

UNIVERSIDAD DE PANAMÁ

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y TECNOLOGÍA

ESCUELA DE BIOLOGÍA

**COMPOSICIÓN DE LA DIETA DE DOS ESPECIES SIMPÁTRICAS DE RANAS DE
CRISTAL (ANURA: CENTROLENIDAE: *Espadarana prosoblepon* Y *Sachatamia
albomaculata*) DEL CENTRO DE PANAMÁ.**

ERICK BARRÍA

Trabajo de graduación para
optar por el título de
Licenciatura en Biología con
orientación en Biología Animal

REPÚBLICA DE PANAMÁ

Febrero, 2024



TRIBUNAL EXAMINADOR

Título:

“COMPOSICIÓN DE LA DIETA DE DOS ESPECIES SIMPÁTRICAS DE RANAS DE CRISTAL (ANURA: CENTROLENIDAE: *Espadarana prosoblepon* Y *Sachatamia albomaculata*) DEL CENTRO DE PANAMÁ.”

Por:

Erick Barría
8-910-888

Trabajo de Graduación presentado a consideración de la Escuela de Biología como requisito parcial para optar por el título de Licenciatura en Biología con Orientación en Microbiología y Parasitología.

Dr. Roberto Ibáñez

Mgtr. Roberto Cambra

Dr. Enrique Medianero

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, los cuales han estado presentes a lo largo de mi desarrollo en el mundo de la biología, a mis amistades, que siempre me han dado motivaciones para seguir, a mis profesores asesores, por su paciencia y cariño que me han regalado a lo largo del desarrollo de esta investigación, al premio CUFI de la Vicerrectoría de Investigación y Postgrado, Universidad de Panamá, ya que sin su ayuda la realización de este proyecto no habría sido posible

ÍNDICE GENERAL

CONTENIDO	PÁGINA
AGRADECIMIENTOS	III
ÍNDICE GENERAL	IV
ÍNDICE DE FIGURAS	V
RESUMEN	VI
INTRODUCCIÓN	1
JUSTIFICACIÓN	6
OBJETIVOS	7
MATERIALES Y MÉTODOS	8
Área de estudio	8
Metodología	10
Protocolos de Bioseguridad	14
RESULTADOS	19
Longitudes corporales	25
Correlación de medidas corporales	28
Correlación entre el ancho mandibular y largo de las presas	29
Correlación entre el número de presas-Tamaño del depredador	30
Tamaño de las presas	30
Dieta	33
Familias de presas	36
Porcentaje de familias que conforman la dieta	38
Diversidad de familias de las presas en la dieta	40
Similitud en la composición de las familias de las presas en la dieta	40
DISCUSIÓN	43
CONCLUSIONES	51
RECOMENDACIONES	52
LITERATURA CITADA	53

ANEXOS	60
--------	----

ÍNDICE DE FIGURAS

No.	CONTENIDO	PÁGINA
1	Mapa del área de estudio dentro del Parque nacional Omar Torrijos Herrera	9
2	Instrumentos utilizados para realizar el lavado estomacal	14
3	Procedimiento del lavado estomacal	16
4	Mapa del sitio donde se realizaron los muestreos para coleccionar <i>E. prosoblepon</i> y <i>S. albomaculata</i>	21
5	Porcentaje de individuos de <i>E. prosoblepon</i> con contenido estomacal por muestreo	23
6	Porcentaje de individuos de <i>S. albomaculata</i> con contenido estomacal por muestreo	24
7	Gráfico de cajas que muestra la longitud hocico-cloaca de <i>E. prosoblepon</i> y <i>S. albomaculata</i>	26
8	Gráfico de cajas del ancho de la mandíbula de <i>E. prosoblepon</i> y <i>S. albomaculata</i> .	27
9	Correlación entre la longitud hocico-cloaca y el ancho mandibular para <i>E. prosoblepon</i> .	28
10	Correlación entre la longitud hocico-cloaca y el ancho mandibular para <i>S. albomaculata</i> .	29
11	Presas consumidas por <i>E. prosoblepon</i> y <i>S. albomaculata</i>	32
12	Porcentaje de los órdenes consumidos por <i>E. prosoblepon</i>	34
13	Porcentaje de los órdenes consumidos por <i>S. albomaculata</i>	35
14	Curva de acumulación de familias depredadas	37
15	Individuo macho de <i>E. prosoblepon</i>	60
16	Individuo macho de <i>S. albomaculata</i>	61

RESUMEN

Se evalúa la dieta de dos especies simpátricas y sintópicas de ranas de cristal: *Sachatamia albomaculata* y *Espadarana prosoblepon* en el Parque Nacional General de División Omar Torrijos Herrera. Se realizaron pruebas de correlación Rho de Spearman entre distintas medidas corporales para determinar si existen diferencias significativas en la morfología, resultando que no existen diferencias significativas. No se encontró una correlación entre el tamaño del depredador y la presa. Se determinó que estas dos especies de ranas se alimentan de unas 26 familias de invertebrados, pertenecientes a aproximadamente 9 órdenes, siendo los más representativos Diptera y Araneae en ambas especies. Se realizó una curva de acumulación de familias consumidas y se utilizó el estimador Chao1, siendo 40 la cantidad de familias donde se alcanza la asíntota. Para determinar la similitud existente en la dieta de ambas especies se utilizaron los análisis de similitud Bray-Curtis y Sorensen, resultando cerca del 50 % de similitud en su dieta, y para determinar si esta similitud es significativa, se utilizó un ANOSIM, que determinó que no existen diferencias significativas.

ABSTRACT

The diet of two sympatric and syntopic species of glass frogs is evaluated: *Sachatamia albomaculata* and *Espadarana prosoblepon* in the General Division Omar Torrijos Herrera National Park. Spearman's Rho correlation tests were performed between different body measurements to determine if there are significant differences in morphology, resulting in no significant differences. No correlation was found between predator and prey size. It was determined that these two species of frogs feed on about

26 families of invertebrates, belonging to approximately 9 orders, the most representative being Diptera and Araneae in both species. An accumulation curve of consumed families was created and the Chao1 estimator was used, with 40 being the number of families where the asymptote is reached. To determine the similarity in the diet of both species, the Bray-Curtis and Sorensen similarity analyzes were used, resulting in close to 50% similarity in their diet, and to determine if this similarity is significant, an ANOSIM was used, which determined that there are no significant differences.

INTRODUCCIÓN

La familia Centrolenidae está representada por ranas de pequeño tamaño, arbóreas, con coloración dorsal verde y en algunos casos con manchas amarillas. El nombre común “Ranas de cristal” es debido a la falta de pigmentación en la zona ventral de estos individuos, en algunos casos es posible observar los intestinos, los huesos, e incluso el corazón palpitando (Köhler, 2011; Leenders, 2016). Todas las especies son nocturnas, suelen habitar cerca de ríos o riachuelos, principalmente a orillas de éstos, donde los machos emiten vocalizaciones desde la vegetación que está directamente sobre el agua, sobre las rocas o sobre el suelo próximo a los ríos o riachuelos. Los machos de algunas especies cantan desde el haz de las hojas, mientras que los machos del género *Hyalinobatrachium* llaman desde el envés. Las hembras suelen depositar los huevos en los sitios desde donde cantan los machos. Algunas especies exhiben un cuidado parental de su masa de huevos. Ocupan los estratos de sotobosque y dosel en los bosques de hoja perenne y caducifolio, selvas tropicales, bosques nubosos y hábitats de páramo (Barrera-Rodríguez, 1999; Cisneros-Heredia & McDiarmid, 2007; Cardozo-Urdaneta y Señaris, 2012). Esta familia fue propuesta por Taylor (1951), donde la describía por determinadas características distintivas del grupo, tales como la ausencia del homoesternón, esternón cartilaginoso pequeño, nueve procesos vertebrales, falanges terminadas en forma de “T”, todos los dedos con un cartílago entre la última y penúltima falange. Junto con la descripción de la familia Centrolenidae, Taylor incluyó tres géneros y diez especies, el género *Centrolene* Jiménez de la Espada, 1872 y dos géneros nuevos: *Teratohyla* y *Cochranella*. Estas diez especies restringidas al área comprendida entre Costa Rica y Panamá, ya que las especies de América del Sur no habían sido bien estudiadas. Mediante un análisis de

filogenia molecular, Guayasamin et al. (2009) propusieron una nueva taxonomía para las ranas de cristal, agrupándolas en dos subfamilias: Hyalinobatrachinae y Centroleninae. Actualmente, se reconocen 12 géneros y unas 161 especies en la familia Centrolenidae (AmphibiaWeb, 2023). Estas especies constituyen un grupo monofilético de anuros del Neotrópico, que están distribuidas desde México hasta Bolivia, con grupos aislados de especies que se encuentran en el sureste de Brasil y noreste de Argentina (Guayasamin et al., 2009) y en el Escudo Guayanés (Kok y Castroviejo-Fisher, 2008). Entre los caracteres morfológicos más útiles para la separación de especies dentro de esta familia están: la forma de la cabeza y rostro, textura y coloración de la piel, coloración de los huesos, coloración de los ojos, presencia o ausencia de prepollex (*i.e.*, espina en la base del pulgar), presencia o ausencia de espina humeral, dientes vomerinos y tímpano, patas y manos palmeadas, peritoneo con o sin pigmentación y, de estar pigmentado, en cuál región del abdomen se encuentra (Señaris y Ayarzagüena, 2005; Cisneros-Heredia y McDiarmid, 2007).

El presente estudio se enfocará en la dieta de dos ranas de cristal: *Espadarana prosoblepon* (Boettger, 1892) y *Sachatamia albomaculata* (Taylor, 1949). Ambos géneros fueron propuestos y reconocidos dentro de la subfamilia Centroleninae por Guayasamin et al. (2009). *E. prosoblepon* es la única especie de este género presente en América Central, pero existen otras cuatro especies del género en América del Sur. El género *Sachatamia* consta de cinco especies, pero sólo dos se encuentran en América Central: *S. albomaculata* y *S. illex*. (Köhler, 2011; AmphibiaWeb, 2023). *Sachatamia albomaculata* es una rana bastante común a lo largo de arroyos y ríos de bosques húmedos no perturbados de las tierras bajas y zonas montañosas. Los

machos usualmente cantan sobre las hojas de arbustos que se encuentran a lo largo de las orillas de los arroyos. En las corrientes rocosas y de flujo rápido, suelen posarse sobre las rocas o paredes rocosas, donde son mojadas por el rocío. Su actividad reproductiva parece aumentar a principios de la temporada seca. En América Central, el tamaño corporal estándar es de aproximadamente 30 mm en machos y 32 mm en hembras (Khöler, 2011; Leenders, 2016). Esta especie se distribuye desde Honduras hasta el oeste de Colombia y Noroeste de Ecuador, desde el nivel del mar hasta los 1500 m de elevación. Su estado de conservación es de Preocupación Menor (LC), según la Lista Roja Para la Conservación de las Especies (IUCN) (Solís, et al., 2010). Es necesario un estudio sobre la variación morfológica, acústica y genética a través del ámbito de distribución de *S. albomaculata* para distinguir posibles especies crípticas; ya que, por ejemplo, los individuos de Colombia y Ecuador presentan puntos amarillos más grandes en la superficie dorsal que los individuos de América Central (Guayasamin, 2006).

Espadarana prosoblepon también es una especie relativamente común; que se encuentra en hábitats ribereños con vegetación densa y arroyos en bosques nubosos prístinos. Los machos llaman desde la superficie de las hojas de arbustos que se encuentran a lo largo de las orillas de los arroyos, a menudo cerca del nivel del agua, ya que algunos individuos pueden vocalizar desde las partes altas de la vegetación (R. Ibáñez, comunicación personal, 29 de marzo de 2023). El apareamiento suele suceder durante la temporada de lluvias, los huevos son puestos en la vegetación sobre el agua, desde cero hasta los tres metros de altura aproximadamente; el tamaño corporal estándar de esta especie es de 27 mm en machos y 32 mm en hembras (Guayasamin

et al., 2009; Khöler, 2011; Leenders, 2016; Guayasamin et al., 2020). Se distribuye desde el este de Honduras, Nicaragua, Costa Rica y, en Sudamérica, por las laderas del Pacífico de Colombia y Ecuador, con un rango altitudinal desde el nivel del mar hasta los 1500 metros aproximadamente. Esta especie se considera como de Preocupación Menor (LC), según la Lista Roja para la Conservación de las especies (IUCN) (Kubicki et al., 2010).

Tanto *E. prosoblepon*, como *S. albomaculata*, pueden mantener una actividad reproductiva prominente durante los meses lluviosos (Alvarado, 2012). Estas son especies con tamaños corporales similares, los períodos de reproducción abarcan gran parte del año, con la diferencia de que tienen picos de reproducción en distintas épocas del año, vocalizan en elevaciones similares y llegan a ser simpátricas en varios sitios a lo largo de su distribución geográfica (Guayasamin et al., 2020).

A nivel trófico, las especies que ocupan el mismo nicho ecológico pueden alimentarse de las mismas presas, pero en algunos casos explotan este recurso de forma distinta como lo demostró Duré (1999); de manera que, una especie consumirá más un determinado grupo de presas que la otra especie. La elección de presas también puede estar determinada por el tamaño corporal del depredador (Duré, 1999; Menéndez-Guerrero, 2001; Luría-Manzano y Ramírez-Bautista, 2019). La información que se tiene sobre la dieta de los anfibios sugiere que la mayoría en su estado adulto son carnívoros, alimentándose principalmente de insectos como hormigas, escarabajos y grillos y otros invertebrados como arañas y moluscos (Duellman y Trueb, 1986; Astwood-Romero et al., 2016); también se conocen dos especies que agregan vegetales en grandes proporciones a sus dietas (Da Silva et al. 1989; Das y Coe, 1994;

Das, 1996). En general, es conocido, que la mayoría de los anfibios son depredadores oportunistas y su dieta está reflejada en la disponibilidad de presas del tamaño adecuado, pero no es en todos los casos, ya que estudios en los que se identifiquen a las presas hasta el menor nivel taxonómico posible pudiesen cambiar esta visión (Duellman y Trueb, 1986; Menéndez-Guerrero, 2001). Sin embargo, Toft (1981) considera que no todas las ranas ingieren a las presas que estén dentro de su rango de aceptabilidad, llegando a tener preferencia por ciertas categorías, ya que algunas prefieren presas pequeñas en consideración con su tamaño corporal, de manera que muchos de ellos pueden considerarse como especialistas. También, el autor anterior, demostró que el modo de forrajeo y la fisiología influyen en el tipo de presas que capturan las ranas, por ejemplo, aquellas que son más activas, tienen una mayor preferencia por hormigas y un mayor contenido de individuos por estómago que aquellas que son sedentarias, estas últimas se alimentan de pocas presas de mayor tamaño que estén disponibles dentro de su rango de alcance. Otros factores que influyen en la dieta son la edad de los individuos, cambios estacionales en la abundancia de las presas y su contenido nutritivo. Los adultos tienden a capturar tipos de presas variados (Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011), mientras que los juveniles se alimentan más de un mismo tipo de presa. La estacionalidad de las presas, debido a fluctuaciones naturales en las poblaciones de presas frecuentes, influyen en que las ranas opten por otro tipo de presas (Toft, 1980). La abundancia de las presas suele variar con la temporada de lluvias y la temporada seca, habiendo un mayor número de presas disponibles durante la temporada lluviosa y menos en la temporada seca (Simon y Toft, 1991; Donnelly, 1991; Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011). Además, Donnelly (1991) sugiere que las ranas pueden seleccionar presas que les

proporcionen una mayor cantidad de nutrientes. Con relación a la familia Centrolenidae, se tiene escasa información acerca de su alimentación, siendo para la mayoría de las especies más bien anecdótica (Duellman, 1978), existiendo estudios sobre la dieta de *Rulyrana flavopunctata* y *Hyalinobatrachium vidirissimum* (Astwood-Romero et al., 2016; Luría-Manzano y Ramírez-Bautista, 2019).

JUSTIFICACIÓN

Los estudios que incorporan el análisis de contenidos estomacales de una especie constituyen un método eficaz para reconocer e identificar características de la función de la especie en su ecosistema, sus presas habituales, espectros de alimentación y especialización trófica (Duellman y Trueb, 1986). Actualmente, los anfibios se enfrentan a un declive mundial causado por distintos factores, entre ellos, las enfermedades emergentes usualmente causadas por parásitos, bacterias y hongos (Bosch, 2003) y a la pérdida de su hábitat por acciones antropogénicas. Como lo explica Willbur (1997), las conexiones tróficas entre taxones son un componente importante de las estrategias de la historia de vida de los individuos y la regulación de las poblaciones; por tanto, Majan y Johnson (2007) sugieren que una mejor comprensión del papel que juegan los anfibios en las redes alimentarias acrecentará nuestra capacidad de mantener y restaurar los hábitats naturales ante el aumento de los cambios antropogénicos. Mediante este estudio buscamos ampliar los conocimientos que se tienen sobre las ranas de cristal, enfocándonos en la dieta de dos especies (*S. albomaculata* y *E. prosoblepon*), intentando responder algunas preguntas sobre su alimentación, como la composición principal de su dieta y si existen diferencias entre la composición de la dieta entre estas dos especies de ranas, ya que

muchos aspectos ecológicos de la familia Centrolenidae son desconocidos (Cisneros-Heredia y McDiarmid, 2007). Los resultados de este trabajo pueden ayudar en investigaciones futuras sobre ecología y comportamiento de estos anuros, puesto que nos permitirá comprender mejor el nivel trófico que ocupan estas pequeñas ranas. Inclusive, puede proveer información sobre sus presas naturales, lo cual es relevante para proporcionarles una dieta similar y criar a estas ranas en condiciones de cautiverio, como último recurso ante el declive de los anfibios en su hábitat natural.

OBJETIVO GENERAL

- Determinar la dieta de dos especies de anuros de la familia Centrolenidae (*S. albomaculata* y *E. prosoblepon*).

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar de qué se compone la dieta de *S. albomaculata* y *E. prosoblepon*.
- Reconocer si existe diferencia en la composición de la dieta de *S. albomaculata* y *E. prosoblepon*.
- Comprobar si las medidas corporales en estas dos especies influyen en su dieta.

HIPÓTESIS

- H0: No existe diferencia en la composición de la dieta de *S. albomaculata* y *E. prosoblepon*.
- H1: Existe diferencia en la composición de la dieta de *S. albomaculata* y *E. prosoblepon*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Parque Nacional General de División Omar Torrijos Herrera se encuentra situado en la provincia de Coclé, distrito de La Pintada, corregimiento de El Harino, al norte del poblado de Copé, en el extremo oriental de la Serranía de Tabasará o Cordillera Central de Panamá, donde se extiende a ambos lados de la división continental (Figura 1). Es principalmente bosque húmedo tropical, con una mayor precipitación en la vertiente del Caribe y condiciones más secas en la vertiente del Pacífico. La precipitación media anual es de aproximadamente 3 500 mm, con una estación seca pronunciada entre diciembre y marzo, y la temperatura media oscila entre los 19 y 26 °C. (Lips et al., 2006; Ryan et al., 2008). Los transectos de muestreo se ubicaron aproximadamente a los 700 msnm, a lo largo de tres corrientes de agua de primer orden que desembocaban en uno un poco más ancho, que son parte de la cabecera del río Blanco, en el cual también se ubicó uno de los transectos de muestreo. Estos cuerpos de agua eran similares en estructura y microambientes con corrientes de agua rápida, se caracterizaban por pozos profundos que alternaban con rápidos y corrientes; los sustratos del cauce consistían en arena, guijarros y cantos rodados. Los pequeños arroyos que desembocaban en la cabecera del río Peñitas tenían una pendiente notablemente más inclinada que este último, habiendo zonas en que eran inaccesibles debido a la espesa vegetación que los cubrían y a pequeñas cascadas empinadas de aproximadamente 3 m de altura; en aquellas quebradas en las que se podía bordear o subir por estas pequeñas cascadas se seguía avanzando, mientras que en otras, estas marcaban el final del sendero. Las orillas de los arroyos eran generalmente

pequeños paredes empinadas y consistían en lodo, arcilla o lecho rocoso expuesto, cubiertas con hojarasca o por una densa vegetación. A lo largo de estos arroyos se observaban frecuentemente troncos caídos con abundante vegetación epífita, que en ocasiones atravesaban los arroyos.

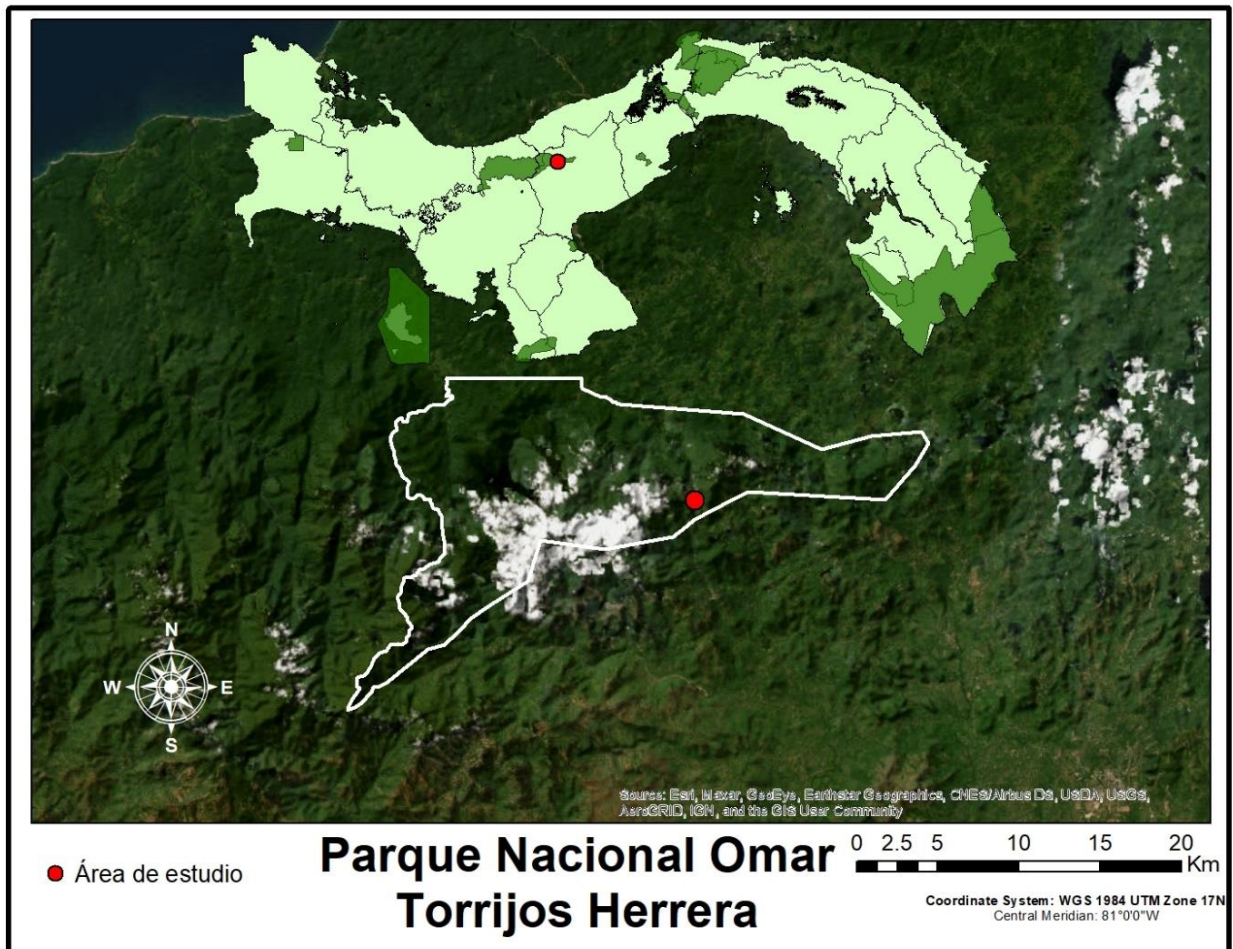


Figura 1. Mapa de la República de Panamá y del área del Parque Nacional General de División Omar Torrijos Herrera, donde se muestra el sitio en el que se realizaron los muestreos de campo para la realización de este proyecto (punto rojo).

Metodología

Se realizaron seis expediciones al campo durante los meses de julio, septiembre, octubre, noviembre y diciembre de 2022 y enero de 2023. Cada expedición duró tres días, durante los cuales se muestreaban dos noches, aproximadamente desde las 8:00 p.m. hasta las 12:00 a.m. El muestreo fue realizado por dos personas, recorriendo los transectos seleccionados, los cuales, debido a las condiciones del terreno, no presentaban las mismas longitudes, y para realizar los muestreos éstos eran seleccionados al azar. Dentro de los transectos buscábamos a los individuos en la vegetación, sobre las rocas y troncos caídos que se encontraba en las orillas o atravesando los arroyos. El método principal para encontrar a los individuos fue la búsqueda generalizada, guiándonos por los llamados de reproducción de los machos, aunque también hubo encuentros casuales por avistamiento directo; una vez localizados, nos colocábamos guantes nuevos y procedíamos a capturarlos para luego obtener el contenido estomacal. Debido a que principalmente nos guiamos por el llamado de apareamiento, este estudio revela la composición de la dieta solamente para los machos de estas dos especies. Todas las hembras que fueron observadas se encontraban en amplexus, por lo cual decidimos no realizarles el procedimiento a estos individuos.

Para obtener el contenido estomacal se realizó el método del lavado estomacal (stomach-flushing), ya que es un procedimiento relativamente sencillo de efectuar y medianamente costoso, que es fácilmente aplicable en ranas de talla pequeña y mediana (15-120 mm), no suele causarles la muerte y tiene una efectividad para la obtención del contenido estomacal del 97-100% (García- Padrón, 2019). Para ejecutar

este método utilizamos una pequeña espátula, jeringas 20 ml, un catéter delgado (2.5 mm de diámetro externo), pinzas, gotero, una vasija para recoger el contenido estomacal que salía con el lavado y etanol al 70% (Figura 2). Se utilizó agua embotellada de la marca Dasani para realizar este proceso. Replicamos los procedimientos realizados por Solé et al. (2005) y Mahan y Johnson (2007), con algunas modificaciones que fueron más efectivas para su aplicación en estas dos especies (Figura 3):

1. Cuando capturábamos a los individuos, era necesario sujetarlos con mucha suavidad con los dedos anular y pulgar por la región de la ingle, mientras con el dedo índice apoyábamos el cuerpo del animal por la región dorsal, a la altura de las escápulas. Para lograr abrir la boca, con la mano libre se halaba hacia abajo con mucha suavidad en la región gular hasta que el animal abriera levemente la boca, ese espacio se utilizaba para introducir la espátula y terminar de abrir la boca del animal.
2. Una segunda persona debía tener preparada jeringa, con el máximo volumen de agua y el catéter, y hacer pasar agua por el catéter para que ésta funcionara a manera de lubricante, mientras se introducía en la apertura del esófago hasta llegar al estómago.
3. Cuando el catéter se encontraba en el estómago, se seguía introduciendo constantemente agua, acompañado este procedimiento de un masaje estomacal que realizaba la persona que sostenía al anuro, presionando y deslizando suavemente desde el estómago hacia la garganta para facilitar el desplazamiento de todo el contenido estomacal. En ocasiones, cuando las

presas eran muy grandes, fue necesario agarrarlas con las pinzas para terminar de sacarlas de la boca de la rana. Este procedimiento era realizado sobre una vasija, en la que caía el agua con el contenido estomacal. Para realizar este procedimiento siempre fue necesario la participación de dos personas, ya que con una sola persona era complicado verter el agua y realizar el masaje al mismo tiempo.

Cuando las presas se encontraban en la vasija, éstas eran colectadas con las pinzas si tenían un tamaño apropiado, si eran muy pequeñas para ser recogidas con pinzas, utilizábamos un gotero, de manera que succionábamos el contenido estomacal con el gotero y lo depositábamos en los viales, tratando de manipularlos lo menos posible para evitar que se despedazaran las muestras. Las presas eran guardadas en viales con alcohol 70% para preservarlas y transportarlas al laboratorio.

Para realizar las mediciones se tomaron fotografías de las presas al lado de una regla con escala en milímetros, luego se midió la longitud total de cada presa utilizando el programa JImage, usando la regla de mm como escala para la calibración.

Para determinar el número de presas se tomaron en cuenta las partes dispersas de lo que podía ser considerado una misma presa y las presas completas. Para ejemplificar: si se encontraban dos patas dispersas del mismo tamaño y apariencia similar, se consideraba que pertenecían a una misma presa, de igual manera si se encontraban élitros derecho e izquierdo, del mismo color y tamaño.

La determinación de las presas fue llevada a cabo en el Museo de Invertebrados Graham Bell Fairchild, de la Universidad de Panamá, por el Mgtr. Roberto Cambra,

hasta el nivel de familia, utilizando un estereomicroscopio para observar detalles de las muestras.

Una vez finalizábamos el procedimiento del lavado estomacal, se tomaron las medidas de longitud hocico-cloaca y el ancho de la mandíbula, de acuerdo con Duellman (2001), con ayuda de una regla, de 1 mm de precisión, de cada uno de los individuos, ya sea que tuviesen presas o no. Cabe mencionar que durante el procedimiento no murió ningún individuo; sin embargo, sí observamos que algunos ejemplares quedaban debilitados luego de realizarles el lavado estomacal, especialmente los individuos de *E. prosoblepon*. Para asegurarnos de que estos individuos sobrevivieran y regresaran a salvo a su hábitat, los manteníamos en vigilancia en bolsas de plástico transparentes y eran llevadas al campamento; a la noche siguiente, cuando se notaba mejoría en estos individuos, éstos eran liberados en el mismo lugar de donde fueron colectados, luego de unos 10 minutos de haberse liberado, podíamos escucharlos realizando el llamado de apareamiento.

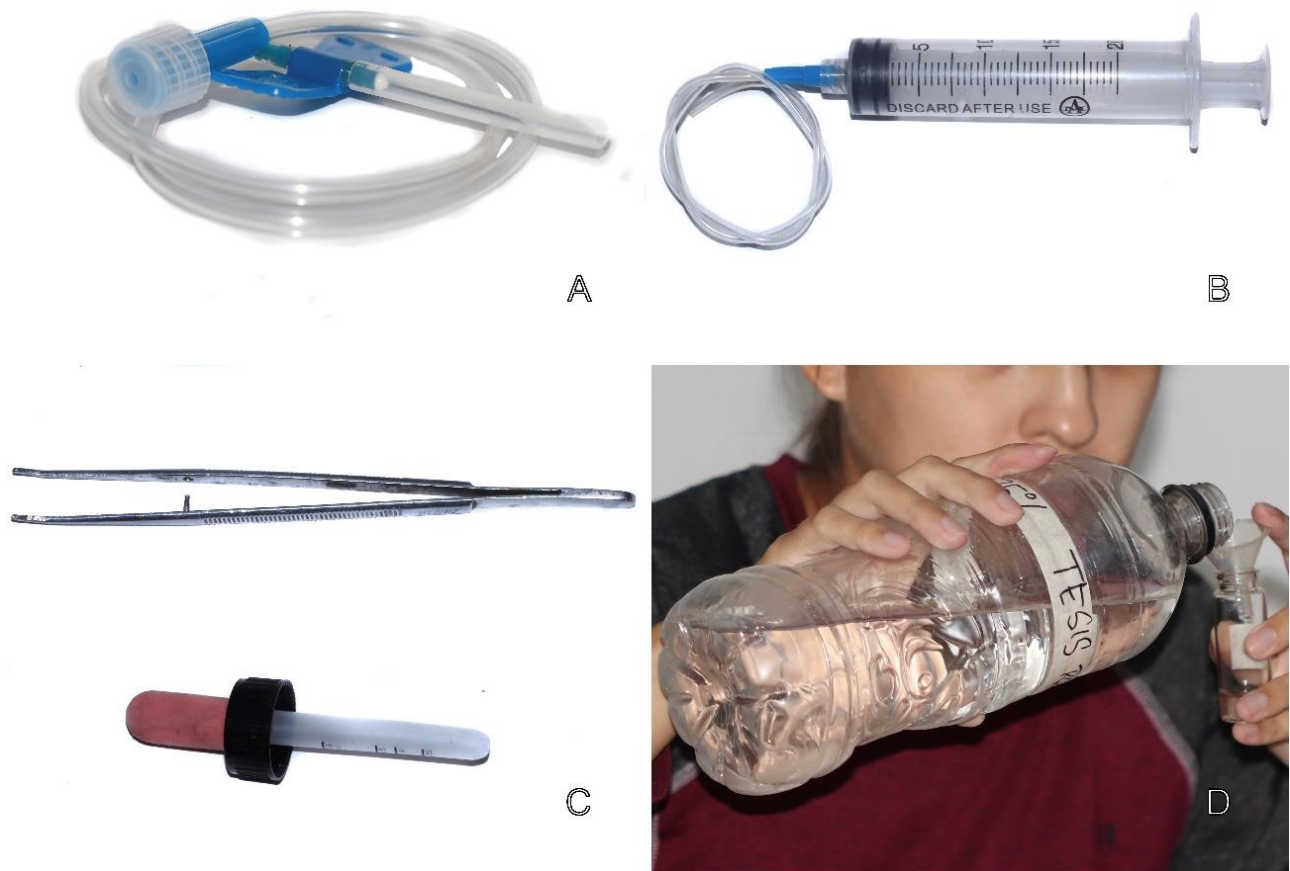


Figura 2. Parte de los instrumentos utilizados para realizar el lavado estomacal: catéter (A), jeringa preparada con el catéter (B), pinzas y gotero para retirar el contenido estomacal de la vasija o de la boca de la rana después de haber realizado el lavado (C), preparación de los viales con alcohol 70% para depositar las presas.

Protocolos de Bioseguridad

Estos fueron los métodos utilizados para evitar la dispersión del hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* durante nuestro trabajo de campo: Para la desinfección del equipo de campo (botas de caucho, ropa, bastones, etc.) utilizamos

una solución de hipoclorito de sodio (Cloro comercial) al 4% entre una expedición y la otra. Es pertinente desinfectar las botas antes de iniciar la expedición y finalizada la misma, procurando eliminar la tierra de la suela para evitar el traslado de zoosporas. Los animales fueron manipulados individualmente con un par de guantes desechables de cocina nuevos, para evitar la contaminación cruzada entre individuos. Los objetos para realizar el procedimiento del lavado estomacal eran desinfectados después de cada uso, sumergiéndolos en etanol al 70% por 20 segundos y. posteriormente, lavados con agua embotellada para eliminar el alcohol (García-Feria et al., 2019). Para la desinfección de objetos más delicados o de mayor tamaño, que no pueden ser sumergidos en etanol (cámara, celulares, GPS, etc.), se utilizaron gasas empapadas con etanol 70% para limpiarlos. Se sabe que el hongo es susceptible a estos tratamientos con etanol e hipoclorito de sodio en concentraciones mayores al 1% (OIE, 2012).

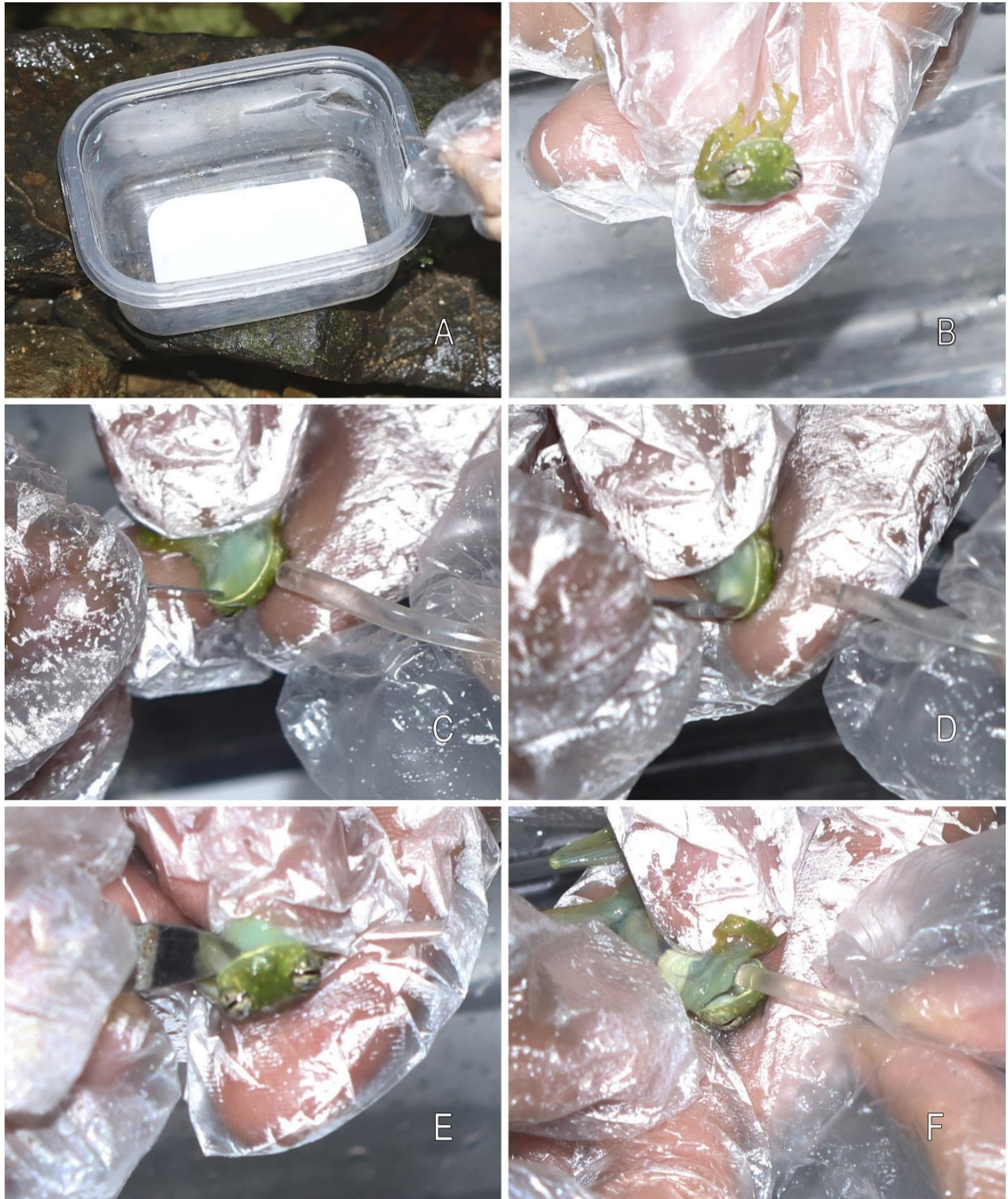


Figura 3. Procedimiento del lavado estomacal. Se colocaba la vasija donde caería el contenido estomacal sobre una superficie estable (A), se sujetaba a la rana con una

sola mano para tener libre la otra (B), la persona que sujetaba a la rana, con la mano libre abría la boca del animal con la ayuda de una espátula (C, D), se mantenía la boca del animal abierta con la espátula (E), mientras que la segunda persona introducía el catéter por la garganta de la rana (F).

Análisis de datos

Para determinar si existen diferencias significativas en cuanto a estas medidas corporales entre las dos especies, se realizaron dos pruebas U de Mann Whitney (la primera para longitud hocico-cloaca y la segunda para ancho mandibular), debido a que los datos no cumplían con el supuesto de normalidad, con el programa Past 4.01. También, se aplicó otro método para relacionar estas dos medidas y comparar si existen diferencias significativas entre estas dos especies, el cual consistió en utilizar las medidas del ancho mandibular y la longitud hocico cloaca para obtener la proporción entre estas dos medidas (i.e., Ancho mandíbula/Longitud hocico-cloaca), y posteriormente se realizó una prueba U de Mann Whitney entre los valores obtenidos, ya que los datos no tenían una distribución normal.

Se realizaron pruebas de correlación Rho de Spearman a distintos datos, debido a que los datos no cumplían con el supuesto de normalidad. La primera correlación se utilizó para determinar si existe una relación entre la longitud hocico-cloaca y el ancho de la mandíbula. La segunda se realizó entre el ancho de la mandíbula y la longitud de las presas; para lo cual, fueron seleccionadas solamente las presas que se encontraban más completas. Se realizó esta correlación considerando el ancho de la mandíbula debido a que ésta puede determinar el tamaño máximo de las presas que la rana puede capturar e ingerir. Una tercera prueba de correlación fue realizada entre la

longitud hocico-cloaca y el tamaño de las presas, con el fin de establecer si existe alguna relación entre el tamaño de las presas que las ranas consumen y el tamaño de las ranas. Un cuarto análisis de correlación se hizo para determinar si existía relación entre el tamaño de las ranas con el número de presas consumidas.

Con el fin de estandarizar la riqueza de familias de las que se alimentan estas dos especies, se realizó una curva de acumulación de familias. Debido a que el número de presas en el contenido estomacal de ambas especies fue distinto, se hizo una curva de acumulación de familias con rarefacción. Los análisis fueron realizados mediante el programa EstimateS, utilizando el estimador Chao1; mientras que, la gráfica respectiva se construyó mediante el programa R4.01. Se utilizó el estimador Chao1 ya que está basado en la abundancia de individuos que pertenecen a una determinada familia en la muestra y en la presencia de “especies raras”, son aquellas que aparecen una sola vez en la muestra (Escalante-Espinosa, 2003), por lo que este estimador fue el que más se ajustaba a nuestros datos

Se utilizaron los índices de similitud de Sorensen y Bray-Curtis para estimar el porcentaje de similitud en cuanto a la composición de la dieta de ambas especies, tomando en consideración que el índice de Sorensen solo toma en cuenta la presencia y ausencia de las familias; mientras que, el de Bray-Curtis toma en consideración la abundancia de individuos por cada familia para estimar la similitud (Sorensen, 1948; Bray y Curtis, 1957).

Para medir la diversidad existente en la dieta de *E. prosoblepon* y *S. albomaculata*, se utilizó el índice de diversidad de Shannon-Weaver. Para determinar si existen o no diferencias en la composición de la dieta de ambas especies, se realizó un análisis de

similitudes o ANOSIM (Clarke, 1993), ya que este análisis permite definir si existen diferencias significativas entre las especies en términos de abundancias de presas. Para ello se utilizó el programa Past 4.01 (Hammer et al., 2001), utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis por presentar un significado biológico, y las relaciones observadas se compararon en base a 9,999 permutaciones (Clarke y Warwick, 1994a, Román-Palacios y Román-Valencia, 2015). También, se realizó un análisis de porcentajes de similitudes (SIMPER), el cual ayuda a determinar los ítems responsables de las diferencias en la dieta de ambas especies, además permite observar las especies más comunes. Este análisis se basa en calcular la disimilaridad/similaridad media entre los pares de grupos a partir del coeficiente de Bray-Curtis (Clarke, 1993, Clark y Warwick, 1994b)

RESULTADOS.

Se logró establecer que *E. prosoblepon* y *S. albomaculata* son especies simpátricas en esta área del Parque Nacional General de División Omar Torrijos Herrera, llegando a encontrar a ambas especies a lo largo de todos los arroyos en los que realizamos nuestros muestreos (Figura 4). Ambas especies tenían sitios de llamados muy similares, posándose sobre troncos caídos y vegetación que se encontraba inmediata a las orillas y ocasionalmente encontrábamos individuos de ambas especies alejados a más de 3 m de la orilla de los arroyos. La altura sobre la cual se posaban también fue similar en ambas especies, que se encontraban en un rango entre 0.5-3.5 m sobre el suelo, salvo por algunos individuos de *S. albomaculata*, que se encontraban llamando directamente sobre las rocas que estaban en las orillas, o inclusive, en rocas

grandes que se encontraban en medio de los arroyos, pero con alguna ruta de acceso a la misma. Con respecto a la intensidad de los llamados de apareamiento, los machos de *S. albomaculata* tenían una actividad reproductiva elevada durante la primera media hora luego de la puesta del sol, en la que se podían encontrar numerosos individuos en las distintas partes del arroyo anteriormente mencionadas. Luego de transcurrido este tiempo aproximado, la actividad de llamado de los machos disminuía drásticamente, lo cual era evidente por las pocas vocalizaciones que se podían escuchar, y los machos se retiraban de los lugares en donde se encontraban anteriormente, quedando solo algunos pocos machos con aparentes sitios de llamado establecidos. En contraste, los machos de *E. prosoblepon* mantenían prácticamente la misma intensidad de llamados de apareamiento desde la puesta del sol hasta la media noche, cuando terminaba nuestro muestreo, luego de lo cual desconocemos si mantenían la misma intensidad de actividad. Los machos de *E. prosoblepon* mantenían sitios de llamado, lo que nos facilitaba encontrarlos. Estas dos especies, por lo menos en esta región del Parque Nacional General de División Omar Torrijos Herrera, además de ser consideradas como simpátricas por coexistir en la misma región, podríamos decir que además son especies sintópicas bajo la definición de Hart et al. (2018), ya que utilizan el mismo hábitat dentro de esta región (Figura 4).

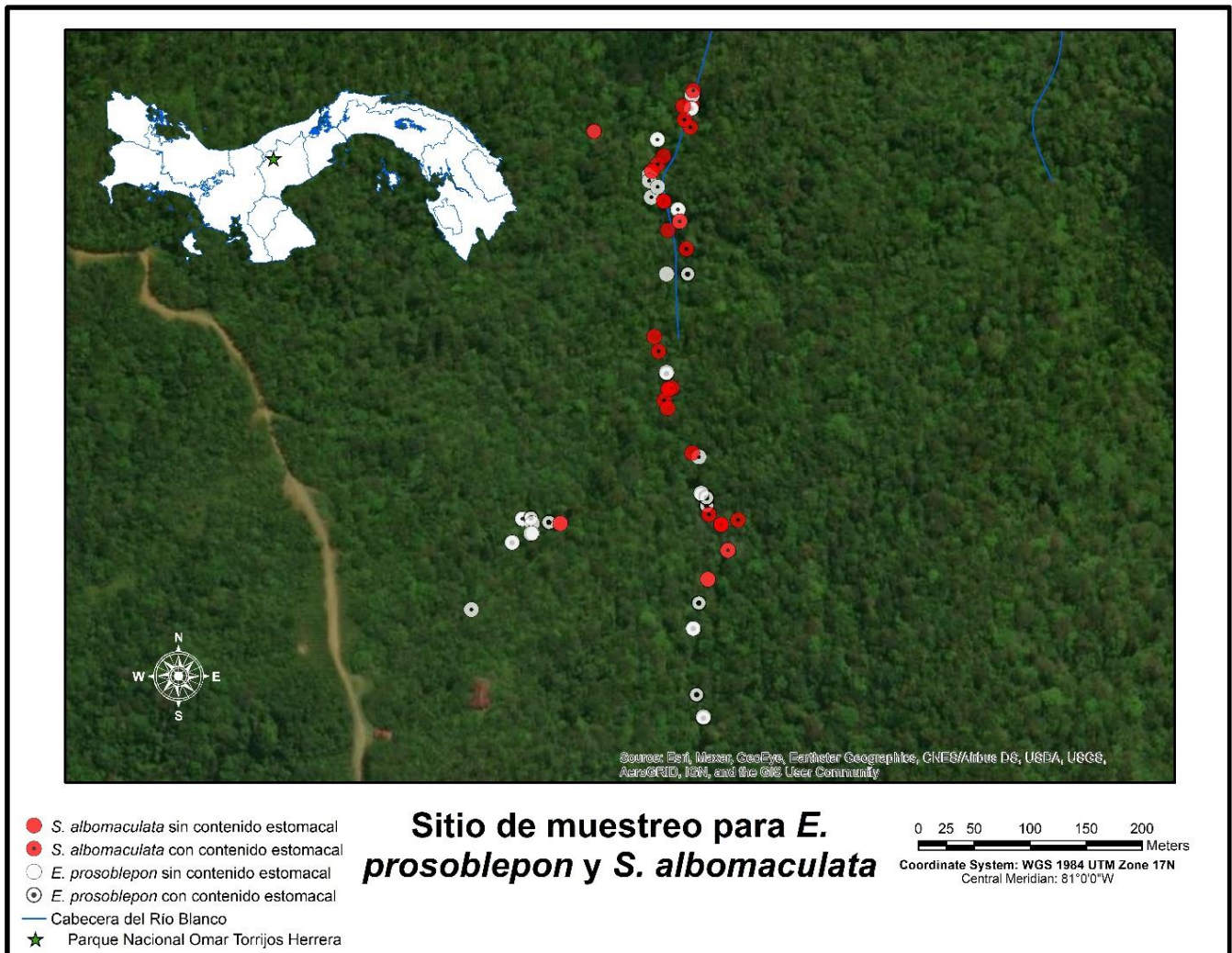


Figura 4. Mapa del sitio donde se realizaron los muestreos para coleccionar a *E. prosoblepon* y *S. albomaculata*. Los círculos con puntos en el centro representan a los individuos que tenían presas en sus estómagos, los círculos sin punto son aquellos que no tenían presas. Círculos rojos representan a *S. albomaculata* y círculos blancos representan a *E. prosoblepon*. Se puede observar que no existe un patrón determinado en la distribución de los individuos de ambas especies de comunidad y se pueden encontrar juntas en los mismos arroyos, salvo por *E. prosoblepon* que era más habitual encontrarla en los pequeños tributarios de la cabecera del río Blanco que a *S. albomaculata*. Los puntos fueron colocados traslúcidos, de tal manera que se pueda ver si hay puntos sobrepuestos de individuos que fueron encontrados en lugares cercanos.

Durante los muestreos los anuros se veían influenciados por las lluvias, las cuales incrementaban la actividad de estas dos especies de ranas, de esta forma, hubo noches en las que se encontraban un mayor número de machos vocalizando, lo que nos facilitaba el muestreo (Figuras 5 y 6). Se llevaron a cabo un total de 96 horas-hombre de muestreo, en los cuales nos fue posible coleccionar y realizar el lavado estomacal a 51 machos de *E. prosoblepon*, de los cuales 29 tenían presas en el estómago (i.e., 56.9% del total de individuos), lo que se puede considerar como un porcentaje bajo de individuos con contenido estomacal. Para *S. albomaculata*, se realizó el procedimiento del lavado estomacal a un total de 43 machos, de los cuales 19 tenían presas en el estómago (i.e., 44.2% del total de individuos), lo cual también es un porcentaje bajo de individuos con presas en el estómago. De los ítems de presas, fueron encontrados un total 51 ítems en *E. prosoblepon*, de los cuales 21 eran presas completas, o casi completas, y el resto eran partes de artrópodos; lo que, representa un 41.2% de presas enteras. Para *S. albomaculata*, se encontraron 48 ítems de presas, de los cuales solamente 7 eran presas enteras o casi enteras; lo que equivale solamente a un 14.5% de presas encontradas en esta condición. El máximo de presas encontradas en individuos tanto de *E. prosoblepon* como en *S. albomaculata* fueron 7.

Las expediciones en las que menos individuos de *E. prosoblepon* fueron procesados ocurrieron en septiembre y enero (Figura 5). Más individuos fueron procesados en julio, octubre y noviembre; sin embargo, en la expedición de octubre, de los 10 individuos que fueron procesados, solamente uno tenía contenido estomacal, lo que representa un 10% de éxito en obtener presas de los individuos procesados. Durante el resto de las expediciones, este valor fue del 50% o superior, siendo la expedición de noviembre

la de mayor éxito, superior al 75%. Para *S. albomaculata*, las expediciones en las que menos individuos se procesaron ocurrieron en julio y enero (Figura 6). En las que más individuos fueron procesados las de septiembre y diciembre. Durante la expedición de enero, de los 5 individuos que fueron procesados, solamente uno tenía contenido estomacal, lo que representa un 20% de éxito en obtener presas de los individuos procesados. Durante el resto de las expediciones, este valor fue del 50% o superior.

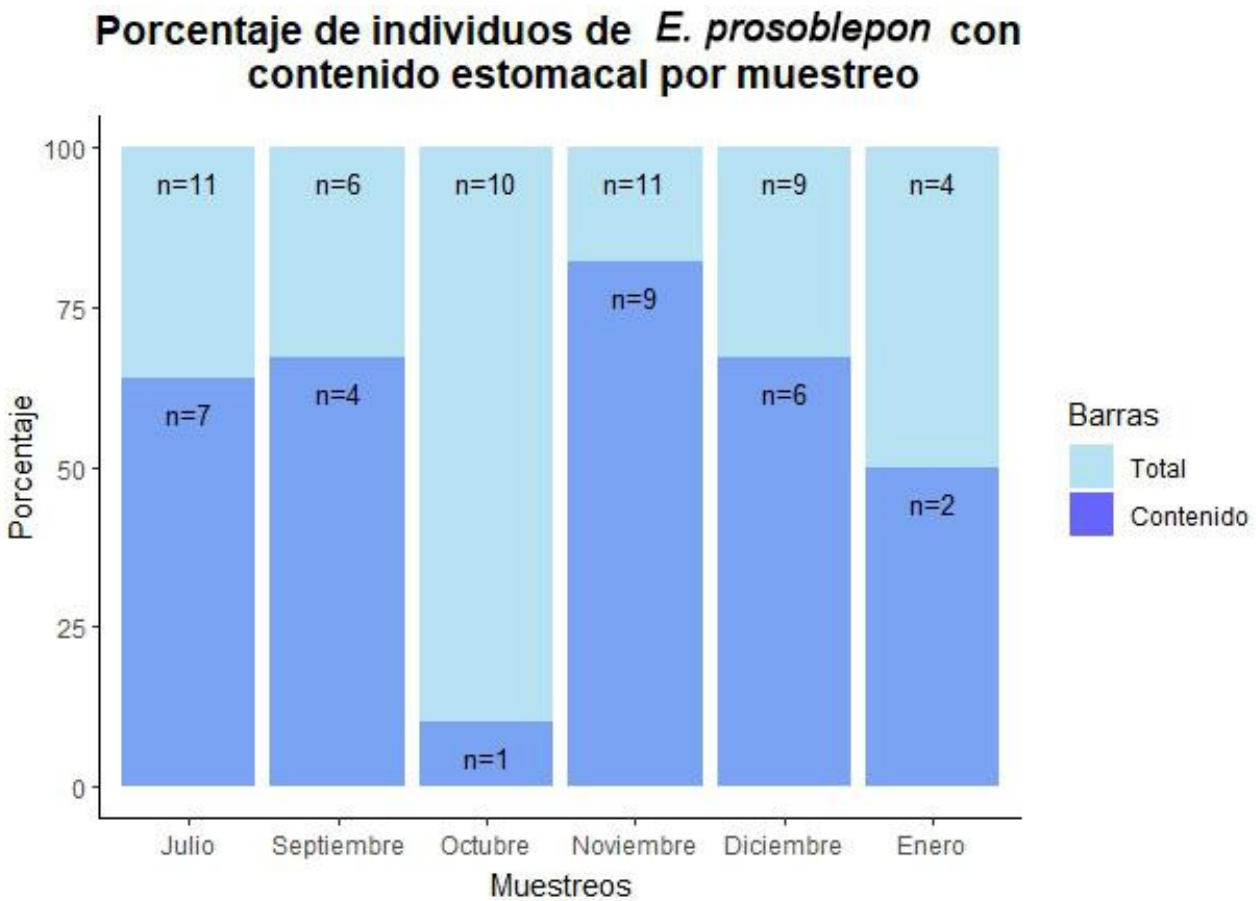


Figura 5. Gráfico de barras que muestra el número (n) de individuos de *E. prosoblepon* procesados en cada expedición y aquellos que tenían presas en sus estómagos, incluyendo el porcentaje de aquellos con contenido estomacal dentro del n total de individuos.

Porcentaje de individuos de *S. albomaculata* con contenido estomacal por muestreo

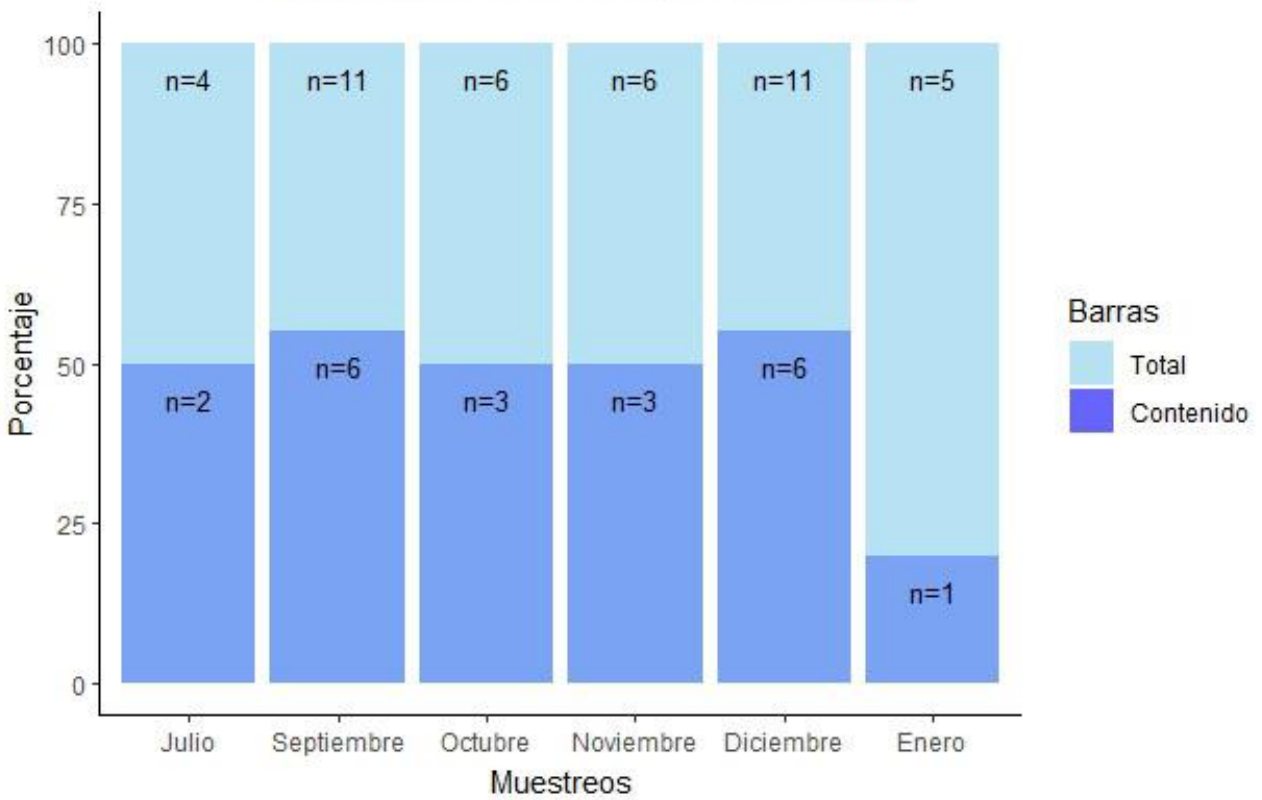


Figura 6. Gráfico de barras que muestra el número (n) de individuos de *S. albomaculata* procesados en cada expedición y aquellos que tenían presas en sus estómagos, incluyendo el porcentaje de aquellos con contenido estomacal dentro de la n total de individuos procesados.

Longitudes corporales

La longitud hocico-cloaca fue muy similar para ambas especies en este sitio, siendo la media de 26.7 mm (n = 51) para *E. prosoblepon* (Figura 7) y 26.2 mm (n = 43) para *Sachatamia albomaculata* (Figura 8). Las longitudes medias de la mandíbula para *E. prosoblepon* fue de 9.04 mm (n = 51) y para *S. albomaculata* de 8.79 (n = 43). La prueba U de Mann Whitney realizada para determinar si existían diferencias significativas de la longitud hocico-cloaca y el ancho de la mandíbula entre *E. prosoblepon* (n = 43) y *S. albomaculata* (n = 43), demostró que no existen diferencias significativas entre la longitud hocico cloaca de estas dos especies (U = 750.5, p = 0.11 > 0.05); sin embargo, sí existen diferencias significativas en el ancho mandibular de las dos especies (U = 733.5, p = 0.036 < 0.05), ya que *E. prosoblepon* parece tener la mandíbula un poco más ancha que *S. albomaculata*.

El resultado de la prueba U de Mann-Whitney al utilizar los datos de la proporción del ancho mandibular y la longitud hocico-cloaca (i.e., AM/LHC), también indica que no existen diferencias significativas entre estas proporciones de las dos especies (U = 802, p = 0.27 > 0.05) en esta área del Parque Nacional General de División Omar Torrijos Herrera.

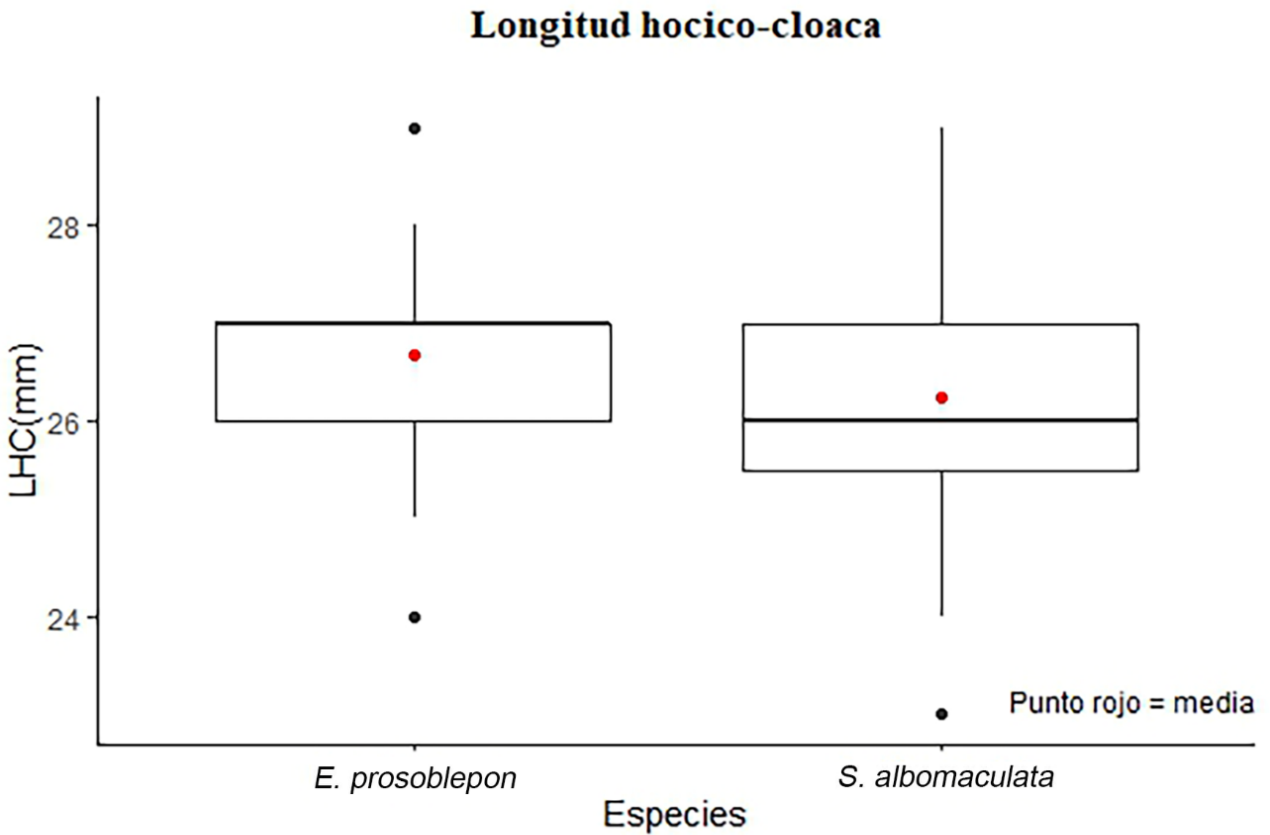


Figura 7. Gráfico de cajas que muestra la longitud hocico-cloaca de *E. prosoblepon* y *S. albomaculata*. Se aprecia una media de longitud hocico cloaca muy similar para ambas especies, mientras que la mediana de *E. prosoblepon* fue aproximadamente de 27 mm, mientras que en *S. albomaculata* de 26 mm.

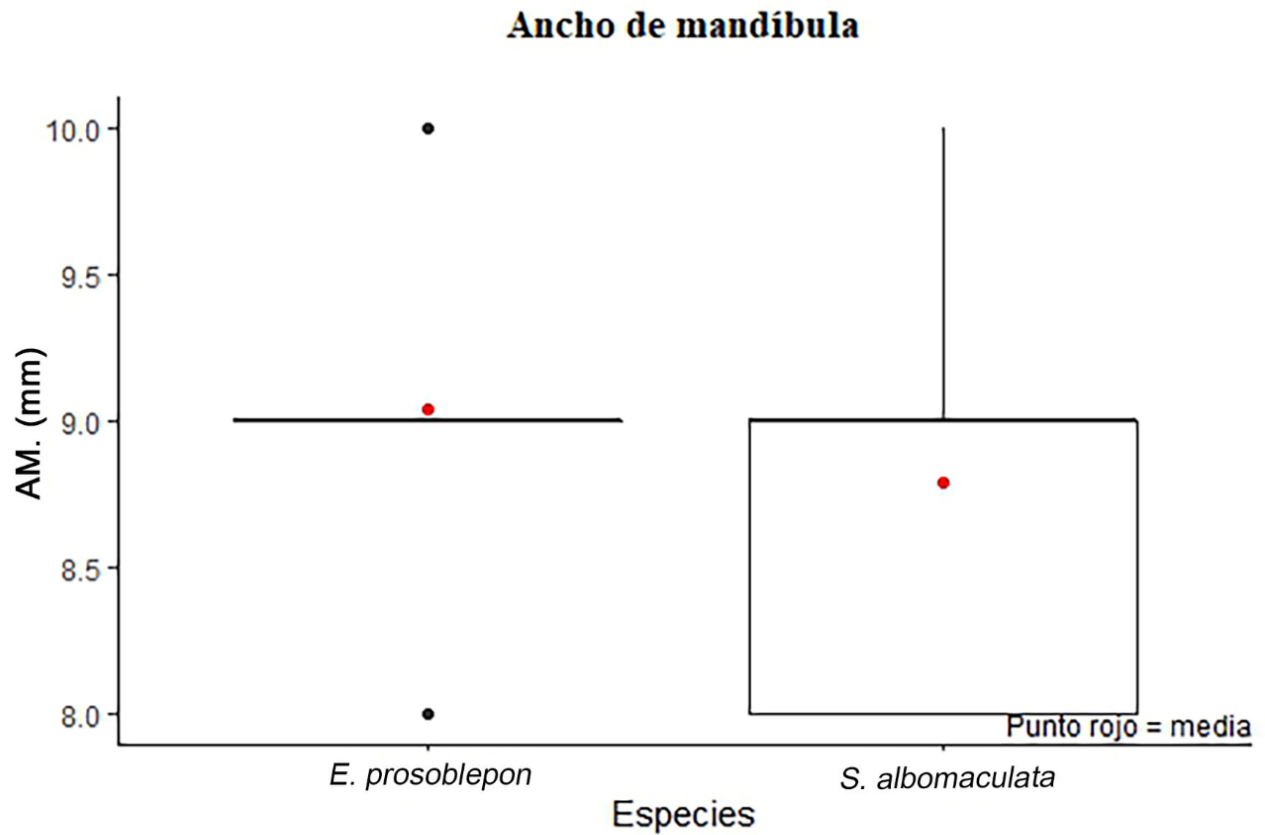


Figura 8. Gráfico de cajas del ancho de la mandíbula de *E. prosoblepon* y *S. albomaculata*. Existen diferencias significativas entre el ancho de la mandíbula de estas dos especies, siendo la mandíbula de *E. prosoblepon* ligeramente más ancha que *S. albomaculata*.

Correlaciones entre medidas corporales.

Las relaciones entre la longitud hocico-cloaca y en ancho de la mandíbula resultó ser positiva y moderada para ambas especies, siendo de $r_s = 0.43$ ($n = 51$) en *E. prosoblepon* (Figura 9) y $r_s = 0.46$ ($n = 43$) en *S. albomaculata* (Figura 10), por lo que podemos deducir que el tamaño de la mandíbula, aunque sí tiene cierta relación con la longitud hocico cloaca en estas dos especies.

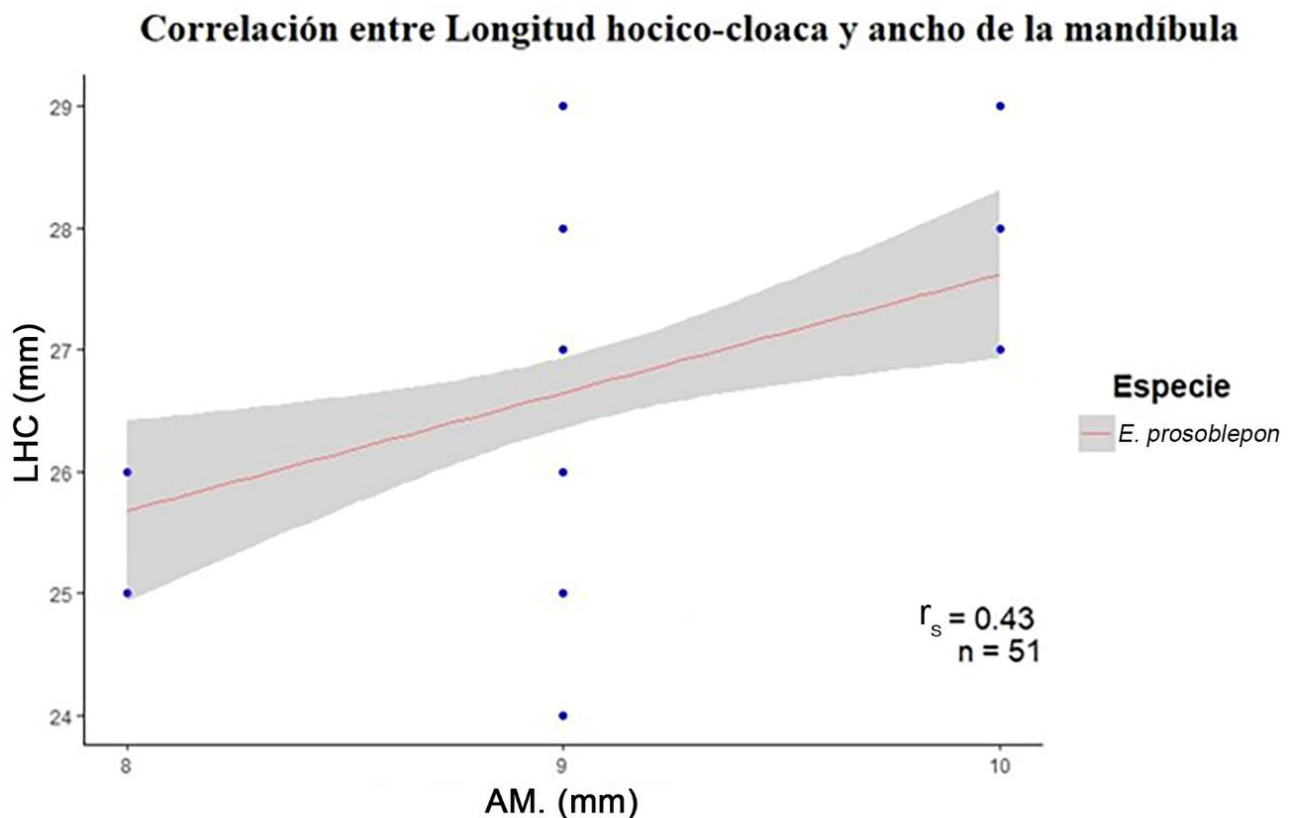


Figura 9. Correlación entre la longitud hocico-cloaca y el ancho mandibular, según la Rho de Spearman, muestra una correlación positiva y moderada para *E. prosoblepon*.

Correlación entre Longitud hocico-cloaca y ancho de la mandíbula

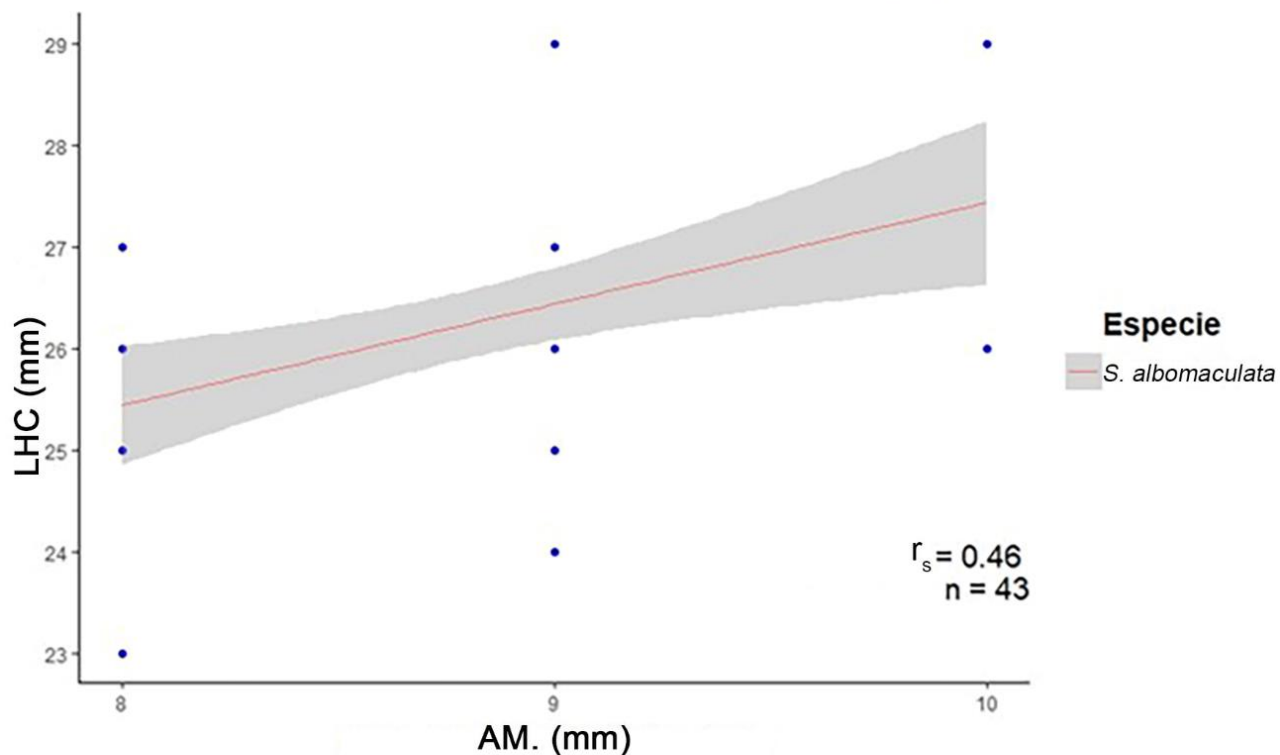


Figura 10. Correlación entre la longitud hocico-cloaca y el ancho mandibular, según la Rho de Spearman, muestra una correlación positiva y moderada para *S. albomaculata*.

Correlación entre el ancho mandibular y largo de las presas

Sachatamia albomaculata parece no presentar una correlación entre el ancho de la mandíbula y el tamaño de las presas, pero hay que tomar en consideración que el número de presas encontrados enteros en esta especie fue muy bajo ($n = 7$). *E. prosoblepon*, por otro lado, mostró una correlación inversa y muy débil ($r_s = -0.11$, $n = 21$ presas) entre el ancho mandibular y el tamaño de las presas, por lo que no debería considerarse que existan relaciones entre estas dos variables.

Correlación entre número de presas-tamaño del depredador.

Según los resultados de las pruebas Rho de Spearman, parece no haber relación alguna entre la longitud hocico-cloaca, ni ancho de la mandíbula, con la cantidad de presas consumidas por individuo, para ninguna de las dos especies. Los resultados fueron los siguientes:

Especie	Rho LHC - n de presas	Rho AM – n de presas
<i>E. prosoblepon</i>	-0.19	-0.20
<i>S. albomaculata</i>	-0.05	0.03

Tamaño de las presas.

Los tamaños de las presas fueron muy variables, teniendo, en *E. prosoblepon*, dimensiones desde 1.4 mm hasta los 14.6 mm y en *S. albomaculata* desde 1.9 mm hasta 5 mm. Teniendo una media de 5.5 mm para *E. prosoblepon* y 3.2 mm para *S. albomaculata* (Cuadro 1) (Figura 11).

Cuadro 1. Longitud de presas consumidas por *E. prosoblepon* y *S. albomaculata*.

<i>E. prosoblepon</i>		<i>S. albomaculata</i>	
Familia	Longitud (mm)	Familia	Longitud (mm)
Tachinidae	14.6	Brachycera	5
Anyphaenidae	12.8	Araneae	4.15
Lepidoptera (Larva)	9.84	Ptilodactylidae	4
Gryllidae	9.8	Chrysomelidae	2.6
Auchenorrhyncha	9.2	Araneae	2.43
Formicidae	7.5	Linyphiidae	2.1
Cercopidae	6.4	Linyphiidae	1.9
Dolichopodidae	4.7		
Trichoptera	4.6		
Muscidae	4.4		
Cixiidae	4.2		
Mycetophilidae	4		
Linyphiidae	3.8		
Microlepidoptera	3.1		
Linyphiidae	2.9		
Tipulidae	2.8		
Linyphiidae	2.6		
Linyphiidae	2.4		
Linyphiidae	2.1		
Araneae	1.6		
Anthocoridae	1.4		

Longitud de las presas (en milímetros) consumidas por *E. prosoblepon* y *S. albomaculata*. Las longitudes están ordenadas en orden descendente.

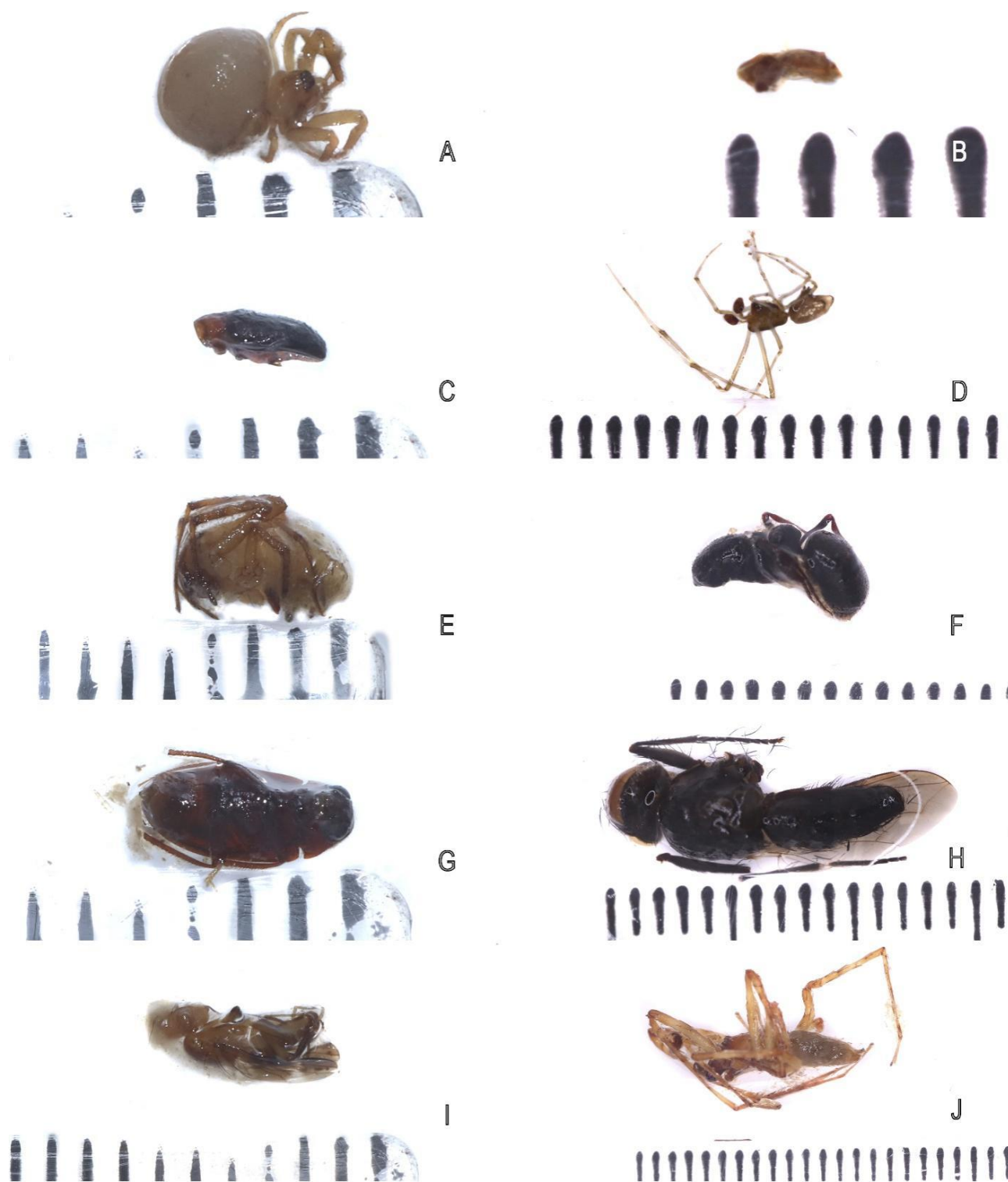


Figura 11. Presas consumidas por *S. albomaculata* se muestran a la izquierda (A, C, E, G, I) y las presas de *E. prosoblepon* a la derecha (B, D, F, H, J). L escala de la regla

en milímetros y se muestra el menor tamaño de presa encontrado en cada especie en la parte superior de la imagen (A, B) y el mayor tamaño en la parte inferior (I, J).

Dieta

Las presas pertenecían a nueve órdenes de artrópodos, en las clases Insecta y Arachnida. En *E. prosoblepon* se encontraron los órdenes Diptera, Araneae, Hemiptera, Orthoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Trichoptera, Coleoptera y Psocoptera, de los cuales Diptera y Araneae fueron los más comunes, con un 27% y 25% de, respectivamente, ambos órdenes constituyeron el 52% total del contenido estomacal. La composición de los órdenes de los cuales se alimenta *S. albomaculata* fue muy similar a *E. prosoblepon*, estando presentes ocho de los nueve órdenes que se encontraron en esta última: Diptera, Araneae, Hemiptera, Orthoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Trichoptera, Coleoptera, además de Blattodea (no encontrado en *E. prosoblepon*) y no se encontró el orden Psocoptera que sí estaba presente en *E. prosoblepon*. Los órdenes con mayor porcentaje de presencia en la dieta de *S. albomaculata*, al igual que en *E. prosoblepon*, fueron los órdenes Diptera y Araneae, con una representación del 25% de ambos órdenes en *S. albomaculata*, lo que representó el 50% del contenido estomacal encontrado en esta especie (Figuras 12 y 13).

Porcentaje de los órdenes consumidos por *E. prosoblepon*

100% equivale a 51 presas

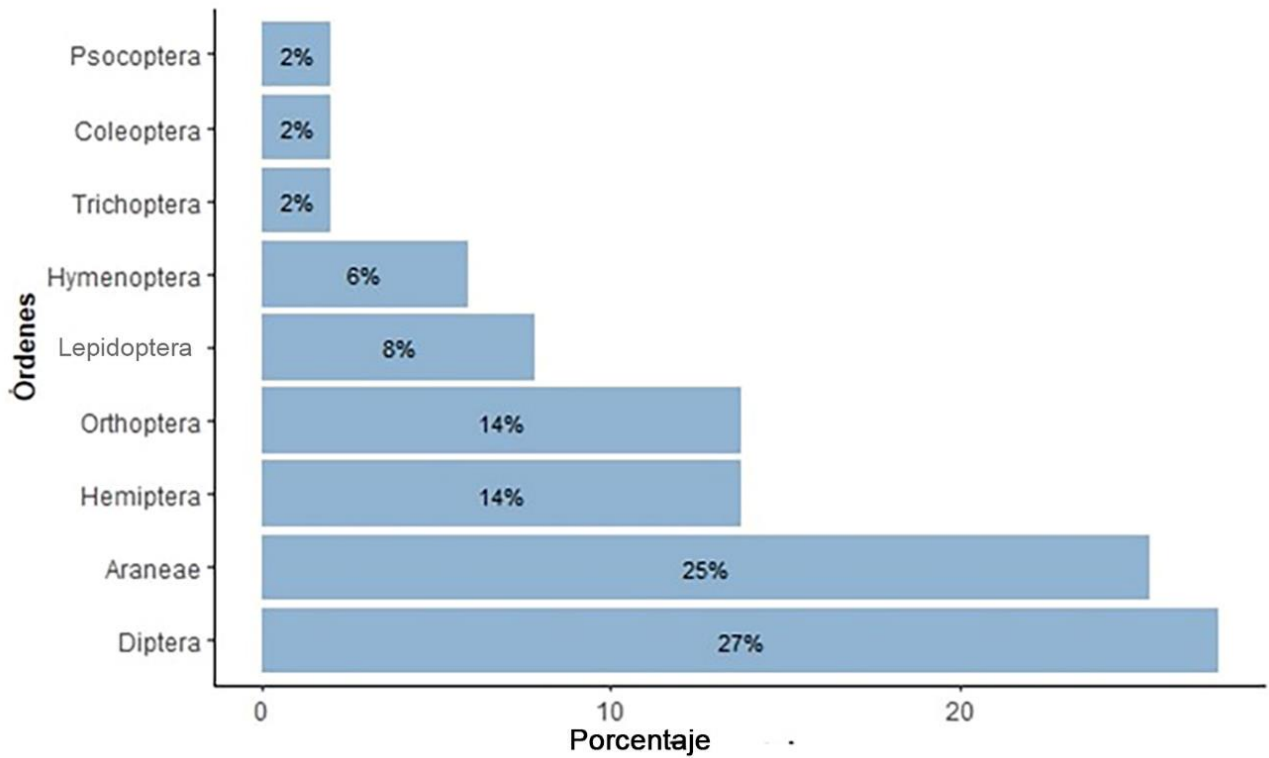


Figura 12. Se muestran los porcentajes de los órdenes de artrópodos consumidos por *E. prosoblepon*, siendo los más comunes Araneae y Diptera y los menos representados Psocoptera, Coleoptera y Trichoptera

Porcentaje de los órdenes consumidos por *S. albomaculata*

100% equivale a 48 presas

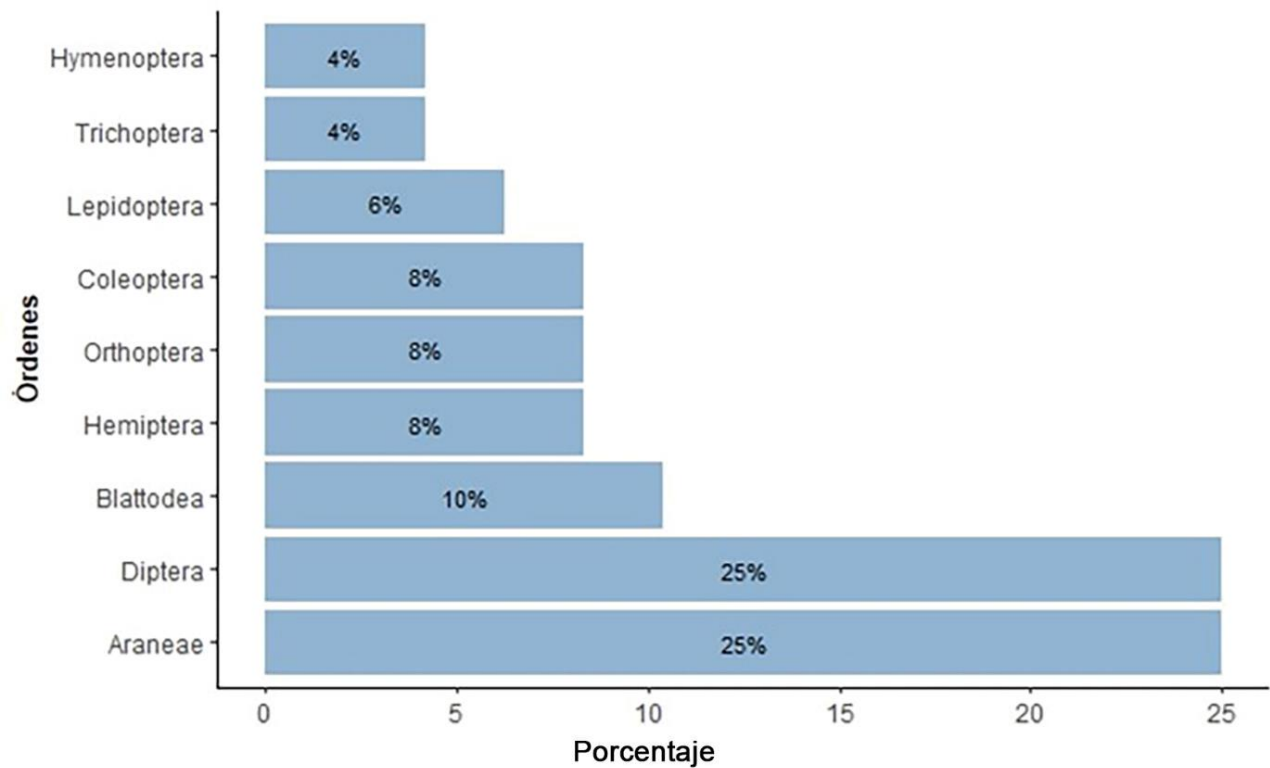


Figura 13. Se muestran los porcentajes de los órdenes de artrópodos consumidos por *S. albomaculata*, siendo los más comunes Diptera y Araneae y los menos representados Hymenoptera y Trichoptera.

Familias de presas

En los 27 machos de *E. prosoblepon* que tenían contenido estomacal se encontraron 26 familias de presas; mientras que, en los 19 machos con contenido estomacal de *S. albomaculata* se hallaron 18 familias de presas. Para estandarizar la riqueza de familias que estarían presentes en ambas especies, se realizó una curva de acumulación de familias, contando cada individuo que contenía ítems de presas, igualando ambas especies a 100 individuos mediante rarefacción. La rarefacción de la curva de acumulación de familias revela que, de ser muestreados 100 individuos, los resultados indicarían que tanto *E. prosoblepon*, como *S. albomaculata*, se estarían alimentando de aproximadamente 40 familias, además de alcanzar la asíntota, al menos en *E. prosoblepon* (Figura 14).

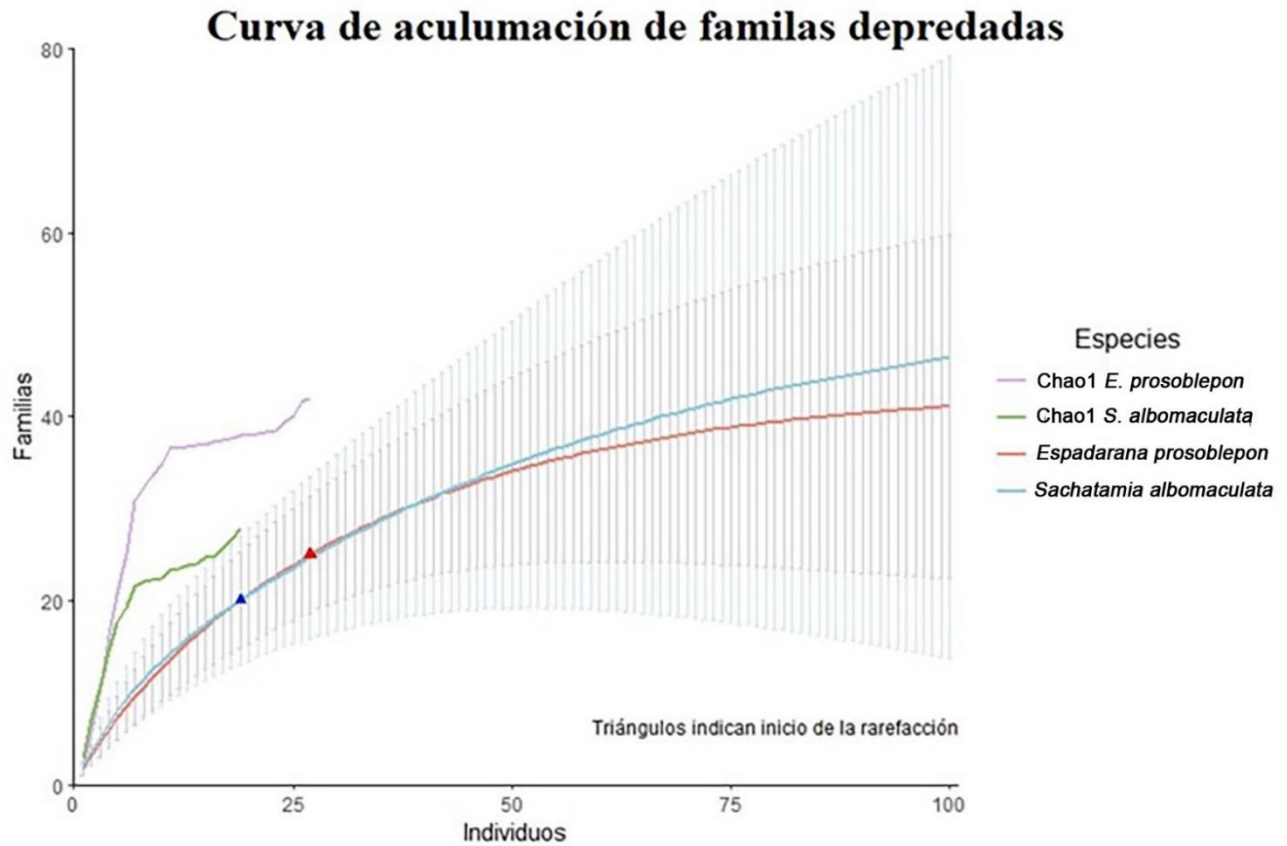


Figura 14. Curva de acumulación con rarefacción de familias depredadas por *E. prosoblepon* y *S. albomaculata*. Las líneas delgadas en azul y rojo muestran los valores obtenidos con el número de individuos que contenían presas (27 de *E. prosoblepon* y 19 de *S. albomaculata*). Los puntos representan el límite entre los valores obtenidos de los individuos con presas y los valores obtenidos con rarefacción, este último está representado con líneas gruesas en azul y rojo. Las líneas verticales representan la desviación estándar con 95% de confianza.

Porcentaje de las familias que conforman la dieta

Se obtuvieron 26 familias de artrópodos que conforman la dieta de *E. prosoblepon* y 18 familias en *S. albomaculata*. Entre ambas especies, se encontraron 33 familias que conforman su dieta. Las familias de las presas más representativas en *E. prosoblepon* fueron una familia sin determinar del orden Araneae y las familias Gryllidae, Lymniphidae, Formicidae y el orden Lepidoptera, las cuales en conjunto conformaron el 45% de las familias de las presas. Mientras que, en *S. albomaculata* las familias más representativas fueron la familia sin determinar del orden Araneae, una familia sin determinar del suborden Brachycera (Diptera), la familia Gryllidae y al menos una familia en el orden Lepidoptera, las cuales en conjunto representan el 54% de las familias de las presas. En ambas especies, existen más de 10 familias que se encontraron en porcentajes muy bajos en cuanto a la composición de sus dietas (Cuadro 2).

Cuadro 2. Número de presas por taxón y su porcentaje en la dieta de *E. prosoblepon* y *S. albomaculata*

Taxon	Número de presas por especie		Porcentajes en la dieta	
	<i>E. prosoblepon</i>	<i>S. albomaculata</i>	% <i>E. prosoblepon</i>	% <i>S. albomaculata</i>
Araneae*	6	10	11.8	20.8
Brachycera*	2	10	3.9	20.8
Gryllidae	6	4	11.8	8.3
Lyniiphidae	5	2	9.8	4.2
Lepidoptera*	3	3	5.9	6.3
Formicidae	3	1	5.9	2.1
Heteroptera	2	2	3.9	4.2
Blattellidae	0	2	0	4.2
Trichoptera*	1	2	2	4.2
Dolichopodidae	2	0	3.9	0
Blattodea	0	3	0	6.3
Cercopidae	1	1	2	2.1
Nematocera	2	1	3.9	2.1
Mycetophilidae	2	0	3.9	0
Tipulidae	2	0	3.9	0
Muscidae	2	0	3.9	0
Microlepidoptera	1	0	2	0
Salticidae	1	0	2	0
Ptilodactylidae	0	1	0	2.1
Ichneumonoidea	0	1	0	2.1
Crysmelidae	1	1	2	2.1
Cleridae	0	2	0	4.2
Anyphaenidae	1	0	2	0
Psocoptera	1	0	2	0
Cixiidae	1	0	2	0
Tingidae	1	0	2	0
Orthoptera	1	0	2	0
Anthocoridae	1	0	2	0
Cecidomyiidae	1	0	2	0
Tachinidae	1	0	2	0
Nogodinidae	1	0	2	0
Psychodidae	0	1	0	2.1
Cicadellidae	0	1	0	2.1

Se muestra el número de presas de cada familia u orden que fueron encontradas en las dos especies de ranas, con el porcentaje que cada familia representó para la dieta. En los taxones, en negrita se marcan las familias con mayor porcentaje en la dieta, y el asterisco indica los órdenes o subórdenes a los cuales pertenecían las familias no determinadas.

Diversidad de familias de las presas en la dieta

El índice de diversidad de Shannon-Weaver revela, para las presas de *E. prosoblepon*, una diversidad de 2.99, lo que se puede considerar como una diversidad media, muy cercana a alta (3.0). la diversidad de presas consumidas por *S. albomaculata* según este mismo índice de diversidad es de 2.47, lo que se considera una diversidad media (Shannon y Weaver, 1949)

Similitud en la composición de las familias de las presas en la dieta

Los índices de similitud Sorensen y Bray Curtis muestran que la similitud de las familias de las presas en la dieta de estas dos especies de ranas es del 48% y 46% respectivamente; por lo que, se considera que la similitud de la dieta de estas dos especies es baja según el índice de Jaccard, mientras que los índices de Sorensen y Bray Curtis sugieren que la dieta de ambas especies es medianamente similar.

Mediante los resultados del análisis de similitud (ANOSIM) de las familias de las presas, utilizando al estimador de similitud de Bray Curtis, se demostró que no existen diferencias significativas en la composición de la dieta de ambas especies ($R = -0.02$, $p = 0.90 > 0.05$). El resultado de $R = -0.02$, al estar muy alejado de 1, indica que estos

dos grupos no se encuentran separados entre sí en base a nuestros datos, es decir, no existe diferencia entre la dieta de estas dos especies; además, al ser negativa, indica que existe mayor similitud entre grupos que dentro de los mismos grupos (Clarke 1993). El análisis de porcentajes de similitud (SIMPER) muestra a las familias que más contribuyen a la disimilitud entre grupos, siendo las familias del orden Araneae, Gryllidae, el orden Lepidoptera y el suborden Brachycera las que fueron los grupos más comunes en la dieta, pero las tres juntas solamente constituyeron el 38.04 % de la disimilitud, demostrando que no existe una gran diferencia entre grupos (Cuadro 3).

**Cuadro 3. Análisis SIMPER para las presas de *E. prosoblepon* y
*S. albomaculata***

Taxon	Porcentaje de disimilitud	Contribución %	Acumulativo %
Araneae*	13.09	13.99	13.99
Gryllidae	8.852	9.457	23.45
Lepidoptera*	6.864	7.332	30.78
Brachycera*	6.796	7.261	38.04
Lyniiphidae	4.948	5.286	43.32
Ptilodactylidae	4.359	4.657	47.98
Formicidae	4.296	4.589	52.57
Auchenorrhyncha	4.135	4.418	56.99
Blattellidae	2.871	3.067	60.06
Crysmelidea	2.798	2.989	63.04
trichoptera	2.664	2.846	65.89
Muscidae	2.503	2.674	68.56
Blattodea	2.301	2.458	71.02
Cercopidae	2.151	2.298	73.32
Mycetophilidae	2.079	2.221	75.54
Ichneumonoidea	1.98	2.115	77.66
Tipulidae	1.896	2.025	79.68
Dolichopodidae	1.896	2.025	81.71
Cleridae	1.781	1.903	83.61
Nematocera	1.558	1.664	85.27
Orthoptera	1.339	1.43	86.7
Tachinidae	1.339	1.43	88.13
Salticidae	1.339	1.43	89.56
Tingidae	1.143	1.221	90.79
Anyphaenidae	0.9478	1.013	91.8
Psocoptera	0.9478	1.013	92.81
Microlepidoptera	0.9478	1.013	93.82
Cecidomyiidae	0.9478	1.013	94.84
Anthocoridae	0.9478	1.013	95.85
Psychodidae	0.8905	0.9513	96.8
Cicadellidae	0.8905	0.9513	97.75
Nematocera	0.755	0.8065	98.56
Cixiidae	0.7404	0.7909	99.35
Nogodinidae	0.61	0.6517	100

Datos de disimilitud obtenidos a partir del análisis SIMPER que muestra el porcentaje de disimilitud por grupo, los grupos que más contribuyen a la disimilitud en la dieta de *E. prosoblepon* y *S. albomaculata* y el porcentaje acumulativo. El asterisco indica los órdenes o subórdenes a los cuales pertenecían algunas de las familias no determinadas.

DISCUSIÓN

Existen numerosos estudios en los que se busca conocer la dieta de distintas especies de anuros del neotrópico. Dependiendo de las especies con las que se trabaje, el hábitat o incluso temporada del año, es posible encontrar distintos porcentajes de tipos de presas en el contenido estomacal de las especies de ranas (Toft, 1980; Toft, 1981; Donnelly, 1991; Ovaska, 1991; Mahan y Johnson, 2007; Pertel et al., 2010; Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011; Astwood-Romero et al., 2016; Luría-Manzano y Ramírez-Bautista, 2019; McElroy y Donoso, 2019); lo cual, muy seguramente están relacionados con el comportamiento que tengan a la hora de seleccionar alimentos, ya sean depredadores activos en busca de sus presas o depredadores que se sientan y esperan a que pasen sus presas (Toft, 1980). En este trabajo, los porcentajes de individuos de ranas que tenían contenido estomacal (56.9% en *E. prosoblepon* y 44.2% en *S. albomaculata*) son considerados como bajos al compararlo con los encontrados en otros trabajos (Donnelly, 1991; Ovaska, 1991; Mahan y Johnson, 2007; Pertel et al., 2010; Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011; Astwood-Romero et al., 2016), en los que los porcentajes de contenido estomacal superaban el 70%. Sin embargo, Astwood-Romero et al. (2016) también evaluó los distintos porcentajes de estómagos con presas de distintas especies de una misma región y temporada del año, obteniendo resultados muy variables dependiendo de las especies, pero siendo de

manera general las especies de hábitos arborícolas las que presentaban los porcentajes más bajos de estómagos con presas, entre ellas, una especie de la familia Centrolenidae, con 56.25% de estómagos con presas, el cual es un porcentaje muy similar a los obtenidos en esta investigación.

Los anuros, al ser animales anfibios que dependen de la humedad, pueden incrementar su actividad de alimentación y reproducción durante o después de las lluvias, cuando la humedad ambiental relativa es más elevada (Wells, 2007; Touchon y Warkentin, 2009; Pérez-Castillo y Medina-Rangel, 2018). Una de las causas que pudieron haber influenciado en las variaciones observadas en cuanto al número de individuos encontrados en las expediciones fue la precipitación, debido a que dependíamos de este factor ambiental para poder encontrar más individuos, llegando a observar que en los días que más llovía, o incluso si llovía durante el período en los que se realizaban los muestreos, estas especies se mantenían más activas y encontrábamos más individuos, e incluso, un mayor porcentaje de éstos con contenido estomacal. Las expediciones en las que tuvimos precipitaciones horas antes o durante el muestreo fueron las expediciones de julio, noviembre y diciembre, siendo más notable las variaciones en las actividades de *E. prosoblepon*. Además de los factores ambientales, el comportamiento que observamos en *S. albomaculata* de tener un periodo de actividad reproductiva que es muy evidente durante aproximadamente las primeras horas de las noches; lo cual hacía difícil encontrar individuos de esta especie; ya que, nuestro muestreo iniciaba aproximadamente a las 8:00 p.m. para que las ranas tuviesen tiempo suficiente de alimentarse y evitar la captura de individuos con estómagos vacíos. Sin embargo, al iniciar nuestro muestreo, esta especie había

disminuido drásticamente su actividad y solo unos pocos machos se mantenían activos a lo largo de las quebradas.

En cuanto a las medidas corporales, la media obtenida para la longitud hocico-cloaca de *Espadarana prosoblepon* (i.e., 26.7 mm) es comparable con la medida indicadas, en fuentes bibliográficas, para los machos de esta especie en otras poblaciones, teniendo un rango de 23.2-27.5 mm a lo largo de su distribución (Khöller, 2008, Leenders, 2016; Guayasamin et al., 2020); sin embargo, la media de los machos de *S. albomaculata* del Parque Nacional General de División Omar Torrijos Herrera (i.e., 26.2 mm) caen en un rango intermedio, siendo entre la longitud hocico-cloaca ligeramente mayor para Centroamérica (i.e., 29-30 mm) (Köhler 2008; Leenders, 2016) y la media para los individuos de Sudamérica (i.e., 22.1-24.7 mm) que es menor (Guayasamin et al., 2009; Guayasamin et al., 2020). Anteriormente, Guayasamin et al. (2009) ha sugerido que se necesita un estudio más profundo de las variaciones morfológicas, acústicas y genéticas de *Sachatamia albomaculata* a lo largo de su distribución, ya que se han observado variaciones morfológicas notables. Las pruebas U de Mann-Whitney realizadas para la longitud hocico-cloaca y para el ancho mandibular/longitud hocico-cloaca demuestran que no existen diferencias en la longitud hocico cloaca, ni entre ancho mandibular/longitud hocico-cloaca, de estas dos especies. No obstante, existen diferencias significativas en en el ancho mandibular, teniendo *E. prosoblepon* la mandíbula ligeramente más ancha que *S. albomaculata*. Como ha sido sugerido anteriormente para otras especies de anuros (Duellman y Trueb, 1986; Siquiera et al., 2006), aquellas especies con mandíbulas más anchas en relación con otras de mandíbulas estrechas podrían consumir presas más grandes, en este sentido, *E.*

prosoblepon, que resultó tener la mandíbula ligeramente más ancha que *S. albomaculata*, podría consumir presas relativamente más grandes que las consumidas por esta última, lo cual puede presentarse como una ventaja de *E. prosoblepon* ante *S. albomaculata*, tomando en consideración que los anuros suelen ingerir a sus presas enteras (Siqueira et al., 2006). Sin embargo, el bajo porcentaje de presas enteras y la gran cantidad de partes de los artrópodos en los estómagos de ambas especies, aunque más notable en *S. albomaculata*, podría indicarnos que estas especies no solo tragan presas enteras, sino que puede ayudarse con sus patas y dientes vomerinos para partir a sus presas. Otra posible respuesta a estos hechos puede encontrarse en la interacción depredador, presa, en la que la presa lograra escapar, pero perdiendo miembros en el proceso, los cuales eran devorados por las ranas, y nosotros solamente encontraríamos estas piezas al realizar el lavado estomacal.

Con respecto a la correlación existente en estas dos especies entre la longitud hocico-cloaca y el ancho de la mandíbula, obtuvimos los resultados esperados con una correlación positiva, pero moderada, siendo una correlación fuerte lo que se ha observado en otras especies de anuros (Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011). Entre el ancho de la mandíbula y el largo de las presas tampoco se encontró alguna relación en ninguna de las dos especies, siendo la correlación que se esperaría que entre más ancha la mandíbula, más grandes las presas consumidas (Toft, 1980; Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011). Sin embargo, nuestro muestreo se basó solamente en las longitudes corporales de los machos adultos de estas dos especies de ranas de cristal, y es mucho más notable esta correlación cuando se toman todas las medidas disponibles dentro de una población, incluyendo a los machos adultos,

juveniles y hembras, ya que es sabido que existen cambios ontogénicos en la dieta de algunos anuros. También es notable que exista esta correlación cuando se toman y analizan diferentes especies, lejanamente emparentadas, dentro de una misma comunidad (Toft, 1980; Donnelly, 1991; Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011). De igual manera, nuestros resultados demuestran que no existe una correlación entre el tamaño del depredador y la cantidad de presas consumidas; sin embargo, igualmente solo obtuvimos datos de machos adultos de estas dos especies. Lo que se esperaría es que los individuos pequeños se alimenten de un mayor número de presas, pero más pequeñas que las consumidas por individuos de mayor talla (Woolbright y Stewart, 1987; Duellman y Lizana, 1994; Maneyro et al. 2004; Martínez-Coronel y Pérez-Gutiérrez, 2011). En los anuros, estas relaciones entre el ancho de mandíbula-tamaño de la presa y la longitud hocico-cloaca, si se toman solamente de adultos, puede ser variable en cuanto a la proporción del ancho mandibular con respecto al cuerpo dependiendo de las preferencias alimenticias del depredador; ya que, aquellas especies que se especializan en hormigas o termitas suelen alimentarse de una gran cantidad de individuos pequeños, y algunas de estas especies de ranas no son necesariamente de tamaño pequeño, mientras que otros grupos de anuros se pueden alimentar de pocas presas de gran tamaño, en este sentido, las ranas que se alimentan de presas pequeñas suelen tener el ancho mandibular estrecho en relación con su cuerpo, y las especies que se alimentan de presas de mayor tamaño tendrán el ancho mandibular mayor en relación con su cuerpo que aquellas que se alimentan de presas pequeñas (Toft, 1980a; Toft, 1981, Wells, 2007).

El escaso número de presas completas en los contenidos estomacales de *S. albomaculata* nos impide realizar alguna prueba para determinar si existen diferencias en el tamaño de las presas consumidas por *E. prosoblepon* y *S. albomaculata*. No obstante, con la información disponible, *E. prosoblepon* parece ingerir presas enteras más grandes que *S. albomaculata*, siendo la talla máxima de presa consumida por *E. prosoblepon* los 14.6 mm, mientras que la talla máxima de presa entera encontrada en *S. albomaculata* son los 5 mm.

La dieta de estas dos especies de ranas de cristal parece estar conformada solamente por artrópodos de las clases Insecta y Arachnida de los cuales 26 familias se encontraron en *E. prosoblepon* y 18 familias en *S. albomaculata*. Sin embargo, la curva de acumulación de familias revela que la asíntota se alcanzaría cerca de las 40 familias en ambas especies, pero para llegar a esta cantidad, sería necesario obtener el contenido estomacal de aproximadamente 80 individuos. Adicionalmente, al considerar que cerca del 50% de los individuos contenían presas en sus estómagos, sería necesario procesar 160 individuos de cada especie. La cantidad de familias presentes encontradas en la dieta de *Sachatamia albomaculata* (18) y *E. prosoblepon* (26) podría revelar que estas dos especies tienen una dieta generalista, tal como numerosos estudios de vertebrados insectívoros en los que se ve una amplia variedad de presas han supuesto lo mismo (Hamilton, 1948; Smith, 1950; Klimstra y Meyers, 1965; Oplinger, 1967; Blackith y Speight, 1974; Boomsma y Arntzen, 1985; Licht, 1986), y al igual que en este estudio, no presentan ninguna medida de las presas disponibles en el entorno. Las especies de anuros que se consideran generalistas presumiblemente se alimentarán de toda presa que encuentren y quepa en su boca;

además, las especies consideradas generalistas deben presentar en su dieta una proporción similar de individuos presas de las distintas familias u órdenes a las encontradas en el medio donde habitan (Toft, 1980; Simon y Toft, 1991). *Espadarana prosoblepon* y *Sachatamia albomaculata* parecen tener una dieta generalista con cierto grado de preferencia, lo cual no es tan notable si se observan solamente las familias. Sin embargo, si observamos los nueve órdenes presentes en su dieta, vemos que ambas especies tienen una gran proporción de presas de Diptera y Araneae, ya que solamente estos dos órdenes conforman aproximadamente el 50% de la dieta en ambas especies, consumiendo en pequeños porcentajes los otros siete órdenes. Se ha demostrado que inclusive aquellas especies reconocidas como especialistas en hormigas, termitas o ácaros pueden consumir otro tipo de presas si están a su disposición, o si el grupo del que suelen alimentarse escasea, pero siempre lo harán en proporciones menores que las presas preferidas (Toft, 1980a; Toft, 1980b; Donnelly, 1991; Simon y Toft 1991; McElroy y Donoso 2019).

Este alto porcentaje de Diptera y Araneae puede tener dos significados. El primero es que estas dos especies seleccionan estos órdenes por preferencia o, el segundo, que estos dos órdenes están en mayor proporción en el medio que el resto de las presas. De acuerdo con la escasa información que se tiene acerca de la dieta de las ranas de cristal, se sabe que la especie *Rulyrana flavopunctata*, de Sudamérica, parece tener cierto grado de selectividad hacia Hymenoptera el cual conformaba el 45% de la dieta; sin embargo, los autores no pudieron concluir si en realidad existía especialidad hacia este grupo por la falta de datos de las presas en el ambiente (Astwood-Romero et al., 2016). La especie *Hyalinobatrachium tatayoi*, de Centroamérica, muestra cierto grado

de selección hacia Hemiptera y Orthoptera, que juntos conformaban cerca del 50% de la dieta, consumiendo estos órdenes de insectos en una mayor proporción a su abundancia presente en el hábitat, es decir, las preferían ante otras presas; mientras que a otros órdenes, como Coleoptera, los evitaban apreciablemente (Luría-Manzano y Ramírez-Bautista, 2019). No obstante, estos grupos de insectos no estuvieron representados por números importantes en la dieta de *E. prosoblepon* y *S. albomaculata*. Estos dos estudios, más los resultados de nuestro trabajo, sugieren que las ranas de cristal no son especies estrictamente generalistas que devoran todo aquello que les cabe en la boca (Toft, 1980; Simon y Toft, 1991). Se cree que la disponibilidad de las presas en el medio es uno de los factores más importantes que determinarán la composición de la dieta (Labanick, 1976) y que la abundancia de las presas varía de acuerdo con el microhábitat y la estación del año en la que se encuentren (Toft, 1980a; Toft, 1980b). Incluso, la disponibilidad de presas puede variar diaria o espacialmente, dependiendo de las condiciones climáticas, y las ranas responderán a las fluctuaciones naturales en el tamaño de las poblaciones de sus presas (Donnelly, 1991). Adicionalmente, es muy probable que exista cierto grado de diferencias en la composición de la dieta entre machos, hembras y juveniles (Donnelly, 1991; Wells, 2007). Es conocido que algunas especies de ranas de cristal mantienen sitios de percha desde donde llaman a las hembras y pasan gran parte de su tiempo defendiendo estos territorios, inclusive entrando en combates para defender estos puestos de llamado (McDiarmid y Adler, 1974; Duellman y Savitzky, 1976; Jacobson, 1985; Cadle y McDiarmid, 1990; Restrepo-Toro, 1996; Bolívar et al., 1999; Savage, 2002; Guayasamín y Barrio-Amorós, 2005; Kubicki, 2007; Rojas-Runjaic y Cabello, 2011; Dautel et al., 2011; Hutter et al., 2013; Fernandes et al., 2018; Barría et al., 2023);

por lo que, es posible que los machos de estas dos especies sean depredadores que se sientan y esperan. Este tipo de depredadores suelen presentar un bajo número de presas por individuo, se alimentan de presas de cuerpo blando y fáciles de digerir (Toft, 1980a; Wells; 2007; Luría-Manzano y Ramírez-Bautista, 2019), situaciones similares a lo encontrado en *E. prosoblepon* y *S. albomaculata*, al ser de los órdenes Diptera y Araneae las familias más consumidas, y al encontrarse un máximo de 7 presas por individuo.

No encontramos diferencias significativas en la composición de la dieta de *E. prosoblepon* y *S. albomaculata*, tal como sugieren otros estudios. Parece ser una regla general que aquellas especies de proporciones corporales similares y que se encuentran de manera sintópica en el hábitat, ya sean especies de hojarasca o estrictamente arborícolas, no tengan diferencias significativas en la composición de su dieta (Toft, 1980; Toft, 1981; Juncá y Eterovick, 2007; Luría-Manzano y Ramírez-Bautista, 2019); ya que, como se ha mencionado anteriormente, las ranas dependen de la disponibilidad de sus presas y fluctuaciones de éstas en el medio (Labanick, 1976; Donnelly, 1991). Estas dos especies se superponen en macrohábitat (arroyos) y microhábitat (altura de la percha) (Schoener 1974); por lo que, también, es de esperarse que existan competencia por territorio y presas entre estas dos especies.

CONCLUSIONES

Las especies simpátricas de ranas de cristal *E. prosoblepon* y *S. albomaculata* presentan características morfológicas muy similares en el Parque Nacional General

de División Omar Torrijos Herrera (El Copé) y su dieta está basada completamente de artrópodos.

La dieta de estas dos especies de ranas de cristal está conformada principalmente de 9 órdenes de artrópodos, observándose similitudes en 8 de estos órdenes. Encontramos 26 familias presentes en la dieta de *E. prosoblepon* y 18 en *S. albomaculata*. Ambas parecen ser especies generalistas, con cierto grado de selectividad hacia Diptera y Araneae; sin embargo, a falta de datos sobre las presas disponibles en su medio nos impide asegurar esta suposición.

No existe diferencia significativa en la dieta de entre los machos de ambas especies; por lo que, parece que especies sintópicas con características morfológicas muy similares se están alimentando de las mismas presas que están disponibles en su hábitat durante los meses y temporadas del año.

RECOMENDACIONES

Para estudios futuros sobre la alimentación de ranas de cristal, sería necesario: (1) invertir más horas de muestreo para obtener por lo menos unos 80 estómagos con presas para obtener mejores resultados, (2) sería apropiado realizar un estudio en el cual se incluyeran a las hembras de ambas especies, (3) tomar en consideración el peso de las presas para determinar el valor de importancia de los grupos de presas, es decir, para estimar la contribución de cada categoría de presa en la dieta, y (4)

muestrear los artrópodos disponibles como presas en el medio para determinar si trata de especies generalistas o especialistas en su dieta.

.

LITERATURA CITADA

ALVARADO, J. 2012. La herpetofauna de un bosque premontano: diversidad de anfibios y reptiles de El Rodeo. Escuela de Ciencias Biológicas Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. BRENESIA. 77. 251–270 pp.

AMPHIBIAWEB: Information on amphibian biology and conservation. [web application]. 2023. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Available: <https://amphibiaweb.org/>. (Accessed: 2023).

ASTWOOD-ROMERO, J., ÁLVAREZ-PERDOMO, N., PARRA-TORRES, M., ROJAS-PEÑA, J Y NIETO-VERA, M. 2016. Contenidos estomacales de especies de anuros en reservas naturales del municipio de Villavicencio, Meta, Colombia. Zoología. Caldasia .38 (1). 165–181 pp.

BARRERA-R., M. 1999. Estudio anatómico de cuatro especies de ranitas de cristal del género *Hyalinobatrachium* Ruiz y Lynch 1991. grupo fleishmanni. (Amphibia: Anura: Centrolenidae). Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas 23. 245–260 pp.

BARRÍA, E.A., ASHCROFT, J., DE GRACIA, A., BAULES, A., QUIROZ, M., MIRANDA, M., BATISTA. A. Y FUENTES, R. 2023. Agonistic behaviour in the White-spotted Glassfrog, *Sachatamia albomaculata* (Taylor, 1949), with a report of interspecific amplexus. Herpetology Notes 15. 71–74 pp.

BLACKITH, R.M. Y SPEIGHT, M.C.D. 1974. Food and feeding habits of the frog *Rana temporaria* in bogland habitats in the west of Ireland. Journal Proceedings of the Zoological Society of London 172. 67–79 pp.

BOLÍVAR-G., W., GRANT, T., OSORIO, L.A. 1999. Combat behavior in *Centrolene buckleyi* and other centrolenid frogs. Alytes 16. 77–83 pp.

BOOMSMA, J.J. Y ARNTZEN, J.W. 1985. Abundance, growth and feeding of natterjack toads (*Bufo calamita*) in a four year-old artificial habitat. Journal of Applied Ecology 22. 395–405 pp.

BOSCH, J. 2003. Nuevas amenazas para los anfibios: enfermedades emergentes. MUNIBE (Suplemento/Gehigarria) 16. 54–71 pp.

BRAY, J.R., CURTIS, J.T. 1957. An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. Ecological Monographs 27(4). 325–349 pp.

CADLE, J.E., MCDIARMID, R.W. 1990. Two new species of *Centrolenella* (Anura: Centrolenidae) from northwestern Peru. Proceedings of the Biological Society of Washington 103. 746–768 pp.

CARDOZO-URDANETA, A., SEÑARIS, C. 2012 (2010). Vocalización y biología reproductiva de las ranas de cristal *Hyalinobatrachium pallidum* y *Centrolene daidaleum* (Anura, Centrolenidae) en la sierra de Perijá, Venezuela. Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales 174. 87–105 pp.

CISNEROS-HEREDIA, D. Y MCDIARMID R. 2007. Revision of the characters of Centrolenidae (Amphibia: Anura: Athesphatanura), with comments on its taxonomy and the description of new taxa of glassfrogs. *Zootaxa*. 1572. 1–82 pp.

CLARKE, K.R. (1993). "Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure". *Austral Ecology* 18(1). 117–143 pp.

CLARKE, K.R. Y WARWICK, M. (1994a). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth: Natural Environmental Research Council, Plymouth Marine Laboratory.

CLARKE, K.R. Y WARWICK, M. (1994b). Similarity-based testing for community pattern: the two-way layout with no replication. *Marine Biology* 118.167–217 pp.

DA SILVA, H.R., DE BRITTO-PEREIRA M. C., Y CARAMASCHI U. 1989. Frugivory and seed dispersal by *Hyla truncata*, a Neotropical treefrog. *Copeia* 1989. 781–82 pp.

DAUTEL, N., SALGADO-MALDONADO, A.L., ABUZA, R., IMBA, H., GRIFFIN, K., GUAYASAMÍN, J.M. 2011. Advertisement and combat calls of the glass frog *Centrolene lynchi* (Anura: Centrolenidae), with notes on combat and reproductive behaviors. *Phyllomedusa* 10(1). 31–43 pp.

DAS, I., AND M. COE. 1994. Dental morphology and diet in anuran amphibians from south India. *Journal of Zoology* 233. 417–27 pp.

DAS, I. 1996. Folivory and seasonal changes in diet in *Rana hexadactyla* (Anura: Ranidae). *Journal of Zoology* 238: 785–794 pp.

DIRECCIÓN DE ÁREAS PROTEGIDAS Y VIDA SILVESTRE (2011). ANAM. Plan de Acción Para la Conservación de los Anfibios en Panamá. 5–23 pp.

DONNELLY, M. 1991. Feeding patterns of the Strawberry poison frog, *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae). *Copeia*. 3. 723–730 pp.

DUELLMAN, W.E., SAVITZKY, A.H. 1976. Aggressive behaviour in a centrolenid frog, with comments on territoriality in anurans. *Herpetologica* 32. 401–404.

DUELLMAN, W.E., 1978. The biology of an Equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Misc. publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas 65. 1–352 pp.

DUELLMAN, W.E. Y TRUEB, L. 1986. Biology of Amphibians. McGraw-Hill Book Company. Nueva York.

DUELLMAN, W.E. Y M. LIZANA. 1994. Biology of a sit-and-wait predator, the Leptodactylid frog *Ceratophrys cornuta*. *Herpetologica* 50. 51–64 pp.

DURÉ, M. 1999. Interrelaciones en los nichos tróficos de dos especies sintópicas de la familia Hylidae (Anura) en un área subtropical de Argentina. *Cuadernos de Herpetología*. 13 (1-2). 11–18 pp.

ESCALANTE-ESPINOSA, T. 2003. ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México. Elementos: Ciencia y Cultura. 52. 52–56 pp.

FERNANDES, I.Y., CÁNDIDO-JUNIOR, J.F., Y KAEFER, I.F. (2018): Combat behaviour in the glassfrog *Vitreorana uranoscopa* (Müller, 1924). Herpetology Notes 11. 671–673 pp.

GARCÍA-FERIA, L., BROUSSET, D., Y CERVANTES-OLIVARES, R. 2019. Factores Abióticos y Bióticos Determinantes Para la Presencia de *Batrachochytrium dendrobatidis* en Anfibios Mexicanos. Acta Zoológica Mexicana 35. 1–18 pp.

GARCÍA-PADRÓN L. 2019. Métodos para el estudio de la dieta en anfibios ¿Cuál es el más adecuado para las especies cubanas? Poeyana. Revista Cubana de Zoología 508. 28–33 pp.

GUAYASAMÍN, J.M., Y BARRIO-AMORÓS, C. 2005. Combat behavior in *Centrolene andinum* (Rivero, 1968) (Anura: Centrolenidae). Salamandra 41. 153–155 pp.

GUAYASAMIN, J., CISNEROS-HEREDIA, D., YÁÑEZ-MUÑOZ, M. Y BUSTAMANTE, M. 2006. Notes on geographic distribution. Amphibia, *Centrolenidae*, *Centrolene ilex*, *Centrolene litorale*, *Centrolene medemi*, *Cochranella albomaculata*, *Cochranella ametarsia*: Range extensions and new country records. Check List 2(1). 70–75 pp.

GUAYASAMIN, J., CASTROVIEJO-FISHER, S., TRUEB, L., AYARZAGÜENA, J., RADA, M. Y VILÀ C. 2009. Phylogenetic systematics of Glassfrogs (Amphibia: Centrolenidae) and their sister taxon *Allophryne ruthveni*. Zootaxa (2100). 1–97 pp.

GUAYASAMIN, J.M., CISNEROS-HEREDIA, D.F., MCDIARMID, R.W., PEÑA, P. Y HUTTER, C.R. 2020. Glassfrogs of Ecuador: Diversity, Evolution, and Conservation. Diversity 12(222). 1-285 pp.

HAMMER, Ø., HARPER, D.A.T. Y RYAN P.D. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica 4(1). 1–9.

HAMILTON, W.J. JR. 1948. The food and feeding behavior of the green frog *Rana clamitans* Latreille in New York state. Copeia 1948. 203– 209 pp.

HART, K.M., IVERSON, A. R., FUJISAKI, I., LAMONT, M. M., BUCKLIN, D., Y SHAVER, D.J. 2018. Sympatry or syntopy? Investigating drivers of distribution and co-occurrence for two imperiled sea turtle species in Gulf of Mexico neritic waters. Ecology and Evolution. 1–14 pp.

HUTTER, C.R., ESCOBAR-LASSO, S., ROJAS-MORALES, J.A., GUTIÉRREZCÁRDENAS, P.D., IMBA, H., Y GUAYASAMIN, J.M. 2013. The territoriality, vocalizations and aggressive interactions of the red-spotted glassfrog,

Nymphargus grandisonae, Cochran and Goin, 1970 (Anura: Centrolenidae). Journal of Natural History 47. 3011–3032 pp.

JACOBSON, S.K. (1985): Reproductive behavior and male mating success in two species of glass frogs (Centrolenidae). Herpetologica 41(4). 396–404 pp.

JUNCA, F.A., ETEROVICK, P.C., 2007. Feeding ecology of two sympatric species of Aromobatidae, *Allobates marchesianus* and *Anomaloglossus stepheni*, in central Amazon. Journal of Herpetology 41. 301–308 pp.

KLIMSTRA, W.D. Y MEYERS, C.W. 1965. foods of the toad *Bufo woodhousei fowleri* Hinckley. Transaction. Illinois Acadic of Science 5. 11–26 pp.

KÖHLER, G. 2011. Amphibians of Central America. Offenbach: Herpeton Verlag, Germany.

KOK, P. Y CASTROVIEJO-FISHER, S. 2008. Glassfrogs (Anura: Centrolenidae) of Kaieteur National Park, Guyana, with notes on the distribution and taxonomy of some species of the family in the Guiana Shield. Zootaxa (1680). 25–53 pp.

KUBICKI, B. (2007): Ranas de Vidrio de Costa Rica. Heredia, Costa Rica, Editorial INBio.

KUBICKI, B., BOLAÑOS, F., CHAVES, G., SOLÍS, F., IBÁÑEZ, R., COLOMA, L.A., RON, S.R., WILD, E., CISNEROS-HEREDIA, D.F. Y RENJIFO, J. 2010. *Espadarana prosoblepon*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010.

LABANICK, G.M. 1976. Prey availability, consumption and selection in the cricket frog, *Acris crepitans* (Amphibia, Anura, Hylidae). Journal of Herpetology 10. 293–298 pp.

LICHT, L.E. 1986. Food and feeding behavior of sympatric red-legged frogs, *Rana aurora* and spotted frog *Rana pretiosa* in southwestern British Columbia. The Canadian field-naturalist 100. 22–31 pp.

LIPS, K., BREM, F., BRENES, R., REEVE, J., ALFORD, R., VOYLES, J., CAREY, C., LIVO, L., PESSIER, A., Y COLLINS, J. 2006. Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a Neotropical amphibian community. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 103(9). 3165–3170.

LEENDERS, T. 2016. Amphibians of Cost Rica. A Field Guide. Comstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press, "A Zona Tropical publication".

LURÍA-MANZANO, R. Y RAMÍREZ-BAUTISTA, A. 2019. Dietary composition and selection in the stream-breeding anuran assemblage from a tropical wet forest in eastern Mexico. Acta Oecologica 98. 36–44 pp.

MAHAN, R. Y JOHNSON, J. 2007. Diet of the Gray Treefrog (*Hyla versicolor*) in relation to foraging site location. Journal of Herpetology 41(1). 16–23 pp.

MANEYRO, R., D. E. NAYA, I. DA ROSA, A. CANAVERO Y A. CAMARGO. 2004. Diet of the South American frog *Leptodactylus ocellatus* (Anura, Leptodactylidae) in Uruguay. *Iheringia, Série Zoológica* 94. 57–61 pp.

MARTÍNEZ-CORONEL, M. Y PÉREZ-GUTIÉRREZ, M. 2011. Composición de la dieta de *Craugastor lineatus* (Anura: Craugastoridae) de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 27(2). 215–230 pp.

MCDIARMID, R.W., Y ADLER, K. 1974. Notes on territorial and vocal behavior of neotropical frogs of the genus *Centrolenella*. *Herpetologica* 30. 75–78 pp.

MCELROY M.T. Y DONOSO D.A. 2019. Ant morphology mediates diet preference in a Neotropical toad (*Rhinella alata*). *Copeia* 107(3). 430–438 pp.

MENÉNDEZ-GUERRERO, P. 2001. Ecología trófica de la comunidad de anuros del Parque Nacional Yasuní en la Amazonía Ecuatoriana. Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. 1–173 pp.

OIE (Organización Mundial de Sanidad Animal). 2012. Manual Acuático de la OIE. Capítulo 2.1.1. Infección por *Batrachochytrium dendrobatidis*. 1–22 pp.

OPLINGER, C.S. 1967. Food habits and feeding activity of recently transformed and adult *Hyla crucifer crucifer*. *Herpetologica* 23. 209–217 pp.

OVASKA, K. 1991. Diet of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* (Leptodactylidae) in Barbados, West Indies. *Journal of Herpetology* 25(4). 486–488 pp.

PÉREZ-CASTILLO C.D. Y MEDINA-RANGEL G.F. 2018. Influencia de algunas variables ambientales sobre la abundancia relativa y características corporales de la rana de lluvia *Pristimantis renjiformis* (Lynch, 2000) en Cundinamarca, Colombia. *Revista Biodiversidad Neotropical*. 8(3). 157-67 pp.

PERTEL, W., TEXEIRA R.L. Y PEREIRA RB. 2010. Comparison of diet and use of bromeliads between a bromelicolous and a bromeligenous anuran at an inselberg in the southeastern of Brazil. *Caldasia* 32(1). 149–159 pp.

RESTREPO-TORO, J.H. (1996): Ecología conductual de una rana arbórea neotropical. Tesis de Licenciatura, Universidad del Valle, Cali, Colombia.

ROJAS-RUNJAIC, F., Y CABELLO, P. 2011. *Centrolene daidaleum* (RuizCarranza y Lynch, 1991) (Anura, Centrolenidae): a glassfrog with primitive and derived combat behavior. *Zootaxa* 2833. 60–64 pp.

ROMÁN-PALACIOS, C., ROMÁN-VALENCIA, C. 2015. Hábitos tróficos de dos especies sintópicas de carácidos en una quebrada de alta montaña en los Andes colombianos. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86. 782–788

RYAN, M.J., LIPS, K.R., Y EICHHOLZ, M. W. 2008. Decline and extirpation of an endangered Panamanian stream frog population (*Craugastor punctariolus*) due to an outbreak of chytridiomycosis. *Biological Conservation* 141. 1636–1647 pp.

SAVAGE, J.M. 2002. The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: a Herpetofauna Between Two Continents, Between Two Seas. Chicago, Illinois, USA, University of Chicago Press.

SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185. 27–39 pp.

SEÑARIS, J.C., & AYARZAGUENA, J. (2005). Revisión taxonómica de la familia Centrolenidae (Amphibia; Anura) de Venezuela. Comité español del programa MAB de la UNESCO.

SHANNON, C.E., & WEAVER, W. (1949). The mathematical theory of communication, by CE Shannon (and recent contributions to the mathematical theory of communication), W. Weaver. University of Illinois Press.

SIMON, M. Y TOFT, C. 1991. Diet specialization in small vertebrates: mite-eating in frog. *Oikos* 61. 263–278 pp.

SIQUEIRA, C.C., M. VAN SLUYS, C.V. ARIANI Y ROCHA C.F. D. 2006. Feeding ecology of *Thoropa miliaris* (Anura, Cycloramphidae) in four areas of Atlantic rain forest, Southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 40(4). 520–525.

SMITH, H.M. 1950. Handbook of Amphibians and Reptiles of Kansas. University Kansas Museum Natural History Series. Vol. 6, MacMillan, N.Y.

Solé, M., Beckmann O., Pelz, B., Kwet, A. y Engels, W. 2005. Stomach-flushing for diet analysis in anurans: an improved protocol evaluated in a case study in Araucaria forests, southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40(1). 23–28 pp.

SOLÍS, F., IBÁÑEZ, R., CHAVES, G., SAVAGE, J., JARAMILLO, C., FUENMAYOR, Q., CASTRO, F., GRANT, T., WILD, E., KUBICKI, B. Y SUNYER, J. 2010. *Sachatamia albomaculata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010.

SORENSEN, T. A. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociobiology based on similarity of species content and its application to analyses of vegetation in Danish commons. *K dan Vidensk Selsk Biol. Skr.* 5. 1–40 pp.

TAYLOR, E. 1951. Two new genera and a new family of tropical American frogs. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 64. 33–40 pp.

TOFT, C.A. 1980a. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia* 45. 131–41.

TOFT, C.A. 1980b. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: A comparison of wetter and drier sites. *Oecologia (Berl.)* 47:34–38 pp.

TOFT, C.A. 1981. Feeding ecology of panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology* 15(2). 139–144 pp.

TOUCHON, J.C. Y WARKENTIN K. M. 2009. Negative synergism of rainfall patterns and predators affects frog egg survival. *Journal of Animal Ecology* 78. 715–723 pp.

WELLS, K. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press.

WILLBUR, H. 1997. Experimental ecology of food webs: complex systems in temporary ponds. *Ecology* 78. 2279–2302 pp.

Anexos.



Figura 15. Macho de *Espadarana prosoblepon*, fácilmente distinguible de otras ranas de cristal de Panamá por la presencia de las espinas humerales, algunos individuos de la misma población pueden presentar manchas oscuras, o no presentar manchas



Figura 16. Macho de *Sachatamia albomaculata*. Esta especie es fácilmente reconocible por la presencia de manchas amarillas en todo su cuerpo y la ausencia de estructuras como espinas humerales o preplex visible. puede ser confundida con *Teratohyla pulverata*, pero ciertas características, como el hocico truncado a redondeado en el perfil dorsal, manchas amarillas y peritoneo ventral parietal cubierto hasta la mitad ayudan a distinguirlo, siendo un hocico inclinado en vista lateral (truncado en *S. albomaculata*), manchas blancas y pequeñas, y peritoneo ventral parietal completamente transparente (Guayasamin et al. 2020)

Anexo

Datos de la longitud hocico-cloaca (LH-C) y ancho mandibular (AM) en mm de *E. prosoblepon* (n = 51) y *S. albomaculata*. (n = 43)

<i>E. prosoblepon</i>			<i>S. albomaculata</i>		
LHC	Mand	Mand/LHC	LHC	Mand	Mamd/LHC
28	10	0.36	29	10	0.34
25	9	0.36	25	8	0.32
27	9	0.33	25	9	0.36
27	10	0.37	26	10	0.38
26	9	0.35	26	9	0.35
26	9	0.35	26	8	0.31
26	9	0.35	26	8	0.31
25	9	0.36	25	8	0.32
29	10	0.34	26	9	0.35
24	9	0.38	27	9	0.33
27	9	0.33	25	8	0.32
27	9	0.33	26	9	0.35
26	8	0.31	26	10	0.38
25	9	0.36	25	9	0.36
26	9	0.35	26	9	0.35
26	9	0.35	26	9	0.35
26	9	0.35	26	9	0.35
27	9	0.33	27	9	0.33
27	9	0.33	25	8	0.32
27	9	0.33	25	8	0.32
24	9	0.38	23	8	0.35
25	8	0.32	27	9	0.33
26	9	0.35	26	9	0.35
27	9	0.33	26	9	0.35
26	8	0.31	27	9	0.33
27	9	0.33	27	9	0.33
28	9	0.32	27	9	0.33
28	9	0.32	25	8	0.32
26	9	0.35	27	9	0.33
28	9	0.32	27	9	0.33
27	10	0.37	25	8	0.32
27	9	0.33	27	9	0.33
27	9	0.33	27	9	0.33
27	9	0.33	27	9	0.33

26	9	0.35	29	9	0.31
26	9	0.35	24	9	0.38
27	9	0.33	27	8	0.30
27	10	0.37	27	9	0.33
29	9	0.31	26	9	0.35
27	9	0.33	27	8	0.30
27	9	0.33	27	9	0.33
28	9	0.32	26	9	0.35
26	8	0.31	29	9	0.31
27	9	0.33			
28	9	0.32			
28	10	0.36			
26	9	0.35			
28	9	0.32			
28	9	0.32			
27	9	0.33			
26	9	0.35			