

Redes de microhábitat del ensamblaje de anuros en la concesión de conservación Kawsay, región Tambopata, Madre de Dios

1. Introducción

El departamento de Madre de Dios registra del 16.81% del total de especies de anfibios del país (Frost, 2023) y solo la provincia de Tambopata alberga al menos 96 especies de anuros (Doan y Arriaga, 2000). Y es que la extensa heterogeneidad geográfica, climática, fisiográfica de la región permite la existencia de una extensa biodiversidad, que, hasta hoy en día, sigue descubriéndose. Sin embargo, la descripción de nuevas especies no va de la mano con el conocimiento de su ecología. Así, el reconocimiento de la biodiversidad se hace de forma superficial, dado que no se tiene mayor conocimiento que contemple a los individuos en su entorno, su uso y dependencia del ambiente abiótico y de otros organismos que también lo habitan y condicionan. Entonces, ¿qué se sabe de las especies realmente, del espacio que habitan y su importancia para ellas?

En ese contexto, la presente investigación es una honesta aproximación al entorno a escala de un anuro, a la comprensión del uso que hacen del espacio que construyen las plantas y una hipotetización sobre qué mueve estas decisiones en un escenario de estacionalidad marcada. He optado por el enfoque y las herramientas de la teoría de gráficos, usando redes de interacción. Éstas presentan un modelo simplificado y gráfico de las interacciones en forma conjunta, permitiendo interpretaciones desde el nivel de especie hasta el de comunidad, en cuánto a estructura (Denhling, 2018), que pueden verse reflejadas en escenarios cambiantes. He considerado que una categorización es insuficiente para representar el espacio que brinda una planta y para caracterizar a un anuro, así también incluyo el enfoque de ecología funcional con el fin de describir rasgos morfológicos que influyen en el establecimiento de las interacciones (Delmas et al., 2019).

2. Objetivos

Objetivo principal

Determinar los factores que influyen en el uso de microhábitat por parte del ensamblaje de anuros en la Concesión de conservación Kawsay, Madre de Dios – provincia de Tambopata

Objetivos secundarios

- Describir la composición del ensamblaje local de anuros
- Caracterizar las interacciones entre especies de anuros y sus microhábitats
- Analizar la relación entre rasgos morfológicos de los anuros y/o rasgos morfológicos y microambientales de la vegetación y el uso de microhábitat

3. Marco teórico

Definiendo microhábitat

Es siempre oportuno poner en claro los términos que rigen el planteamiento de una idea, para dar contexto de futuras interpretaciones. En la presente se define hábitat como el área ambiental en que los individuos encuentran los recursos y condiciones para su supervivencia. En cuanto al microhábitat, son un subgrupo de características del hábitat, considerando una escala especial más fina (Hall et al., 1997), en este caso microhábitat será el sustrato en el que un individuo anuro es registrado y usa en sus actividades (perchar, refugiarse, vocalizar, alimentarse), en conjunto con las características microambientales asociadas a él (temperatura de sustrato y aire

circundante), durante el periodo de evaluación. Es decir, en pocas palabras, el ambiente a escala de la cotidianidad de un anuro.

Redes ecológicas de interacciones

Las redes de interacción son una herramienta con la cual se puede representar, condensar, describir y analizar las interacciones entre diferentes tipos de entidades de un sistema, incluyendo taxonómicas (especies, géneros) o ecológicas (grupos tróficos, funcionales) (Delmas et al., 2019). En ecología, el uso de este enfoque y sus análisis derivados ha estado fundamentalmente orientado a estudiar redes tróficas, de parasitismo, polinización, así como para deducir patrones de organización en comunidades, etc. (González-Espinoza y Manríquez-Morán, 2018). En la presente, se usan para interacciones comensalistas o anuro -sustrato, en que la primera parte se ve beneficiada mientras que la segunda no es beneficiada ni perjudicada.

Ecología funcional y rasgos funcionales

Para comprender la definición de ecología funcional hace falta conocer un concepto previo, el de rasgos funcionales. Estos se definen como las características morfológicas, conductuales, fisiológicas o de historia de vida, que influyen en el desempeño de los organismos y que están relacionados con la forma en que una comunidad se estructura, responde a cambios, sobrevive y aporta a procesos ecosistémicos (Salgado- Negret, 2015; Cortés-Gómez et al., 2015). Luego, en ecología funcional se analizan las interacciones de los organismos entre ellos y con su medio a la luz de sus rasgos. De forma específica, en esta investigación se han considerado rasgos de locomoción de anuros y morfológicos básicos de los órganos de las plantas, puesto que se proponen como explicativos de las interacciones que entre ellos suceden.

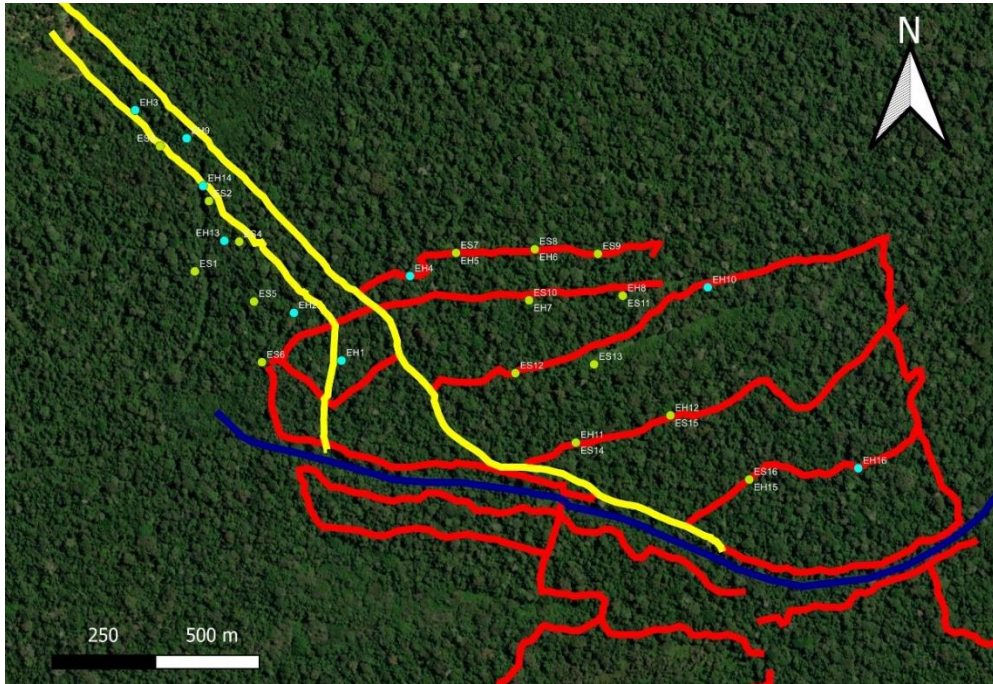
4. Metodología

Área de estudio

La investigación se realizó en la Concesión de Conservación Kawsay (CCK), ubicada en la zona de amortiguamiento de la Reserva Nacional Tambopata, correspondiente al distrito de Puerto Maldonado, provincia de Tambopata, departamento de Madre de Dios, durante periodos representativos de la temporada seca (julio-agosto 2022) y de lluvias (febrero- marzo 2023). El área de la concesión tiene una extensión de 200 hectáreas, de las cuáles se cubrieron cerca de 96ha durante el muestreo (Figura 1).

La principal característica de este bosque en función de lo que puede ser importante para la fisiología y comportamiento de anfibios es su estacionalidad y la fisiografía del área, que la hace corresponder con un ecosistema tipo bosque aluvial inundable (Minam,2019). En este tipo de bosque los suelos están sometidos a inundaciones, en este caso temporales, pues se presentan desde el inicio de la temporada de lluvias y paulatinamente van desapareciendo con la llegada de la temporada seca. La formación de múltiples cuerpos de agua, pantanos, pozas y la interconexión entre ellos son importantes para la reproducción, alimentación y desplazamiento de los anuros (Figura 2).

Figura 1: Área geográfica de muestreo, Concesión de Conservación Kawsay, Puerto Maldonado, provincia de Tambopata, departamento de Madre de Dios.



Leyenda: ES, estaciones de muestreo durante época seca; EH, estaciones de muestreo durante época de lluvia. Se muestran en rojo y amarillo las principales trochas que se adentran en el área. La línea azul corresponde a la quebrada Sandoval.

Figura 2: Dos muestras de zonas inundables en el bosque, éstas se mantienen con hojarasca seca durante los meses más calurosos, mientras que en temporada de lluvias el agua puede llegar a 1.3m de profundidad o más.



Muestreo de anuros y variables ambientales

Se empleó la Búsqueda por encuentros visuales de una hora en el horario 18:00h - 02:00h, por lo que se están contemplando la actividad nocturna. Todos los individuos avistados hasta una altura de 2m fueron capturados temporalmente para la medición de sus rasgos de locomoción como: longitud total, de antebrazo, de tibia – fíbula, fémur, pie (en mm), largo y ancho de dedos (mm), ancho de discos, es decir, las expansiones al final de los dedos (en mm) y luego fueron liberados. Otros datos a considerar fueron: temperatura de sustrato (registrada en contacto con el sustrato), temperatura de aire o (registrada a la altura del individuo). En caso encontrarse al individuo por encima del nivel del suelo, se registró la altura y ancho del sustrato en la que se encontró.

Sustratos vegetales

Se consideró el hábito que representaba cada sustrato basado en una planta (pasto, herbácea, arbusto, palmera, helecho, árbol, hojarasca, suelo), lo cual se denominará “nivel microhábitat” para simplificar. Se tomó dato de la altura, ancho y largo de la planta en caso de que se puedan identificar y separar individuos. Se recopiló información y una colecta botánica mínima de órganos de plantas cuando fue necesario para la determinación hasta el menor nivel taxonómico posible. Para cada colecta se midieron rasgos morfológicos básicos asociados a las estratificación y espacio que proporcionan las plantas como: unidad mínima de hoja (simple, compuesta), borde de la hoja, área foliar en cm² (Salgado Negret, 2015). Para la medición del área foliar se emplearon fotografías a escala y el software gratuito ImajeJ. Para todos los análisis de utilizaron los softwares R-4.3.2 y Past 4.03.

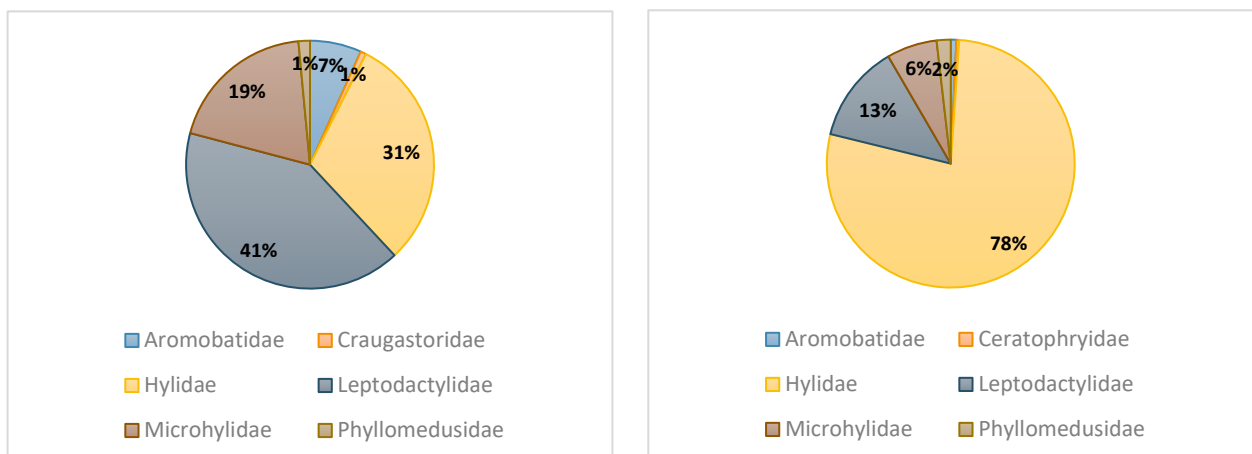
5. Resultados y análisis

Descripción del ensamblaje local de anuros

Se realizaron 2 VES nocturnos de 1 hora en cada uno de los 16 puntos de muestreo para cada época, los cuáles cubrieron un área de aproximadamente 96ha. En total, se empleó un esfuerzo de muestreo total de 72 horas/hombre.

Se registraron 409 individuos anuros en ambas estaciones, incluyendo 134 de 21 especies diferentes durante la época seca (julio – agosto) y 275 individuos en 29 especies durante la época de lluvia (febrero – marzo). Se muestran los resultados en la Figura 3.

Figura 3: Porcentajes de abundancia de individuos por familia de anuros en cada época, seca (izquierda), lluvia (derecha)



Descriptorios de red de interacciones

Para el análisis de redes de interacciones se consideraron solo las especies con 3 o más observaciones, lo que suma 11 especies para época seca y 20 para época de lluvias. Las especies excluidas no son consideradas raras, sino, que sus periodos reproductivos, uso de espacio y estrato no coinciden con los periodos y alcance de evaluación. Se usó el software R y el paquete “bipartite”.

Descripciones generales

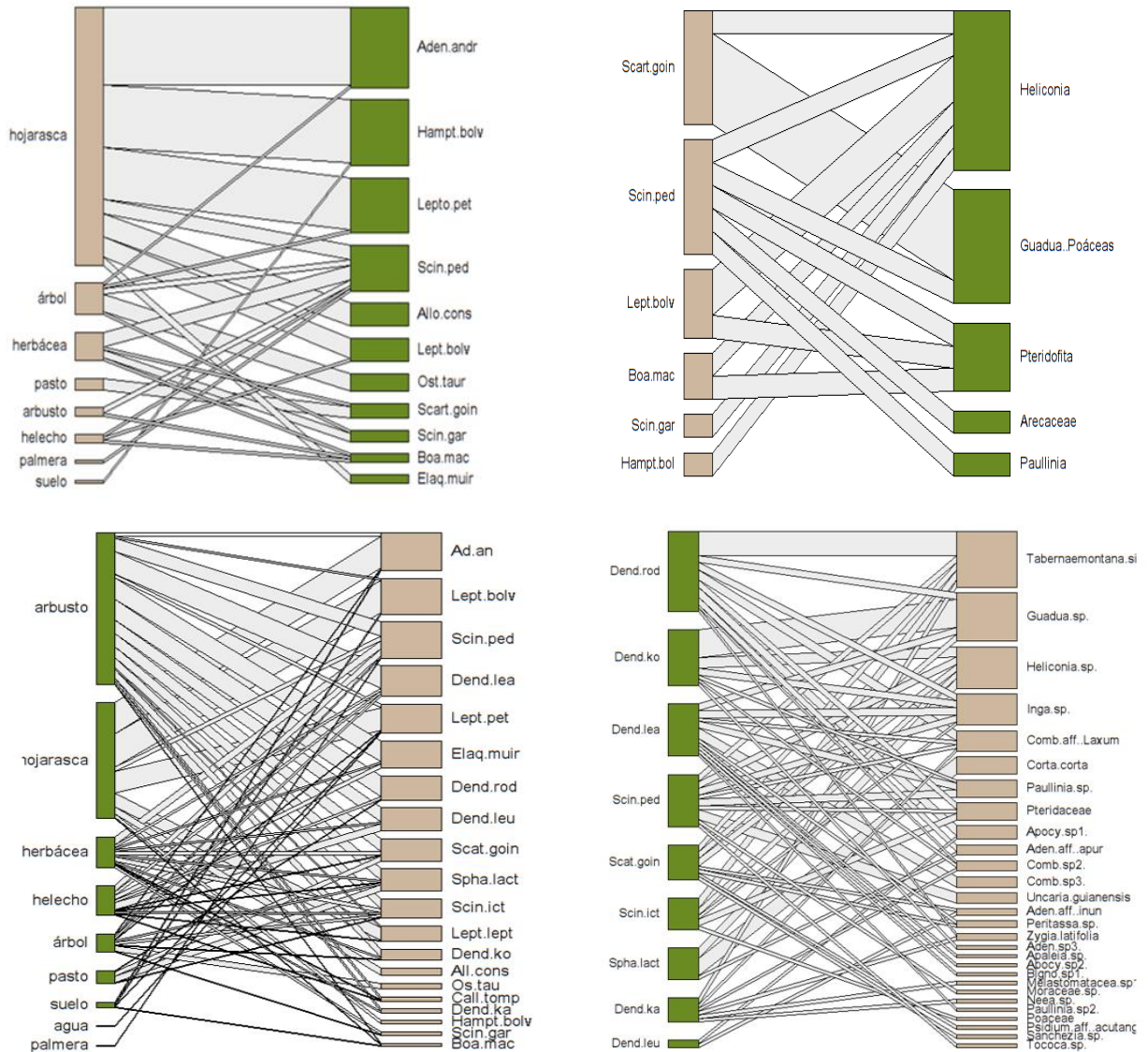
En cuanto a Orden (S), esto se refiere al número de nodos en la red, es decir, entidades o especies que son parte de las interacciones en su conjunto. Se tienen dos niveles de redes generadas por época, anuros- microhábitat y anuros – sustratos. Para ambos niveles la complejidad, en cuánto a orden, se incrementa en la época de lluvias. La diferencia marcada entre épocas corresponde a factores como la detectabilidad de los anuros y esta a su vez de factores ambientales, recursos, hábitos generales entre especies y comportamientos específicos en cada individuo. La metodología empleada también influye en las especies que se encuentran, puesto que no enfatiza en individuos de hábito criptozóico. Así mismo, se observa que la comunidad de anuros tiende a interactuar más con microhábitats y sustratos diferentes durante la época de lluvias, a la vez que se presenta un mayor número de links o interacciones, así como mayor densidad de links o número promedio de interacciones por especie (Tabla 1).

Tabla 1: Descriptorios por temporada a dos niveles de la red de interacciones, incluyendo orden, número de links por especie y densidad de links

Descriptor	MICROHÁBITAT		SUSTRATO	
	Época seca	Época de lluvias	Época seca	Época de lluvias
Orden	19	29	11	38
Links por especie	1.263158	2.206897	1.181818	1.540541
Densidad de links	3.285928	5.504384	3.06941	4.70722
AIC para distribución de grados	-19.58737	-14.537389	-	-19.58737

En cuanto a la distribución de grados, describe que tan frecuentemente aparece en la red una especie con un número en concreto de interacciones y se usa para determinar o escoger posibles especies clave o las que tienen mayor influencia en la red. Según los resultados del criterio de información de Akaike (AIC), el modelo que mejor explica la distribución de grados de la red anuros- microhábitats, así como anuro- sustrato, es una ley de poder trunca “Low – Low”, es decir, la mayoría de los nodos tienen un valor promedio de interacciones bajo, mientras pocos nodos tienen valores extremos. Traído en contexto, implica que la mayoría de especies de anuros tienden a interactuar con pocos tipos de microhábitat y que esto es lo general para ambas temporadas, a la vez hay muy pocas especies con muchos enlaces. Una segunda forma, más gráfica, como análisis descriptivo de la distribución de grados se muestra en la Figura 4.

Figura 4: Gráfico de redes ordenado según número de interacciones por especie de anuro y escala de análisis microhábitat – sustrato. Categorías de microhábitat o sustrato se muestran a la izquierda y especies de anuros a la derecha.



Legenda: Ad.an: *Adenomera andreae*; Lept.bolv: *Leptodactylus bolivianus*, Hampt.bolv: *Hamptophryne boliviana*; Lept.lept: *Leptodactylus leptodactyloides*; Allo.cons: *Allobates conspicuus*; Elaq.muir: *Elaeostocleis muiraquitana*; Den.rod: *Dendropsophus rhodopeplus*; Den.ko: *Dendropsophus koechlini*; Dend.lea: *Dendropsophus leali*; Dend.ka: *Dendropsophus kamagarini*; Dend.leu: *Dendropsophus leucophyllatus complex*; Scin.ped: *Scinax pedromedinae*; Scin.gar: *Scinax garbei*; Scin.ict: *Scinax ictericus*; Scart.goin: *Scarthyla goinorum*; Spha.lact: *Sphaenorhynchus lacteus*; Boa.mac: *Boana maculateralis*; Ost.tau: *Osteocephalus taurinus*; Call.tomp: *Callymedusa tomopterna*.

Como herramienta para discutir la importancia de cada microhábitat para la red se considera el species strength (SS) o fuerza de la especie. Ésta está contemplada como la sumatoria del total de interacciones entre un anuro y un microhábitat entre el total de interacciones para un microhábitat, para cada par interactuante. Igualmente, para interacciones anuros – sustrato. Mientras mayor sea el resultado de SS, más importante es el microhábitat o sustrato empleado. Así, para la época seca el microhábitat más importante fue la hojarasca (6.05), trascendental para la mitad de las especies consideradas, sobre todo de la familia Leptodactylidae, ranas

terrestres de cuerpo robusto. Los segundos fueron las herbáceas (1.59) y el tronco de diversos árboles (1.46), útiles sobre todo para anuros de tamaños diversos, considerados arbóreos, de la familia Hylidae. En época de lluvias fueron principalmente importantes los arbustos (7.76) de porte mediano, en depresiones de individuos diferenciados, así como formando agrupaciones o marañas junto con otras plantas, la hojarasca (5.78) y las herbáceas (2.27), las cuáles comparten interacciones de especies con los arbustos. Así, se puede notar que, indiferentemente a la temporada, la hojarasca y las herbáceas pueden ser considerados microhábitats clave para los anuros. La abundancia de los registros influye en esta métrica, puesto que habiéndose encontrado más individuos de especies consideradas terrestres durante la época seca tiene sentido que la hojarasca cobre importancia.

A nivel de sustrato, para la época seca fueron las plantas más importantes para los anuros fueron las *Heliconia* (3.56), interactuando con todas las especies consideradas en el análisis. Es decir, herbáceas de hasta 2m de altura, de hojas grandes, ovaladas y lisas, libres de tricomas u algún otro tipo de sustancia irritante, que generalmente dominan en partes del bosque con acceso a la luz o claros y bordes de cuerpos de agua o zonas transicionales, por ser de naturaleza colonial y de rápido crecimiento. Luego, los segundos en importancia son los helechos o Pteridofita (1.03), plantas de porte muy bajo y crecimiento a través de raíces horizontales, de hojas segmentadas que no presentan sustancias irritantes y pueden formar largas extensiones de individuos a modo de alfombra; suelen encontrarse dominando el sotobosque en bosque comparativamente más maduro donde dominan los árboles, por lo que la luz solar llega a ellos ya muy filtrada. Los helechos fueron importantes sobre todo tres especies de rana, heterogéneas entre sí, que están asociadas al suelo y/o al estrato vertical. En tercer lugar para esta época están las poáceas en general (1.00), sobretodo las que se registraron cercanas a cuerpos de agua o zonas de suelo saturado por agua o las del género *Guadua* en estado juvenil (paca o bambú). Las poáceas fueron especialmente importantes para la especie *Scarthyla goinorum*, una rana pequeña de la familia Hylidae, de actividad diurna y nocturna, puesto que se les encontró casi exclusivamente perchadas en plantas bajas junto a cuerpos de agua en la temporada seca, diversificando sus elecciones durante la época de lluvias. Es interesante notar también que *Scinax pedromedinae*, una rana mediana de la familia Hylidae usó todos los principales sustratos considerados, siendo una de las especies registradas con mayor frecuencia en esta época.

Para la época de lluvia la riqueza de uso de sustratos aumentó notablemente, siendo de los más importantes para los anuros individuos de la apocinácea *Tabernaemontana siphilitica* (1.26), una planta arbustiva de hojas largas lisas, gruesas y coriáceas que usualmente se registró en grupos junto a otros arbustos y lianas, en zonas inundadas. El segundo sustrato en importancia fueron nuevamente las *Heliconia* (1.08), que pudieron estar o no sumergidas en zonas inundables, pero generalmente formando colonias grandes de individuos de diferentes alturas, que dejan bajo de sí una hojarasca tosca y constituyen un importante hábitat y recurso para múltiples especies de insectos. En tercer lugar, el pasto *Guadua* sp. (0.92) generalmente cuando estuvo asociado a cuerpos de agua, principalmente en estado juvenil cuando aún no desarrolla su tallo robusto y espinas características. Luego, la bignoniácea *Adenocalymma* aff. *inundatum* (0.60), una liana de hojas ovaladas y moderadamente gruesas que generalmente fueron encontradas en marañas de varios individuos y que junto con otras especies forman paredes vegetales con espacios libres en el centro, los cuáles fueron usados por las ranas como sitio de percha y coro. Finalmente, fabáceas de género *Inga* (0.59) casi exclusivamente en fase juvenil, donde cuantiosos individuos de porte bajo eran encontrados agrupados en depresiones inundadas y destinadas a inundarse cada época de lluvias.

Caracterizando la topología de las redes

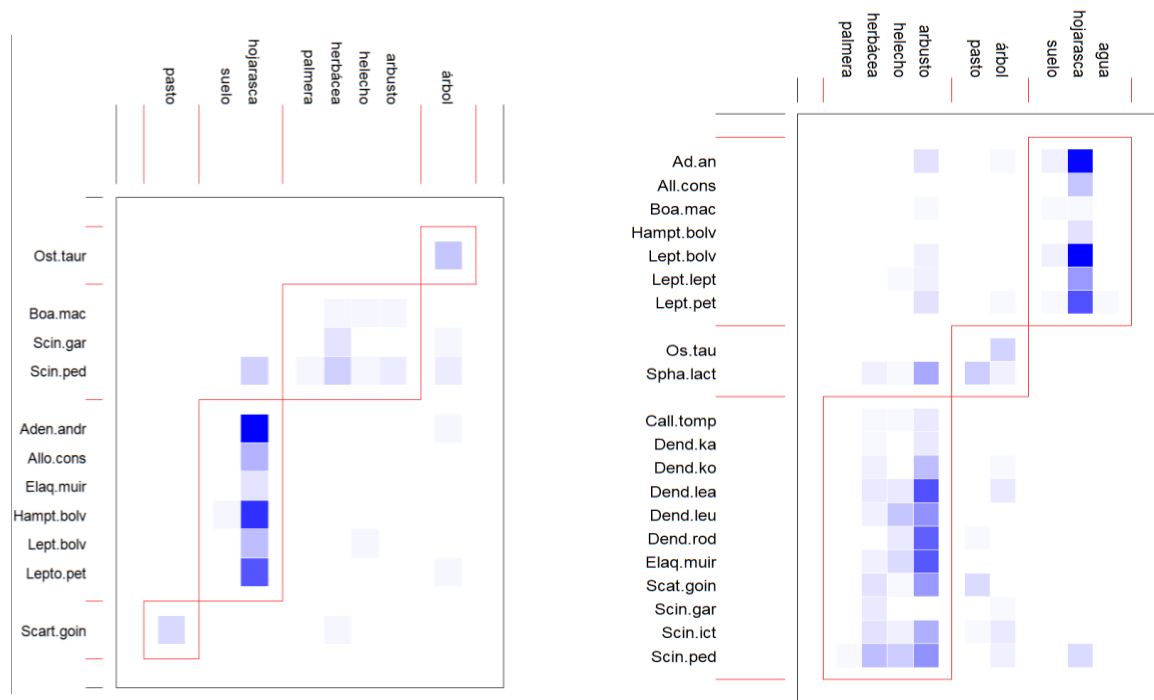
Dos recursos o medidas básicas para caracterizar la estructura de las redes son el anidamiento y la modularidad. El anidamiento describe el grado en que las especies generalistas (las que interactúan con muchas especies) comparten las mismas especies asociadas que las especies especialistas (las que interactúan con pocas especies). Así, para cada red y temporada se recurrió a la medida WNODA, mas no se encontraron patrones de anidamiento en las mismas (A nivel de microhábitat: WNODA Época seca=28.23, WNODA Época de lluvia= 35.94. A nivel de sustrato: WNODA Época seca=11.33, WNODA Época de lluvia= 15.78). Esto puede implicar que la heterogeneidad de recursos en el espacio y tiempo es suficiente como para permitir la selección de determinados microhábitats por parte de los anuros, incluso en la época de mayor temperatura y en donde se hipotetiza que existen más restricciones.

Tabla 2: Modularidad en época seca de lluvias

Nivel	Época seca	Época de lluvias
Microhábitat	0.335580	0.41221
Sustrato	0.38408	0.4351193

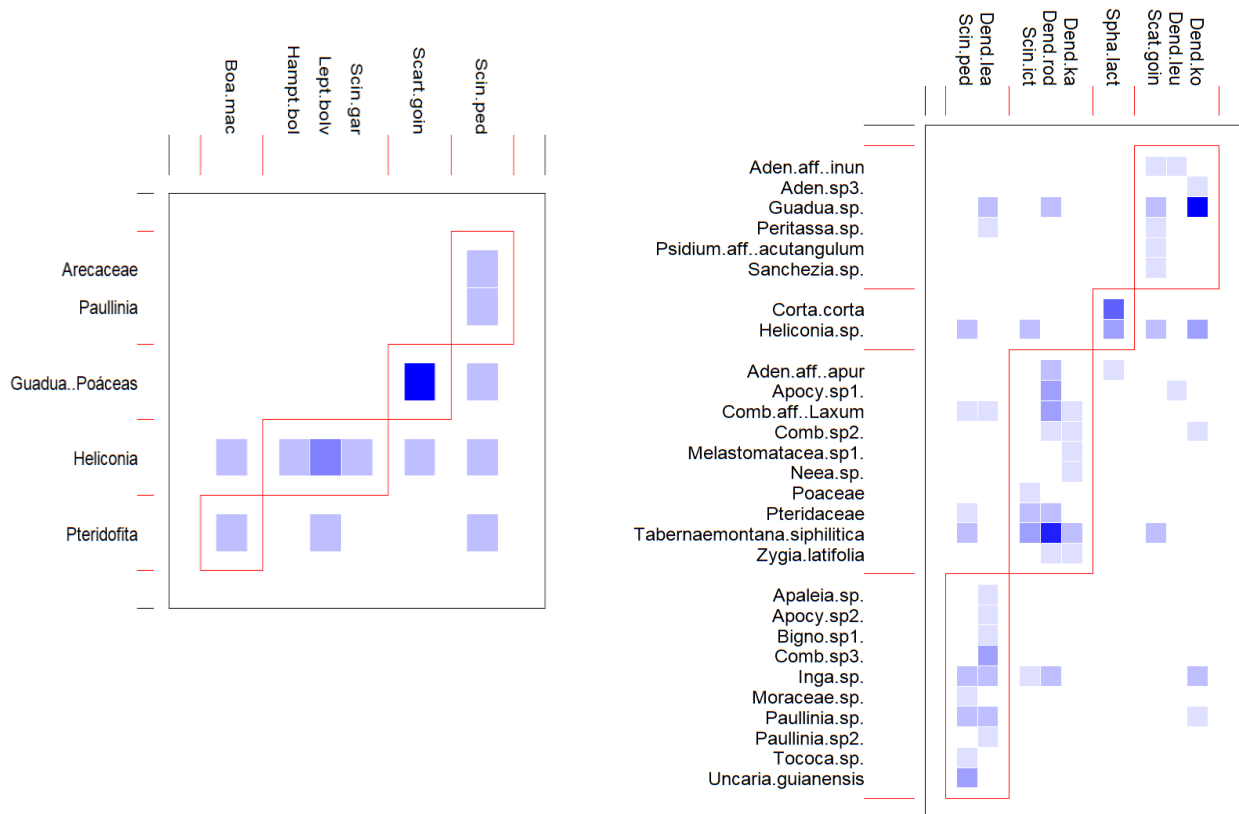
En cuanto a modularidad, es un arreglo entre especies en que se forman subgrupos que interactúan más entre sí que con las demás, en pocas palabras, el grado de compartimentalización de las especies. Así, las redes más compartimentalizadas están menos conectadas. Según los resultados (**Tabla 2**), la modularidad se intensifica en la época de lluvias, así como se enriquece la composición interna de los módulos, para ambos niveles de análisis. Se puede notar, además, que el módulo con mayor asociación con la hojarasca, suelo y ocasionalmente pequeños cuerpos de agua y plantas de hojas muy anchas como las *Heliconia* o “ranas terrestres” domina durante la temporada seca, a la vez su constitución se mantiene similar en el tiempo (**Figura 5 y 6**). Éste está conformado por especies de la familia Leptodactylidae; ranas pequeñas o medianas de cuerpo robusto adaptadas al salto, que suelen vocalizar desde el suelo junto a cuerpos de agua someros y fabrican nidos para guarecer a sus huevos, Microhylidae; ranas de hábito criptozóico, de porte mediano, con cuerpos planos, flácidos de poca capacidad para el salto, de cabeza pequeña, que se alimentan generalmente de termitas u hormigas y Aromobatidae, ranas pequeñas de hábito diurno y ocasionalmente nocturno, de buena capacidad de salto y para mimetizarse, que se alimentan de insectos rastreros pequeños asociados a la hojarasca o suelo, como hormigas o colémbolos.

Figura 5: Modularidad de las redes en temporada seca y de lluvias, a nivel de microhábitat. Categorías de microhábitat se muestran arriba y especies de anuros a la izquierda.



Un segundo módulo o “diversificación vertical vegetal” (**Figura 5**) formado generalmente por especies de la familia Hylidae y Phyllomedusidae incrementa su riqueza notoriamente, a tal grado de constituir el módulo más grande de la red en ambas temporadas, sobre todo durante las lluvias. Estos anuros usan el estrato vegetal medio del bosque, entre algunas hojas de palmera y helechos, pero generalmente arbustos y herbáceas, cercanas a depresiones en el bosque, con suelo saturado o no completamente seca e inundado en época de lluvias. Para la época seca éste segundo módulo cuenta con pocas especies de ranas de la familia Hylidae, de género *Scinax*, de porte mediano y buenas trepadoras. Durante la época de lluvias este módulo (**Figura 5**) se enriquece, integrando masivamente ranas de la especie *Scinax ictericus*, al habérsela registrado formando notorios coros durante semanas seguidas; cinco especies del género *Dendropsophus*, pequeñas, esbeltas, con capacidad para trepar y nadar sin problema que forman múltiples coros que se superponen en áreas muy cercanas y *Scarthyla*. En cuanto a *Scarthyla goinorum*, una rana arbórea pequeña y traslúcida, fuertemente asociada a pastos contiguos a cuerpos de agua durante la época seca, principalmente del género *Guadua* en estado juvenil (**Figura 5 y 6**) y ocasionalmente a herbáceas, más diversificó su uso de microhábitat y priorizó arbustos, herbáceas y helechos como *Psidium acutangulum* durante la estación lluviosa. Mientras tanto, *Scinax pedromedinae* se mantiene en el mismo módulo, compartiéndolo durante la época de lluvia con *Dendropsophus leali*, una diminuta rana con muy buena capacidad para trepar y nadar. Ambas usaron generalmente sustratos proporcionados por plantas de género *Paullinia* en época seca e *Inga*, *Paullinia*, *Combretum*, *Uncaria guianensis* en lluvias. Cabe resaltar que estas últimas tres especies son lianas y se han registrado formando agrupaciones entre varios individuos o especies, construyendo áreas inaccesibles para el paso y estructuras a modo de paredes circulares con espacio libre en medio, donde en época lluvias fue frecuente encontrar coros de múltiples especies de anuros.

Figura 6: Modularidad de las redes en temporada seca y de lluvias, a nivel de sustrato. Especies de sustrato se muestran a la izquierda y especies de anuros arriba.



Según la Figura 6 se puede apreciar la diferenciación de uso de sustrato entre hylidos del mismo género, donde un segundo módulo conformado por *D. kamagarini*, *D. rodopheplus* y *Scinax ictericus* recurre tanto a helechos, pasto *Guadua* juvenil e individuos de la familia Melastomataceae, generalmente porte bajo y con presencia de tricomas, como a lianas leñosas como como *Combretum* sp., *Combretum laxum*, *Adenocalymma apurense* o el arbusto de género *Neea*.

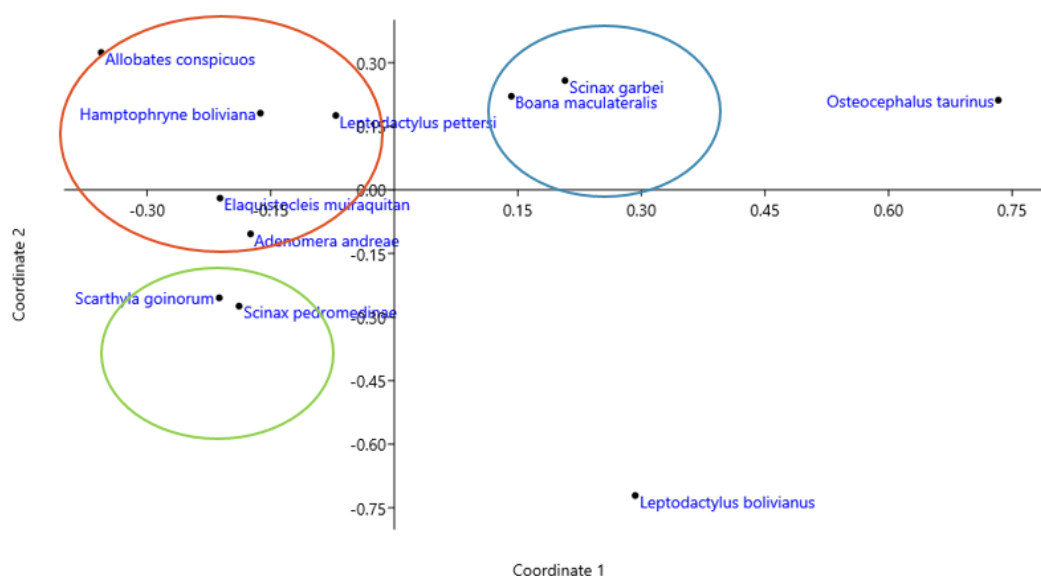
La especie *Sphaenorhynchus lacteus* solo fue registrada en un par de sitios de evaluación, constituyendo coros de múltiples individuos. Así, se registró que dentro de ese contexto usó casi exclusivamente la hoja o tallo de *Heliconia* y el haz de los pastos comúnmente llamados “Corta – corta”, los cuáles no pudieron ser identificados a especie. El coro estaba localizado en una zona inundable de aproximadamente 1m de profundidad, rodeado de árboles de diámetro mayor a 30 cm, pasto Corta – corta de hasta 2m, parches de *Heliconia*, un par de árboles caídos y lianas leñosas que cruzaban extremo a extremo.

Los hylidos *D. koechlini*, *D. leucophyllatus* complex y *S. goinorum* comparten el módulo compuesto de sustratos del pasto *Guadua* sp., *Peritassa* sp., de hojas ovaladas de tamaño mediano, *Psidium acutangulum*, un árbol de porte pequeño y *Sanchezia* sp., un arbusto erecto y perennifolio.

Asociación entre los rasgos funcionales y la conformación de módulos en anuros

Según Delmas (2017) los rasgos funcionales de las especies pueden reflejarse en las interacciones que forman, a la vez pueden mediarlas o prevenirlas. Como una aproximación a posibles similitudes en microhábitats registrados (T° sustrato y T° aire, alto y ancho de percha), rasgos asociados a locomoción en anuros previamente mencionados y formación de módulos se realizó un Análisis de coordenadas principales (PCoA) usando el índice de similitud de Gower, por cada estación, a nivel de microhábitat.

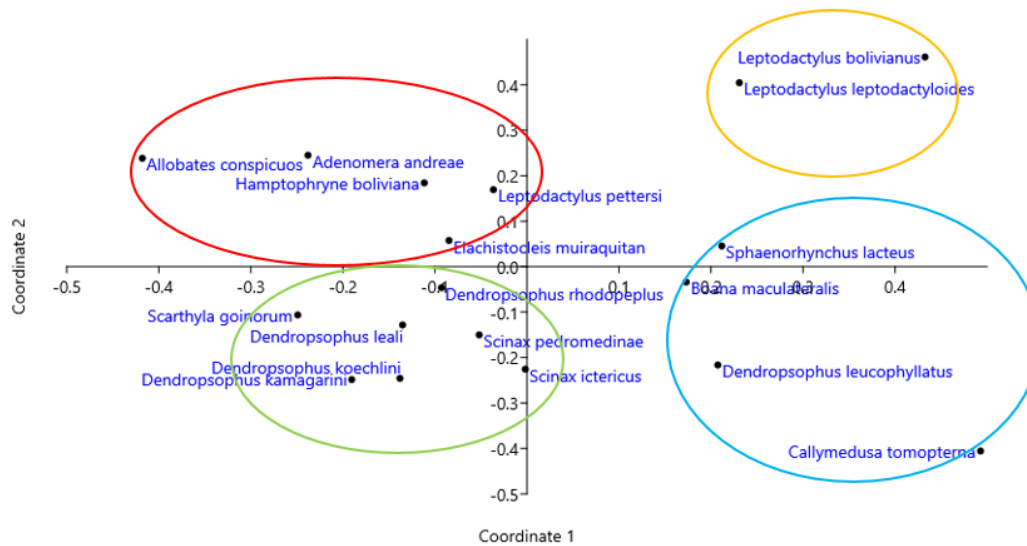
Figura 7: Análisis de coordenadas principales mostrando similitudes entre especies durante la época seca



Según la Figura 7 se proponen tres grupos, cuya constitución resulta muy similar en comparación a la formación de módulos (Figura 5). En un primer módulo marcado en rojo esto puede implicar que las especies dentro de esos módulos comparten promedios en sus rasgos de locomoción, temperaturas escogidas, altura y ancho de percha pero que a la vez esto reflejará el uso compartido que hacen del espacio “hojarasca y suelo”. El segundo (verde) y tercer (azul) grupo comparten el módulo “diversificación vertical vegetal”, la diferencia diametral en sus rasgos y temperaturas registradas lleva a pensar que estos rasgos no rigen la elección de microhábitat o que diversas combinaciones de rasgos pueden converger en un mismo estrato. Igualmente, en la Figura 8 se pueden distinguir dos agrupaciones para las ranas del módulo “diversificación vertical vegetal” en época de lluvias, donde se encuentran diferencias en el tamaño corporal (ranas tamaño pequeño en verde, mediano en azul). Finalmente, dos especies terrestres de tamaño mediano a grande constituyen un tercer grupo distante.

Según la Figura 8, también se conserva la constitución de módulos de “ranas terrestres”, aunque segregando a las especies más grandes, tal como en época seca. A la vez, el módulo “diversificación vertical vegetal” se separa en dos grupos, tal como en época seca, segregando ranas de cuerpos más pequeños y extremidades más cortas en uno (verde) y ranas medianas de extremidades largas en el segundo (azul).

Figura 8: Análisis de coordenadas principales mostrando similitudes entre especies durante la época de lluvias



En cuanto a esto, en diferentes estudios se ha sugerido que la diversificación morfológica de los anuros está asociada al uso de microhábitat y su variación interespecífica está asociada a diferencias en el rendimiento de la locomoción. Por otro lado, existen rasgos comunes incluso entre ranas con diferentes microhábitats, debido a historia filogenética, adaptaciones pasadas, que pueden diversificar los linajes de especies que experimentaron las mismas presiones selectivas. (Stepanova & Womack, 2020).

De forma general, los anuros terrestres suelen tener menor rendimiento de salto y extremidades anteriores más cortas, junto con cuerpo más robusto (Palareti et al, 2016), mientras que los de hábito criptozóico o con capacidad para cavar tienen menos longitudes de tibia - fíbulas, lo que ayuda a incrementar la fuerza al cavar. Las especies arbóreas se caracterizan por las patas posteriores largas y buena habilidad para el salto, a la vez que los que poseen extremidades posteriores más largas y torso delgado tienden a ser más pequeñas (Stepanova & Womack, 2020). Por otro lado, las patas delanteras son consideradas caracteres más conservados en anuros, estando relacionados con absorber el impacto del movimiento y proveer soporte y son las que según han sido más influenciadas por el uso de microhábitat a nivel evolutivo.

Correspondencia entre rasgos morfológicos de plantas y estructurales básicos y la importancia de los microhábitats y sustratos

Se construyó un modelo lineal generalizado (glm) para cada época y a nivel de sustrato, para probar qué variables, entendidas como rasgos estructurales (alto, largo, ancho de planta), morfológicos (área de hoja) y microambientales (T°sus, T° aire), son más influyentes para la importancia de las especies, representado por el species strenght (SS) de cada una.

$$Species.strenght(época seca) = 1.2500 - 11.9269 \times Largo_i + 11.2155 \times Ancho_i$$

$$Species.strenght(época de lluvia) = 0.446289 + 0.001792 \times Ancho_i$$

Por lo que, según ello, son los rasgos estructurales de las plantas lo más importante para la elección de los microhábitats de los anuros. Según bibliografía, al ser los anuros ectotérmicos, de piel permeable y con necesidades fisiológicas específicas, los factores más importantes son la humedad y la temperatura. En este caso, los resultados obtenidos sugieren que el rango

general de estos factores no es limitante en el periodo evaluado, por lo que deja cabida a una elección de sustratos basado en la disponibilidad heterogénea del espacio y las dimensiones de la cobertura vegetal o la cercanía a diferentes estratos, que también pueden ser espacio para refugiarse o albergar presas.

6. Conclusiones

- La comunidad de anuros tiende a interactuar más con microhábitats y sustratos diferentes durante la época de lluvias. Así, se incrementa el orden en la época de lluvias.
- La mayoría de especies de anuros tienden a interactuar con pocos tipos de microhábitat y que esto es lo general para ambas temporadas, a la vez hay muy pocas especies con muchos enlaces.
- Indiferentemente a la temporada, la hojarasca y las herbáceas pueden ser considerados microhábitats clave para los anuros. Luego, con las lluvias los arbustos recobran importancia. A nivel de sustrato, las Heliconias son trascendentales en la época seca y de lluvias, más en conjunto las poáceas asociadas al agua o claros y algunas lianas que forman congregaciones entre individuos fueron también importantes.
- La ausencia de anidamiento, pero la conformación de módulos puede implicar que la heterogeneidad de recursos en el espacio y tiempo es suficiente como para permitir la selección de determinados microhábitats por parte de los anuros. Además, la modularidad se intensifica en la época de lluvias, así como se enriquece la composición interna de los módulos, a nivel de análisis microhábitat y sustrato.
- Los rasgos de anuros asociados a locomoción y las características microambientales se vieron reflejadas en la formación de módulos. Por lo tanto, la diversificación morfológica de los anuros está asociada al uso de microhábitat.
- Finalmente, las características estructurales de las plantas resultaron de importancia en la elección de sustrato en ambas épocas.

7. Recomendaciones

- Para profundizar la caracterización del microhábitat se puede tener dedicar mayor esfuerzo a la variabilidad interespecífica de las temperaturas seleccionadas. Además, evaluar a la disponibilidad de microhábitats en el espacio daría una aproximación mas precisa a la selección de sustratos con características específicas.
- Se recomienda incluir una caracterización de los cuerpos de agua estacionales o permanentes, junto con sus grados de conectividad, así como el uso específico de microhábitat (para alimentación, reproducción, puesta de huevos, formación de coros, etc.) como variable potencialmente explicativa de la elección de los anuros.

8. Agradecimientos

Agradezco sinceramente a Raúl Bello y Julie Van den Broeck, pilares de la Estación Biológica Kawsay, por su completo apoyo desde que llegué como practicante, su confianza, la amistad y franqueza, la libertad para proponer y conducir esta investigación, los consejos y el uso de sus instalaciones. Kawsay ha marcado un hito en la vida, desarrollo de habilidades y fortaleza de

muchos estudiantes, mostrando una visión de trabajo e investigación en campo realista y sin rodeos. Agradezco el vital soporte de Tambopata Reserve Society para con el presente proyecto, puesto que sin su financiamiento y comprensión no hubiera sido posible realizarlo: gracias por apostar por mi idea. A Eduardo Almora por el apoyo, los buenos consejos y recomendaciones durante la fase piloto, el planteamiento de la idea final y la fase de su adaptación en campo. A Juan Pellón por la orientación, los consejos, el tiempo de revisión y discusión de ideas desde la fase de análisis. Así también, a todos quienes voluntariamente decidieron acompañarme durante los muestreos, ayudarme y aprender de las ranas y las plantas; estoy segura de que, a pesar de todos los pantanos y zancudos, quedan muchos recuerdos y anécdotas que les mostró que las cosas más emocionantes muchas veces pasan de madrugada y que vale la pena seguir explorando.

9. Bibliografía

Dehling, D. Matthias. "The structure of ecological networks." *Ecological Networks in the Tropics: an Integrative Overview of Species Interactions From Some of the Most Species-Rich Habitats on Earth* (2018): 29-42.

Delmas, Eva, et al. "Analysing ecological networks of species interactions." *Biological Reviews* 94.1 (2019): 16-36.

Doan, T. M., & Arriaga, W. A. (2000). New herpetological records for the Tambopata province, Department of Madre de Dios, Perú. *Herpetological Review*, 31(3), 188.

Frost, D.R. (30 de diciembre de 2023). *Amphibian Species of the World: an Online Reference - Version 6.1*. Recuperado de <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.

Gómez – Ortíz, Y., Martín – Regalado, C., Ortega-Martinez, I. y Pérez-Hernandez, C. Diversidad funcional de las comunidades ecológicas

González-Espinoza, J. E., & Manríquez-Morán, N. L. (2018). Preferencia de sustrato de los lacertilios diurnos del valle de Zapotitlán Salinas, Puebla. *Revista mexicana de biodiversidad*, 89(2), 471-478.

Hall, L. S., Krausman, P. R., & Morrison, M. L. (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife society bulletin*, 173-182.

Ministerio del Ambiente (2019). *Mapa Nacional de Ecosistemas: Memoria descriptiva*.

Palareti, G., Legnani, C., Cosmi, B., Antonucci, E., Erba, N., Poli, D., Testa, S., & Tosetto, A. (2016). Evolution of morphology and locomotor performance in anurans Relationships with microhabitat diversification. *International Journal of Laboratory Hematology*, 38(1), 42–49. <https://doi.org/10.1111/ijlh.12426>

Salgado-Negret, B. (Ed.). (2015). *La Ecología Funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt

Stepanova, N., & Womack, M. C. (2020). Anuran limbs reflect microhabitat and distal, later-developing bones are more evolutionarily labile*. *Evolution*, 74(9), 2005–2019. <https://doi.org/10.1111/evo.13981>

Anexo 1



Algunas de las ranas que conforman el módulo de “terrestres”. Las dos de la parte superior, de la familia Microhylidae, debajo dos especies de la familia Leptodactylidae.



Scarthyla goinorum, en amplexo junto a un estanque temporal, usando un tronco de sustrato. A su lado, *Sphaenorhynchus lacteus* hembra, luego de ser registrado en coro.



Cuatro especies de la familia de ranas “arbóreas” Hylidae. Muestran la diversidad de sus rasgos y apariencia. Esta familia perteneció al módulo “estratificación vertical vegetal”.



Midiendo los rasgos morfológicos asociados a locomoción en anuros luego del muestreo en el bosque. Determinando y caracterizando muestras de hojas usadas como sustrato, en la EBK.