

PATRONES DE COMPOSICION TAXONOMICA Y DE MODOS REPRODUCTIVOS EN COMUNIDADES DE RANAS EN EL VALLE DEL CAUCA

Por: **Gustavo H. Kattan**
Investigador Asociado - INCIVA

INTRODUCCION

El Departamento del Valle del Cauca abarca una amplia gama de regiones faunísticas y habitats naturales. A gran escala, el Departamento se puede dividir en cuatro provincias faunísticas principales. En primer lugar podemos considerar la llanura de la costa Pacífica, cuyos habitats naturales son los bosques pluviales. Es una región con una alta precipitación anual, determinada principalmente por la presencia de la Cordillera Occidental que intercepta el aire húmedo proveniente de las cálidas aguas del Pacífico. El Valle del río Cauca, por otra parte, es en la actualidad una región eminentemente agrícola y ganadera, de clima relativamente seco y con pocas parcelas relictuales de habitat natural. El valle geográfico está enmarcado por las otras dos regiones a considerar, las ramificaciones occidental y central de los Andes colombianos. En la Cordillera Occidental, relativamente baja y angosta, los habitats naturales están representados por bosques de niebla, con características ecológicas que dependen de la precipitación y elevación sobre el nivel del mar (véase Kattan et al. 1984). Además de los bosques de niebla, en la Cordillera Central se destaca la presencia de páramos o altiplanos de vegetación enana.

Estas cuatro provincias ofrecen una diversidad de ambientes que se reflejan en una alta riqueza florística y faunística. La fauna de anuros (ranas y sapos; Clase *Amphibia*, Orden Anura) es particularmente rica, y sus patrones de distribución son interesantes debido a la baja movilidad y la sensibilidad al habitat de estos vertebrados. Kattan (1984) recopiló la lista de anuros conocidos para el Departamento del Valle, incluyendo la información disponible sobre su distribución. Con base en dicha lista se discuten los patrones de composición taxonómica de tres de las regiones faunísticas mencionadas. Se discute además la composición de algunas comunidades en cuanto a modos reproductivos, como un factor que contribuye a la riqueza específica. Se excluye de la discusión la planicie vallecaucana, debido a la casi total ausencia de habitat natural.

COSTA PACIFICA

En su discusión sobre los anfibios de los bosques tropicales de tierras bajas, Lynch (1979) define cinco grandes regiones faunísticas en Suramérica. Una de estas regiones la constituyen los bosques Transandinos, que ocupan las tierras bajas de

la costa Pacífica de Colombia y el noroccidente del Ecuador, y se extienden por Centroamérica de forma más o menos continua. Se conocen 126 especies de anfibios de los bosques Transandinos (incluyendo nueve salamandras y 17 cecilias), de las cuales el 88% son endémicas. Si consideramos solo el Pacífico colombo-ecuadoriano, encontramos 56 especies endémicas; Lynch (1979) divide la región en dos mitades (partidas a la altura de Buenaventura), cada una con 24 especies endémicas. La máxima diversidad de la anfibiafauna Transandina se da en la vertiente del río San Juan, donde se traslapan las dos mitades (Lynch 1979).

Se conocen 57 especies de ranas de la costa Pacífica del Valle del Cauca (Kattan 1984). Seis de ellas (*Leptodactylus pentadactylus*, *Bufo marinus*, *Hyla boans*, *H. crepitans*, *Centrolenella fleischmanni* y *Rana palmipes*) tienen una amplia distribución en América tropical. De las 51 especies restantes, 22 extienden su distribución en América Central y 29 (51% del total) son endémicas de los bosques pluviales del Pacífico colombo-ecuadoriano.

En cuanto a la composición taxonómica de las ranas de la costa Pacífica del Valle, 17 especies (30%) pertenecen al género *Eleutherodactylus*. Este género de distribución neotropical es el grupo más diversificado de vertebrados (>400 especies). Once de las 17 especies se distribuyen hasta Centroamérica y seis se encuentran restringidas a los bosques del Pacífico. Los leptodactílidos están representados también por dos *Leptodactylus* de amplia distribución. Los cosmopolitas bufónidos están representados por seis especies de *Bufo* y dos *Atelopus* de distribución Transandina. De las familias neotropicales Dendrobatidae y Centrolenidae se conocen once y tres especies, respectivamente, en la costa Pacífica vallecaucana. Dos dendrobátidas (*Dendrobates lehmanni* y *D. viridis*) son endémicas de las localidades típicas. La familia Hylidae, de distribución cosmopolita, muestra la mayor diversidad de géneros. Los géneros neotropicales *Agalychnis*, *Phyllomedusa*, *Gastrotheca*, *Hemiphractus* y *Smilisca* están representados cada uno por una especie, mientras que de las cosmopolitas *Hyla* se encuentran nueve especies de distribución Transandina. Solo *H. rubracyla* está aparentemente restringida a la costa del Valle y sur del Chocó. Finalmente, las familias Microhylidae y Ranidae se encuentran representadas por una especie cada una; *Glossostoma aterrimum* es de distribución Transandina y *Rana palmipes* se extiende ampliamente por América tropical.

CORDILLERA OCCIDENTAL

Duellman (1979) lista un total de 40 especies de ranas para la Cordillera Occidental colombiana, incluyendo 15 especies esencialmente de tierras bajas, pero cuyas distribuciones altitudinales se extienden hasta los 1200 ó 1500 m. A nivel global, los Andes colombo-ecuadorianos poseen la herpetofauna más rica del continente, con un porcentaje alto de endemismo (83%). De 262 especies de ranas, 225 son endémicas, con los géneros *Eleutherodactylus*, *Colostethus* y *Centrolenella* conformando un alto porcentaje de las especies (Duellman 1979). A nivel local, se conocen 20 especies de ranas en la Cordillera Occidental vallecaucana (Kattan 1984), de las cuales tres se distribuyen ampliamente por las tres cordilleras colombianas, cinco se encuentran en las Cordilleras Occidental y Central, seis se extienden por los Andes occidentales en Colombia y Ecuador, cuatro se conocen sólo de la Cordillera Occidental en Cauca y Valle y dos se conocen sólo de la localidad típica en el Valle.

Taxonómicamente, *Eleutherodactylus* conforma el 60% de las especies de ranas cordilleranas (pero Kattan [1984] no incluye varias especies indeterminadas de *Colostethus*). Las *Eleutherodactylus* son ranas de reproducción terrestre y su

distribución se extiende asociada a los bosques de niebla. Ranas que dependen de arroyos para su reproducción, como *Hula* y *Centrolenella*, están restringidas localmente por la presencia de dichos habitats (aunque su distribución geográfica puede ser amplia). *Centrolenella buckleyi* se encuentra normalmente asociada con bromeliáceas en bosques montanos y su distribución se extiende por Venezuela, Colombia y Ecuador. Las otras dos especies (*Centrolenella prasina* y *C. grandisonae*) se encuentran localmente en el río Calima, a 1230 m de elevación.

CORDILLERA CENTRAL

Resta aún por hacerse un reconocimiento formal de la anurofauna de la Cordillera Central en el Valle. Sólo se tienen representadas en colecciones ocho especies del área del corregimiento de Tenerife y del páramo de Las Hermosas (Kattan 1984). Duellman (1979) lista 50 especies para la Cordillera Central colombiana, la cual exhibe un alto grado de endemismo (54%). Este alto endemismo se debe principalmente a los páramos, los cuales han mantenido faunas aisladas por largos períodos de tiempo. Si se consideran solo las especies que habitan por encima de 2500 m el 100% de la anurofauna de la Cordillera Central es endémica. Del páramo de Las Hermosas, por ejemplo, se conocen dos especies endémicas de *Eleutherodactylus*.

Una consecuencia de la extensa deforestación de los Andes es la desaparición de especies de distribución restringida. Las cuatro *Eleutherodactylus* colectadas en el área de Tenerife son especies de distribución amplia, comunes en bosques secundarios. No sabemos cuántas especies han desaparecido con los bosques primarios.

RIQUEZA ESPECIFICA Y MODOS REPRODUCTIVOS EN COMUNIDADES DE ANUROS

Uno de los aspectos más notorios de las comunidades de anuros neotropicales es su alta riqueza específica. Del área del bajo río Calima, por ejemplo, se conocen 52 especies de ranas, a pesar de la ausencia de estudios sistemáticos a largo plazo. Probablemente la comunidad más rica en anuros que se conoce es Santa Cecilia, en el Amazonas ecuatoriano, con 78 especies (Crump 1974). Otros ejemplos de riqueza específica en comunidades neotropicales son Belem, Brasil, con 38 especies (Salthe & Duellman 1973) y Tilarán, Costa Rica, con 22 (Heyer 1967). A título comparativo, en toda Norteamérica existen 70 especies de ranas.

Un aspecto de interés en el estudio de comunidades ricas en especies es el de la competencia entre especies que presuntamente ocupan nichos similares. Algunos estudios de comunidades de anuros (e.g., Duellman 1967, Crump 1974) han indicado que la repartición espacial y temporal de recursos es un factor principal en la organización de la comunidad. Una manera de repartir los recursos en comunidades de anuros es a través de diferencias en el modo reproductivo. El modo reproductivo se refiere a la combinación de sitio de oviposición y modo de desarrollo. Crump (1974) identificó diez modos reproductivos en las ranas de Santa Cecilia, Ecuador, y Duellman & Trueb (1986) distinguen 29 modos reproductivos en el orden Anura. El sitio de oviposición varía desde ser puramente acuático (huevos libres en el agua), pasando por varios tipos de nidos de espuma (acuáticos, terrestres o arbóreos), hasta ser totalmente terrestre. El modo de desarrollo varía desde el paso por una etapa larvaria de nado libre, al desarrollo larvario en nidos de espuma, al desarrollo directo (sin etapa larvaria). El modo reproductivo más generalizado y menos especializado en anuros es el modo 1 (huevos libres en el agua, larvas de nado libre; Tabla 1). A

medida que procedemos hacia el modo 10, aumenta la complejidad en el cuidado parental. Algunas características cuantitativas de la estrategia de vida (e.g., tamaño de la postura y tamaño del huevo) varían con el modo reproductivo (Salthe & Duellman 1973).

Tabla 1. Modos reproductivos de la comunidad de anuros en una localidad del Amazonas ecuatoriano, según Crump (1974).

I. Huevos y larvas acuáticas.

- Modo 1: Cuerpos de agua terrestres
- Modo 2: Cavidades arbóreas
- Modo 3: Nido de barro

II. Huevos fuera del agua; larvas acuáticas.

- Modo 4: Huevos en vegetación sobre agua; larvas caen al agua
- Modo 5: Huevos en nido de espuma
- Modo 6: Huevos terrestres; larvas llevadas al agua por adulto

III. Ni huevos ni larvas desprotegidas en el agua.

- Modo 7: Huevos y larvas en nido terrestre
- Modo 8: Huevos terrestres, desarrollo directo
- Modo 9: Huevos y crías en el dorso del adulto, acuático
- Modo 10: Huevos y crías en el dorso del adulto, terrestre

PATRONES GEOGRAFICOS EN LOS MODOS REPRODUCTIVOS

Salthe & Duellman (1973) señalaron que las especializaciones en modos reproductivos en general se presentan en los trópicos. De un total de 70 especies de ranas en los Estados Unidos, el 90% exhiben el modo 1 (Salthe & Duellman 1973). En la región Neártica se encuentran cuatro modos reproductivos, ninguno de los cuales es exclusivo de ella, y de los seis modos encontrados en la región Paleártica solo uno es único. En contraste con esto, en las regiones Oriental, Etiópica y Neotropical se dan 11, 12 y 21 modos reproductivos, respectivamente; los neotrópicos se destacan aún más por tener ocho modos únicos (Duellman & Trueb 1986).

Heyer & Berven (1973) y Scott (1976) compararon las herpetofaunas en microhabitats similares (espacios entre raíces tablares y hojarasca del suelo, respectivamente) entre localidades tropicales del Nuevo y del Viejo Mundo. Ellos encontraron que el número de especies de anuros en el Viejo Mundo era menor que en el neotrópico, y sugirieron que esto es debido a la presencia de ranas de reproducción terrestre en América. En Tailandia, por ejemplo, Heyer & Berven (1973) encontraron solo una especie entre las raíces tablares (un microhírido de reproducción acuática), mientras que en Ecuador colectaron 22 especies en el mismo microhabitat. De estas 22 especies, 13 ponen huevos terrestres: cuatro dendrobátidas que transportan sus renacuajos al agua, ocho *Eleutherodactylus* con desarrollo directo y una *Leptodactylus* que construye un nido de espuma terrestre.

La diversidad en modos reproductivos parece ser un factor de mucha importancia en la abundancia de especies en los bosques pluviales de tierras bajas (Salthe & Duellman 1973). En Santa Cecilia, en el Amazonas ecuatoriano, coexisten 78 especies en un área de 3 Km². Crump (1974) analizó esta comunidad del punto de vista de

los modos reproductivos, y encontró que la partición de sitios de reproducción acuática, por ejemplo, dependía en gran medida del modo reproductivo: los huevos eran depositados libres en el agua, o en nidos de espuma, o colgando de la vegetación sobre el agua. Crump (1982) revisó las ideas sobre ecología reproductiva de anfibios al nivel de la comunidad y sugirió que existe una relación entre la riqueza específica y la diversidad en modos reproductivos, factores ambos que son más altos en los trópicos americanos. En la sección siguiente se analizan los patrones de riqueza específica y modos reproductivos en algunas comunidades de anuros del suroccidente colombiano.

COMUNIDADES EN UN TRANSECTO ALTITUDINAL

En la Tabla 2 se compara una serie de comunidades a lo largo de un transecto altitudinal en el suroccidente colombiano (Fig. 1), en cuanto a la distribución de especies en los distintos modos reproductivos. Los modos 2, 7 y 9, representados por una especie cada uno en Santa Cecilia (Crump 1974), están ausentes aquí. A medida que se asciende en las montañas, se observa una disminución en el número de especies. La disminución de la riqueza específica con la altitud emerge como un patrón general en las comunidades de anuros, y depende de varios factores, tales como productividad y complejidad del hábitat estructural (Scott 1976; Duellman & Trueb 1986). Esto es particularmente cierto en los páramos, los cuales son estructuralmente mucho más simples que los bosques a menor elevación.

Igualmente se observa una disminución en el número de modos reproductivos existentes en comunidades de montaña, y un cambio en las proporciones relativas de los modos reproductivos. Las comunidades de montaña aparentemente exhiben un predominio de modos terrestres; más del 80% de las especies ponen huevos no acuáticos (Tabla 2).

Tabla 2. Distribución de modos reproductivos en comunidades de ranas en el Valle

Modo Reproductivo	Bajo Calima (400 m)	Alto Calima (1230 m)	Farallones Cali (2600 m)	Páramo Hermosas (3300 m)
1	16 (30.7%)	2 (11.7%)	2 (15.4%)	1 (16.7%)
3	3 (5.8%)			
4	5 (9.6%)	5 (29.4%)	2 (15.4%)	1 (16.7%)
5	1 (1.9%)	1 (5.9%)		
6	8 (15.4%)	1 (5.9%)	3 (23.1%)	
8	16 (30.8%)	7 (41.2%)	6 (46.2%)	3 (50.0%)
10	3 (5.8%)	1 (5.9%)		1 (16.7%)
Total spp	52	17	13	6
% spp con huevos no acuáticos	61.6%	88.3%	84.6%	83.3%

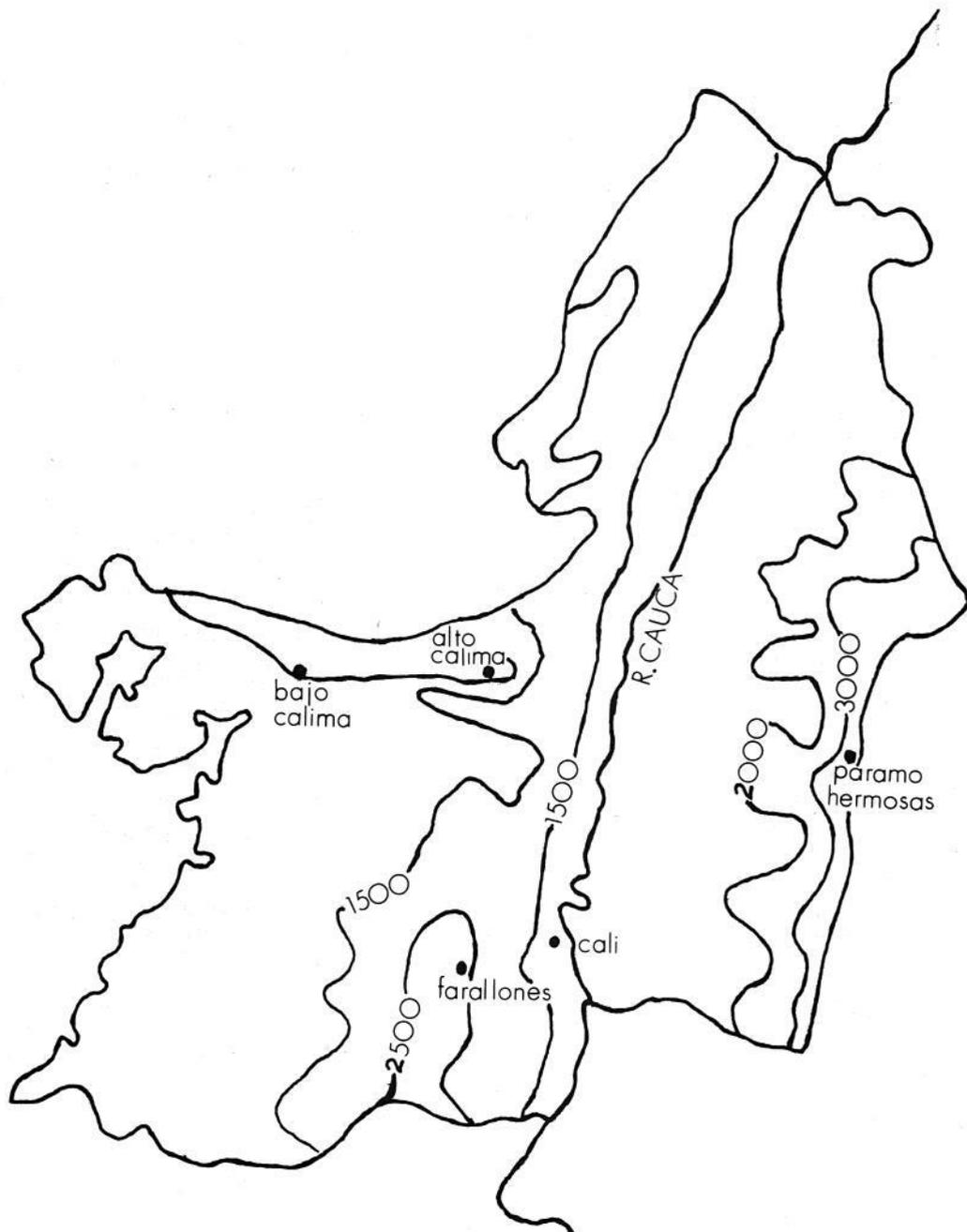


Figura 1. Mapa del Valle del Cauca, indicando las localidades muestreadas.

DISCUSION

La riqueza específica de las comunidades neotropicales es debida en parte a la diversidad de modos reproductivos. La presencia de ranas de reproducción terrestre contribuye a esta riqueza, especialmente en comunidades cordilleranas; unas cuantas especies de reproducción acuática se encuentran asociadas a estanques y arroyos, pero en los bosques es posible encontrar varias *Eleutherodactylus* de desarrollo directo.

La disminución en diversidad reproductiva en las montañas es sólo aparente, pues los modos reproductivos ausentes de los bosques de niebla y páramos, son especializaciones de pequeños grupos de ranas. Los modos 2 y 3 son casos especiales del modo 1, encontrados en algunos hílidos (e.g., las ranas del grupo *Hyla boans*, que construyen nidos de barro). Los modos 5 y 7 son especializaciones de *Leptodactylus* spp, las cuales construyen nidos de espuma que pueden ser acuáticos o terrestres (Heyer 1969). Los *Leptodactylus* son especies típicamente de tierras bajas (Lynch 1979). El modo 9 se presenta sólo en Pipidae. Excluyendo estos modos reproductivos menores, que comprenden sólo el 8% de las especies en Bajo Calima, hay cinco modos reproductivos principales, con representantes en todas las comunidades, con excepción del modo 6 en los páramos.

Factores tanto ecológicos como históricos pueden estar involucrados en los patrones de distribución de modos reproductivos en esta muestra de comunidades neotropicales. Los factores ecológicos incluyen competencia, depredación en ambientes acuáticos y desecación de estanques temporales (Crump 1982), y se ha sugerido que la tendencia a la terrestrialidad exhibida por los anfibios es una manera de evitar estos problemas (Lutz 1947, Heyer 1969). Lynch (1979) reordenó los diez modos reproductivos de Crump en una serie que refleja grado de asociación con ambientes forestales. Los modos 1, 2, 3 y 9 son los menos dependientes del bosque, mientras que los modos 6, 8 y 10 son altamente dependientes, pues requieren ambientes húmedos. Los modos 5, 4 y 7, en este orden, son intermedios. Los patrones de endemismo en tierras bajas comprueban la validez de esta secuencia; las especies de reproducción acuática exhiben menos endemismo que aquellas con mayor dependencia forestal.

La reproducción terrestre presumiblemente evolucionó en ambientes forestales húmedos. Además de la eliminación de los problemas encontrados en el ambiente acuático, la reproducción terrestre permite el establecimiento de poblaciones que no tienen que migrar al agua para reproducirse. Goin (1960) sugirió que la reproducción terrestre evolucionó en ambientes montañosos, debido a la ausencia de suficientes cuerpos de agua grandes. Pero la reproducción terrestre probablemente es el resultado de una combinación de presiones selectivas. La diversidad de modos reproductivos en anuros, y la diversidad de grupos taxonómicos en los que ocurren, sugieren que modos diferentes evolucionaron independientemente bajo circunstancias diferentes.

El aspecto histórico está implicado por el hecho de que los grupos taxonómicos que conforman la anurofauna norteandina son distintivos, es decir, son reconocidos como grupos típicamente andinos. El patrón de distribución filogenética más común en la herpetofauna andina es el de los grupos exclusivamente andinos, o con unos pocos representantes extra-andinos (Lynch 1986). Los patrones de distribución y endemismo sugieren que la anurofauna suramericana se originó en bosques de tierras bajas, y que algunos grupos se diversificaron enormemente debido a fenómenos de orogenia y fragmentación del hábitat (Lynch 1979, 1986).

En conclusión, los anuros neotropicales probablemente desarrollaron una diversidad de modos reproductivos temprano en su historia evolutiva (Lynch 1979). Las presiones ecológicas en los ambientes acuáticos y la presencia de grandes extensiones de bosques húmedos aparentemente favorecieron la diversificación de modos de reproducción terrestre. Al emerger los Andes y posteriormente fragmentarse, se originaron comunidades con representantes de los principales modos reproductivos. Los modos ausentes en comunidades de montaña son especializaciones de unas pocas especies de tierras bajas. El modo reproductivo dominante en los Andes colombianos es el desarrollo directo, debido a la alta diversidad del género *Eleutherodactylus*, lo cual obedece probablemente a los factores ya mencionados.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a M.L. Crump por sus estimulantes discusiones, que me ayudaron a aclarar ideas. El estudio de las ranas del Valle fue financiado por una beca a la investigación del INCIVA. Agradezco al Dr. V.M. Patiño su interés en el proyecto.

LITERATURA CITADA

- Crump, M.L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 61, 68 pp.
- Crump, M.L. 1982. Amphibian reproductive ecology on the community level, pp. 21-36, EN, N.J. Scott (ed), Herpetological communities. U.S. Fish & Wildlife Service, Res. Rep. 13.
- Duellman, W.E. 1967. Courtship isolating mechanisms in Costa Rican hylid frogs. *Herpetologica* 23: 169-183.
- Duellman, W.E. 1979. The Andean herpetofauna: Patterns of origin, evolution and dispersal. pp. 371-459, EN, W.E. Duellman (ed.), The South American Herpetofauna. Mus Nat. Hist. Monograph 7, University of Kansas.
- Duellman, W.E. & L. Trueb. 1986. Biology of amphibians. McGraw-Hill Book Co., New York.
- Goin, C.J. 1960. Amphibians, pioneers of terrestrial breeding habits. Smithsonian Inst. Annual Rep., pp. 427-445.
- Heyer, W.R. 1967. A herpetofaunal study of an ecological transect through the Cordillera de Tilarán, Costa Rica. *Copeia* 1967: 259-271.
- Heyer, W.R. 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus*. *Evolution* 23: 421-428.
- Heyer, W.R. & K.A. Berven 1973. Species diversity of herpetofaunal samples from similar microhabitats at two tropical sites. *Ecology* 54: 642-645.
- Kattan, G.H. 1984. Ranas del Valle del Cauca. *Cespedesia* 13: 316-340.
- Kattan, G., C. Restrepo & M. Giraldo. 1984. Estructura de un bosque de niebla en la Cordillera Occidental, Valle del Cauca. *Cespedesia* 13: 23-43.
- Lutz, B. 1947. Trends toward non-aquatic and direct development in frogs. *Copeia* 1947: 242-252.
- Lynch, J.D. 1979. The amphibians of lowland forests. pp. 189-215, EN, W.E. Duellman (ed.), The South American Herpetofauna. Mus. Nat. Hist. Monograph 7, University of Kansas.

- Lynch, J.D. 1986. Origins of the high Andean herpetological fauna. pp. 478-499, EN, F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.), High altitude tropical biogeography. Oxford University Press, New York.
- Salthe, S.N. & W.E. Duellman. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive modes in anurans. EN, J.L. Vial (ed.), Evolutionary biology of the anurans. University of Missouri Press.
- Scott, N.J. 1976. The abundance and diversity of the herpetofauna of tropical forest litter. *Biotropica* 8: 41-58.

