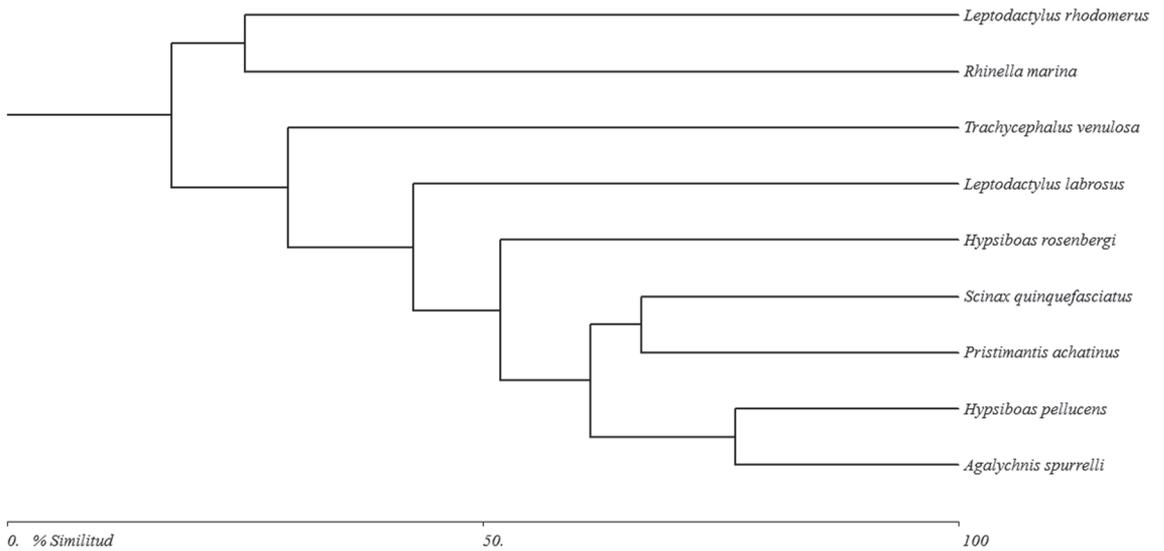


**FIGURA 6:** Porcentajes de individuos de *Agalychnis spurrelli* asociados a ocho sustratos en el hábitat de estudio, Laguna del Diablo, Cabo San Francisco, Noroccidente de Ecuador.

amplitud de nicho (Bst = 0.51) en el uso de sustratos, seguido por *Agalychnis spurrelli* y *Leptodactylus rhodomerus* con un valor de 0.37, cada una. En este recurso, el ensamble de anuros presentó valores menores de amplitud, comparado con los valores de amplitud en la distribución vertical.

**Abundancia relativa:** *Agalychnis spurrelli* es una de las cuatro especies más frecuentes en el área de estudio durante la temporada de lluvias y también cuando hay lluvias esporádicas en la época seca. Durante estas épocas, se observaron agrupaciones importantes en las secciones de muestreo 1-3, 6, 7 y 9-13 de la laguna (Figura 8, Apéndice 4). En estas secciones hay árboles cuyas copas descienden hacia el espejo de agua de la laguna, además de que se observaron agrupaciones de heliconias en el borde, lo que puede facilitar el desplazamiento de individuos entre los estratos del dosel y estrato bajo del bosque, durante la época reproductiva. Durante el período diurno y en la época seca,

Jaccard Cluster Analysis (Group Average Link)



**FIGURA 7:** Patrones de solapamiento de nicho evaluado a nivel de distribución vertical, sustratos, estrategias reproductivas, modos reproductivos y tamaños corporales entre nueve especies de anuros estudiados en la Laguna del Diablo, Noroccidente de Ecuador.

*Agalychnis spurrelli* se oculta adherido al envés de las hojas en el estrato alto de los árboles, mientras que en la noche y en los períodos donde existe la presencia de lluvias es frecuente observarla descendiendo hacia la laguna, donde prefiere las hojas y peciolos de heliconias para vocalizar.

**Depredación:** En la localidad Laguna del Diablo, al menos diez especies de vertebrados e invertebrados se alimentan de *Agalychnis spurrelli*, siendo la serpiente *Leptodeira septentrionalis* su principal depredador. Al comparar el número de individuos de esta serpiente con los registros de individuos de las cuatro especies más frecuentes, se encontraron correlaciones positivas, pero no significativas, con *Hypsiboas rosenbergi* ( $r = 0.30$ ,  $P > 0.05$ ) y *Agalychnis spurrelli* ( $r = 0.13$ ,  $P > 0.05$ ), mientras que no hay correlación con *Scinax quinquifasciatus* o *Hypsiboas pellucens*. La noche del 23 de mayo de 2006, una hembra adulta [longitud rostro cloaca (LRC) = 312 mm, longitud total (LT) = 1530 mm, peso (P) = 71 g] de *Leptodeira septentrionalis* fue avistada alimentándose de un individuo metamórfico de *A. spurrelli*, localizados en el lodo en el borde de la laguna. La noche del 29 de junio de 2006, un juvenil (LRC = 312 mm, LT = 214 mm, P = 7 g) de *Leptodeira septentrionalis* fue avistado alimentándose de un individuo metamórfico, localizados sobre el peciolo de una heliconia, a 3 metros sobre el suelo y 1 desde el borde de la laguna (Figura 9). También se realizaron observaciones ocasionales de

depredación de *Leptodeira septentrionalis* sobre *H. pellucens*, *H. rosenbergi* y la rana diurna *Epipedobates boulengeri* (Dendrobatidae).

## DISCUSIÓN

En este trabajo se monitoreó una población de *Agalychnis spurrelli*, en la localidad de la Laguna del Diablo, localizada en las tierras bajas del noroccidente de Ecuador. Observaciones en este sitio revelan que las épocas de reproducción y nacimientos de esta especie ocurren entre febrero y mayo, justo después del inicio de la temporada de lluvias. Durante la época seca, fue posible observar ocasionalmente actividad reproductiva (e.g. vocalizaciones, juveniles, puesta de huevos), inmediatamente después de lluvias esporádicas. Cuando las condiciones de lluvia son favorables para su reproducción, la probabilidad de encuentro de esta especie es alta, con incrementos de su densidad relativa, ganancia de individuos y probabilidad de sobrevivencia, especialmente a inicio de febrero. Otras especies de Phyllomedusinos con tamaños relativamente grandes (e.g. *Cruziohyala craspedopus*, *Agalychnis callidryas*), han sido relacionados como reproductores oportunistas durante las épocas de sequía y lluvia, influenciados por lloviznas que permitan mantener los sitios de ovoposición y desencadene su comportamiento reproductivo (Hoogmoed & Cadle, 1990; Duellman, 2001a)

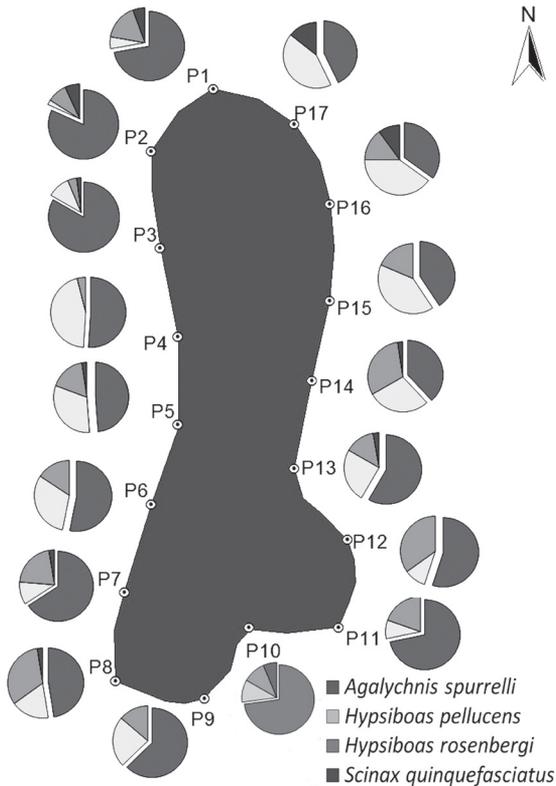


FIGURA 8: Frecuencia relativa en el número de individuos de las cuatro especies más abundantes durante el monitoreo 2006-2007, en 17 secciones de la Laguna del Diablo, Noroccidente de Ecuador.

El 95% del total de individuos contabilizados fueron machos, atribuyéndolo a un efecto de muestreo. Los machos emiten vocalizaciones desde perchas en ramas y hojas localizadas en los estratos bajos y medios del bosque, en donde además se desplazaban activamente buscando hembras. Este comportamiento es similar al reportado para una población de Anchicayá, Pacífico Colombiano (Vargas *et al.*, 2000) y en Costa Rica (Scott & Starrett, 1974), quienes destacan además que las hembras permanecen el tiempo suficiente para reproducirse, en la vegetación baja del bosque.

Durante el período de muestreo 2006-2007 se obtuvo una baja tasa de recaptura, con la que se proyectó tamaños poblacionales que podrían alcanzar entre 1400 y 6852 individuos adultos en el área de estudio. Scott y Starrett (1974) reportan altas concentraciones de individuos que pudieran alcanzar más de 13.000 ranas, en una población de una pequeña poza permanente en Rincón de Osa, Costa Rica. Su cálculo se basó en la estimación que supone la presencia de aproximadamente 200 individuos adultos por metro cuadrado en el área de estudio. Por tanto, las observaciones de individuos marcados de *A. spurrelli*

en Ecuador que proyectan un menor tamaño poblacional, comparado con lo reportado para la población en Costa Rica (Scott & Starrett, 1974), se debe claramente a diferencias en las técnicas de muestreo y estimaciones poblacionales. Dado que Scott & Starrett (1974) no realizaron un censo poblacional o aplicaron técnicas de marcaje de especímenes, es probable que su estimación del tamaño poblacional esté sobredimensionada. De todas maneras, a pesar de la baja densidad de individuos encontrada para la mayoría de especies del género *Agalychnis* (Caldwell, 1994; Duellman, 2001a), reproducciones explosivas han sido reportadas para *A. saltator*, cuando las condiciones ambientales (e.g. lluvias suficientes) parecen ser favorables (Roberts, 1994).

*Agalychnis spurrelli* ha sido considerado como reproductor continuo a través del año (Vargas *et al.*, 2000), en contraste con la hipótesis de que es un reproductor explosivo, posterior a períodos cortos de lluvia (Scott & Starrett, 1974; Savage, 2002). En la Laguna del Diablo, los ciclos anuales de reproducción están marcados por el inicio de la época de lluvias en febrero, y la época de eclosión de renacuajos, a inicios de abril. El 99% de los renacuajos y juveniles fueron capturados durante estas dos épocas, con registros casuales de machos vocalizando y hembras durante la temporada seca, posteriores a cortos periodos de lluvias esporádicas. Los indicios reproductivos de la población y las fluctuaciones en la densidad de individuos a través del año de estudio sugieren que *Agalychnis spurrelli* es un reproductor oportunista y explosivo, si las condiciones ambientales de lluvia son favorables durante la época seca, y no una especie de reproducción continua (Vargas *et al.*, 2000). Observaciones similares se han realizado en *Cruziohylla craspedopus*, la cual tiene patrones de reproducción irregulares entre distintos años, definidos por la presencia y cantidad de lluvia (Hoogmoed & Cadle, 1990). A lo largo del rango de distribución de *A. spurrelli*, agrupaciones de individuos son comúnmente encontradas en pequeños humedales naturales o artificiales y riachuelos poco torrentosos rodeados por vegetación arbórea, asociada a los estratos altos del bosque de donde desciende para reproducirse (Duellman, 2001b). También ha sido registrada en bosques primarios, secundarios y áreas alteradas con árboles remanentes, comúnmente asociados a charcas permanentes o temporales (Gray, 1997; Ortega-Andrade *et al.*, 2010).

Vargas *et al.* (2000) atribuyeron un comportamiento territorial para esta especie, reportando una distancia promedio de separación entre machos de 40-50 cm o más, fieles a los sitios de vocalización y con evidencia de combates por invasión de espacio.



**FIGURA 9:** (A) Momento en que *Leptodeira septentrionalis* captura un individuo metamórfico de *A. spurrelli*, la noche del 29 de junio de 2006, y (B) se alimenta de una puesta de huevos, la noche del 14 de febrero de 2007, en la Laguna del Diablo, noroccidente Ecuador. Fotografías: H. Mauricio Ortega-Andrade.

Durante la época lluviosa *A. spurrelli* presentó agrupaciones de individuos en el estrato bajo del bosque, principalmente hacia los extremos norte y sur de la laguna, mientras que en los períodos secos o durante el día, éstos se desplazan hacia los estratos altos del bosque. Las agrupaciones de individuos adultos en las zonas norte y sur de la laguna pueden ser atribuidas a una mayor cobertura vegetal del estrato medio y alto del bosque, sitios propicios para depositar huevos adheridos a las hojas colgantes sobre el agua. Se ha reportado que los períodos de amplexus ocurren entre las 19h00 y 23h00, mientras que la ovoposición a partir de las 04h00 y hasta las 08h00 (Vargas *et al.*, 2000).

En varias noches de la época seca, posteriores a períodos esporádicos de lluvias, y durante la época reproductiva, varios machos fueron escuchados vocalizando y ubicados perpendicularmente desde ramas, peciolo de heliconias y hojas de árboles, usualmente entre 1 y 3 metros sobre el agua de la laguna, y menos frecuentemente escuchados o avistados por sobre los 3 metros. Los valores de correlación indican que los juveniles comienzan su ascenso a los estratos medios y altos del bosque apenas éstos emergen de la laguna

como metamórficos. Así, los más altos porcentajes de individuos metamórficos (73%) y juveniles (53%) son reportados dentro de los 2 primeros metros alrededor de la laguna. Por esto, las tasas de movimientos son altas para esos dos grupos de edad, comparado con los adultos, en donde su ámbito hogareño y movimientos horizontales son mucho más restringidos. La presencia de árboles en los hábitats de desarrollo puede ser un factor determinante en su comportamiento, adaptación y adecuación, debido a que la mayor parte del año prefiere los estratos altos del bosque, descendiendo únicamente para reproducirse. Estos datos refuerzan la teoría de que esta especie es territorial, conforme a los propuesto Vargas *et al.* (2000), y concuerdan con datos etológicos reportados para otras especies de *Agalychnis* en Centroamérica (Duellman, 2001a, b).

Sobre las relaciones interespecíficas en el hábitat de estudio. Durante el desplazamiento de individuos de la especie, varios son los depredadores que interactúan con esta rana arborícola. Cuando *Agalychnis spurrelli* está en etapa de huevo, tiene como principales depredadores a *Leptodeira septentrionalis* (Reptilia: Squamata) y *Limnophora* sp. (Insecta: Diptera), mientras que cuando está en etapa de renacuajo se observaron a *Belostoma* sp. (Insecta: Hemiptera), *Chelydra serpentina acutirostris* (Reptilia: Chelonia), *Kinosternon leucostomun* (Reptilia: Squamata), y *Trachyboa bouleengeri* (Reptilia: Squamata). Cuando los individuos metamórficos emergen de la laguna los depredadores principales son *Ctenus* sp. (Arachnida: Araneae), *Xenetus immanensic* (Arachnida: Araneae) y *Leptodeira septentrionalis* (Reptilia: Squamata). Durante el período de muestreo se observaron interacciones depredador-presa, especialmente de la serpiente *Leptodeira septentrionalis* sobre juveniles, metamórficos y adultos de *A. spurrelli*. Estas observaciones concuerdan con los reportes de depredación en otras especies del género *Agalychnis* de Centroamérica y Colombia (Scott & Starrett, 1974; Vargas *et al.*, 2000; Duellman, 2001b; Vargas & Gutiérrez, 2005; Warkentin, 2005).

*Agalychnis spurrelli* es una de las especies que más alto valor de amplitud de nicho presentó, reflejando una tendencia generalista en la distribución vertical y uso de sustratos disponibles en el hábitat. Esta especie tiene un tamaño corporal moderado (Ortega-Andrade, 2008), y es la única en depositar sus huevos adheridos a la vegetación del estrato medio y bajo del bosque, suspendida sobre el espejo de agua. En contraste, los niveles de solapamiento de nicho son altos con *Hypsiboas pellucens* y *Scinax quinquemaculatus*, que son ranas de menor tamaño y depositan sus huevos directamente en el agua de la laguna. Estas son también consideradas como especies con tendencias

generalistas en el uso de sustratos, aunque se ha reportado diferencias en su distribución vertical, vocalización, selección de sitios de ovoposición y estrategias reproductivas (Duellman, 1971). *Hypsiboas rosenbergi* es una especie similar en tamaño corporal a *A. spurrelli*, sin embargo hay una clara separación del nicho en los sitios de ovoposición (nidos de lodo a manera de tazón), épocas reproductivas (reproducción preferente en la época de sequía), y en la vocalización (Kluge, 1981; Höbel, 2000). Además de estas diferencias, las otras especies simpátricas son variables en sus tamaños corporales (e.g. *Rhinella marina* y *Pristimantis achatinus*), están restringidas a determinados microhábitats (e.g. *Leptodactylus labrosus*, en el lodo del borde de la laguna), o estratos en la distribución vertical del bosque (e.g. *Pristimantis achatinus*, vegetación herbácea y arbustiva del estrato bajo). Cuando la época de reproducción comienza, *A. spurrelli* es también una de las especies más abundantes en el sitio de estudio, con *Scinax quinquifasciatus*, *Hypsiboas pellucens* e *Hypsiboas rosenbergi*. Esto hace que, si bien el nicho de *A. spurrelli* tiene un moderado nivel de solapamiento, parece no tener competencia directa con ninguna de las especies con las que ocurre, debido al amplio espectro en el uso de recursos físicos del hábitat y a diferencias ecológicas en los periodos de apareamiento y comportamiento reproductivo.

*A. spurrelli* es una especie que puede ser considerada para manejo, debido a la facilidad de adaptarse a ambientes no forestales, como pastizales y zonas agrícolas, siempre que estas tengan charcas, lagunas permanentes, temporales, artificiales o riachuelos poco torrentosos con árboles y vegetación circundante, o se localicen dentro de bosques (Gray, 1997; Vargas et al., 2000; Ortega-Andrade et al., 2010). La vegetación arbórea puede proveer de sitios de refugio, mientras que la vegetación media y baja es adecuada como área de reproducción. También, se puede mencionar una ventaja, similar a otras especies de Phyllomedusinos, esta especie tiene periodos cortos para su eclosión desde la puesta de huevo, en alrededor de 8 días (Scott & Starrett, 1974; Vargas & Gutiérrez, 2005). La aplicación de controles sobre depredadores acuáticos y terrestres durante las etapas tempranas de desarrollo, al parecer puede incrementar significativamente la probabilidad de sobrevivencia de los renacuajos y metamórficos (Scott & Starrett, 1974; Warkentin, 2005).

Con este trabajo aportamos información complementaria sobre aspectos poblacionales, uso del hábitat y relaciones interespecíficas de *A. spurrelli* en el noroccidente de Ecuador. Sin embargo, aún son desconocidos los efectos de la fragmentación y pérdida de hábitat sobre las poblaciones a lo largo de su rango

de distribución, además de carecer de estrategias concretas que garanticen su conservación. Debido a la acelerada reducción de la cobertura vegetal, transformación de bosques en pastizales y la fragmentación de hábitats en los alrededores del área de estudio, y en general en la región noroccidental de Ecuador (Sierra, 1996), el futuro de la población de *A. spurrelli* en la Laguna del Diablo es incierta.

## RESUMEN

Entre los años 2006 y 2007, en un pequeño humedal de la localidad de San Francisco del Cabo al noroccidente de Ecuador, monitoreamos mensualmente una población de la rana arborícola *Agalychnis spurrelli*. Nuestros objetivos fueron: (1) determinar el tamaño poblacional y las fluctuaciones anuales de la población, (2) evaluar la distribución espacial el hábitat por categoría de edad; y (3) analizar las asociaciones con otras especies de anuros relacionadas con la partición de recursos del sustrato, época reproductiva y sitio de reproducción. Se emplearon métodos estandarizados de muestreo para estudiar la dinámica y tamaño poblacional, los cuales incluían la captura-recaptura, codificados mediante el corte de falanges. La población de *Agalychnis spurrelli* podría alcanzar altos tamaños poblacionales, con incrementos de su densidad relativa y en su actividad reproductiva durante los periodos de lluvias, que inician desde el mes de Febrero. Se obtuvo una baja tasa de recaptura, con tamaños poblacionales calculados entre 1400 y 6000 individuos adultos para la Laguna del Diablo. Durante los periodos secos, esta especie prefiere los estratos altos del bosque, descendiendo hacia los bordes de la laguna solamente cuando comienzan los periodos de lluvia. Nueve especies de anuros nocturnos fueron identificados en los alrededores de la laguna, de los cuales *Hypsiboas rosenbergi* y *H. pellucens* fueron las más similares con *A. spurrelli* en el uso de recursos del hábitat. La serpiente *Leptodeira septentrionalis* es su principal depredador. Se reportan valores medianos en la amplitud y solapamiento del nicho, que refleja tendencias generalistas de esta especie en la distribución vertical y uso de sustratos en el humedal.

**PALABRAS-CLAVE:** Anura; *Agalychnis spurrelli*; Uso del hábitat; Distribución espacial; Nicho; Tamaño poblacional, noroccidente de Ecuador.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Antonio Ortiz, Luciano Ortiz, Modesta Chica, por el apoyo logístico en

el Cabo San Francisco, por su ayuda en el trabajo de campo y por su valiosa amistad. A Karla Jiménez por su apoyo y trabajo en la toma de datos de campo. A Mario Yáñez, Marco Altamirano, Patricio Mena, Carlos Carrera, Marco Albarracín por sus comentarios en el diseño de la investigación. A John D. Lynch, William E. Duellman, Karen Warkentin, Norman Scott Jr., Iván Gómez-Mestre, Luis A. Coloma, Santiago Ron y Tobias Eisenberg quienes facilitaron importante información sobre la ecología de *Agalychnis*. A Mauricio Herrera, Santiago Villamarín y Vladimir Carvajal por su ayuda en la identificación taxonómica de los invertebrados catalogados como depredadores. Esta investigación se realizó con el apoyo financiero de la Fundación EcoCiencia, Conservación Internacional-Ecuador y la Embajada Real de los Países Bajos, por medio del Programa de Becas de Investigación para la Conservación (PBIC). Nuestros agradecimientos a Lúis Fábio Silveira y dos revisores anónimos, por sus valiosos comentarios y sugerencias realizadas sobre el manuscrito.

## REFERENCIAS

- BAMPFYLDE, C.J.; BROWN, N.D.; GAVAGHAN, D.J. & MAINI, P.K. 2005. Modelling rain forest diversity: The role of competition. *Ecological Modelling*, 188(2-4):253-278.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C.R. & HARPER, J.L. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing, Main Street, Malden, MA, USA, 738p.
- CALDWELL, J. 1994. Natural history and survival of eggs and early larval stages of *Agalychnis calcarifer* (Anura: Hylidae). *Herpetological Natural History*, 2(2):57-66.
- COLWELL, R.K. & FUTUYAMA, D.J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52:567-586.
- COLWELL, R.K. 2009. *EstimateS*: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.0. Electronic database. Available at: <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>>. Access in: 02/Feb/2009.
- COLWELL, R.K.; XUAN-MAO, C. & CHANG, J. 2004. Interpolando, extrapolando y comparando las curvas de acumulación de especies basadas en su incidencia. *Ecology*, 85(10):2717-2727.
- CRAWFORD, J. & SEMLITSCH, R.D. 2007. Estimation of Core Terrestrial Habitat for Stream-Breeding Salamanders and Delineation of Riparian Buffers for Protection of Biodiversity. *Conservation Biology*, 21(1):152-158.
- DOAN, T.M. & ARRIAGA, W.A. 2002. Microgeographic variation in species composition of the herpetofaunal communities of Tambopata Region, Peru. *Biotropica*, 34(1):101-117.
- DONNELLY, M. & GUYER, C. 1994a. Estimating population size. In: Heyer, R.; Donnelly, M.; McDiarmid, R.; Hayek, L. & Foster, M. (Eds.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, p. 183-205.
- DONNELLY, M. & GUYER, C. 1994b. Mark-recapture. In: Heyer, R.; Donnelly, M.; McDiarmid, R.; Hayek, L. & Foster, M. (Eds.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington and London, p. 177-199.
- DONNELLY, M.; GUYER, C.; JUTERBOCK, E. & ALFORD, R. 1994. Techniques for marking Amphibians. In: Heyer, R.; Donnelly, M.; McDiarmid, R.; Hayek, L. & Foster, M. (Eds.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington and London, p. 277-284.
- DUDLEY, R.; BYRNES, G.; YANOVIK, S.P.; BORRELL, B.; BROWN, R. & MCGUIRE, J.A. 2007. Gliding and the Functional Origins of Flight: Biomechanical Novelty or Necessity? *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38:179-201.
- DUELLMAN, W.E. 1971. The identities of some ecuadorian Hylid Frogs. *Herpetologica*, 27:212-227.
- DUELLMAN, W.E. 1999. Distribution patterns of amphibians in South America. In: Duellman, W.E. (Ed.), *Patterns of distribution of Amphibians: A global perspective*. The John Hopkins University Press, Baltimore, USA, p. 255-328.
- DUELLMAN, W.E. 2001a. *The Hylid frogs of Middle America*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York, USA, 658p.
- DUELLMAN, W.E. 2001b. *The Hylid frogs of Middle America*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York, USA, p. 659-1129.
- DUELLMAN, W.E. 2005. *Cusco Amazónico: The lives of Amphibians and Reptiles in an Amazonian rainforest*. Cornell University, Ithaca, New York, 433p.
- DUPUIS, L.; SMITH, J. & BUNNELL, F. 1995. Relation of terrestrial-breeding amphibian abundance to tree-stand age. *Conservation Biology*, 9(3):645-653.
- EFFORD, M. 2005. *Density*. Version 3.3. Electronic database. Available at: <[www.landcareresearch.co.nz/](http://www.landcareresearch.co.nz/)>. Access in: 26/ Feb/2009.
- FAIVOVICH, J.; HADDAD, C.; BAËTA, D.; JUNGFER, K.; ÁLVARES, G.; BRANDÃO, R.; SHEIL, C.; BARRIENTOS, L.; BARRIO-AMORÓS, C. & CRUZ, C. 2009. The phylogenetic relationships of the charismatic poster frogs, Phyllomedusinae (Anura, Hylidae). *Chadistics*, 25:1-35.
- FAIVOVICH, J.; HADDAD, C.; GARCIA, P.; FOSTER, D.; CAMPBELL, J.A.; & WHEELER, W.C. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: Phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 294:1-240.
- FRANCO-LÓPEZ, J.; DE LA CRUZ, G.; CRUZ, A.; ROCHA, A.; NAVARRETE, N.; FLORES, G.; KATO, E.; SÁNCHEZ, E.; ABARCA, L.G. & BEDIA, C. 2001. *Manual de ecología*. Trillas, México, 266p.
- FROST, D.R. 2010. *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 5.4. Electronic database. Available at: <<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>>. Access in: 08/Aug/2010.
- FUNK, W.C.; DONNELLY, M.A. & LIPS, K.R. 2005. Alternative views of amphibian toe-clipping. *Nature*, 433(7023):193-193.
- FUNKHOUSER, A. 1957. A review of the neotropical tree-frogs of the genus *Phyllomedusa*. *Occasional Papers of the Natural History Museum of Stanford University*, Stanford, California, nº 5.
- GARDNER, T.; BARLOW, J. & PERES, C. 2007. Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: The importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation*, 138(1-2):166-179.
- GASCON, G. 1993. Breeding-habitat use by five Amazonian frogs at forest edge. *Biodiversity and Conservation*, 2(4):438-444.
- GÓMEZ-MESTRE, I.; WIENS, J.J. & WARKENTIN, K.M. 2008. Evolution of adaptive plasticity: risk-sensitive hatching in neotropical leaf-breeding treefrogs. *Ecological Monographs*, 78(2):205-224.
- GRAY, A.R. 1997. Observations on the biology of *Agalychnis spurrelli* from the Caribbean lowlands of Costa Rica. *Herpetile*, 22(2):61-71.

- HAGER, H. 1998. Area-sensitivity of reptiles and amphibians: Are there indicator species for habitat fragmentation? *Ecoscience*, 5(2):139-147.
- HALFFTER, G.; MORENO, C. & PINEDA, E. 2001. *Manual para la evaluación de la biodiversidad, Reservas de la Biosfera*. Primera Edición, Manuales y Tesis Sea. Zaragoza, España, 78p.
- HERO, J.M. 1989. A simple code for toe clipping anurans. *Herpetological Review*, 20:66-67.
- HÖBEL, G. 2000. Reproductive Ecology of *Hyla rosenbergi* in Costa Rica. *Herpetologica*, 56(4):446-454.
- HOFFMANN, K.; MCGARRITY, M.E. & JOHNSON, S.A. 2008. Technology meets tradition: A combined VIE-C technique for individually marking anurans. *Applied Herpetology*, 5:265-280.
- HOOGMOED, M.S. & CADLE, J.E. 1990. Natural history and distribution of *Agalychnis craspedopus* (Funkhouser, 1957) (Amphibia: Anura: Hylidae). *Zoologische Medelingen, Leiden*, 65:129-142.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22:415-442.
- KLUGE, A.G. 1981. The life history, social organization and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building Gladiator Frog. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 60:1-170.
- KREBS, C. 1999. *Ecological methodology*. 2nd Edition. Harper & Row, New York, 654p.
- LEVINS, R. 1968. *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press, USA, 132p.
- MCCAY, M.G. 2003. Winds under the Rain Forest Canopy: The Aerodynamic Environment of Gliding Tree Frogs. *Biotropica*, 35(1):94-102.
- MCDIARMID, R. 1994. Preparing amphibians as Scientific specimens. In: Heyer, R.; Donnelly, M.; McDiarmid, R.; Hayek, L. & Foster, M. (Eds.), *Measuring and monitoring biological diversity standard methods for amphibians*. Washington-Londres, p. 289-296.
- MORENO, C.E. 2001. *Métodos para medir la Biodiversidad*. Manuales y Tesis Sea – M & T. Zaragoza, 84p.
- ORTEGA-ANDRADE, H.M. 2008. *Agalychnis spurrelli* Boulenger (Anura: Hylidae): Variación, distribución y sinonimia. *Papeles Avulsos de Zoología*, 48(13):103-117.
- ORTEGA-ANDRADE, H.M.; BERMINGHAM, J.; AULESTIA, C. & PAUCAR, C. 2010. Herpetofauna of the Bilsa Biological Station, province of Esmeraldas, Ecuador. *Check List*, 6(1):119-154.
- PHILLOTT, A.; SKERRATT, L.; McDONALD, K.; LEMCKERT, F.; HINES, H.; CLARKE, J.; ALFORD, R. & SPEARE, R. 2007. Toe-clipping as an acceptable method of identifying individual anurans in mark recapture studies. *Herpetological Review*, 38(3):305-308.
- PIANKA, E.R. 1988. *Evolutionary ecology*. Fourth Edition. The University of Texas at Austin, New York, USA.
- POLLOCK, K.H. 1982. A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *Journal of Wildlife Management*, 46:752-757.
- RABINOVICH, J.E. 1978. *Ecología de poblaciones*. Caracas, Venezuela, 114p.
- REYNOLDS, R.; CROMBIE, I. & ROY, W. 1994. Voucher specimens. In: Heyer, R.; Donnelly, M.; McDiarmid, R.; Hayek, L. & Foster, M. (Eds.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity Standard Methods for Amphibians*. Washington and London, p. 66-72.
- ROBERTS, W.E. 1994. Explosive breeding aggregations and parachuting in a Neotropical frog, *Agalychnis saltator* (Hylidae). *Journal of Herpetology*, 28(2):193-199.
- RON, S.R.; GUAYASAMÍN, J.M.; COLOMA, L.A. & MENÉNDEZ-GUERRERO, P. 2008. Lista Roja de los Anfibios de Ecuador. Version 1.0. Electronic database. Available at: <www.puce.edu.ec/zoologia/sron/roja>. Access in: 21/Jul/2010.
- SAVAGE, J. 2002. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between Two Continents, between Two Seas*. The University of Chicago Press, Chicago, USA, 954p.
- SCOTT, N. & STARRETT, A. 1974. An unusual breeding aggregation of frogs, with notes on the ecology of *Agalychnis spurrelli* (Anura: Hylidae). *Bulletin of South California Academy of Science*, 76(2):86-94.
- SIERRA, R. 1996. La deforestación del noroccidente del Ecuador, 1983-1993. *EcoCiencia*, Quito, Ecuador, 20p.
- SIERRA, R. 1999. Propuesta preliminar de un Sistema de Clasificación de Vegetación para el Ecuador Continental. In: *Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia*. Quito-Ecuador, p. 55-73.
- VARGAS, F. & GUTIÉRREZ, P. 2005. Cambios morfológicos y mortalidad en embriones y renacuajos de *Agalychnis spurrelli* Boulenger (Anura: Hylidae). *Actualidades Biológicas*, 27(83):189-202.
- VARGAS, F.; BOLAÑOS, M.E. & BERRÍO, H. 2000. Notas sobre la ecología reproductiva de *Agalychnis spurrelli* (Anura: Hylidae) en una población de Anchiacayá, Pacífico Colombiano. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 24(90):85-99.
- VITT, L.J.; COLLI, G.R.; CALDWELL, J.P.; MESQUITA, D.O.; GARDA, A.A. & FRANÇA, F.G.R. 2007. Detecting variation in microhabitat use in low-diversity lizard assemblages across small-scale habitat gradients. *Journal of Herpetology*, 41(4):654-663.
- WARKENTIN, K.M. 2000. Wasp predation and wasp-induced hatching of red-eyed treefrog eggs. *Animal Behaviour*, 60(4):503-510.
- WARKENTIN, K.M. 2005. How do embryos assess risk? Vibrational cues in predator-induced hatching of red-eyed treefrogs. *Animal Behaviour*, 70:59-71.
- WIENS, J.J.; GRAHAM, C.H.; MOEN, D.S.; SMITH, S.A. & REEDER, T.W. 2006. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in Hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *American Naturalist*, 168(5):579-596.
- ZAR, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Department of Biological Science, Prentice Hall, USA, 638p.
- ZEISSET, I. & BEEBEE, T.J.C. 2008. Amphibian phylogeography: a model for understanding historical aspects of species distributions. *Heredity*, 101:109-119.
- ZIMMERMAN, B. & SIMBERLOFF, D. 1996. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian Forest. *Journal of Biogeography*, 23(1):27-46.
- ZUG, G.R.; VITT, L.J. & CALDWELL, J.P. 2001. *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles*. Elsevier Science, Academic Press, San Diego, California, 630p.

Recibido em: 03.06.2009

Aceito em: 08.02.2011

Impresso em: 31.03.2011

### APÉNDICE 1

Registros de capturas y recapturas de individuos adultos de *Agalychnis spurrelli* en 17 sesiones de marcaje a través de los años 2006-2007, laguna del Diablo, Cabos San Francisco, noroccidente de Ecuador.  $n(i)$  = número total de individuos capturados en el tiempo  $i$ ;  $u(i)$  = número de individuos capturados por primera vez en el tiempo  $i$ ;  $M(i + 1)$  = número de animales marcados después de un tiempo  $i$ . Se señalan con sombras las sesiones en las cuales ocurrieron recapturas, notándose que apenas en el mes de febrero ocurrió la primera recaptura.

Fechas	Ocasiones	$n(i)$	$u(i)$	$M(i + 1)$
24-May-06	1	1	1	1
25-May-06	2	1	1	2
23-Ago-06	3	1	1	3
28-Ago-06	4	20	20	23
28-Nov-06	5	7	7	30
29-Nov-06	6	1	1	31
13-Feb-07	7	43	43	74
14-Feb-07	8	6	5	79
16-Feb-07	9	7	6	85
17-Feb-07	10	1	1	86
19-Feb-06	11	1	1	87
20-Feb-06	12	9	9	96
21-Feb-06	13	27	27	123
22-Feb-06	14	101	98	221
23-Feb-06	15	55	53	274
24-Feb-06	16	46	43	317
25-Feb-06	17	48	46	363

### APÉNDICE 2

Datos de marcado-recaptura en 17 ocasiones de marcaje, como base para estimar el tamaño poblacional (abierto) de individuos adultos de *Agalychnis spurrelli* usando el método de Jolly-Seber<sup>a</sup>, laguna del Diablo, Cabo San Francisco, Noroccidente de Ecuador. Únicamente en las sesiones 16 y 17 se pudo realizar recapturas de individuos con más de dos días de marcados (sombras).

Fechas	Día de marca ( $j$ )																		
	$i$	$n_i$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
24-May-06	1	1																	
25-May-06	2	1	0																
23-Aug-06	3	1	0	0															
28-Aug-06	4	20	0	0	0														
28-Nov-06	5	7	0	0	0	0													
29-Nov-06	6	1	0	0	0	0	0												
13-Feb-07	7	43	0	0	0	0	0	0											
14-Feb-07	8	6	0	0	0	0	0	0	1										
16-Feb-07	9	7	0	0	0	0	0	0	0	1									
17-Feb-07	10	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0								
19-Feb-06	11	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0							
20-Feb-06	12	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
21-Feb-06	13	27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
22-Feb-06	14	101	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3			
23-Feb-06	15	55	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
24-Feb-06	16	46	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	
25-Feb-06	17	48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	

<sup>a</sup>  $i$  = ocasión;

$n_i$  = número total de animales capturados y liberados el día  $i$ ;

$j$  = día en que el animal fue capturado por última vez;

$m_{ij}$  = número de animales capturados el día  $i$  con marcas del día  $j$ .

## APÉNDICE 3

Valores calculados requeridos para estimar el tamaño de una población abierta de *Agalychnis spurrelli* usando el método de Jolly-Seber<sup>a,b</sup> en 17 ocasiones de muestreo entre los años 2006-2007, laguna del Diablo, Cabo San Francisco, Noroccidente de Ecuador. Los estimadores máximos para  $\tilde{N}_i$  = Tamaño poblacional calculado;  $\hat{g}_i$  = ganancia de individuos; y el valor mínimo en  $\Phi_i$  = supervivencia de individuos, se señalan con sombras.

Fecha	$i$	$n_i$	$r_i$	$m_i$	$y_i$	$z_i$	$M_i$	$\tilde{N}_i$	$\hat{g}_i$	$\Phi_i$
24-May-06	1	1	1	—	0	—	0	—	—	—
25-May-06	2	1	1	0	0	0	0	0.0	1	1.00
23-Ago-06	3	1	1	0	0	0	0	0.0	1	1.00
28-Ago-06	4	20	20	0	0	0	0	0.0	1	0.05
28-Nov-06	5	7	7	0	0	0	0	0.0	1	0.14
29-Nov-06	6	1	1	0	0	0	0	0.0	1	1.00
13-Feb-07	7	43	43	0	1	0	0	0.0	1	0.02
14-Feb-07	8	6	6	1	1	0	1	3.5	3	0.33
16-Feb-07	9	7	7	1	0	0	0	0.0	1	0.17
17-Feb-07	10	1	1	0	0	0	0	0.0	1	1.00
19-Feb-06	11	1	1	0	0	0	0	0.0	1	1.00
20-Feb-06	12	9	9	0	0	0	0	0.0	1	0.11
21-Feb-06	13	27	27	0	5	0	0	0.0	1	0.04
22-Feb-06	14	101	101	3	2	2	104	2652.0	1274	0.52
23-Feb-06	15	55	55	2	2	2	57	1064.0	504	0.53
24-Feb-06	16	46	46	3	1	1	49	575.8	264	0.54
25-Feb-06	17	48	48	2	—	—	0	0.0	1	0.02

<sup>a</sup> Cálculos basados en datos del anexo 2.

<sup>b</sup>  $i$  = Ocasión;  $n_i$  = número total de animales capturados el día  $i$ ;  $r_i$  = número total de animales liberados el día  $i$ ;  $m_i$  = número de animales marcados capturados el día  $i$ ;  $y_i$  = número de individuos marcados y liberados el día  $i$  y capturados después del día  $i$ ;  $z_i$  = número de animales capturados antes y después de, pero no el día  $i$ .

## APÉNDICE 4

Distribución, promedios, varianza y densidad de individuos metamórficos, juveniles y adultos de *Agalychnis spurrelli*, a través de 17 secciones de muestreo en la Laguna del Diablo, Cabo San Francisco, Noroccidente de Ecuador. DS = desviación estándar.

Secciones	Hembras	Machos	Juveniles	Metamórficos	Total
1	0	13	5	25	43
2	3	27	8	28	72
3	1	39	32	50	122
4	5	20	31	38	95
5	0	16	23	46	89
6	1	16	8	33	58
7	0	25	9	31	65
8	2	17	25	50	94
9	0	32	5	42	79
10	1	33	25	44	103
11	1	32	7	30	70
12	0	22	4	42	68
13	1	19	11	34	66
14	2	14	15	25	56
15	1	10	7	14	32
16	0	7	18	19	44
17	0	3	9	28	40
Total	18	345	242	579	1196
Promedio ( $\pm$ DS)	1.05 ( $\pm$ 1.3)	20.29 ( $\pm$ 9.9)	14.23 ( $\pm$ 9.5)	34.06 ( $\pm$ 10.6)	70.35 ( $\pm$ 24.5)
Varianza	1.81	98.72	90.19	111.56	598.24
Varianza/Promedio	1.71	4.86	6.34	3.28	8.50
Densidad (ind/m <sup>2</sup> )	0.02	0.34	0.24	0.57	1.17

## APÉNDICE 5

Registros de la abundancia de individuos de *Agalychnis spurrelli* asociados a ocho tipos de sustratos en la Laguna del Diablo, Cabo San Francisco, Noroccidente de Ecuador. \* $P < 0.05$ ;  $g.l. = n-1$ .

<i>n</i>	Sustratos	Metamórficos	Juveniles	Adultos	Total
1	Hoja	361	182	139	682
2	Pecíolo	36	8	124	168
3	Suelo/lodo	113	25	7	145
4	Rama	16	2	45	63
5	Fronda	36	21	6	63
6	Liana	0	0	26	26
7	Tronco	14	2	14	30
8	Agua	0	0	2	2
	Prueba de $\chi^2$	946.23*	616.55*	468.25*	1179