

Uso de microhábitat por cuatro especies de ranas hylidas (Anura: Hylidae) en la Universidad de los Llanos, Meta-Colombia

Microhabitat use by four hylid frog species (Anura: Hylidae) at the Universidad de los Llanos, Meta-Colombia

Juan Manuel Acosta-Ortiz^{1,2}, Juan Sebastián Bobadilla-Molina², Andrés S. Sierra-Rueda², Andrés F. Aponte-Gutiérrez^{3,4}

- ¹ Grupo de Investigación en Biotecnología y Toxicología Acuática y Ambiental - BioTox, Escuela de Ciencias Animales, Facultad de Ciencias Agropecuarias y Recursos Naturales, Universidad de los Llanos, Km 12 vía Puerto López, 500017, Villavicencio, Colombia.
- ² Grupo de Divulgación e Investigación Herpetológica, 50001, Villavicencio, Colombia.
- ³ Grupo de Caracterización Genética e inmunología, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Ciudad Universitaria, 111321, Bogotá, Colombia.
- ⁴ Grupo de Investigación en Ciencias de la Orinoquía, Universidad Nacional de Colombia, sede Orinoquía, Km 9 Vía Caño Limón, 810009, Arauca, Colombia.

Recibido: Octubre 30 de 2024

Aceptado: Diciembre 20 de 2024

*Correspondencia del autor: Juan Manuel Acosta Ortiz

E-mail: juan.acostaherp@gmail.com

<https://doi.org/10.47499/revistaaccb.v1i36.315>

Resumen

Los microhábitats son subdivisiones finas del hábitat donde a menudo ocurre la mayor diferenciación en el uso de recursos por las comunidades de anuros. En esta investigación analizamos el uso de microhábitat y el solapamiento de nicho de cuatro especies de ranas hylidas de estanques piscícolas en la Universidad de los Llanos en Meta, Colombia. Durante 12 salidas nocturnas de muestreo en un período de cuatro meses, registramos tres variables de microhábitat utilizadas por las ranas: tipo de sustrato, posición vertical y tipo de vegetación. A partir de estos datos, calculamos los índices de amplitud de nicho y de solapamiento de nicho comunitario basados en 31–79 observaciones para cada especie. Las ranas frecuentaron los sustratos hoja y rama, las posiciones verticales baja y media, y la vegetación arbustiva y herbácea. *Dendropsophus mathiassoni*, *Dendropsophus minutus* y *Scinax rostratus* tuvieron amplitudes de nicho bajas para las tres variables de microhábitat medidos, mientras que *Boana platanera* tuvo una amplitud de nicho intermedia para el uso de sustrato y amplitudes altas para la posición vertical y el tipo de vegetación utilizado. El índice de solapamiento de nicho comunitario probado contra modelos nulos, permitió evidenciar que las especies de hylidos presentan una distribución aleatoria en el uso de recursos ecológicos, lo que indica la ausencia de mecanismos ecológicos que influyan en el solapamiento de nicho en la comunidad.

Palabras clave: Anfibios, modelos nulos, nicho ecológico, Orinoquía colombiana, solapamiento espacial.

Abstract

Microhabitats are fine subdivisions of habitat where the greatest differentiation in resource use by anuran communities often occurs. In this study, we analyzed microhabitat use and niche overlap for four hylid frog species from fish ponds at the Universidad de los Llanos in Meta, Colombia. During 12 nocturnal field surveys over a four-month period, we recorded three microhabitat variables used by frogs: substrate type, vertical position, and vegetation type. From this data, we calculated niche breadth and community niche overlap indices based on 31–79 observations for each species. The frogs frequented leaf and branch substrates, low and mid-range vertical positions, and shrubby and herbaceous vegetation. *Dendropsophus mathiassoni*, *Dendropsophus minutus* and *Scinax rostratus* had low niche breadths for all three measured microhabitat variables, whereas *Boana platanera* had an intermediate niche breadth for substrate use and high niche breadths for vertical position and vegetation type used. The community niche overlap index tested against null models showed a random distribution of ecological resource use, indicating the absence of ecological mechanisms influencing niche overlap in the community.

Keywords: Amphibians, Colombian Orinoquia, ecological niche, null models, spatial overlap.

Introducción

La coexistencia en especies de anuros está determinada por la disparidad en sus interacciones ecológicas que resultan por la partición de recursos (1,2). Estas diferencias están dadas por el uso o la ocurrencia de las especies a lo largo de dimensiones como el microhábitat, la dieta y el tiempo de actividad (1-3). En comunidades de anuros, la mayor diferenciación ocurre en el microhábitat, definido como el lugar exacto en el que se encuentra un individuo dentro de un hábitat en particular (4). Su selección diferencial responde a los requerimientos de balance hídrico, reproducción, alimentación, refugio, actividad y facilidad de escape ante los depredadores (2,5,6). Debido a estos requerimientos ecológicos, los anuros pueden ser sensibles a las modificaciones en los microhábitats disponibles (7,8).

El incremento de las actividades agrícolas en Colombia genera procesos de transformación de las coberturas nativas (9,10), promoviendo cambios en las condiciones del microhábitat que conllevan a una modificación en la estructura y composición de los ensamblajes de anuros (10-12). Sin embargo, el mosaico que se puede generar en procesos de fragmentación puede favorecer a ciertas especies de anuros, principalmente aquellas generalistas que logran aprovechar los recursos de microhábitat disponibles en las coberturas transformadas, lo cual puede afectar los patrones de diversidad (10,12). La familia Hylidae incluye un total de 1062 especies,

lo que equivale aproximadamente al 13% de las especies de anuros a nivel mundial (13). En Colombia, esta familia está representada por 158 especies que habitan una amplia variedad de ecosistemas, desde áreas naturales conservadas hasta entornos alterados por actividades humanas (7,13). La mayoría de las ranas de la familia Hylidae presentan almohadillas ensanchadas en las puntas de los dedos, una característica que facilita su capacidad para trepar los diferentes estratos de la vegetación disponible (14). Debido a sus adaptaciones morfológicas, comportamientos y patrones de uso de los recursos del microhábitat, se ha evidenciado que las ranas hylidas constituyen un grupo clave para el estudio de las interacciones en comunidades de anuros (5,7).

En las instalaciones de la Universidad de los Llanos, en Villavicencio (Meta, Colombia), es posible observar un mosaico de zonas para la producción agrícola, edificaciones, pequeños remanentes de coberturas boscosas con componentes nativos y estanques piscícolas (15). Debido a esta variación de ambientes, resulta importante conocer cómo se distribuyen las especies de anuros y los recursos espaciales que usan para su subsistencia. Así mismo, se considera que zonas como los estanques piscícolas pueden favorecer algunas especies de anuros, las cuales aprovechan los depósitos de agua para la obtención de recursos y así completar sus ciclos de vida (16).

En este contexto, investigar el uso del microhábitat es fundamental para comprender cómo las ranas hylidas se distribuyen y sobreviven en ambientes intervenidos. Analizar cómo las especies utilizan los recursos disponibles no solo enriquece el conocimiento ecológico de sus comunidades, sino que también contribuye al diseño de estrategias de conservación y manejo de hábitats en áreas agrícolas y periurbanas. Por ello, este estudio tiene como objetivo describir el uso de los recursos de microhábitat (posición vertical, sustrato, tipo de vegetación) y evaluar la presencia de solapamiento de nicho en las especies de la familia Hylidae presentes en estanques piscícolas de la Universidad de los Llanos.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio fue realizado en los estanques piscícolas del Instituto de Acuicultura de la Universidad de los Llanos (4.074375° N, -73.581061° W, datum WGS84, 385 msnm), en el área periurbana del

municipio de Villavicencio, departamento del Meta, Colombia (Figura 1). El área de estudio presenta una temperatura anual promedio de 25,9 °C, humedad promedio anual del 85% en promedio anual y un régimen de lluvias monomodal que inicia en abril y se prolonga hasta noviembre con 3638 mm de precipitación anual promedio (17). El área piscícola comprende 27 estanques con dimensiones variables, distribuidos en 11000 m² (Figura 1). La vegetación arbustiva y arbórea se restringe a las márgenes de los estanques, mientras que toda el área, se encuentra cubierta por herbáceas, con dominancia de gramíneas (Figura 2). La vegetación arbórea y arbustiva se encuentra compuesta por las familias Fabaceae, Lamiaceae, Melastomataceae y Piperaceae, destacando los géneros *Bauhinia* y *Piper*. Además, la vegetación herbácea se encuentra representada por especies de las familias Poaceae, Solanaceae, Urticaceae y Verbenaceae.

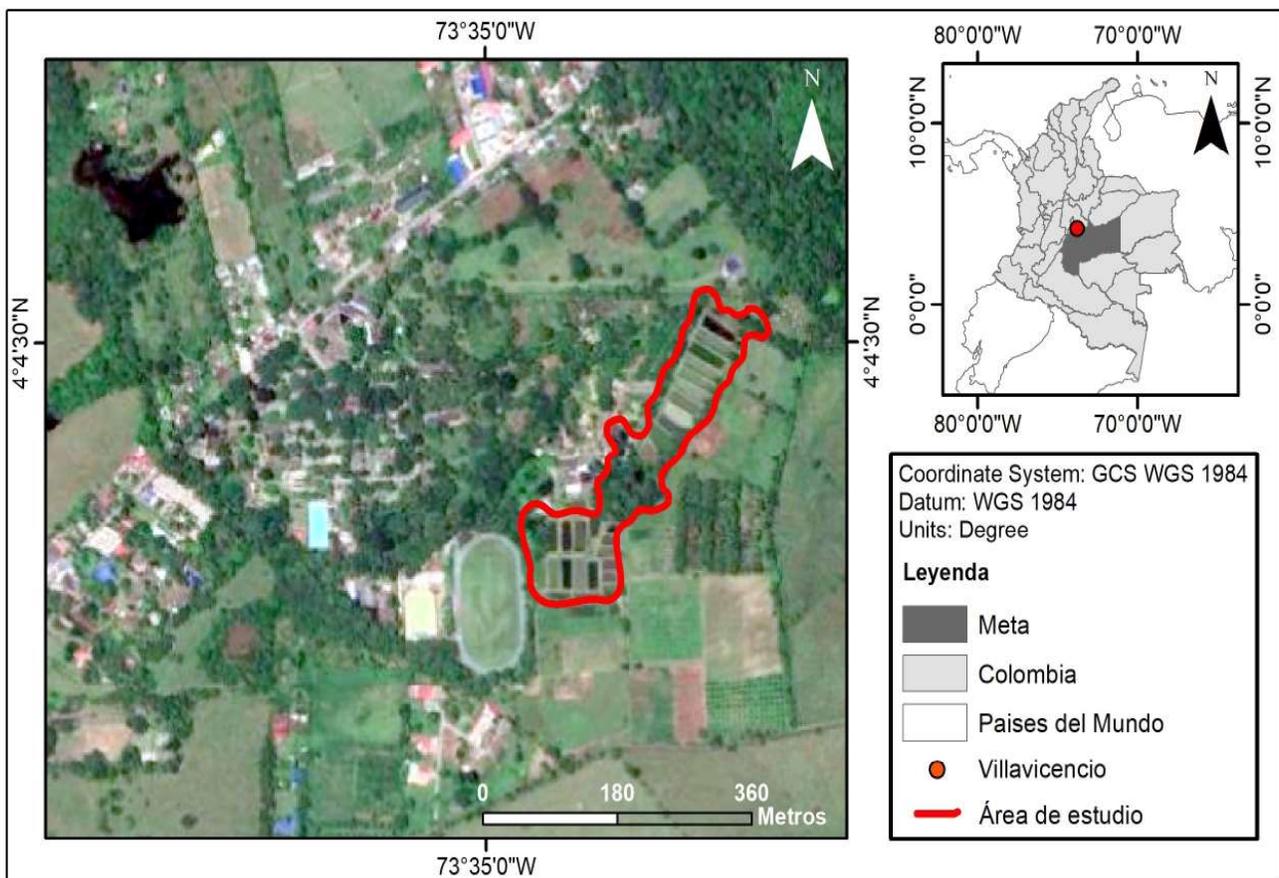


Figura 1. Ubicación geográfica de la Universidad de los Llanos. La línea roja demarca la zona de estanques piscícolas.



Figura 2. Distribución de la vegetación en estanques piscícolas de la Universidad de los Llanos, Colombia. Se evidencia la distribución de la vegetación arborea (A), arbustiva (B) y herbácea (C), en los márgenes de los estanques.

Trabajo de campo. De abril a agosto de 2019, tres personas realizaron 12 muestreos nocturnos de cuatro horas entre las 18:00 - 22:00 horas. Se usó la técnica de inspección por encuentro visual (IEV), procurando muestrear minuciosamente en un tiempo estándar por noche (18). En cada muestreo, los individuos fueron capturados manualmente y depositados en bolsas plásticas individuales para evitar tomar datos ecológicos repetidos y una vez cumplido el tiempo, fueron liberados al entorno natural. La identificación taxonómica de las especies se realizó de acuerdo con Cochran y Goin (19) y Escalona et al. (20).

Caracterización del microhábitat. Para caracterizar el microhábitat en el que se encontró cada individuo, se registró el uso de tres variables o recursos: posición vertical, tipo de sustrato y tipo de vegetación donde se encontró (4). Cada recurso fue subdividido en categorías ecológicas o estados de recurso (21). Para medir la posición vertical se tomó la altura desde la superficie del suelo y se organizó en las categorías: suelo (0 – 2 cm), baja (3 – 50 cm), media (51 – 150 cm) y alta (> 150 cm), modificado de Cadavid *et al.* (22). El sustrato (rama, tronco, hoja, antrópico y suelo desnudo), correspondió a la superficie exacta donde se encontró cada individuo (23) y el tipo de vegetación, se clasificó según su forma de crecimiento en: herbáceas, arbustos y árboles, siguiendo las definiciones de Pérez-Harguindeguy *et al.* (24). Así mismo, cuando el individuo no se encontró asociado a ningún tipo de vegetación, fue asignado a la categoría “ninguna”.

Amplitud de nicho. Para estimar la amplitud de nicho se utilizó el índice estandarizado de Levins (25):

$$Ba = \frac{[(\sum p_j^2)^{-1} - 1]}{n - 1}$$

Donde (Ba) es amplitud en una de las dimensiones del nicho, (p_j) proporción de individuos que usan el estado del recurso j y (n) el número de categorías ecológicas disponibles. Este índice tiende a 0 cuando todos los individuos de una especie usan una sola categoría ecológica y a 1, cuando los individuos de una misma especie usan de manera proporcional todas las categorías disponibles para un recurso particular (nicho amplio) (25). Para los resultados del índice, la amplitud de nicho se consideró baja (0 – 0,39), intermedia (0,4 – 0,6) o alta (0,61 – 1) (26).

Solapamiento de nicho. Basados en los datos de abundancia de cada especie por estado de recurso de microhábitat, se calculó el índice de sobreposición de Pianka (27):

$$O_{jk} = \frac{\sum_i p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_i p_{ij}^2 \sum_i p_{ik}^2}}$$

Donde (O_{jk}) es el solapamiento en una de las dimensiones del nicho entre la especie j y la especie k , (p_{ij}) la proporción de la categoría ecológica del recurso i utilizado por la especie j , (p_{ik}) la proporción de la categoría ecológica del recurso i utilizado por la especie k y (n) el número de categorías ecológicas disponibles. Esta

ecuación permite el cálculo de un índice para cada par de especies en el conjunto, con valores entre 0 cuando no existe superposición en el uso de recursos y 1 cuando existe superposición completa en el uso de recursos (28). Para determinar la existencia de solapamiento de nicho en el conjunto de especies, se calculó el promedio de solapamiento entre todos los pares únicos de especies en el conjunto, como un índice de solapamiento de nicho comunitario (29, 30), cuyos valores fueron considerados como bajos (0 – 0,39), intermedios (0,4 – 0,6) o altos (0,61 – 1) (26).

Los valores de solapamiento promedio obtenidos para el conjunto de especies por cada recurso fueron probados estadísticamente contra modelos nulos, mediante el software Ecosim 7.71. en el que se utilizó el algoritmo de aleatorización RA3, el cual retiene la amplitud de nicho de cada especie, pero aleatoriza los estados de recursos particulares que se utilizan (28). Este algoritmo de aleatorización fue seleccionado, debido a que se ha demostrado que sus propiedades estadísticas permiten la detección de patrones de superposición de nicho no aleatorios (31). Con el software se evaluó la significancia estadística mediante un test de permutaciones Montecarlo, con el cual se realizaron 1000 aleatorizaciones, en las que se crearon pseudocomunidades que se compararon estadísticamente con la matriz de datos observados (28). Para probar si la distribución en el uso de las categorías ecológicas por recurso estaba siendo regulada por mecanismos ecológicos no aleatorios, se compararon los valores medios de solapamiento de nicho observado con los valores medios de solapamiento simulados, considerando un nivel de significancia del 5% ($p < 0,05$). Cuando los valores de solapamiento de nicho observado fueron significativamente menores que los simulados, se interpretó que la distribución es estructurada por patrones ecológicos no aleatorios (32).

Resultados

Con un esfuerzo total de 144 horas de muestreo, se realizaron 233 observaciones (n) correspondientes a siete especies de la familia Hylidae: *Dendropsophus mathiassoni* (Cochran & Goin, 1970) ($n = 79$), *Boana platanera* Escalona, La Marca, Castellanos, Fouquet, Crawford, Rojas-Runjac, Giaretta, Señaris & Castroviejo-Fisher, 2021 ($n = 72$), *Scinax rostratus* (Peters, 1863) ($n = 44$), *Dendropsophus minutus* (Peters, 1872) ($n = 31$), *Scinax x-signatus* (Laurenti, 1768) ($n = 3$), *Scinax ruber* (Laurenti, 1768) ($n = 2$) y *Scinax wandae* (Pyburn y Fouquette, 1971) ($n = 2$). De las especies registradas se seleccionaron *D. mathiassoni*, *B. platanera*, *S. rostratus*

y *D. minutus*, ya que estas tuvieron un tamaño de la muestra apropiado para los análisis aplicados ($n \geq 30$).

Las especies seleccionadas (*B. platanera*, *D. mathiassoni*, *D. minutus* y *S. rostratus*), usaron con mayor frecuencia los sustratos hoja y rama, en posiciones verticales medias y bajas, en vegetación herbácea, arbustiva y arbórea (Figura 3); a pesar de su condición de ranas arborícolas, algunas fueron registradas a la altura del suelo, sin usar algún tipo de vegetación (Figura 3). *B.*

platanera presentó un mayor uso de los sustratos rama y suelo desnudo, en las posiciones verticales suelo y baja, en vegetación arbustiva o en ningún tipo de vegetación; *D. mathiassoni* usó en mayor proporción el sustrato hoja, la posición vertical baja y la vegetación arbustiva; *D. minutus* usó frecuentemente el sustrato hoja, la posición vertical baja y la vegetación herbácea; *S. rostratus* usó con mayor frecuencia los troncos de la vegetación arbórea, en posición vertical media (Tabla 1).

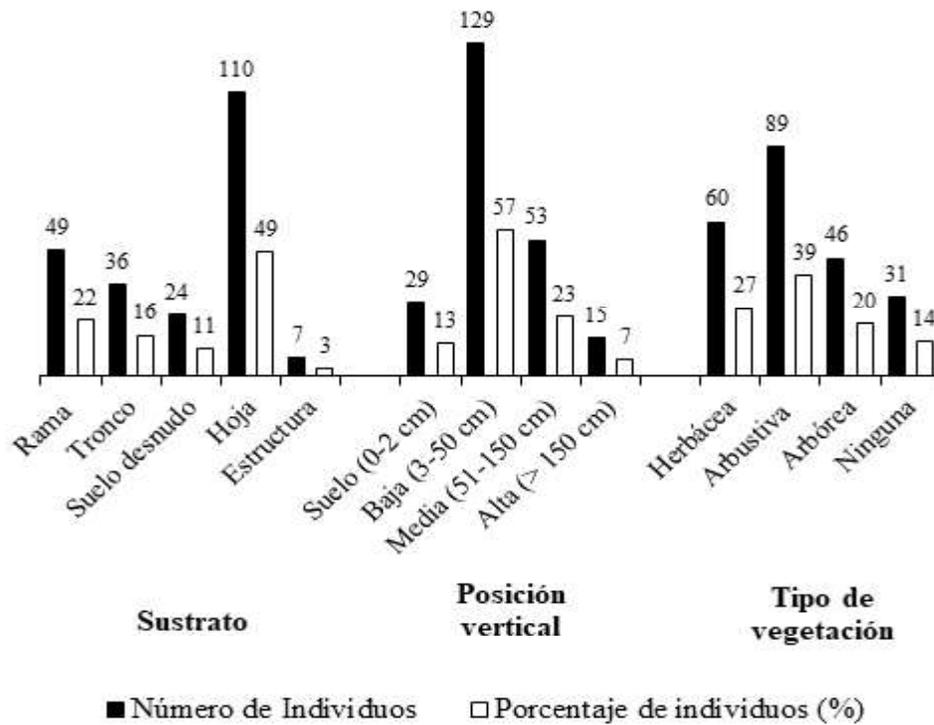


Figura 3. Uso de los recursos de microhábitat por las ranas hylidas registradas en los estanques piscícolas de la Universidad de los Llanos, Colombia.

Respecto a los resultados de amplitud de nicho en la Tabla 1, *Boana platanera* presentó el mayor valor de amplitud para los tres recursos de microhábitat medidos, al usar todos los estados de los recursos disponibles. *D. mathiassoni*, *S. rostratus* y *D. minutus* presentaron amplitudes de nicho baja, para los tres recursos. *D. minutus* presentó el valor más bajo de amplitud para la posición vertical; *D. mathiassoni* presentó el menor valor de amplitud para el uso del recurso sustrato y *D. minutus* presentó la menor amplitud en el uso del recurso vegetación.

Tabla 1. Uso de los recursos de microhábitat e índice de amplitud de nicho (Ba) para cada especie de hylido registrada.

Especie	Sustrato			Posición Vertical			Tipo de vegetación		
	Categoría	n	Ba	Categoría	n	Ba	Categoría	n	Ba
<i>Boana platanera</i>	Rama	31		Suelo	23		Herbácea	8	
	Tronco	1		Baja	29		Arbustiva	29	
	Suelo desnudo	20	0,6	Media	15	0,7	Arbórea	8	0,7
	Hoja	13		Alta	5		Ninguna	27	
	Antrópico	7		-	-		-	-	
<i>Dendropsophus mathiassoni</i>	Rama	7		Suelo	2		Herbácea	21	
	Suelo desnudo	2	0,1	Baja	70	0,1	Arbustiva	56	0,3
	Hoja	70		Media	7		Ninguna	2	
<i>Dendropsophus minutus</i>	Rama	7		Suelo	2		Herbácea	29	
	Suelo desnudo	2	0,1	Baja	29	0,1	Ninguna	2	0,1
	Hoja	70		-	-		-	-	
<i>Scinax rostratus</i>	Rama	7		Suelo	2		Herbácea	2	
	Tronco	35	0,1	Baja	1	0,3	Arbustiva	4	0,1
	Hoja	2		Media	31		Arbórea	38	
	-	-		Alta	10		-	-	

El promedio de solapamiento entre las especies de hylidos fue bajo ($< 0,4$) para los recursos sustrato y tipo de vegetación, mientras que en el recurso posición vertical, el solapamiento promedio fue intermedio (Tabla 2). Los valores de solapamiento de nicho observado en cada uno de los recursos no fueron significativamente menores que los simulados; por lo cual, las especies de hylidos presentaron una distribución aleatoria en el uso de las categorías ecológicas por recurso, lo que parece indicar la ausencia de mecanismos ecológicos que pudieran influir sobre el solapamiento de nicho (Tabla 2).

Tabla 2. Valores de significancia para el promedio de los valores del índice de solapamiento de nicho observado y simulado, en las especies de hylidos por recurso de microhábitat.

Recurso	Solapamiento promedio observado	Solapamiento promedio simulado	P valor
Sustrato	0,36	0,35	0,352
Posición vertical	0,52	0,44	0,225
Tipo de vegetación	0,30	0,43	0,114

Discusión

Las especies de la familia Hylidae que fueron registradas en el área de estudio, representan el 35% de la riqueza reportada para el piedemonte de la Orinoquia colombiana (33). De igual manera, Lynch (34) registró 14 especies de hylidos para el municipio de Villavicencio; de las cuales, seis fueron encontradas en los estanques piscícolas estudiados (*B. platanera*, *D. mathiassoni*, *D. minutus*, *S. rostratus*, *S. ruber* y *S. wandae*). Por lo tanto, para el área de estudio se registró el 43% de la riqueza de hylidos reportada para el municipio.

Los discos adhesivos en los dedos de los hylidos les confieren a las especies la capacidad de explorar la vegetación verticalmente (14); por lo que, la mayor proporción de ranas registradas se encontró en los sustratos hoja y rama en diferentes posiciones verticales. Estos recursos suelen ser frecuentados en la actividad repro-

ductiva o durante el forrajeo, pues desde las hojas, los hylidos pueden sentarse y esperar “*sit and wait*” para capturar sus presas (5, 22, 35). El uso registrado de las posiciones verticales coincide con otros estudios donde se ha reportado que las ranas hylidas usan con mayor frecuencia posiciones verticales bajas y medias, lo que puede relacionarse con la fisonomía de la vegetación y el tamaño del animal, así como con la disponibilidad de presas (5, 36, 37).

Las cuatro especies estudiadas, son comunes en zonas abiertas y transformadas (34). *D. mathiassoni* y *B. platanera* presentaron el mayor número de registros en el área, lo que coincide con Cáceres-Andrade y Urbina-Cardona (12), quienes encontraron que estas especies son las más abundantes en algunos sistemas productivos de los municipios de Villavicencio y Restrepo en el departamento del Meta. Se ha reportado que *D. minutus*

es común en pastizales y que sus vocalizaciones las realiza desde arbustos (34), no obstante, en este estudio, algunos individuos de la especie fueron observados vocalizando desde la vegetación herbácea. Mientras que *D. minutus* presentó la mayor proporción de individuos en posiciones verticales bajas; sin embargo, individuos de la especie han sido registrados en posiciones verticales altas, alcanzando hasta los 390 cm (38).

Los machos de *S. rostratus* suelen observarse en troncos de árboles vocalizando (34), lo que puede explicar los usos de sustrato y vegetación registrados en mayor frecuencia; así también, el uso de ramas como sustrato en posiciones verticales medias, coincide con lo hallado por Muñoz-Guerrero et al. (5) para la especie. El uso frecuente del sustrato rama registrado para *B. platanera*, también ha sido reportado por Cáceres-Andrade y Urbina-Cardona (12); así mismo, los registros realizados a la altura del suelo pueden deberse a que la especie es comúnmente observada vocalizando desde el suelo (34, 39).

Todas las especies, a excepción de *Boana platanera*, presentaron amplitudes de nicho bajas, lo que indicaría un uso específico de los recursos medidos de microhábitat. La baja amplitud de nicho encontrada en *D. mathiassoni*, *D. minutus* y *S. rostratus* puede suponer una desventaja para estas especies en el caso de alteraciones en la oferta de las categorías ecológicas del microhábitat, al tratarse de un área intervenida. *B. platanera* presentó una amplitud de nicho intermedia para el uso del recurso sustrato y amplitudes de nicho altas para el uso de los recursos posición vertical y tipo de vegetación, como consecuencia del uso de todas las categorías disponibles de los tres recursos. Esto demuestra la plasticidad de la especie para usar microhábitats en áreas intervenidas, ya que el ser generalista en el uso de los recursos de microhábitat, puede conferir la capacidad de tolerar las alteraciones de hábitat por actividad antropogénica (12).

La prueba de los valores de solapamiento obtenidos frente a los modelos nulos, permitió evidenciar que las interacciones de solapamiento entre las especies de hylidos están siendo causadas por el azar, por lo que no es posible adjudicar interacciones interespecíficas como la competencia, para explicar la distribución de las ranas en cada una de las categorías de los recursos (30). Debido a esto, es posible que, dadas las condiciones de ectothermia presentadas por los anuros, sean limitaciones abióticas como la temperatura del aire o la tempe-

ratura del sustrato, las que puedan estar influenciando el uso y la selección de los recursos del microhábitat (40). Así mismo, puede que, al tratarse de un área intervenida, los recursos disponibles para las ranas están siendo controlados por el hombre (12), de tal forma que su disponibilidad varía en función del mantenimiento de los estanques piscícolas, por lo que, el uso de los recursos evidenciado se deba más a la disponibilidad inmediata de los mismos que a la selección diferencial de los individuos.

Finalmente, es posible que los resultados obtenidos estén reflejando la ausencia de algún recurso de microhábitat no medido, por lo que se hace necesario que en futuros estudios sean considerados otros recursos, como la posición de los individuos respecto a los cuerpos de agua (4, 41), que permitan dilucidar con mayor precisión las subdivisiones espaciales de los recursos y las interacciones en las comunidades de estudio. Así mismo, resulta importante medir factores abióticos como la precipitación, la temperatura y la humedad relativa, que en los anuros pueden influir sobre la selección de los recursos de microhábitat (12, 40).

Conclusiones

Las especies de hylidos estudiadas presentan patrones diferenciados en el uso de los recursos de microhábitat en los estanques piscícolas de la Universidad de los Llanos. Mientras que *B. platanera* demostró una mayor amplitud de nicho y plasticidad ecológica para aprovechar una variedad de recursos, *D. mathiassoni*, *D. minutus* y *S. rostratus* mostraron amplitudes de nicho bajas, lo que indica un uso más restringido de los microhábitats disponibles. No se evidenció la existencia de solapamiento de nicho entre las especies estudiadas, por lo cual la distribución de los hylidos en el uso de las categorías ecológicas pudo estar determinada por factores abióticos y la intervención humana, y no por relaciones interespecíficas como la competencia.

Agradecimientos

Agradecemos a James Watling, Nicolás Urbina y a Fernando Vargas por los comentarios, aportes de información y correcciones para mejorar el documento.

Conflicto de intereses

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

Financiación

Este estudio fue financiado con recursos propios.

Referencias

1. Cloyd CS, Eason PK. (2017). Niche partitioning and the role of intraspecific niche variation in structuring a guild of generalist anurans. *R. Soc. Open Sci.* 4(3): 170060. <https://doi.org/10.1098/rsos.170060>
2. Prasad VK, Chuang MF, Das A, Ramesh K, Yi Y, Dinesh KP, Borzée, A. (2022). Coexisting good neighbours: acoustic and calling microhabitat niche partitioning in two elusive syntopic species of balloon frogs, *Uperodon systoma* and *U. globulosus* (Anura: Microhylidae) and potential of individual vocal signatures. *BMC Zool.* 7(1): <https://doi.org/10.1186/s40850-022-00132-x>
3. Protazio A, Protazio A, Mesquita DO. (2019). Niche partitioning between two *Physalaemus* species (Anura, Leptodactylidae) in semiarid Caatinga in Northeast Brazil. *North-West. J. Zool.* 15(2): 157-167. https://biozoojournals.ro/nwjz/content/v15n2/nwjz_e191501_Protazio.pdf
4. Inger R. (1994). Microhabitat Description. In WR Heyer, MA Donnelly, RW McDiarmid, LC Hayek, MS. Foster (Eds). *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians.* Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA. p. 60-66.
5. Muñoz-Guerrero J, Serrano VH, Ramírez-Pinilla MP. (2007). Uso de microhábitat, dieta y tiempo de actividad en cuatro especies simpátricas de ranas hílidas neotropicales (Anura: Hylidae). *Caldasia* 29(2): 413-425. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/72928>
6. Chinchilla-Lemus W, Serrano-Cardozo VH, Ramírez-Pinilla, MP. (2020). Reproductive activity, microhabitat use, and calling sites of *Pristimantis bacchus* (Anura: Craugastoridae). *Amphib-reptil.* 41(1): 1-11. <https://doi.org/10.1163/15685381-20191200>
7. Palacios-Rodriguez LJ, Rengifo-Mosquera JT, Roa M, Palacios Y. (2018). Riqueza y distribución de hílidos (Hylidae: Anura) en zona de bosques pluvial tropical en el departamento del Chocó, Colombia. *Rev Colombiana Cienc Anim. Recia* 10(2): 154–166. <https://doi.org/10.24188/recia.v10.n2.2018.650>
8. Nieva-Cocilio RA, Acosta JC, Blanco GM. (2020). Uso y selección de microhábitat en un ensamble de anuros del Chaco Serrano de Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 68(3): 862–872. <https://doi.org/10.15517/rbt.v68i3.40390>
9. Williams B, Grantham H, Watson J, Alvarez SJ, Simmonds JS, Rogeliz CA, Silva MD, Forero-Medina G, Etter A, Nogales J, Walschburger T, Hyman G, Beyer H. (2020). Minimising the loss of biodiversity and ecosystem services in an intact landscape under risk of rapid agricultural development. *Environ. Res. Lett.* 15(1): 1-13. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab5ff7>
10. Brüninga LZ, Kriegerc M, Meneses-Pelayo E, Eisenhauerb N, Ramírez MP, Reud B, Ernst, R. (2018). Land-use heterogeneity by small-scale agriculture promotes amphibian diversity in montane agroforestry systems of northeast Colombia. *Agric. Ecosyst. Environ.* 264: 15-23. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.05.011>
11. Saunders D, Hobbs RJ, Margules CR. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Biol. Conserv.* 5(1): 18-32. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1991.tb00384.x>
12. Cáceres-Andrade S, Urbina-Cardona J. (2009). Ensamblajes de anuros de sistemas productivos y bosques en el piedemonte llanero, departamento del Meta, Colombia. *Caldasia* 31(1): 175-194. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/71204>
13. Frost DR. (2021). *Amphibian Species of the World: An Online Reference.* Version 6.2. American Museum of Natural History, New York. Consultado Diciembre 15, 2004, en <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/>
14. Blanco-Torres A, Baruffol M, Acosta A, Nuñez NB. (2019). Rasgos funcionales de anfibios de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C., Colombia. <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/119311>
15. Avendaño JE, Tejeiro N, Díaz-Cárdenas J, Amaya-Burgos JJ, Aponte AF, Gamboa N, Esmeralda Y, Salcedo-Sarmiento J, Velásquez-Suárez AJ, Morales-Rozo A. (2018). Birds of Universidad de los Llanos (Villavicencio, Colombia): a rich community at the andean foothills-savanna transition. *Bol. Cient. Mus. Hist.* 22(2): 51–75. <https://doi.org/10.17151/bccm.2018.22.2.5>
16. Mendoza JS. (2014). Aportes para la identificación de las ranas gladiadoras del género *hypsiboas* (wagler,1830); (Anura: Hylidae), presentes en las tierras bajas del caribe colombiano. *Rev Colombiana Cienc Anim. Recia*, 6(1): 55-69. <https://doi.org/10.24188/recia.v6.n1.2014.203>

17. Minorta-Cely V, Rangel-Ch JO. (2014). El clima de la Orinoquia colombiana. En JO Rangel-Ch (Ed). Colombia Diversidad Biótica XIV. La región de la Orinoquia de Colombia. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, D.C., Colombia. p. 207-236.
18. Lips KR, Reaser J, Young B, Ibáñez R. 2001. Amphibian monitoring in Latin America: a protocol manual. Society of Study Amphibians and Reptiles, Washington, D.C., USA.
19. Cochran DM, Goin CJ. (1970). Frogs of Colombia. United States National Museum, Bulletin, Washington, D.C., USA.
20. Escalona SM, La Marca E, Castellanos-Montero MC, Fouquet A, Crawford AJ, Rojas-Runjaic FJM, Giaretta AA, Señaris JC, Castroviejo-Fisher S. (2021). Integrative taxonomy reveals a new but common Neotropical treefrog, hidden under the name *Boana xerophylla*. Zootaxa 4981: 401-448. <https://doi.org/10.1164/zootaxa.4981.3.1>
21. Colwell RK, Futuyma DJ. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52(4): 567-576. <https://doi.org/10.2307/1934144>
22. Cadavid JG, Román-Valencia C, Gómez AF. (2005). Composición y estructura de anfibios anuros en un transecto altitudinal de los Andes Centrales de Colombia. Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. 7(2): 103-118. <http://revista.macn.gob.ar/ojs/index.php/RevMus/article/view/329/313>
23. Vargas F, Castro F. (1999). Distribución y preferencias de microhábitat en anuros (Amphibia) en bosque maduro y áreas perturbadas en Anchicayá, Pacífico Colombiano. Caldasia 21(1): 95-109. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/31123>
24. Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Aust. J. Bot. 61(3): 167-234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
25. Hurlbert SH. (1978). The measurement of niche overlap and some relatives. Ecology 59(1): 67-77. <https://doi.org/10.2307/1936632>
26. Grossman GD. (1986). Food resources partitioning in a rocky intertidal fish assemblage. J. Zool. 1(2): 317-355. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1986.tb00642.x>
27. Pianka ER. (1973). The structure of lizard communities. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 4:53-74. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000413>
28. Gotelli NJ, Entsminger G. (2015). EcoSim: null models software for ecology. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.16504>
29. Inger RF, Colwell RK. (1977). Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. Ecol. Monogr. 47(3): 229-253. <https://doi.org/10.2307/1942516>
30. Albrecht M, Gotelli NJ. (2001). Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. Oecologia 126:134-141. <https://doi.org/10.1007/s004420000494>
31. Winemiller KO, Pianka ER. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. Ecol. Monogr. 60(1):27-55. <https://doi.org/10.2307/1943025>
32. Gotelli NJ, Graves GR. (1996). Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
33. Romero H, Rangel-Ch JO, Carvajal-C JE. (2014). Anfibios de la Orinoquia de Colombia lista con base en los registros existentes. En JO Rangel-Ch (Ed). Colombia Diversidad Biótica XIV. La región de la Orinoquia de Colombia. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, D.C., Colombia. p. 665-690
34. Lynch JD. (2006). The amphibian fauna in the Villavicencio region of eastern Colombia. Caldasia 28(1): 135-155. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/72984>
35. Rodríguez L, Duellman W. 1994. Guide to the frogs of the Iquitos Region, amazonian Peru. Asociación de Ecología y Conservación. Amazon Center for Environmental Education and Research, Natural History Museum, University of Kansas, Kansas, USA. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.7937>

36. Crump ML. (1971). Quantitative analysis of the ecological distribution of a topical herpetofauna. *Ocas. pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 3: 1-63. <https://biostor.org/reference/50148>
37. Huckembeck S, Winemiller KO, Loebmann D, Garcia AM. (2018). Trophic ecology of two sympatric frogs with contrasting morphology and habitat use in a subtropical wetland. *Herpetologica* 74(3): 207-216. <https://doi.org/10.1655/Herpetologica-D-17-00069.1>
38. Alves R, Rodríguez F. (2017). Notes on an unusual position of calling site of *Dendropsophus minutus* (Peters, 1872) (Anura: Hylidae), northeastern São Paulo, Brazil. *Herpetol. Notes* 10: 421-423. <https://www.biotaxa.org/hn/article/view/22695>
39. Lynch JD, Suarez AM. (2001). The distributions of the gladiator frogs (*Hyla boans* group) in Colombia, with comments on size variation and sympatry. *Caldasia* 23(2): 491-507. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/31289>
40. Tracy CR, Christian KA, O'connor MP, Tracy CR. (1993). Behavioral thermoregulation by *Bufo americanus*: the importance of the hydric environment. *Herpetologica* 49(3) :375–82. <https://www.jstor.org/stable/3892756>
41. Acosta-Ortiz JM. (2022). Evaluación preliminar de la relación entre el tamaño corporal y la amplitud de nicho de la familia Leptodactylidae (Amphibia: anura), en dos localidades del departamento de Casanare, Colombia. Tesis de pregrado, Universidad de los Llanos, Villavicencio, Colombia. <https://repositorio.unillanos.edu.co/handle/001/2975>