

**Ecología trófica del “sapo cuerno”  
(*Ceratophrys calcarata*, Boulenger 1890)  
(Anura: Ceratophryidae), en La Avianca, Magdalena, Colombia**

**Ecology trophic horn toad  
(*Ceratophrys calcarata*, Boulenger 1890)  
(Anura: Ceratophryidae) in Avianca, Magdalena, Colombia**

**Oskarly Pérez-Anaya\*, Germán Blanco-Cervantes\***

**Resumen**

**Objetivo:** Establecer la ecología trófica de *Ceratophrys calcarata*, el tipo de presa, su cantidad e importancia relativa de su dieta. **Metodología:** Se estudió la dieta de *C. calcarata* en el corregimientos de La Avianca, municipio de Pivijay, departamento del Magdalena, por medio del análisis del contenido estomacal de 64 especímenes, desde junio a noviembre del 2011, en tres sectores durante dos días por cada mes, con una intensidad horaria de seis horas por localidad, es decir, en los dos días se recorrerían las localidades. Los datos se analizaron por sexo, también se evaluó la abundancia de otras especies de anuros asociadas con el hábitat del “sapo cuerno” como posible alimento; las presas se clasificaron a nivel de orden y especies. **Resultados:** En total se encontraron 92 componentes alimentarios que se clasificaron en nueve categorías, siendo el grupo Anura el más relevante de acuerdo con el índice de importancia relativa; la amplitud del nicho trófico medida con el índice de Levins fue 0,44, categorizando a la especie como de hábitos intermedios entre generalista y especialista; la comparación entre la dieta de machos y hembras por medio el test cuadrado de Hotelling, expresa que no existen diferencias significativas ( $p=0,069$ ); el índice de Jaccard mostró semejanza entre ambos sexos con un valor de 0,63, el índice de selectividad de Ivlev demostró que las especies de anuros *Rhinella granulosa* y *Pleurodema brachyops* fueron las presas más ingeridas por *C. calcarata*. **Conclusión:** La especie *C. calcarata* se alimenta de una amplia variedad de presas.

**Palabras clave:** Anura, *Ceratophrys calcarata*, Dieta, Nicho trófico.

**Abstract**

**Objective:** To establish the trophic ecology *Ceratophrys calcarata*, the type of prey, their amount and relative importance of their diet. **Methodology:** By analyzing the stomach contents of 64 specimens of *C. calcarata* diet in the districts of La Avianca, Pivijay municipality, department of Magdalena he was studied; from June to November 2011 on three sectors for two days each month, with a time intensity town six hours, that is, within two days the towns will be scrolled. Data were analyzed by sex, plus the abundance of other species of frogs associated with habitat “Horn toad” was evaluated as a potential food; dams were classified at the level of order and species. **Results:** A total of 92 food components were classified into nine categories, being the most relevant Anura group according to the relative importance index is found; trophic niche breadth measure Levins index was 0.44, categorizing the species as intermediate between generalist and specialist habits, comparing the diet of males and females through the square test of Hotelling, states that no there are significant differences ( $p=0.069$ ); Jaccard index showed the similarity between the sexes with a value of 0.63, the Ivlev selectivity index showed that species of frogs, *Rhinella granulosa* and *Pleurodema brachyops* more dams were ingested by *C. calcarata*. **Conclusion:** *C. calcarata* species feeds on a wide variety of prey.

**Keywords:** Anura, *Ceratophrys calcarata*, Diet, Trophic niche.

---

\* Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia. e-mail: oskperez123@gmail.com gemblanc@hotmail.com  
Fecha recepción: Abril 16, 2015 Fecha aprobación: Diciembre 10, 2015 Editor Asociado: Valois-Cuesta H.

## Introducción

La ecología trófica de los anfibios tiene sus bases en la identificación taxonómica de los contenidos estomacales que ha permitido clasificarlos como cazadores pasivos, activos, forrajeadores y depredadores especializados, intermedios o generalistas (López *et al.* 2009).

Las estrategias alimentarias de los anfibios se describen teniendo en cuenta la cantidad, ubicación de las presas y la forma cómo el depredador las captura, para su posterior ingestión, es decir, que la ingesta del alimento se encuentra influenciada por el hábitat, el clima u otros factores que puedan modificar la calidad y cantidad de presas (Duellman y Trueb 1986). Las particularidades tróficas de los individuos de una población permiten conocer, en gran parte, cómo está estructurada la comunidad que integran (Duré 1999); de ahí que los estudios de los recursos alimentarios no solo ilustren la forma cómo se obtiene la energía necesaria para cumplir las funciones vitales como la reproducción y desarrollo de los organismos, sino que también aporten información relacionada con la historia de vida de los anuros (Cuevas y Martori 2007).

Por su parte Toft (1980) plantea que la ingestión de presas por parte de los anuros se ve condicionada por el tamaño de la boca del depredador, debido a que se ha encontrado una relación directa entre el tamaño de la presa *vs.* el ancho de la boca, demostrándose una variación morfométrica de la cabeza, en relación con la dieta del individuo. Como resultado, una presa de igual o mayor tamaño de la boca del depredador resulta difícil de manejar y tragar, mientras que una presa pequeña puede escapar con facilidad o no ser lo suficientemente rentable en términos energéticos (Maneyro *et al.* 2004), por lo tanto, el tamaño de los anuros se ha tomado como indicador del tamaño, tipo y número de presas que ingiere (Lima 1998). A medida que van pasando de un estadio de desarrollo a otro, van cambiando el tipo y tamaño de la presa consumida (Lima y Moreira 1993), haciendo que las diferencias entre la dieta de juveniles y adultos sean parte importante para comprender las relaciones tróficas interespecíficas (Menéndez 2001).

Según Simon y Toft (1991) los anuros posee dos formas de alimentarse: captura al acecho (*sit and wait*) y búsqueda activa o forrajeo activo (*widely foraging*). En la primera estrategia el depredador

queda inmóvil para esperar presas fortuitas como escarabajos, empleando su visión para ubicarlos, aunque solo lo hace por poco tiempo; es de morfología robusta, su tasa metabólica es leve, las zonas donde realiza esta actividad es extensa, sus presas tiende a ser de gran tamaño, móviles y palatables, la tasa de encuentro con la presa es mínima y por consiguiente el número que captura por día es bajo. En la segunda estrategia el depredador forrajea de forma activa su hábitat y escoge las posibles presas a consumir, tales como hormigas y ácaros, empleando su visión y olfato, su tasa metabólica es muy elevada, de morfología estilizada, son persistentes al encuentro, su rango de acción es pequeño, las presas de las que se alimenta son lentas, impredecibles y muy abundantes, haciendo que el número que captura por día sea elevado (Cuevas y Martori 2007); en consecuencia de estos comportamientos de forrajeo, cabe esperar que las diferentes categorías de tamaño y edad que integran una población tengan dietas distintas (Martínez y Pérez 2011).

Los anuros hacen parte del grupo de organismos que gracias a su condición ectotérmica, permeabilidad integumentaria y requerimientos ecológicos, son muy dependientes de los factores abióticos y altamente sensibles a alteraciones en su hábitat (Castro y Kattan 1991), haciendo que adquieran cierto grado de plasticidad fisiológica, permitiendo la adaptación de los individuos, generando un dinamismo en la estructura de la comunidad y un rango de acción variable en los hábitats (Navas 1999). La interacción entre el hábitat y las poblaciones son de gran importancia para el funcionamiento de los ecosistemas; estas últimas son influenciadas en gran parte por el grado de manipulación de las áreas que ocupan y el constante cambio climático que convierte a estas poblaciones en indicadores de la salud ambiental de los ecosistemas (Blaustein y Wake 1995). Para el caso de los anuros de altas latitudes que presentan ciclos anuales en el consumo y gasto de energía, durante los meses de verano se alimentan, crecen y almacenan energía para sobrevivir al largo invierno que puede durar varios meses cuando sus hábitats acuáticos se congelan y la comida es poco disponible (Jørgensen 1992). En este período de actividad, deben obtener suficientes presas nutritivas para crear las reservas de grasa para el mantenimiento de las necesidades metabólicas; las poblaciones de *Rana muscosa* del Parque Nacional

Kings Canyon con una condición corporal alta parecen tener una mejor probabilidad de sobrevivir el invierno que las ranas con baja condición corporal (Pope 1999, Pope y Matthews 2002).

Aunque en el Neotrópico no se dan estas estaciones climáticas, *Ceratophrys calcarata* sí presenta algunos de estos comportamientos, porque durante la temporada seca, cuando gran parte de su alimento escasea, este suele enterrarse para soportar las inclementes condiciones adversas de la época y una vez se dan las primeras lluvias empiezan a emerger de sus lugares de refugio, para alimentarse y reproducirse de forma “explosiva”; tiempo después eclosionan sus renacuajos de características voraces a tal punto de consumir sus congéneres y una vez en la etapa adulta presentan un comportamiento de forrajeo (*sit and wait*) (Ruiz *et al.* 1996, Rodríguez *et al.* 2008, Acosta 2012).

El Bosque seco Tropical (Bs-T) es uno de los ecosistemas más amenazados del Neotrópico, quedando actualmente solo 1,5% de su cobertura original como consecuencia en la extensión de la frontera agropecuaria (Pennington *et al.* 2009). Uno de los habitantes comunes de este tipo de hábitats son los anuros que se encuentran categorizados como uno de los grupos prioritarios dentro de los estudios de las comunidades biológicas, debido al papel importante que representan en la dinámica y la bioindicación de la salud de los ecosistemas (Zorro 2007). Esto se atribuye a las características fisiológicas que presentan, las cuales incluyen huevos y piel permeables capaces de absorber materiales y elementos del ambiente (Duellman y Treub 1986) y a su vez participan en las redes tróficas de los ecosistemas al redireccionar la energía de niveles inferiores. Aunque este trabajo solo abarca una porción de las formaciones ecosistémicas del departamento del Magdalena, no le resta importancia, porque en la zona de estudio se han empleado plaguicidas, herbicidas y demás sustancias químicas que alteran la composición de los hábitats de las especies, que permitirá hacer una extrapolación al resto de ecosistemas de la región para tratar de entender las interacciones tróficas entre diferentes grupos de la anurofauna.

Dentro de la anurofauna de la región se encuentra *C. calcarata* “sapo cuerno” perteneciente a la familia Ceratophryidae, cuyas especies poseen hábitos terrestres o acuáticos. Estas sapos solo se pueden ver luego

de varios días de lluvia cerca a charcas ubicadas alrededor de las trochas y caminos, ya sea alimentándose o reproduciéndose y es a partir de allí donde empieza su participación en los ecosistemas, porque se encargan de redirigir la energía producto del consumo de invertebrados a niveles tróficos superiores e incluso alimentándose de otros vertebrados (Burton y Likens 1975), tanto en los ecosistemas acuáticos como en los terrestres (Stebbins y Cohen 1995).

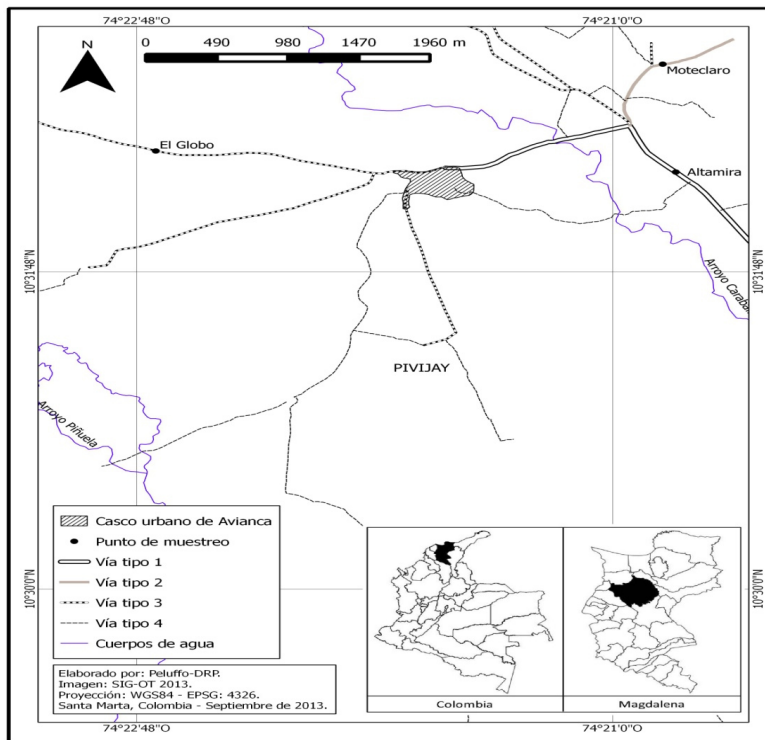
Por tal razón, esta investigación busca establecer la ecología trófica de *C. calcarata*, el tipo de presa, su cantidad e importancia relativa de su dieta, determinar la importancia de otros anuros como oferta de recurso trófico y comprobar la relación existente entre el tamaño de la presa ingerida y el ancho del hocico de *C. calcarata*.

## Metodología

### *Delimitación espacio-temporal y duración estimada del estudio*

**Descripción del área.** El corregimiento de La Avianca (Figura 1) pertenece al municipio de Pivijay, departamento del Magdalena, Colombia, ubicado a los 10°32'23.42"N-74°21'37.77"O a 125 km del Distrito Turístico Cultural e Histórico de Santa Marta; presenta una temperatura promedio de 32°C, una altitud de 10 msnm y con un régimen de lluvia bimodal tetraestacional, con dos períodos de lluvia uno menor de mayo a junio y otro mayor de agosto hasta principio de noviembre, además con dos períodos secos de diciembre a abril, y otro leve período o de transición (veranillo) en el mes de julio (Muñoz *et al.* 2007).

Esta región conformada por un bs-T secundario, altamente intervenido por la ganadería y la agricultura, el cual presenta fuentes hídricas, como pozos de aguas, canales de riegos y un arroyo que pasa por un costado de la localidad; luego de presentarse las lluvias, se suele observar gran cantidad de charcas efímeras, que son inmediatamente ocupadas por un sin número de anuros u otros organismos que normalmente frecuentan estos tipos de hábitats. La vegetación predominante en esta zona está formada en su gran mayoría por Poaceas, Fabaceas, Malvaceas, Boraginaceas, entre otras, que en conjunto hacen parte de una matriz paisajística con remanentes de bosque seco tropical y de ganadería.



**Figura 1.** Mapa de la localidad en estudio, ubicada en el municipio de Pivijay, Departamento del Magdalena.

**Fase de campo y método de captura.** Los muestreos se realizaron mensualmente desde junio a noviembre de 2011 en los sectores Globo  $10^{\circ}32'29.19''N-74^{\circ}22'43.61''O$ , Monte Claro  $10^{\circ}32'58.75''N-74^{\circ}20'48.57''O$  y Altamira  $10^{\circ}32'22.01''N-74^{\circ}20'45.60''O$ , durante dos días por cada mes (en estos dos días se cubrían los sitios); en cada sector se llevaron a cabo capturas de *C. calcarata* de forma manual, mediante registro de encuentros visuales (Crump y Scott, 1994) durante seis horas (18:00 a 00:00). Se colectaron máximo 10 animales en cada sitio, los cuales se depositaron en sacos de tela, para sacrificarlos en el menor tiempo posible (de 6 a 8 horas después de su captura) y fijación en formol al 10%, con el fin de interrumpir los procesos digestivos y la descomposición del contenido estomacal (Cuevas y Martori 2007); luego de una semana fueron preservados en alcohol al 60-70%, hasta el momento de la disección.

Durante el muestreo y aplicando la misma técnica, se registraron otras especies de anuros que se encontraron asociados con el hábitat de *C. calcarata*. Estos organismos se contabilizaron con el fin de determinar la potencial oferta alimentaria de anuros presentes

en el medio, distintos a *C. calcarata* para establecer relación entre las presas consumidas de anuros y las presas observadas en campo (se tomó solo la oferta alimentaria del grupo Anura, debido a que se observó un buen número de *C. calcarata* ingiriendo este tipo de presas y a lo dispendioso de poder registrar todas las posibles presas de hábitat).

**Trabajo de laboratorio.** Las muestras se llevaron al laboratorio de Biología y Fisiología de la Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colombia, donde se pesaron con una balanza digital Marca Santorius (min. 0,1 mg y máx. 210 g) antes de ser extraído el contenido estomacal. Luego se midió con un calibrador de Vernier (+0.02 mm) el rostro-cloaca (LRC) y ancho de la boca de cada individuo (AB); el sexo se determinó por la presencia de huevos en las hembras y la coloración morada de los machos en el saco gular.

La extracción del estómago se efectuó con un corte longitudinal a través del vientre, desde la gula hasta el abdomen (Daza y Castro 1999) y se seccionó entre los esfínteres cardial y pilórico sin tener en cuenta el intestino delgado (Lajmanovich 1991), se liberaron de pleuras y tejido adiposo para proceder a pesarlos (Gutiérrez *et al.* 2008) en la balanza analítica (0,01 g); una vez pesados, el contenido de cada estómago se dispersó en una caja de Petri, adicionándole etanol al 70%, luego se identificó cada uno de los ítems alimentarios hasta la menor categoría posible (claves taxonómicas de Cuentas *et al.* 2002, Rodríguez *et al.* 2008, Brusca y Brusca 2005) algunos fueron llevados hasta orden y otros a especie.

Aquellas partes animales que no se pudieron identificar, se clasificaron como otros restos, separadas del material vegetal que fue clasificado como una categoría aparte; en algunos casos hubo la necesidad de emplear un estereoscopio marca Nikon SMZ 745T.

Cada ítem se trabajó por separado registrando el peso y el volumen a través del método utilizado por Menéndez (2001) que mide el largo (sin tomar en cuenta antenas, mandíbulas, ovoposidores, ni extremidades para artrópodos y para anuros no se tiene

en cuenta las extremidades) y el ancho (en el punto medio del cuerpo) de cada presa completa encontrada con un calibrador de Vernier (+0.02 mm), para luego obtener el volumen aproximado de cada presa mediante la fórmula volumétrica del esferoide.

$$V = 4 / 3 \pi (\text{largo}/2) (\text{ancho} / 2)^2$$

Algunas presas se pudieron identificar pero no se logró obtener su volumen debido a que no se encontraban completas, aunque el volumen para el material vegetal se estimó en relación con el volumen de aquellos ítems completos. Los componentes alimentarios de cada individuo fueron depositados en recipientes previamente rotulados con la fecha, nombre del sector y número de la etiqueta, para poder relacionarlos con la etiqueta de cada estómago que se depositaron con sus respectivos contenidos estomacales en recipientes distintos (uno por estómago), con el fin de conservarlos (alcohol al 70%) para futuros trabajos histológicos.

**Métodos de análisis ecológico.** Identificado el contenido estomacal se determinó la contribución de cada categoría de alimento aplicando el Índice de Importancia Relativa (IRI) que consiste en tomar el valor más alto del IRI y calcular el porcentaje de todos los demás valores a partir de este (Cuevas y Martori 2007). Se establecieron categorías de acuerdo con la discontinuidad en la secuencia decreciente de los puntos en la gráfica, clasificando cada grupo en órdenes de importancia, como de 1° orden, 2° orden y así sucesivamente de ser necesario. La amplitud del nicho trófico se calculó por medio del índice de Levins estandarizado (Mendoza *et al.* 2008; Latino y Beltzer, 1999). Del mismo modo se efectuó la comparación de las dietas de machos y hembras, empleando el test cuadrado de Hotelling; el grado de semejanza con el coeficiente de similitud de Jaccard (Sanabria *et al.* 2005) y una regresión lineal simple que permitió hallar la relación entre el tamaño del hocico vs. el tamaño de la presa (ancho máximo y volumen máximo ingerido por individuo). Además se realizó una curva de acumulación de ítems alimentarios por medio del índice de Chao 2, para determinar el mínimo de muestras necesarias para el estudio.

Por último la relación entre la abundancia de anuros de otras especies (posibles presas) en el terreno y su proporción en la dieta de *C. calcarata* se evaluó mediante el cálculo del índice de selectividad de IVLEV (Andrade *et al.* 2002), que se utiliza para detectar preferencias de las especies por algún ítem

alimentario en particular, así como el rechazo o indiferencia a otros empleando.

## Ecuaciones del análisis ecológico

Índice de importancia relativa:

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

Donde N es el porcentaje numérico agregado, W es el volumen porcentual agregado y F la frecuencia de ocurrencia.

Índice de Levins estandarizado:

$$B = 1/(\sum p_j^2); BA = \frac{B-1}{n-1}$$

Donde  $P_{ij}$  es la frecuencia del ítem  $i$  en la muestra  $j$ ; la estandarización se llevó a cabo mediante la fórmula de Hurlbert (1978), que expresa el índice en una escala de 0 a 1. Donde  $BA$  es máxima cuando la especie consume los diferentes recursos alimenticios en la misma proporción, lo que significa que la especie no discrimina entre los recursos alimenticios y por lo tanto su nicho trófico es el más amplio posible. Por el contrario,  $BA$  alcanza su mínimo valor cuando los individuos se alimentan preferentemente de un único tipo de alimento (mínima amplitud de la dieta, máxima especialización).

**Test cuadrado de Hotelling.** Es el estadístico análogo a T student, se emplea cuando los datos no son normales, estableciendo si existe o no diferencias entre dos partes, de una o dos poblaciones utilizando las medias; en este caso se aplicó para comparar la dieta de machos y hembras de *C. calcarata*; este análisis se realizó en el programa Past, donde arroja un histograma con barras de dos colores, que expresa lo siguiente: si las barras de ambos colores se encuentran agrupadas, no existen diferencias y si por el contrario están dispersas, si hay diferencias, esto es confirmado por el p valor que muestra el estadístico.

Índice de similitud de Jaccard:

$$S_j = a/(a + b + c)$$

Dónde:

**a**= número de ítems solo presentes en a (ocurrencia)  
**b**= número de ítems solo presentes en b (ocurrencia)  
**c**= número de ítems presentes en a y b.

**Índice de Chao 2.** Se empleó para comprobar si era pertinente el número de individuos muestreados de *C. calcarata*, teniendo en cuenta que es conside-

rado como el estimador menos sesgado para muestras pequeñas. Se calculó en el programa EstimateS Win9.

Índice de selectividad de IVLEV:

$$E = r - n/r + n$$

Donde  $r$  y  $n$  representan la abundancia de una especie determinada en la dieta y en el campo respectivamente. Los valores de este índice pueden fluctuar entre  $-1$  y  $+1$ , indicando los valores entre  $0$  y  $+1$  preferencia de la presa y entre  $0$  y  $-1$  rechazo por la presa; cabe aclarar que solo se empleó para una porción de la dieta, en este caso anuros. Los datos fueron procesados con los Software PAST 2.17c, STATGRAPHICS CENTURION 15.2.11.0, y EstimateS Win9, con el fin de comparar las bondades de cada programa.

## Resultados

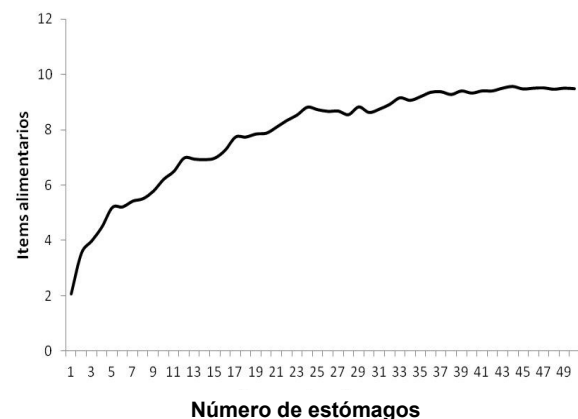
En total se analizaron 64 estómagos [38 hembras (59%) y 26 machos (41%)] de los cuales 52 presentaron contenido estomacal [31 hembras (60%) y 21 machos (40%)]. El índice de Chao 2 denota que el número de individuos obtenidos para el estudio es representativo (44 individuos) con un valor de Chao 9.57 donde se estabiliza la curva (Figura 2). Cada estómago presentó 1,7 ítems por individuo, se encontraron 92 presas que se agruparon en 9 categorías, a nivel de orden, siendo el grupo más abundante Anura con 38 ítems alimentarios, seguido de Material vegetal (10), Scolopendrida (7) Lumbriculida (10), Coleoptera (5), Orthoptera (2), Lepidoptera (1) y Araneae (1). De igual forma fue asignada una categoría a aquellos tejidos de animales que no se pudieron identificar, debido a su alto grado de digestión, junto con sedimentos y a elementos rocosos como otros restos. Dentro del orden Anura, se logró taxonómicamente llegar hasta especie, donde se encontraron *Pleurodema brachyops*, *Rhinella granulosa*, *Lithobates vaillanti* y *Engystomops pustulosus* (Tabla 1).

El IRI aplicado a las diferentes categorías halladas en los estómagos de los individuos de *C. calcarata*, demuestra que el ítems de primer orden, es Anura con 61,8% (Figura 3), seguido por los grupos, Material vegetal (11,8%), Scolopendrida (8%), Lumbriculida (7,9%) y Coleoptera (5,5%) (2° orden) y por último Orthoptera, Lepidoptera y Araneae con valores inferiores (3° orden) a los demás; de igual forma

se procesaron los valores del IRI para las cuatro especies registradas del orden Anura, relacionándolas con el resto de grupos antes mencionado, en donde las especies que más contribuyen del orden Anura, son *Rhinella granulosa* y *Pleurodema brachyop* que conforman el primer orden de jerarquía con valores de IRI de 32,8% y 27,1% respectivamente, seguido de Material vegetal, Lumbriculida, Scolopendrida y Coleoptera, que se agrupan en el segundo lugar, continuos a *Lithobates vaillanti*, Orthoptera, *Engystomops pustulosus*, Lepidoptera y Araneae que hacen parte del tercer orden.

El IRI aplicado por separado para los dos sexos, muestra que para las hembras los ítems de primer orden están compuestos por *Rhinella granulosa* y *Pleurodema brachyops* y en el segundo lugar (2° orden) Material vegetal, Scolopendrida, Lumbriculida, Coleoptera entre otros (Figura 4) y en lo que respecta a los machos, las presas de primer orden se componen de *Pleurodema brachyops* (Figura 5), en el segundo orden se encuentra Lumbriculida, *Rhinella granulosa*, Scolopendrida y Material vegetal, y por último el tercer orden está conformado Coleoptera y Orthoptera.

Los índices analizados para este estudio, como lo es el de amplitud de nicho trófico de Levins estandarizado (0,44) indica una estrategia generalista-especialista, encontrándose cerca al punto medio de la escala que va de 0 a 1; para el caso del índice de similitud de Jaccard aplicado a los ítems ingeridos por machos y hembras presentó un valor de 0,63. Por su parte para la comparación entre la dieta de machos y hembras el test cuadrado de Hotelling, expresa que no

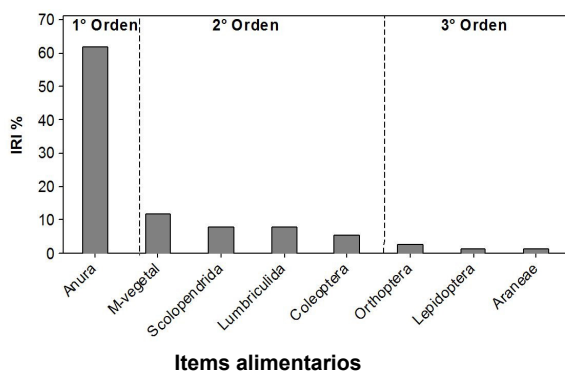


**Figura 2.** Curva de acumulación obtenida a través del cálculo del índice de Chao 2. En función del número de estómagos analizados de *C. calcarata*.

**Tabla 1.** Componentes alimentarios encontrados en 52 individuos de *C. calcarata*, del corregimiento de La Avianca, Magdalena, Colombia.

	N ítems	N%	vol ítems	W%	F ítems	F%	IRI%
<i>Engystomops pustulosus</i>	1	1,33	2,62	2,2	1	1,7	1,7
<i>Lithobates vaillanti</i>	2	2,67	2,89	2,4	2	3,4	2,8
<i>Pleurodema brachyops</i>	16	21,33	45,36	38,0	13	22,0	27,1
<i>Rhinella granulosa</i>	20	26,67	55,43	46,5	15	25,4	32,8
Scolopendrida	7	9,33	3,34	2,8	6	10,2	7,4
Orthoptera	2	2,67	1,40	1,2	2	3,4	2,4
Coleoptera	5	6,67	2,11	1,8	4	6,8	5,1
Lumbriculida	10	13,33	2,89	2,4	4	6,8	7,5
Lepidoptera	1	1,33	0,64	0,5	1	1,7	1,2
Araneae	1	1,33	0,02	0,0	1	1,7	1,0
Material vegetal	10	13,33	2,61	2,2	10	16,9	10,8

Los valores representan el número total y porcentual de presas por categoría, porcentaje de la frecuencia de ocurrencia (F%), porcentaje del volumen (V%) y el porcentaje numérico (N%) de los ocho ítems categorizados, incluyendo las cuatro especies determinadas para el orden Anura.

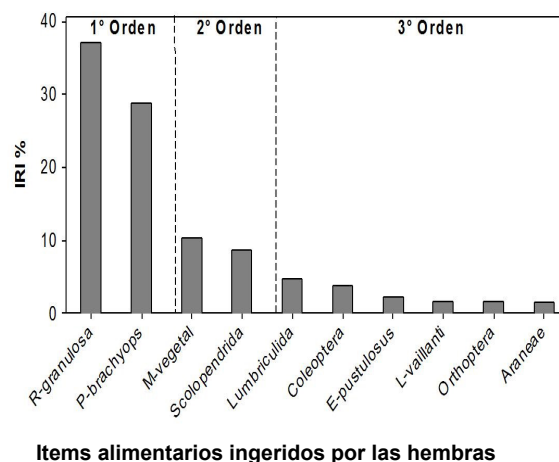


**Figura 3.** Índice de importancia relativa (IRI) de los ítems alimentarios correspondientes a los órdenes de los individuos analizados.

existen diferencias significativas ( $p=0,069$ ), en donde se observa la agrupación de los ítems alimentarios, aunque con algunos valores dispersos.

La oferta de anuros potenciales para depredación de *C. calcarata*, estuvo compuesta por las siguientes especies: *Pleurodema brachyops*, *Lithobates vaillanti*, *Engystomops pustulosus*, *Rhinella granulosa*, *Rhinella marina*, *Leptodactylus fuscus* y *Leptodactylus insularum*, de las cuales la que mayores abundancia relativa presentaron fueron *Pleurodema brachyops* y *Rhinella granulosa* con valores de 15,27 y 11,47 individuos respectivamente por localidad (Tabla 2).

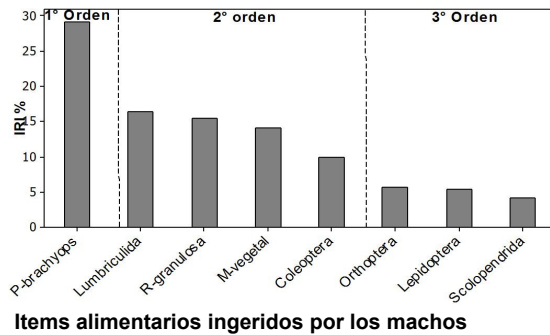
El índice de selectividad (0,30) aplicado solo para el grupo Anura (este grupo solo lo conforma una porción de la dieta de *C. calcarata*) muestra que la especie *Rhinella granulosa* fue la más depredada en función de su abundancia relativa en el hábitat; aunque fue menor a la de *Pleurodema brachyops*,



**Figura 4.** Índice de importancia relativa (IRI) aplicado a los ítems alimentarios ingeridos por los individuos hembras de *C. calcarata*.

que presentó un índice de 0.11, que la ubica como la segunda presa de preferencia para *C. calcarata*; en el caso de las especies *Lithobates vaillanti* y *Engystomops pustulosus*, los valores fueron negativos (Figura 6), que de acuerdo con el índice, el depredador presenta “rechazo” por la presa.

Las especies *Leptodactylus fuscus*, *Leptodactylus insularum*, *Rhinella marina* e *Hypsiboas crepitans* no se encontraron representadas en los estómagos de los individuos de *C. calcarata*. El análisis de la relación entre el ancho del hocico (promedio=32,11;  $\pm=7,21$ ; min: 17,4-max 45,4 mm) de los individuos de *C. calcarata* y el ancho máximo (promedio=11,90;  $\pm=4,71$ ; min: 4-max 25,4 mm) de las presas ingeridas,

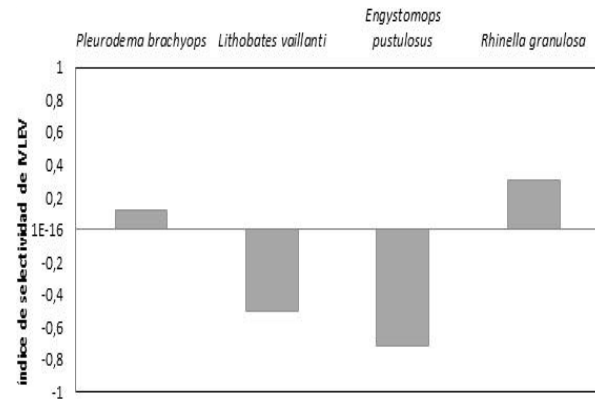


**Figura 5.** Índice de importancia relativa (IRI) aplicado a los ítems alimentarios ingeridos por los individuos machos de *C. calcarata*.

arrojo un  $R^2 = 37,1\%$  ( $n=31$ ,  $p < 0,05$ ) que representa la correlación débil entre las dos variables.

## Discusión

**Dieta.** La dieta de *C. calcarata* en el corregimiento de la Avianca está compuesta principalmente por anuros de otras especies y en menor proporción por invertebrados (artrópodos). Este resultado tiene cierta semejanza con el estudio de Duellman y Lizana (1994), quienes reportan el grupo Anura como parte de la dieta de *Ceratophrys cornuta* en la reserva del Cuzco Amazónico Perú, aunque no representa la misma importancia, puesto que es relegado por hormigas y escarabajos. Por otra parte, en *Ceratophrys ornata* especie que hábita en Tucumán, Argentina, se encontró que su dieta era principalmente de vertebrados como anuros, aves, roedores y serpientes (Basso, 1990). Menéndez (2001) relaciona el consumo de anuros, con las especies del género *Ceratophrys* los cuales se consideran como depredadores voraces que



**Figura 6.** Índice de selectividad de IVLEV aplicado a la oferta alimentaria de otros Anuros, diferentes a *C. calcarata*.

se alimentan de presas grandes (Obst *et al.* 1988).

En especies pertenecientes a otros grupos taxonómicos a nivel de familia, con conductas similares de forrajeo (*Lithobates catesbeianus*), se observó que los análisis estomacales realizados denotan la presencia de anuros en su dieta (larvas y adultos), llegando incluso a recurrir al canibalismo como opción de alimentación (Werner *et al.* 1995, Beard y Baillie 1998, Daza y Castro 1999); asimismo, estudios donde se evaluaron individuos de la especie *Rhinella marina*, reportan presencia de este componente alimentario. Sin embargo, hay que resaltar que los anuros como presa no son los de mayor aporte en la dieta para las dos especies mencionadas con anterioridad, debido a que son consumidos teniendo en cuenta su abundancia y la ausencia de los otros grupos alimentarios (Sampedro *et al.* 1982; Strüssmann *et al.* 1984; Cabrera *et al.* 1996, Rivera 2008, Sampedro *et al.* 2011) este argumento tal vez justifique por qué la ingesta de invertebrados fue baja por parte de *C. calcarata*,

**Tabla 2.** Oferta de anuros potenciales para depredación en el hábitat de *C. calcarata* y abundancia relativa de los ítems hallados en los estómagos

Oferta alimentaria	Ab. relativa en los estómagos	Ab. relativa del hábitat	N. Ind	% Ab. relativa	ISI
<i>Pleuroderma brachyops</i>	1,07	15,3	229	35,18	0,12
<i>Lithobates vaillanti</i>	0,07	3,7	55	8,45	-0,51
<i>Engystomops pustulosus</i>	0,07	7,3	110	16,9	-0,72
<i>Rhinella granulosa</i>	1,2	11,5	172	26,42	0,31
<i>Rhinella marina</i>	-	0,5	8	1,23	-
<i>Leptodactylus fuscus</i>	-	3,2	48	7,37	-
<i>Leptodactylus bolivianus</i>	-	1,6	24	3,69	-
<i>Hypsiboas crepitans</i>	-	0,3	5	0,77	-

Abundancia (Ab), número de individuos (N. ind) e índice de selectividad de IVLEV (ISI).



que no es el único depredador de estos organismos en la localidad.

Es posible que la abundancia de anuros en todos los sectores muestreados (y el hecho que algunos de ellos presenten una aparente locomoción lenta), sea una de las posibles explicaciones para que el “sapo cuerno” las ingiera en mayor proporción, argumento respaldado por Alonso *et al.* (2001) que halló que las especies de *Pristimantis* ingieren su presa de acuerdo con su abundancia observando diferencias en las presas ingeridas dentro de las especies entre transectos. Adicional a esto, Guix (1993) plantea que los individuos de anuros al tener tamaños más grandes necesitan consumir presas más grandes para así poder satisfacer sus requerimientos energéticos; el depredador invierte menos energía por unidad de biomasa al capturar presas grandes en lugar de muchas presas pequeñas. En este sentido, anuros como presa principal de *C. calcarata* brinda suficiente energía nutritiva para crear las reservas de grasa en el mantenimiento de las necesidades metabólicas que utilizara a lo largo del período de estivación que corresponde a la época seca (Rodríguez *et al.* 2008), lo que la condiciona a obtener este tipo de alimento durante su tiempo de actividad.

### Ingesta de material vegetal

El análisis de la dieta revela la presencia de material vegetal que es considerado por algunos autores (Stebbins y Cohen 1995, Anderson *et al.* 1999, Cossovich *et al.* 2011), como posible consumo accidental, debido a que es ingerido al momento de capturar la presa. En la especie *Rhinella arenarum* presente en Buenos Aires, Argentina, se detectó la presencia de restos vegetales, infiriendo que pudo ser ingerido al momento de la incorporación de hormigas cortadoras que transportan los vegetales (Gallardo 1975); contradictoriamente para *Craugastor lineatus*, Martínez y Pérez (2011) no resaltan el consumo de material vegetal como accidental, al igual que para las especies *Pleuroderma diplolistris*, *Rhinella marina* y *Lithobates zweifeli* respectivamente, en los cuales se ha registrado un alto valor de este discutido recurso (Mendoza *et al.* 2008).

Por otro lado, para *R. marina* se evidencia gran cantidad de restos vegetales en un buen número de individuos, de los cuales algunos se han encontrado

sin restos animales, indicando que es consumido de forma intencional (Zug *et al.* 2001, Rivera 2008), tesis que sustenta Kidera *et al.* (2008), quienes registran un promedio de 80.6% de restos vegetales del total del contenido estomacal ingerido por esta especie, aunque no discuten si es o no accidental. Anderson *et al.* (1999) resaltan que los vegetales podrían ser consumidos activamente y empleados como medio de transporte para ayudar en la expulsión de parásitos intestinales, exoesqueletos de invertebrados y a la posible utilización como nutriente o recurso de agua adicional para prevenir la desecación. Asimismo, el consumo de plantas pudiera estar funcionando como mecanismo de apropiación de toxinas (Da Silva y De Britto-Pereira 2006), como sucede en algunas especies de anuros que ingieren exclusivamente artrópodos. No obstante, en el presente trabajo el material vegetal hallado en *C. calcarata* se considera como accidental, teniendo en cuenta que también se encontraron elementos rocosos, producto del mecanismo de ingestión de presas; adicionalmente en el estudio preliminar se halló un individuo que presentó en su intestino delgado una pieza de madera cercana a los tres centímetros de largo.

**Variación de la dieta según el sexo.** En machos y hembras de *C. calcarata* no se observó diferencia significativa ( $p > 0,05$ ) en lo que respecta a su espectro trófico, contrariamente a lo dicho por Wu *et al.* (2005) quien plantea que la dieta dentro de una población puede variar de acuerdo con el sexo y al tamaño corporal alcanzado por el animal. De igual forma se cree que la diferencia está fuertemente influenciada por las hembras que destinan mayor tiempo a la alimentación, debido a la necesidad de desempeñar funciones reproductivas que requieran un gasto de energía extra (Woolbright y Stewart 1987). Las diferencias alimentarias con las hembras se acentúan durante la temporada de lluvias, a causa de las distintas actividades en la que los machos se encuentran involucrados, como por ejemplo, ubicar los sitios de canto, defenderlos de otros machos y esperar por hembras potenciales para el apareamiento (Lamb 1984). Consecuentemente, el abandonar estos puntos de reproducción, para ir a alimentarse sería demasiado riesgoso para el animal, por lo tanto el consumo de presas estaría limitado al hallazgo fortuito de ellas (Alonso *et al.* 2001, Wells 2007).

En efecto, los depredadores de un gran tamaño

corporal tienden a consumir más presas y de tamaño más grande, gracias a las dimensiones proporcionales de su boca, siendo estas frecuentemente hembras (Duellman y Lizana 1994, Araújo *et al.* 2007). Aunque en *Leptodactylus ocellatus* de las sabanas brasileras, difiere de lo anterior, porque se encontró una alta relación lineal entre la dieta de machos y hembras (Sanabria *et al.* 2005) resultado que es similar para *Rhinella marina* (Rivera 2008, Sampedro *et al.* 2011), que contribuye a la no diferencia entre la dieta de machos y hembras del *C. calcarata*; es posible que se deba al reducido tamaño de la muestra, además se sabe que los machos del grupo Anura cuando están en etapa reproductiva es poco lo que ingieren (Alonso *et al.* 2001), adicional a esto se notó que algunas hembras de *C. calcarata* que se encontraban en amplexus ingirieron alimento, momento en el cual no tiene la posibilidad de hacerlo el macho, lo cual es respaldado por Schalk y Fitzgerald (2015) quienes encontraron que sus similares hembras en *Ceratophrys cranwelli*, suelen ser agresivas durante su proceso de reproducción.

**Oferta alimentaria de anuros potenciales para depredación.** Muchos anuros se alimentan de una variedad de organismos vivos sin que al parecer diferencien entre distintas presas (Díaz y Ortiz 2003), no obstante, se ha detectado que los atributos de tamaño, movimiento, palatabilidad y valor nutritivo pueden afectar la selección que hacen del alimento (Anderson y Mathis 1999, Anderson *et al.* 1999). Sin embargo, esto hasta la fecha no ha sido probado, debido a la ausencia de datos disponibles de oferta en el ambiente, por tanto no es posible referirse a una selección de los ítems alimentarios determinados con mayor valor de importancia en la dieta (Díaz y Ortiz 2003), aunque Maneyro (2000) en una de las tres especies que estudió, encontró que *Pseudopaludicola falcipes* es especialista en presas abundantes; caso que al parecer no se aplica en larvas, ya que estas consumen cualquier elemento del ambiente sin discriminar de acuerdo con su abundancia (Lajmanovich 2000).

La oferta potencial alimentaria de anuros en el hábitat de *C. calcarata*, está compuesta principalmente por *Rhinella granulosa* y *Pleuroderma brachyops*, demostrando que este depredador consume las presas en relación con su abundancia, modo de forrajeo, tamaño y a su ubicación dentro del microhábitat de su ecosistema, argumentos que excluyen a las otras

especies de anuros que presentan hábitos conductuales y ecológicos diferentes (Cuentas *et al.* 2002, Rodríguez *et al.* 2008). Esta explicación puede sustentarse con el trabajo de Duellman y Lizana (1994) realizado en la Reserva Cuzco Amazónico de Perú donde reportan que *Leptodactylus mystaceus* elude a las “ranas cornudas” dando saltos largos; este mismo comportamiento lo presentan las especies que fueron reportadas en la oferta alimentaria del hábitat y que no se encontraron en el estómago de *C. calcarata*, también se cree que influye el tamaño corporal y la utilización de un microhábitat distinto durante gran parte de su vida. Igualmente, la teoría de forrajeo óptimo predice que los animales ingieren las presas con el contenido de energía más alta posible (Seale 1987), permitiéndole a *C. calcarata* alcanzar una mayor masa, que según Pope y Matthews (2002) las especies que estivan tienen una mayor probabilidad de sobrevivir a las estaciones o épocas agrestes si alcanzan un mayor tamaño corporal.

**Conducta de caza.** Para el “sapo cuerno” es uno de los primeros trabajos de ecología trófica que se realiza, aunque ya ha sido clasificado como *sit and wait* (Ruiz *et al.* 1996, Cuentas *et al.* 2002, Rodríguez *et al.* 2008, Acosta 2012); en los hildos estudiados por Menéndez (2001) con conductas afines de forrajeo, propone que estos esperan a que las presas grandes se acerquen para poder ingerirlas, provocando que se alimenten a intervalos más amplios que los que son cazadores activos. Basso (1990) y Maneyro (2004) infieren que estos animales consumen su alimento, en relación con la abundancia presente en el hábitat. Del mismo modo, Emerson (1985), asegura que consumen presas relativamente grandes y lentas, gracias a que poseen mandíbulas grandes y ciclos asimétricos de alimentación.

*Ceratophrys cornuta* es una especie de hábitos estacionarios en los puntos de avistamiento de las presas, que no realiza movimiento alguno para obtenerla, por lo que espera que esta se acerque a una distancia cercana al hocico, para que la “rana cornuda” tenga la oportunidad de ingerir a la presa (Duellman y Lizana 1994). Adicionalmente, se reporta que se alimenta de dendrobatidos con cierto grado de toxicidad, lo que también se presenta en *Lithobates zweifeli* y *Lithobates catesbeianus* que consumen escorpiones y organismos de *Rhinella marina* que presentan proteínas, altamente tóxicas a las que son inmune (Daza

y Castro 1999, Mendoza *et al.* 2008).

En este estudio, *C. calcarata* se clasifica como un depredador de hábitos alimentarios intermedios entre generalista y especialista de acuerdo con el índice de Levins, aunque Schalk *et al.* (2014) lo cataloga como un generalista; se registró que se alimenta en función del tamaño y abundancia de la presa, que si se tiene en cuenta el índice de selectividad de Ivlev y la oferta del hábitat podría estar inclinado hacia una dieta de tipo generalista, porque ingirió individuos de cuatro especies de Anuros, de siete que se hallaron en campo, de la misma forma se observó el consumo de especies tóxicas como *Rhinella granulosa* e individuos del grupo Scolopendrida que al parecer es tolerante y que el tiempo utilizado para la ingestión de las presas es corto, sin embargo se notó que presas demasiado grandes (tres cuarto del tamaño del depredador), pueden llegar a tardar hasta tres horas en ser ingeridas. Aquí se propone que *C. calcarata* reacciona a movimientos bruscos para poder ingerir a la presa, pues se descubrió que algunos individuos de *Rhinella granulosa* se quedan inmóviles, dando la apariencia de estar muertos, para evitar ser atacado al estar cerca de estos depredadores.

**Tamaño del hocico vs. tamaño de la presa.** En *C. calcarata* la relación entre el tamaño del hocico y el tamaño de la presa, es bastante débil, resultado que coincide con el trabajo realizado por Sanabria *et al.* (2005) en un humedal de San Juan, Argentina, a la especie *Leptodactylus ocellatus*, en la cual no se presenta una relación significativa entre las dos variables. Contrario a esto, en los estudios de Duré (1999) y Menéndez (2001) las especies de mayor tamaño consumieron presas más grandes, gracias a que poseen cabezas y bocas más grandes. De igual forma puede deberse a que las especies pequeñas necesitarían gastar más energía para consumir presas grandes, sin contar con las limitantes morfológicas que estas poseen.

Para *C. calcarata* el que no se haya dado una relación significativa fuerte entre las dos variables posiblemente se deba al tamaño de la muestra, argumento que es respaldado por Menéndez (2001), quien encontró una baja relación en algunos miembros de la familia Hilidae, con respecto al tamaño de las presas ingeridas.

## Conclusiones

La especie *C. calcarata* se alimenta de una amplia variedad de organismos vertebrados e invertebrados que posiblemente lo haga un depredador generalista. Siendo de mayor importancia en los vertebrados el grupo Anura de donde sobresalen las especies *Rhinella granulosa* y *Pleuroderma brachyops*, mientras que por el lado de los invertebrados los órdenes Scolopendrida y Lumbriculida.

El material vegetal es incorporado de forma accidental al momento de capturar la presa. El comportamiento de forrajeo de *C. calcarata* posiblemente sea *sit and wait*.

El tamaño de las presas ingeridas se encontró que varía levemente de acuerdo con sus características morfológicas, más claramente el tamaño de la boca de *C. calcarata*, aunque excluyendo presas demasiado pequeñas como hormigas, porque no se registró en este estudio y se alimenta en proporción a la abundancia de presas que se encuentre en el hábitat.

## Agradecimientos

A los docentes César Tamariz, Luis Duarte y Juan Manuel Rengifo y a cada uno de los miembros del laboratorio nueve del Instituto de Investigaciones Tropicales (Intropic) de la Universidad del Magdalena, por su disposición y apoyo durante la elaboración de este estudio de financiación propia.

## Literatura citada

- Acosta AR 2012. Anfibios de los enclaves secos del área de influencia de los Montes de María y la Ciénaga de La Caimanera, departamento de Sucre, Colombia. *Biota Colomb.* 13 (2): 213-31.
- Alonso R, Rodríguez GA, Estrada AR. 2001. Patrones de actividad acústica y trófica de machos cantores de *Eleutherodactylus eileenae* (Anura: Leptodactylidae). *Rev Esp Herpetol.* 15: 45-52.
- Anderson AM, Haukos DA, Anderson JT. 1999. Diet composition of three anurans from the Playa Wetlands of Northwest Texas. *Copeia.* 18 (5): 515-20.
- Anderson MT, Mathis A. 1999. Diets of two sympatric Neotropical Salamanders, *Bolitoglossa mexicana* and *B. rufescens*, with notes on reproduction for *B. rufescens*. *J Herpetol.* 33: 601-7.
- Andrade A, Teta PV, Panti C. 2002. Oferta de presas y composición de la dieta de *Tyto alba* (Aves: Tytonidae) en el

- sudoeste de la Provincia de Río Negro, Argentina. *Hist Nat. (Segunda Serie)*. 1: 9-15.
- Araújo MS, Dos-Reis SF, Giaretta AA, Machado G, Bolnick DI. 2007. Intrapopulation diet variation in four frogs (Leptodactylidae) of the Brazilian savannah. *Copeia*. 4: 855-65.
- Basso N. 1990. Estrategias adaptativas de una comunidad subtropical de anuros. Serie Monografías. *Cuad Herpetol*. 1: 1-70.
- Beard KH, Baillie J. 1998. *Rana catesbeiana*. *Diet Herpetol Rev*. 29 (1): 40.
- Blaustein AR, Wake DB. 1995. Declive en las poblaciones de anfibios. *Invest Cien*. 225 (1): 8-13.
- Brusca RC, Brusca GJ. 2005. *Invertebrados*. 2ª ed. Madrid: McGraw-Hill-Interamericana.
- Burton T, Likens G. 1975. Energy flow and nutrient cycle in salamander populations in the Hubbard Brook experimental forest, New Hampshire. *Ecology*. 56: 1068-80.
- Cabrera J, Barrantes R, Rodríguez D. 1996. Hábitos alimentarios de *Bufo marinus* (Anura Bufonidae) en Costa Rica. *Rev de Biol Trop*. 44 (45):702-3.
- Castro HF, Kattan GH. 1991. *Estado de conocimiento y conservación de los anfibios del Valle del Cauca*. En: Memorias Primer Simposio Nacional de Fauna del Valle del Cauca. Cali: CVC, Gobernación del Valle del Cauca, INCIVA; pp. 310-23.
- Cossovich S, Aun L, Martori R. 2011. Análisis trófico de la herpetofauna de la localidad de Alto Alegre (depto. Unión, Córdoba, Argentina). *Cuad Herpetol*. 25 (1): 11-9.
- Crump ML, Scott NJ. 1994. Visual encounter surveys. En: Heyer MA, Donnelly RW, McDiarmid LA, Hayek C, Foster MS (eds). *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. pp. 84-92.
- Cuentas D, Borja R, Lynch JD, Renjifo JM. 2002. *Anuros del departamento del Atlántico y norte de Bolívar*. Barranquilla: Universidad del Atlántico. pp. 117.
- Cuevas MF, Martori R. 2007. Diversidad trófica de dos especies sintópicas del género *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae), del sudeste de la provincia de Córdoba, Argentina. *Cuad Herpetol*. 21: 7-19.
- Daza VJ, Castro FH. 1999. Hábitos alimenticios de la rana toro (*Rana catesbeiana*) Anura: Ranidae en el Valle del Cauca, Colombia. *Rev Acad Col Cien*. XXIII (suplemento especial): 265-74.
- Da Silva HR, De Brito MC. 2006. How much fruit do fruit-eating frogs eat? An investigation on the diet of *Xenohyla truncata* (Lissamphibia: Anura: Hylidae). *J Zool*. 270: 692-98.
- Díaz H, Ortiz J. 2003. Hábitos alimentarios de *Pleurodema thaul* (Anura, Leptodactylidae), en Concepcion, Chile. *Gayana*. 67 (1): 25-32.
- Duellman WE, Lizana M. 1994. Biology of a sit-and-wait predator, the leptodactylid frog *Ceratophrys cornuta*. *Herpetologica*. 50 (1): 51-64.
- Duellman WE, Trueb L. 1986. *Biology of amphibians*. Baltimore: MacGraw-Hill Book Co. pp. 609.
- Duró IM. 1999. Interrelaciones en los nichos tróficos de dos especies sintópicas de la familia Hylidae (Anura) en un área subtropical de Argentina. *Cuad Herpetol*. 13 (1-2): 11-8.
- Emerson SB. 1985. Skull shape in frogs-correlations with diet. *Herpetological*. 41 (2): 177-88.
- Gallardo JM. 1975. Taxonomía y comportamiento de los anfibios. Niveles taxonómicos de comportamiento. *Rev Museo Arg Cien Nat*. 12 (1): 13.
- Guix JC. 1993. Hábitat y alimentación de *Bufo paracnemis* en una región semiárida del nordeste de Brasil, durante el período de reproducción. *Rev Esp Herpetol*. 7: 65-73.
- Gutiérrez V, Méndez T, Sallaberry A. 2008. Hábitos alimentarios de *Bufo spinulosus* Wiegmann, 1835 (Anura: Bufonidae) en la localidad de Farellones (región metropolitana). *Bol Museo Nac Hist Nat Chile*. 57: 141-7.
- Hurlbert SH. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 47: 805-16.
- Kidera N, Tandavanitj N, Nakanishi DN, Satoh A, Denda T, Izawa M, et al. 2008. Dietary habits of the introduced cane toad *Bufo marinus* (Amphibia: Bufonidae) on Ishigakijima, Southern Ryukyus, Japan. Hawaii. *Pacific Sci*. 62 (3): 423-30.
- Jørgensen CB. 1992. Growth and reproduction. In: Feder ME, Burggren WW (eds.). *Environmental physiology of the amphibians*. Chicago: University of Chicago Press. pp. 439-66.
- Lajmanovich RC. 1991. Hábitos alimentarios de *Bufo paracnemis* (Amphibia, Bufonidae) en el Páramo Medio, Argentina. *Rev Hydrobiol Trop*. 27 (2): 107-12.
- Lajmanovich RC. 2000. Interpretación ecológica de una comunidad larvaria de anfibios anuros. *Interciencia*. 25: 71-9.
- Lamb T. 1984. The influence of sex and breeding condition on microhabitat selection and diet in the pig frog *Rana grylio*. *Am Midland Nat*. 111 (2): 311-8.
- Latino S, Beltzer A. 1999. Ecología trófica del benteveo *Pitangus sulphuratus* (aves: Tyrannidae) en el valle de inundación del río Paraná, Argentina. *Orsis*. 14: 69-78.
- Lima AP, Moreira G. 1993. Effects of prey size and foraging mode on the ontogenetic change in feeding niche of *Colostethus stephensi* (Anura: Dendrobatidae). *Oecologia*. 95 (1): 93-102.
- Lima AP. 1998. The effects of size on the diets of six sympatric species of postmetamorphic litter anurans in Central Amazonia. *J Herpetol*. 32: 392-9.
- López JA, Scarabotti P, Medrano C, Ghirardi R. 2009. Is the red spotted green frog *Hypsiboas punctatus* (Anura: Hylidae) selecting its preys? The importance of prey availability. *Rev Biol Trop*. 57 (3): 847-57.
- Maneyro RL. 2000. *Análisis del nicho trófico de tres especies de anfibios en un grupo de cuerpos de agua lenticos*. Proyecto para optar el título de Maestría. Montevideo: Facultad de Ciencias, Universidad de la República.
- Maneyro R, Naya DE, Da Rosa I, Canavero A, Camargo A. 2004. Diet of the South American frog *Leptodactylus ocellatus* (Anura, Leptodactylidae) in Uruguay. *Iheringia, Sér Zool*. 94 (1): 57-61.
- Martínez CM, Pérez M. 2011. Composición de la dieta de *Craugastor Lineatus* (Anura: Craugastoridae) de Chiapas, México. *Acta Zool Mex*. 27(2): 215-30.
- Mendoza LJ, López R, Castro R. 2008. Dieta de *Lithobates zweifeli* Hillis, Frost y Webb, 1984 (Anura: Ranidae) en un río estacional del centro de México. *Acta Zool Mex*. 24: 169-97.
- Menéndez PA. 2001. *Ecología trófica de la comunidad de anuros del Parque Nacional Yasuní en la Amazonía Ecuatoriana*.

- Proyecto para optar título de pregrado. Quito: Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- Muñoz J, Serrano VH, Ramírez MP. 2007. Uso de microhábitat, dieta y tiempo de actividad en cuatro especies simpátricas de ranas hílidas neotropicales (Anura: Hylidae). Bucaramanga: Universidad Industrial de Santander. *Caldasia*. 29 (2): 413-25.
- Navas CA. 1999. Biodiversidad de anfibios y reptiles en el páramo: Una visión ecofisiológica. *Rev Acad Colomb Cien Ex Fis Nat*. 23: 465-74.
- Obst J, Richter K, Jacob U. 1988. The completely illustrated Atlas of Reptiles and Amphibians for the Terrarium. Neptune City: TFH Publications.
- Pennington RT, Lavin M, Oliveira-Filho A. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from dry tropical forests. *Ann Rev Ecol Evol Systemat*. 40: 437-57.
- Pope KL. 1999. *Rana muscosa*: feeding. *Herpetol Rev*. 30: 163-4.
- Pope K, Matthews K. 2002. Influence of Anuran prey on the condition and distribution of *Rana muscosa* in the Sierra Nevada. *Herpetologica*. 58 (3): 354-63.
- Rivera M. 2008. *Variación en la dieta del sapo de caña [Chau-nus (Bufo) Marinus] en la Reserva Natural Privada El Tallonal en Arecibo, Puerto Rico*. Recinto Universitario de Mayagüez: Universidad de Puerto Rico.
- Rodríguez JV, Rueda JV, Gutiérrez TD. 2008. *Guía ilustrada de la fauna del Santuario de Vida Silvestre Los Besotes, Valledupar, Cesar, Colombia*. Serie de guías tropicales de campo N° 7, Conservación Internacional. Bogotá: Editorial Panamericana, Formas e Impresos. 574.
- Ruiz PM, Ardila MC, Lynch JD. 1996. Lista actualizada de la fauna Amphibia de Colombia. *Rev Acad Colomb Cien Ex Fis Nat*. 20 (77): 365-415.
- Sampedro A, Berovides V, Torres O. 1982. Hábitos alimentarios y actividad de *Bufo peltacephalus* (Amphibia: Bufonidae) en el Jardín Botánico de Cienfuegos. *Poeyana*. 233: 1-14.
- Sampedro MA, Angulo V, Arrieta DF, Domínguez DM. 2011. Alimentación de *Bufo Marinus* (Linnaeus, 1758) (Bufonidae: Anura), en una localidad de Sucre, Colombia. *Caldasia*. 33 (2): 495-505.
- Sanabria EA, Quiroga LB, Acosta JC. 2005. Dieta de *Leptodactylus ocellatus* (Linnaeus, 1758) (Anura: Leptodactylidae) en un humedal del oeste de Argentina. *Rev Peruana Biol*. 12 (3): 472-7.
- Schalk CM, Fitzgerald LA. 2015. Ontogenetic shifts in ambush-site selection of a sit-and-wait predator, the Chacoan Horned Frog (*Ceratophrys cranwelli*). *Can J Zool*. 93: 461-7.
- Schalk CM, Montaña CG, Klemish JL, Wild ER. 2014. On the diet of the frogs of the Ceratophryidae: Synopsis and new contributions. *South Am J Herpetol*. 9 (2): 90-105.
- Simon MP, Toft CA. 1991. Diet specialization in small vertebrates: mite-eating in frogs. *Oikos*. 61: 263-78.
- Seale DB. 1987. Amphibia. In: Pandian TJ, Vernberg FJ (eds.). *Animal energetics*. New York: Academic Press; pp. 467-551.
- Stebbins RC, Cohen NW. 1995. *A natural history of amphibians*. New Jersey: Princeton University Press. pp. 316.
- Strüssmann C, Ribeiro M, Hoffmeister M, Magnusson W. 1984. Diet and foraging mode of *Bufo marinus* and *Leptodactylus ocellatus*. *Bras J Herpetol*. 18 (2): 138-46.
- Toft CA. 1980. Feeding ecology of thuteen syntopic species of anurans in a seasonal environment. *Oecologia*. 45: 131-41.
- Wells KD. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: University of Chicago Press; pp. 1400.
- Werner E, Wellborn G, Mcpeck M. 1995. Diet composition in postmetamorphic bullfrogs and green frogs: Implication for interspecific predation and competition. *J Herpetol*. 29 (4): 600-7.
- Woolbright LL, Stewart MM. 1987. Foraging success of the tropical frog *Eleutherodactylus coqui*: The cost of calling. *Copeia*. 1: 69-75.
- Wu Z, Li Y, Wang Y, Adams MJ. 2005. Diet of introduced bullfrogs (*Rana catesbeiana*): predation and diet overlap with native frogs on Daishan Island, China. *J Herpetol*. 39: 668-74.
- Zorro JP. 2007. *Anuros de piedemonte llanero: Diversidad y preferencias de microhábitat*. Bogotá: Pontificia Universidad Javeriana, Laboratorio de Herpetología.
- Zug GR, Vitt LJ, Caldwell JP. 2001. *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles*. 2nd ed. New York: Academic Press. 527.