

Relación entre el tamaño corporal y la amplitud de nicho en ranas de la familia Leptodactylidae en dos localidades del departamento de Casanare, Colombia

Juan Manuel ACOSTA-ORTIZ^{1*}, Andrés F. APONTE-GUTIÉRREZ^{2,3}

¹Grupo de Investigación en Gestión Ambiental y de los Recursos Naturales de Colombia, Universidad Santo Tomás, 110211, Bogotá, Colombia.

²Grupo de Caracterización Genética e inmunología, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Ciudad Universitaria, 111321, Bogotá, Colombia.

³Grupo de Investigación en Ciencias de la Orinoquía, Universidad Nacional de Colombia, sede Orinoquía, 810009, Arauca, Colombia.

*Autor de correspondencia, juan.acostaherp@gmail.com

Resumen: Este estudio evaluó la relación entre el tamaño corporal y la amplitud de nicho en tres recursos de microhábitat (sustrato, posición vertical y posición horizontal) utilizados por leptodactílidos en dos localidades de Casanare, Colombia. Los muestreos se realizaron en marzo de 2021 mediante censos por encuentros visuales, con un esfuerzo total de 144 horas. Para cada individuo se registró la longitud rostro–cloaca y el uso de los estados de cada recurso. Se calcularon la media del tamaño corporal de cada especie y la amplitud de nicho mediante el índice estandarizado de Levins, relacionándolos con pruebas de correlación de Pearson y Spearman. La mayor proporción de individuos en ambas localidades utilizó la posición vertical sobre la superficie expuesta del sustrato, la posición horizontal I y los sustratos suelo desnudo y hojarasca. *Leptodactylus latrans* y *Physalaemus fischeri* presentaron los mayores valores de amplitud de nicho para posición vertical y horizontal, respectivamente, mientras que las demás especies mostraron una amplitud reducida. No se encontró relación entre el tamaño corporal y la amplitud de nicho en los tres recursos evaluados. Estos resultados indican que el uso del microhábitat no mostró una asociación consistente con el tamaño corporal y que los patrones observados podrían estar influenciados por la disponibilidad local de recursos y otras condiciones ecológicas. En este sentido, se resalta la importancia de ampliar el esfuerzo de muestreo e incorporar variables ambientales adicionales para comprender con mayor precisión los determinantes de la amplitud de nicho en anuros de esta familia.

Palabras clave: Anfibios, anuros, longitud rostro-cloaca, microhábitat, Orinoquia colombiana.

Relationship between body size and niche breadth in frogs of the family Leptodactylidae in two localities of the department of Casanare, Colombia

Abstract: This study evaluated the relationship between body size and niche breadth across three microhabitat resources (substrate, vertical position, and horizontal position) used by leptodactylids in two localities of Casanare, Colombia. Sampling was conducted in March 2021 through visual encounter surveys, with a total effort of 144 hours. For each individual, snout–vent length and the use of each resource state were recorded. The mean body size of each species and the niche breadth were calculated using the standardized Levins index, and their association was tested through Pearson and Spearman correlation analyses. The highest proportion of individuals in both localities used the vertical position on the exposed surface of the substrate, horizontal position I, and the bare soil and leaf litter substrates. *Leptodactylus latrans* and *Physalaemus fischeri* showed the highest niche breadth values for vertical and horizontal positions, respectively, whereas the other species exhibited narrowed breadths. No relationship was found between body size and niche breadth across the three resources evaluated. These results indicate that microhabitat use did not show a consistent association with body size, and that the observed patterns may be influenced by local resource availability and other ecological conditions. In this context, increasing sampling effort and incorporating additional environmental variables is highlighted as crucial to better understanding the determinants of niche breadth in this anuran family.

Keywords: amphibians, anurans, Colombian Orinoquia, microhabitat, snout–vent length.

INTRODUCCIÓN

El tamaño corporal es una variable funcional determinante en la ecología de los anuros, pues influye en múltiples dimensiones de su biología, desde procesos fisiológicos y rasgos de historia de vida hasta interacciones ecológicas y patrones biogeográficos (Wells, 2007; Marangoni *et al.*, 2008; Womack & Bell, 2020; Moroti *et al.*, 2021). La amplia variación de este rasgo dentro del grupo, que abarca desde especies miniaturizadas hasta formas de gran tamaño, refleja una extensa diversificación ecológica y evolutiva asociada a distintas estrategias de vida (Duellman & Trueb, 1994, Womack & Bell, 2020).

En los anuros, el tamaño corporal puede responder tanto a mecanismos adaptativos como a condiciones específicas del entorno (Delgado-Acevedo & Restrepo, 2008). A escala geográfica, variables como la temperatura, la estacionalidad de las precipitaciones y la altitud pueden modular los patrones de crecimiento y la talla final, aunque su efecto no es uniforme entre especies ni regiones (Olalla-Tárraga & Rodríguez, 2007; Liao *et al.*, 2011; Guo *et al.*, 2019). A nivel proximal, el tamaño corporal depende de la edad y la tasa de crecimiento, dado que los anuros presentan crecimiento indeterminado, de modo que variaciones en la longevidad o en la velocidad de desarrollo pueden traducirse en diferencias marcadas en la talla adulta (Sinsch *et al.*, 2010; Yu & Lu, 2013). A esto se suman componentes genéticos y restricciones filogenéticas, así como presiones selectivas asociadas a la depredación, la selección sexual y la disponibilidad de recursos, que actúan de manera diferenciada entre sexos y poblaciones (Woolbright, 1983; Lesbarrères *et al.*, 2007; Nali *et al.*, 2014; Moroti *et al.*, 2021).

A escala de microhábitat, la disponibilidad recursos puede influir en el tamaño corporal de los anuros, dado que elementos como el tipo de sustrato imponen restricciones directas sobre el balance hídrico, la termorregulación y el acceso a la oferta alimenticia (Brekke *et al.*, 1991; Inger, 1994; Marangoni *et al.*, 2008; Lange *et al.*, 2020). Frente a esto, se ha encontrado que el tamaño corporal tiende a variar entre especies que habitan ambientes con diferentes niveles de perturbación antrópica (Delgado-Acevedo & Restrepo, 2008; Iglesias-Carrasco *et al.*, 2017). No obstante, la relación entre el tamaño corporal, el grado de intervención del hábitat y la disponibilidad de recursos no sigue un patrón unívoco, dado que pueden coexistir especies con morfologías contrastantes a lo largo de un mismo gradiente ambiental (Iglesias-Carrasco *et al.*, 2017).

Los recursos de microhábitat pueden ser explotados en función del tamaño corporal, de modo que las especies de mayor tamaño tienden a presentar una mayor amplitud en el uso de estos recursos en comparación con especies más pequeñas (Muñoz-Guerrero *et al.*, 2007; Basham *et al.*, 2024). Este patrón es consistente con la propuesta de que especies potencialmente competidoras se diferencian en el tamaño corporal como mecanismo de partición de recursos, lo que se traduce en variaciones en la amplitud de nicho (Hutchinson, 1959; Hutchinson & MacArthur, 1959; Schoener, 1974). No obstante, en anuros esta relación ha sido documentada principalmente en ranas arborícolas, por lo que su extrapolación a especies de hábitos terrestres es limitada (Muñoz-Guerrero *et al.*, 2007; Basham *et al.*, 2024).

La familia Leptodactylidae agrupa aproximadamente 240 especies distribuidas desde el sur de Texas hasta Chile y Argentina (De Sá *et al.*, 2014; Frost, 2025). Esta familia presenta una amplia variación en el tamaño corporal, y en Colombia sus especies se encuentran principalmente en tierras bajas (Acosta-Galvis, 2025). Los leptodactílidos habitan microhábitats terrestres tanto en ecosistemas conservados como sabanas, bosques de galería, pantanos y esteros, como en ambientes modificados por el ser humano, incluyendo pastizales, agroecosistemas y áreas urbanas. En estos entornos utilizan diferentes sustratos, como hojarasca, vegetación baja y suelo desnudo, generalmente en proximidad a cuerpos de agua (Wells, 2007; Arroyo *et al.*, 2019; Sierra-Rueda & Acosta-Ortiz, 2020; Aponte-Gutiérrez *et al.*, 2021).

En el departamento de Casanare, ubicado en el oriente de Colombia, los leptodactílidos representan la segunda familia con mayor número de especies registradas (Pedroza *et al.*, 2014; Romero *et al.*, 2014). Sin embargo, los estudios desarrollados en la región se han enfocado principalmente en la riqueza, composición y distribución de las especies, siendo escasa la información sobre aspectos ecológicos (Pedroza *et al.*, 2014; Romero *et al.*, 2014; Blanco-Torres *et al.*, 2017). Dada la variación interespecífica en el tamaño corporal, la plasticidad en el uso de microhábitats y la representatividad del grupo en el área, la familia Leptodactylidae se presenta como un modelo apropiado para estudiar la relación entre atributos morfológicos y variables del hábitat. Por ende, este estudio tuvo como objetivo

evaluar la relación entre el tamaño corporal y la amplitud de nicho en tres recursos del microhábitat: sustrato, posición vertical y posición horizontal, utilizados por especies de leptodactílidos presentes en dos localidades del departamento de Casanare.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en dos localidades del departamento de Casanare, ubicado en la región de la Orinoquia, al oriente de Colombia. La primera localidad correspondió a la finca Santa Teresa ($4^{\circ}59'17.89''$ N, $72^{\circ}1'25.33''$ O), situada en la vereda Quebradaseca, municipio de Yopal (Fig. 1). En esta zona predominaron coberturas de pastos limpios, pastos arbolados, vegetación secundaria alta, herbazales no arbolados, bosques de galería y esteros. La segunda localidad fue la finca Matepalma ($5^{\circ}30'7.23''$ N, $72^{\circ}45'45.29''$ O), localizada en la vereda El Pozo, municipio de Trinidad (Fig. 1). Allí se identificaron coberturas similares, incluyendo pastos limpios, pastos arbolados, cultivos de arroz, palmares y bosques de galería.

En cada localidad se realizaron tres muestreos en zonas boscosas correspondientes a bosques de galería y tres en zonas abiertas que abarcaron pastos limpios y pastos arbolados. Los lugares de muestreo en la finca Santa Teresa fueron: sitio 1 = bosque de galería ($04^{\circ}59'12.2''$ N, $72^{\circ}00'17.07''$ O); sitio 2 = bosque de galería ($04^{\circ}59'23.66''$ N, $72^{\circ}01'35.3''$ O); sitio 3 = bosque de galería ($04^{\circ}59'22.73''$ N, $72^{\circ}01'11.49''$ O); sitio 4 = pastos arbolados ($04^{\circ}58'56.31''$ N, $72^{\circ}00'17.39''$ O); sitio 5 = pastos limpios ($04^{\circ}58'16.82''$ N, $72^{\circ}01'05.14''$ O); sitio 6 = pastos limpios ($04^{\circ}58'26.15''$ N, $72^{\circ}01'19.77''$ O). En la finca Matepalma los puntos de muestreo fueron: sitio 1 = bosque de galería ($05^{\circ}32'05.6''$ N, $71^{\circ}45'49.3''$ O); sitio 2 = bosque de galería ($05^{\circ}32'16.37''$ N, $71^{\circ}46'47.17''$ O); sitio 3 = bosque de galería ($05^{\circ}32'29.24''$ N, $71^{\circ}44'43.93''$ O); sitio 4 = pastos limpios ($05^{\circ}32'08.43''$ N, $71^{\circ}44'41.66''$ O); sitio 5 = pastos limpios ($05^{\circ}31'47.45''$ N, $71^{\circ}45'09.53''$ O); sitio 6 = pastos limpios ($05^{\circ}30'39.9''$ N, $71^{\circ}45'24.5''$ O).

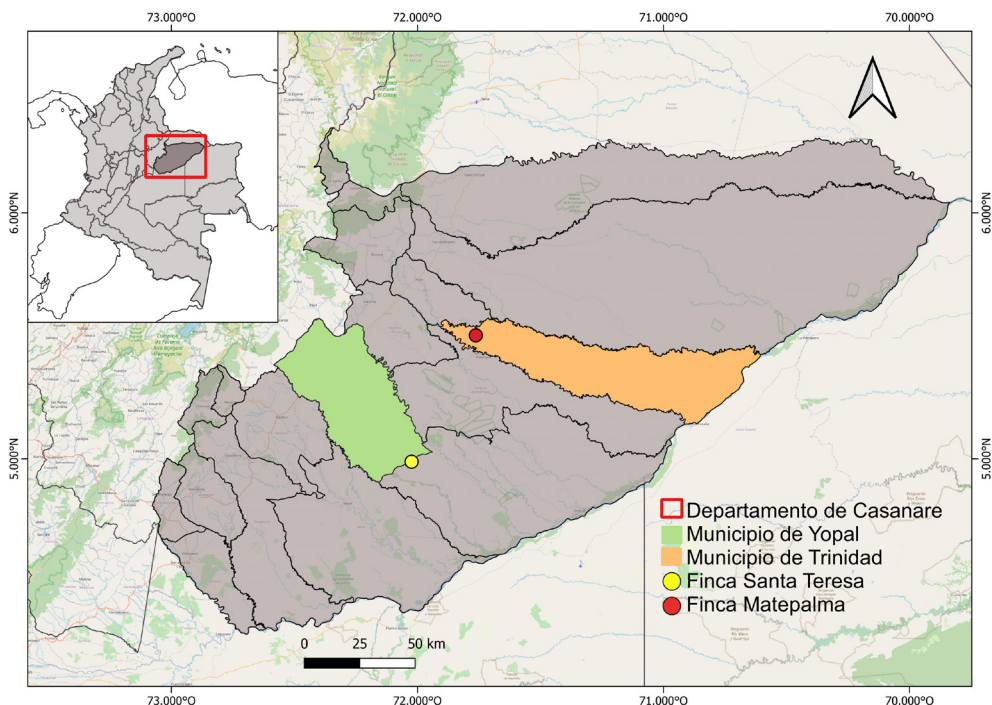


Fig. 1. Ubicación geográfica de las fincas Santa Teresa y Matepalma, en el departamento de Casanare al oriente de Colombia.

Trabajo de campo

Los muestreos se realizaron entre el 15 y el 28 de marzo de 2021, con seis días efectivos de muestreo por localidad. En cada día, tres personas llevaron a cabo búsquedas sistemáticas mediante observación directa para la captura de anfibios, abarcando los seis sitios representativos por localidad, con el fin de obtener el mayor registro de uso de los recursos de microhábitat. El muestreo por día correspondió a un sitio diferente, por lo que ningún punto fue repetido.

El trabajo de campo fue desarrollado bajo la metodología de censos por encuentros visuales (VES) (Angulo *et al.*, 2006). Cada día se realizaron búsquedas entre las 18:00–22:00 horas, para un total de cuatro horas día/hombre, con un esfuerzo total de 144 horas de muestreo. Las horas de muestreo fueron seleccionadas para la observación de anfibios con patrones de actividad nocturna (Angulo *et al.*, 2006). Durante las búsquedas en cada sitio, todos los individuos encontrados fueron capturados para prevenir su recaptura. Una vez finalizado cada muestreo, los individuos fueron liberados en el mismo lugar donde se encontraron.

Descripción de los recursos de microhábitat

El microhábitat se definió como el sitio exacto donde se encontraba cada individuo (Inger, 1994). Su caracterización se realizó mediante el registro de tres variables o recursos: posición vertical, posición horizontal o distancia al cuerpo de agua más cercano y el sustrato (Inger, 1994; Acosta-Ortiz *et al.*, 2024). Cada recurso fue subdividido en categorías ecológicas o estados de recurso (Colwell & Futuyma, 1971; Acosta-Ortiz *et al.*, 2024).

La posición vertical fue medida de acuerdo con la localización del individuo respecto al sustrato en: 1) sobre la superficie expuesta del sustrato (Ss): cuando el individuo se encontraba visiblemente sobre el sustrato; 2) bajo la superficie del sustrato (Bs): cuando el individuo estaba enterrado u oculto bajo la hojarasca, troncos, rocas o cualquier otro material del entorno y 3) sumergido (Su): cuando el individuo se encontraba bajo el agua, ya sea parcial o completamente (modificado de Inger, 1994; Acosta-Ortiz *et al.*, 2026). La posición horizontal fue medida de acuerdo con la distancia en metros de cada individuo respecto al cuerpo de agua más cercano, para ello se establecieron las categorías: I (0–5 m), II (5–10 m), III (10–15 m), IV (15–20 m) y V (>20 m) (García *et al.*, 2005). El sustrato correspondió al tipo de superficie sobre el cual se encontraba posado, oculto o desplazándose cada individuo en el momento de la observación (Acosta-Ortiz *et al.*, 2024).

Estimación de las medias del tamaño corporal

A cada individuo se le registro la longitud rostro cloaca (LRC), definida como la distancia en milímetros (mm) entre la punta del hocico y el borde posterior de la cloaca (Savage, 2002). Para ello se utilizó un pie de rey digital Neiko 01408A. Los máximos y mínimos, medias y la desviación estándar fueron obtenidos mediante el software estadístico Past 4.05 (Hammer *et al.*, 2001).

Estimación de la amplitud de nicho

Para estimar la amplitud de nicho (Ba) se tabularon los datos por recurso de microhábitat en una matriz de recursos (Colwell & Futuyma, 1971), en donde las columnas correspondieron a las categorías ecológicas o estados de los recursos y las filas a las especies. Los valores entre filas y columnas correspondieron a las frecuencias de uso de cada estado del recurso por especie. Las amplitudes solo fueron calculadas para especies que presentaron 10 o más registros por localidad. La amplitud de nicho se calculó mediante el índice estandarizado de Levins usando la siguiente formula: $Ba = \frac{[\sum p_j^2] - 1}{n - 1}$ (Hurlbert, 1978). Donde (Ba) es amplitud en una de las dimensiones del nicho, (p_j) proporción de individuos que usan el estado del recurso j y (n) el número de estados de recursos disponibles; este índice tiende a 0 cuando la especie presenta una menor amplitud, es decir, es selectiva y a 1 cuando es generalista (Hurlbert, 1978).

Relación entre el tamaño corporal y la amplitud de nicho

Para determinar la relación entre la media del tamaño corporal y la amplitud de nicho calculada para cada recurso de microhábitat, se realizaron pruebas de normalidad mediante el test de Shapiro-Wilk. Esto permitió establecer si los datos se ajustaban a una distribución normal y, en consecuencia, seleccionar entre el coeficiente de correlación de Pearson o el de Spearman, según correspondiera.

Las correlaciones se aplicaron de manera independiente para cada uno de los tres recursos

analizados (tipo de sustrato, posición vertical y posición horizontal), considerando los datos combinados de ambas localidades con el fin de aumentar el tamaño muestral. Esta decisión respondió a que las pruebas de correlación presentan mayor robustez cuando se dispone de un mayor número de observaciones (Schober *et al.*, 2018). En los casos en que una misma especie se registró en las dos localidades, los datos fueron tratados como muestras independientes. En total se realizaron tres pruebas de correlación, tomando el tamaño corporal como variable independiente en todos los casos. Los resultados obtenidos fueron representados en diagramas de dispersión, en los que se contrastaron los valores promedio de tamaño corporal con los valores de amplitud de nicho calculados para cada recurso.

Dado que los coeficientes de correlación de Pearson y Spearman pueden tomar valores entre -1 y +1, la interpretación se realizó de acuerdo con los siguientes rangos: valores entre 0 y 0,1 indicaron una correlación nula; entre 0,1 y 0,3 una correlación débil; entre 0,3 y 0,5 una correlación moderada; y mayores a 0,5 una correlación fuerte, sin importar el signo del coeficiente (Cohen, 1988; Schober *et al.*, 2018). Aunque estos valores describen el grado de asociación lineal entre las variables, no implican necesariamente una relación de causalidad, ya que dicha asociación puede estar influenciada por otros factores no considerados en el análisis. Por tal motivo, la interpretación de los resultados se basó también en el valor de significancia estadística obtenido. Se planteó una prueba de hipótesis donde la hipótesis nula (H_0) indicaba que el coeficiente de correlación procedía de una población sin asociación entre las variables, mientras que la hipótesis alternativa (H_1) proponía que el coeficiente correspondía a una población con una correlación distinta de cero.

RESULTADOS

Especies registradas y uso de recursos en la finca Santa Teresa

Se registraron 252 individuos, agrupados en cuatro géneros y ocho especies: *Pseudopaludicola llanera* Lynch, 1989 (n=72), *Leptodactylus validus* Garman, 1888 (n=47), *Leptodactylus latrans* (Steffen, 1815) (n=40), *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) (n=38), *Physalaemus fischeri* (Boulenger, 1890) (n=37), *Leptodactylus fragilis* (Brocchi, 1877) (n=11), *Lithodytes lineatus* (Schneider, 1799) (n=5) y *Leptodactylus insularum* Barbour, 1906 (n=2). Se observó un mayor número de individuos en la posición vertical sobre la superficie expuesta del sustrato (Fig. 2). Así mismo, la posición horizontal que más se frecuentó fue la I (Fig. 2). En esta localidad los sustratos usados por los leptodactílicos fueron: suelo desnudo, hojarasca, hoja, agua y raíz, de los cuales el suelo desnudo y hojarasca tuvieron el mayor número de registros (Fig. 2).

Para el recurso posición vertical, se observó que solo *P. fischeri*, *L. fragilis*, *L. insularum* y *L. lineatus* se encontraron sobre la superficie expuesta del sustrato (Tabla 1). Las otras especies, aunque presentaron uso de los otros estados del recurso, fueron encontradas en mayor proporción en la categoría sobre la superficie expuesta del sustrato (Tabla 1). *L. latrans*, *L. validus* y *P. llanera* usaron los tres estados del recurso disponibles para la posición vertical. En cuanto al recurso posición horizontal, solo *L. insularum* concentró el total de individuos en un solo estado del recurso, sin embargo, esta especie solo estuvo representada por dos individuos (Tabla 1). A excepción de *L. insularum* y *L. lineatus*, todas las especies presentaron la mayor proporción de individuos en la posición horizontal I (Tabla 1). Las únicas especies que usaron todos los estados del recurso posición horizontal fueron *L. fuscus* y *P. fischeri* (Tabla 1). Para el recurso sustrato, no se encontró ninguna especie que use exclusivamente un estado (Tabla 1). La mayor proporción de individuos de todas las especies fue encontrada en los sustratos suelo desnudo y hojarasca (Tabla 1). La especie que más utilizó el sustrato suelo desnudo fue *L. latrans* y la especie que más usó la hojarasca fue *P. llanera* (Tabla 1). Solo *L. latrans* utilizó todos los sustratos disponibles (Tabla 1).

Especies registradas y uso de recursos en la finca Matepalma

Se registraron un total de 216 individuos, representados en tres géneros y siete especies. Las especies registradas fueron: *L. latrans* (n=68), *L. validus* (n=43), *L. fuscus* (n=36), *P. fischeri* (n=32), *L. fragilis* (n=31), *L. insularum* (n=3) y *Engystomops pustulosus* (Cope, 1864) (n=3). El estado de recurso más frecuentado de la posición vertical fue sobre la superficie del sustrato (SS) y para la posición horizontal fue el estado del recurso I (Fig. 2). Los sustratos más usados fueron suelo desnudo y hojarasca (Fig. 2).

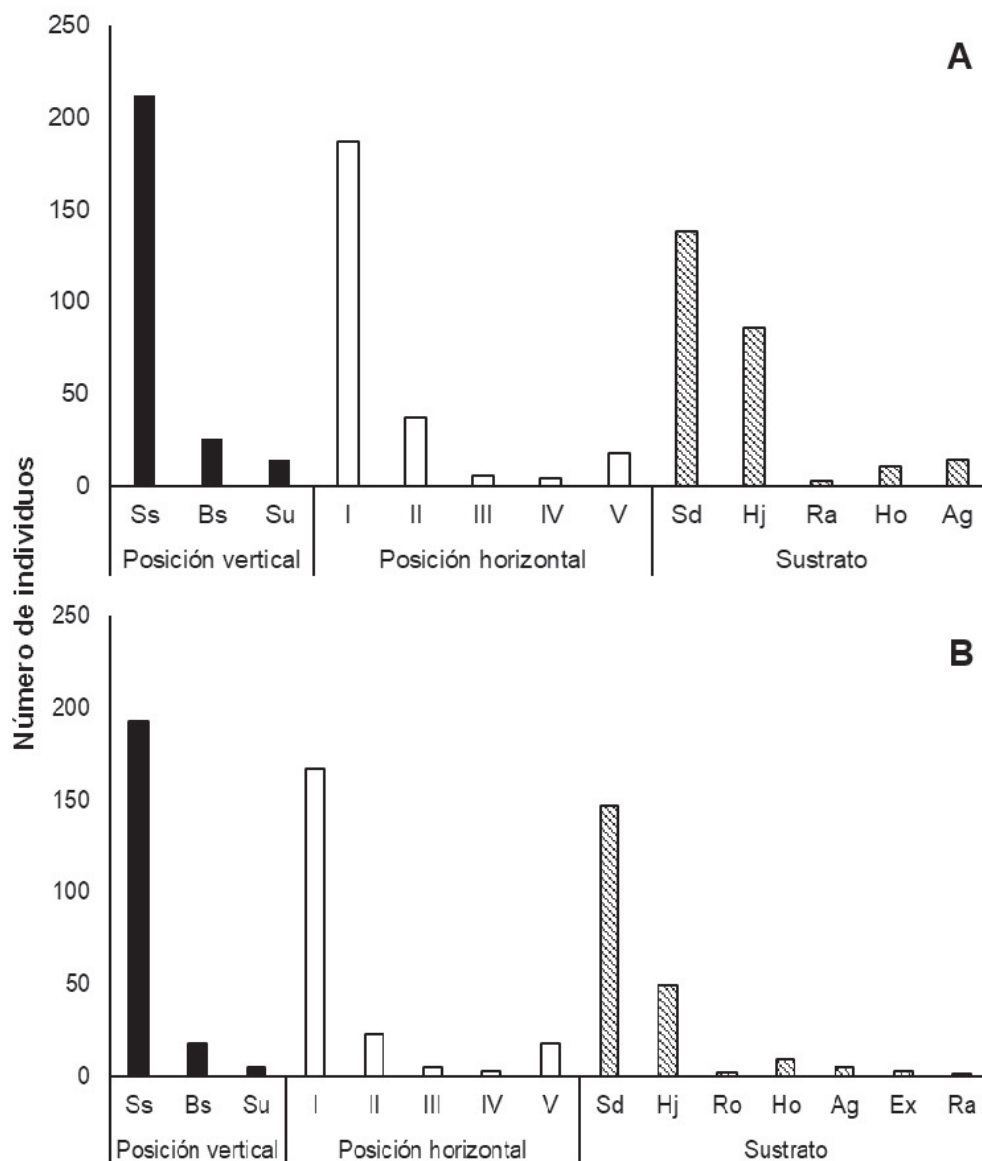


Fig. 2. Uso de los recursos de microhábitat por las especies de leptodactílidos registradas por localidad. A. Finca Santa Teresa. B. Finca Matepalma. Posición vertical: Ss = sobre la superficie expuesta del sustrato, Bs = bajo la superficie del sustrato, Su = sumergido. Sustrato: Sd = suelo desnudo, Hj = hojarasca, Ra = raíz, Ho = hoja, Ag = agua, Ex = excremento, Ro = roca.

En el recurso posición vertical, se encontró que *L. insularum* y *E. pustulosus* usaron exclusivamente un estado del recurso, sin embargo, fueron las especies que presentaron la menor abundancia en la localidad (Tabla 2). A excepción de estas dos especies, todas las demás especies concentraron la mayor proporción de individuos en la posición vertical sobre la superficie expuesta del sustrato (Tabla 2). *L. latrans* y *L. validus* usaron todos estados del recurso disponible (Tabla 2).

Al igual que para el recurso posición vertical, en la posición horizontal se observó que *L. insularum* y *E. pustulosus* solo usan la posición horizontal I (Tabla 2). En las demás especies, se observó un uso en mayor proporción de la posición horizontal I (Tabla 2). *L. fuscus* y *L. latrans* usaron todos los estados del recurso posición horizontal (Tabla 2). En cuanto al recurso sustrato,

Tabla 1. Uso de los recursos de microhábitat por los leptodactílicos presentes en la Finca Santa Teresa. Posición vertical: Ss = sobre la superficie expuesta del sustrato, Bs = bajo la superficie del sustrato, Su = sumergido. Sustrato: Sd = suelo desnudo, Hj = hojarasca, Ra = raíz, Ho = hoja, Ag = agua.

Especie	Posición vertical			Posición horizontal					Sustrato				
	Ss	Bs	Su	I	II	III	IV	V	Sd	Hj	Ra	Ho	Ag
<i>Leptodactylus fragilis</i>	11	0	0	8	1	0	0	2	10	1	0	0	0
<i>Leptodactylus fuscus</i>	37	1	0	25	6	1	3	3	28	1	0	9	0
<i>Leptodactylus insularum</i>	2	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Leptodactylus latrans</i>	22	15	3	38	1	0	0	1	28	5	3	1	3
<i>Leptodactylus validus</i>	38	8	1	44	1	1	0	1	27	18	0	1	1
<i>Lithodytes lineatus</i>	5	0	0	1	4	0	0	0	2	3	0	0	0
<i>Physalaemus fischeri</i>	37	0	0	16	5	4	1	11	22	15	0	0	0
<i>Pseudopaludicola llanera</i>	60	2	10	53	19	0	0	0	20	42	0	0	10

Tabla 2. Uso de los recursos de microhábitat por los leptodactílicos presentes en la Finca Matepalma. Posición vertical: Ss = sobre la superficie expuesta del sustrato, Bs = bajo la superficie del sustrato, Su = sumergido. Sustrato: Sd = suelo desnudo, Hj = hojarasca, Ra = raíz, Ho = hoja, Ag = agua, Ex = excremento, Ro = roca.

Especie	Posición vertical			Posición horizontal					Sustrato						
	Ss	Bs	Su	I	II	III	IV	V	Sd	Hj	Ra	Ho	Ag	Ex	Ro
<i>Engystomops pustulosus</i>	3	0	0	3	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus fragilis</i>	30	0	1	23	7	1	0	0	29	1	0	0	1	0	0
<i>Leptodactylus fuscus</i>	35	0	1	12	3	3	1	17	18	8	0	8	1	1	0
<i>Leptodactylus insularum</i>	3	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Leptodactylus latrans</i>	63	3	2	58	7	1	1	1	48	12	1	1	2	2	2
<i>Leptodactylus validus</i>	31	11	1	37	5	0	1	0	23	9	0	0	0	0	0
<i>Physalaemus fischeri</i>	28	4	0	31	1	0	0	0	24	18	0	0	1	0	0

la mayor proporción de individuos se encontró sobre el suelo desnudo. *L. latrans* fue la única especie que utilizó todos los sustratos disponibles, mientras que *L. insularum* solo utilizó uno de los sustratos disponibles (Tabla 2).

Medidas de tamaño corporal

En la finca Santa Teresa, el menor tamaño corporal medio correspondió a *P. llanera* y el mayor a *L. insularum* (Tabla 3). Así mismo, en la finca Matepalma se observó que *P. fischeri* presentó el menor tamaño corporal medio y *L. insularum* registró el mayor valor (Tabla 4). En las dos localidades, la especie cuyas medidas de tamaño corporal se encuentran más dispersas con respecto a su media fue *L. latrans* (Tabla 3).

Amplitud de nicho

La amplitud de nicho fue calculada para seis de las especies presentes en la localidad finca Santa Teresa y en cinco para la finca Matepalma (Tabla 4). En la finca Santa Teresa, *L. latrans* presentó la mayor amplitud de nicho para la posición vertical, *P. fischeri* la mayor amplitud para la posición horizontal y *P. llanera* la mayor amplitud para el recurso sustrato (Tabla 4). En contraste, *L. fuscus*, *P. fischeri* y *L. fragilis* mostraron menor amplitud en la posición vertical, mientras que *L. latrans* y *L. validus* presentaron menor amplitud en la posición horizontal, y *L. fragilis* en el sustrato (Tabla 4).

En Matepalma, *L. validus* presentó la mayor amplitud en la posición vertical y *L. fuscus* en la posición horizontal y el sustrato. No obstante, *L. fuscus*, *L. latrans* y *L. fragilis* mostraron menor amplitud en la posición vertical, mientras que *L. latrans*, *L. validus* y *P. fischeri* registraron la menor amplitud en la posición horizontal. En cuanto al sustrato, la única especie con un ancho de nicho cercano a cero fue *L. fragilis* (Tabla 4).

Tabla 3. Valores mínimos (Min) y máximos (Max), media y desviación estándar (SD) del tamaño corporal (LRC) en milímetros (mm) de las especies registradas por localidad.

Localidad	Especie	N	Min	Max	Media	SD
Santa Teresa	<i>Leptodactylus fragilis</i>	11	22,4	37,4	30,95	5,24
	<i>Leptodactylus fuscus</i>	36	22,82	48,17	39,58	4,72
	<i>Leptodactylus insularum</i>	2	55,58	59,61	57,59	2,85
	<i>Leptodactylus latrans</i>	40	31,42	77,34	55,11	10,89
	<i>Leptodactylus validus</i>	43	23,4	43,99	34,23	5,68
	<i>Lithodytes lineatus</i>	5	22,9	41,23	31,63	7,78
	<i>Physalaemus fischeri</i>	32	13,25	28,17	21,90	3,07
	<i>Pseudopaludicola llanera</i>	72	10,02	24,15	11,99	1,62
Santa Helena	<i>Engystomops pustulosus</i>	3	20,5	24,82	23,35	2,47
	<i>Leptodactylus fragilis</i>	31	23,8	40,74	32,64	5,23
	<i>Leptodactylus fuscus</i>	36	31,26	49,12	43,23	3,67
	<i>Leptodactylus insularum</i>	3	60,5	65,16	63,12	2,38
	<i>Leptodactylus latrans</i>	68	36,42	78,12	60,74	9,53
	<i>Leptodactylus validus</i>	43	21,03	48,32	39,05	6,06
	<i>Physalaemus fischeri</i>	32	19,96	26,83	23,11	1,83

Relación entre el tamaño corporal y la amplitud de nicho

La distribución de los tamaños corporales medios y la amplitud de nicho calculada para el recurso sustrato se ajustó a una distribución normal ($p > 0,05$). En contraste, los valores de amplitud correspondientes a las posiciones vertical y horizontal no siguieron una distribución normal ($p < 0,05$). Por esta razón, se aplicó el coeficiente de correlación de Spearman para evaluar la relación entre el tamaño corporal y la amplitud de nicho en dichos recursos. Para el recurso sustrato, se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson.

Los análisis de correlación mostraron que no hubo una relación significativa entre el tamaño corporal y la amplitud de nicho en ninguno de los tres recursos evaluados (posición vertical, posición horizontal y tipo de sustrato) en las especies de leptodactílicos registradas en ambas localidades (Fig. 3). Los valores de significancia obtenidos indicaron que los coeficientes de correlación calculados provienen de poblaciones en las que no existe una relación estadísticamente significativa entre las variables analizadas. Por lo tanto, no se rechazó la hipótesis nula (H_0), lo que sugiere que el tamaño corporal y la amplitud de nicho son variables estadísticamente independientes.

DISCUSIÓN

Se ha planteado que las especies de mayor tamaño corporal tienden a utilizar un mayor número de estados de recurso en comparación con aquellas de menor tamaño (Hutchinson & MacArthur, 1959; Schoener, 1974). Sin embargo, los análisis no evidenciaron una relación estadísticamente significativa entre el tamaño corporal y la amplitud de nicho en ninguno de los recursos evaluados. Aunque *L. latrans*, una de las especies de mayor tamaño corporal, utilizó todos los estados de los tres recursos en la finca Matepalma, así como todos los estados de la posición vertical y el sustrato en Santa Teresa, este patrón no se mantuvo de forma consistente, ya que especies de menor tamaño como *P. fischeri* y *P. llanera* también utilizaron todos los estados de al menos un recurso.

Tabla 4. Índice de amplitud de nicho (Ba) calculado para cada uno de los recursos medidos para las especies de leptodactílidos presentes en las localidades de estudio.

Localidad	Especie	Posición vertical	Posición horizontal	Sustrato
Santa Teresa	<i>Leptodactylus fragilis</i>	0	0,19	0,05
	<i>Leptodactylus fuscus</i>	0,03	0,28	0,17
	<i>Leptodactylus latrans</i>	0,61	0,03	0,23
	<i>Leptodactylus validus</i>	0,23	0,03	0,27
	<i>Physalaemus fischeri</i>	0	0,57	0,23
	<i>Pseudopaludicola llanera</i>	0,2	0,16	0,32
Matepalma	<i>Leptodactylus fragilis</i>	0,03	0,16	0,02
	<i>Leptodactylus fuscus</i>	0,03	0,47	0,31
	<i>Leptodactylus latrans</i>	0,08	0,09	0,15
	<i>Leptodactylus validus</i>	0,35	0,08	0,11
	<i>Physalaemus fischeri</i>	0,14	0,02	0,18

La ausencia de esta relación indica que, en las especies evaluadas, el tamaño corporal no estructura el uso de los recursos a escala de microhábitat. Este resultado sugiere un desacople entre este rasgo y la dimensión del nicho analizada, particularmente cuando esta se define a partir de variables estructurales como el sustrato o la posición en el espacio inmediato. En consecuencia, el tamaño corporal no parece imponer restricciones claras sobre el uso de estos recursos.

Este patrón es consistente con un escenario de redundancia funcional, en el que especies con diferencias morfológicas convergen en el uso de rangos similares de recursos, lo que implica cierta equivalencia en su contribución funcional dentro del ensamblaje (Olden & Rooney, 2006; Marques-Pinto *et al.*, 2019). En este contexto, el uso del microhábitat no estaría estructurado por el tamaño corporal, sino por un alto grado de solapamiento en el uso de los recursos, favorecido por la limitada heterogeneidad ambiental y la alta disponibilidad de ciertos estados de recurso (Vignoli *et al.*, 2009; Costa-Pereira *et al.*, 2019). Este efecto puede acentuarse a escala local, donde las especies enfrentan condiciones ambientales similares, lo que homogeniza sus respuestas ecológicas y reduce la diferenciación en el uso de recursos (Boaratti & da Silva, 2015; Moser *et al.*, 2017), sugiriendo que los factores que determinan la amplitud de nicho podrían operar a escalas mayores o estar asociados a variables no consideradas en este estudio (Wiens *et al.*, 2011).

Otro elemento relevante es la variación intraespecífica, ya que en especies con alta dispersión en los valores de tamaño corporal el uso de los recursos puede diferir entre individuos, lo que atenúa posibles patrones cuando se analizan promedios por especie (Costa *et al.*, 2008; Cloyed & Eason, 2017; Costa-Pereira *et al.*, 2019). En este mismo sentido, la plasticidad comportamental de muchos anuros puede favorecer un uso flexible de los recursos, reduciendo la dependencia de rasgos morfológicos específicos (Da Rosa *et al.*, 2011; Videliér *et al.*, 2014; Dugas *et al.*, 2019).

Estos factores podrían indicar que los patrones observados en el uso de los recursos no responden directamente al tamaño corporal, sino a condiciones ambientales locales. En este sentido, el uso de los recursos observado en los leptodactílidos estaría condicionado principalmente por la humedad del suelo, la humedad relativa del aire y la temperatura, factores clave para los anfibios terrestres (Tracy *et al.*, 1993; Smith *et al.*, 2003; Wells, 2007). La marcada presencia de individuos en la superficie del sustrato sugiere una respuesta a las variaciones microclimáticas entre el exterior y el interior del mismo (Lange *et al.*, 2020). Así mismo, la selección de la posición vertical parece estar influenciada por el periodo de actividad durante el cual se realizaron los muestreos, de modo que los registros reflejan condiciones de actividad más que de refugio. El uso predominante de suelo desnudo y hojarasca podría estar asociado a mecanismos de regulación hídrica y térmica, dado que algunos anuros terrestres seleccionan sustratos que favorecen la captación de agua a través de la piel y permiten ajustar su temperatura corporal en función de las condiciones térmicas disponibles (Brekke *et al.*, 1991; Maleek *et al.*, 1999; Nagai *et al.*, 1999; Lange *et al.*, 2020).

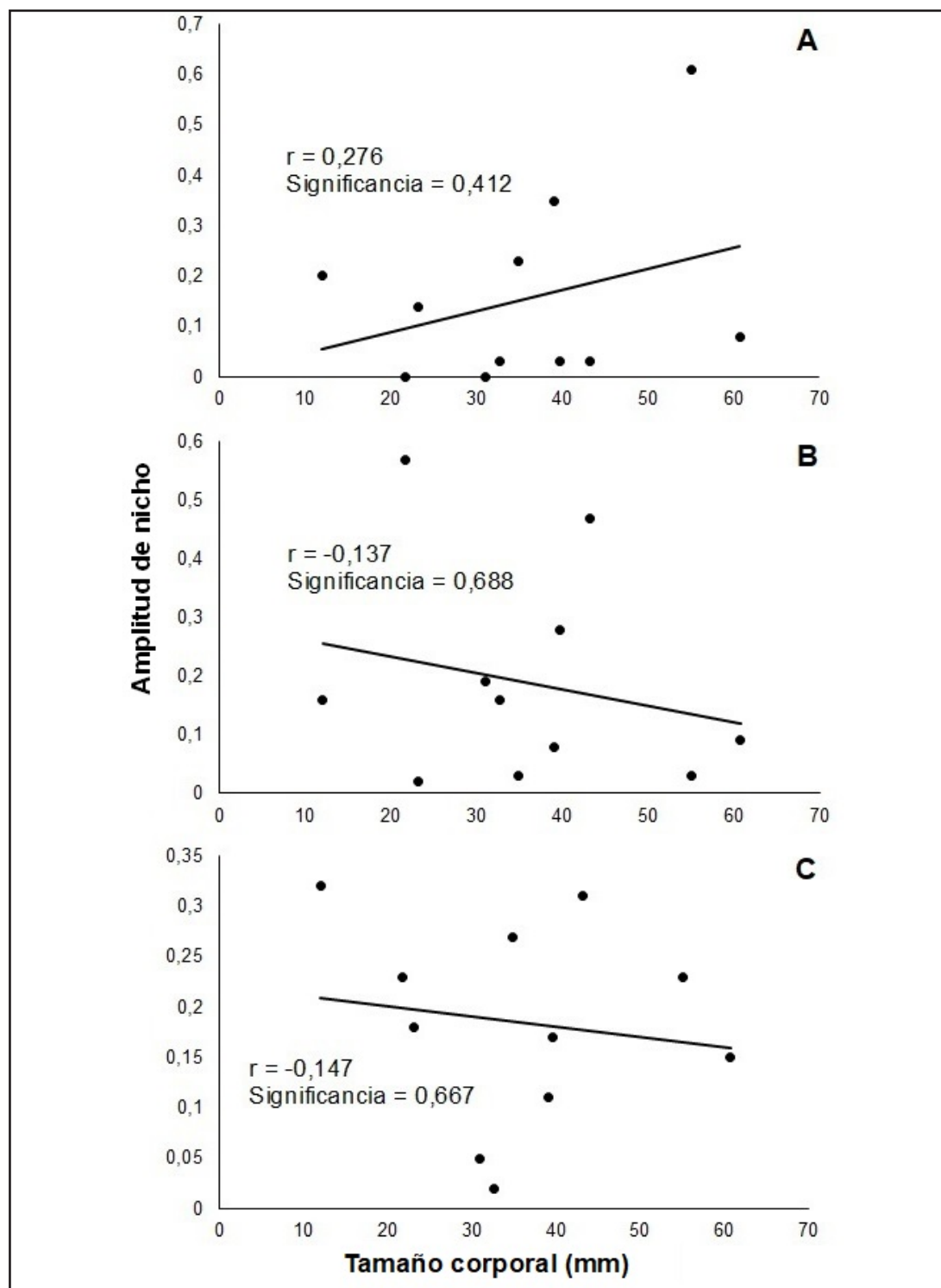


Fig. 3. Correlación entre el tamaño corporal y la amplitud de nicho en el recurso A) posición vertical, B) posición horizontal y C) sustrato, para las especies de leptodactílidos registradas en las dos localidades de estudio.

La mayor incidencia de individuos en la posición horizontal I sugiere una estrecha asociación de los leptodactílidos con los cuerpos de agua. Este patrón es compatible con la temporalidad de los muestreos, realizados en marzo, periodo de mayor estrés hídrico en la Orinoquia colombiana, lo que puede concentrar la fauna en los cuerpos de agua disponibles (Minorta-Cely & Rangel-Ch, 2014). Así mismo, la proximidad al agua aspectos reproductivos, considerando que los nidos de esta familia suelen ubicarse en áreas adyacentes a cuerpos de agua (Wells, 2007; Méndez, 2011). No obstante, algunas especies como *P. fischeri* y *L. fuscus* presentaron amplitudes relativamente altas en este recurso, lo que podría estar relacionado con diferencias en sus estrategias reproductivas y en el uso de microhábitats para actividades distintas a la reproducción.

Por otra parte, la presencia de especies de mayor tamaño, como *L. latrans* y *L. fuscus*, en posiciones horizontales más distantes de cuerpos de agua concuerda con la hipótesis de que un mayor tamaño corporal incrementa la tolerancia a la desecación debido a una menor relación superficie/volumen, además de favorecer la dispersión y el movimiento hacia áreas más alejadas (Ashton, 2002; Searcy *et al.*, 2018).

En cuanto a la amplitud de nicho, la mayoría de las especies presentaron valores bajos en los recursos evaluados, lo que contrasta con lo reportado en otros estudios donde los leptodactílidos han sido considerados generalistas (Menin *et al.*, 2007; Román-Palacios *et al.*, 2016). Estas diferencias podrían explicarse por diferencias en la disponibilidad de recursos, la temporalidad de los muestreos y la variabilidad climática, factores que inciden directamente en la disponibilidad de microhábitats (De Oliveira & Eterovick, 2010; Angarita-Sierra, 2014).

Los resultados obtenidos en el presente estudio difieren de lo reportado para ranas arborícolas, en las que se ha evidenciado una relación entre el tamaño corporal y el uso de la posición vertical (Muñoz-Guerrero *et al.*, 2007; Basham *et al.*, 2024). Esta discrepancia puede estar asociada a diferencias morfológicas entre ambos grupos, ya que las ranas arborícolas presentan estructuras como discos dactilares que facilitan el uso de microhábitats verticales, mientras que los leptodactílidos se encuentran principalmente asociados a ambientes terrestres, donde la oferta de recursos es más limitada (Cardoso *et al.*, 1989; Blanco-Torres *et al.*, 2019; Acosta-Ortiz *et al.*, 2024).

Finalmente, cabe señalar que un mayor esfuerzo de muestreo que incorpore la temporalidad y la variación climática de la región podría arrojar resultados distintos, aportando una visión más completa sobre el uso de los recursos en anuros de la familia Leptodactylidae. En la Orinoquia colombiana, los cambios en la precipitación y la temperatura modifican la disponibilidad de microhábitats, la humedad del sustrato y la dinámica de los cuerpos de agua, lo que a su vez puede alterar los patrones de actividad, reproducción y uso del espacio en los anuros (Angarita-Sierra, 2014; Minorta-Cely & Rangel-Ch, 2014). En este sentido, muestreos restringidos a un único periodo pueden subestimar la amplitud real de nicho o no captar variaciones en el uso de los recursos asociadas a la variación temporal y climática. La incorporación de réplicas en distintos momentos permitiría evaluar si los patrones observados se mantienen a lo largo del tiempo o si responden a condiciones ambientales particulares, lo que contribuiría a una interpretación más robusta de la relación entre el tamaño corporal y el uso del microhábitat.

CONCLUSIÓN

Los resultados obtenidos no evidenciaron una relación entre el tamaño corporal y la amplitud de nicho en los tres recursos de microhábitat evaluados. Este resultado sugiere que, en las especies de leptodactílidos analizadas, el tamaño corporal no actúa como un rasgo estructurador del uso del microhábitat. En su lugar, los patrones observados podrían responder a condiciones ambientales inmediatas, como la disponibilidad de recursos, la variación climática y los requerimientos fisiológicos y reproductivos de cada especie. Por ende, la amplitud de nicho registrada podría reflejar respuestas ajustadas a condiciones particulares del entorno más que diferencias asociadas a atributos morfológicos. Este resultado resalta la importancia de la escala de análisis al examinar la relación entre rasgos funcionales y uso de recursos, así como la necesidad de incorporar variables ambientales que permitan interpretar con mayor precisión los patrones ecológicos. En este sentido, la inclusión de un mayor esfuerzo de muestreo que considere la variación temporal y climática podría modificar las estimaciones de amplitud de nicho y aportar una visión más completa sobre los factores que determinan el uso del microhábitat en anuros de la familia Leptodactylidae.

AGRADECIMIENTOS

A la profesora Nubia Estela Matta Camacho por permitirnos desarrollar esta investigación en el marco del proyecto Casanare Bio “Biodiversidad de hemoparásitos en las sabanas inundables del Casanare: caracterización morfológica y molecular de los parásitos de herpetos, aves y mamíferos”, desarrollado por la Universidad Nacional de Colombia. A Jesús Manuel Vásquez, Iván Leonardo Niño y Manuel Felipe Parra por los comentarios, aportes de información y observaciones para mejorar el documento.

REFERENCIAS

- Acosta-Galvis, A. R. (2025). *Lista de los anfibios de Colombia: Referencia en línea* (Versión 15.2025). <http://www.batrachia.com>.
- Acosta-Ortiz, J. M., Bobadilla-Molina, J. S., Sierra-Rueda, A. S., & Aponte-Gutiérrez, A. F. (2024). Uso de microhábitat por cuatro especies de ranas hylidas (Anura: Hylidae) en la Universidad de los Llanos, Meta-Colombia. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*, 36(1), 137–147.
- Acosta-Ortiz, J. M., Sierra-Rueda, A. S., & Suárez-Rojas, E. (2026). Microhabitat use and observations on parental care in *Hyloxalus cepedai* (Anura: Dendrobatidae) from the Andean foothills of the Colombian Llanos. *Natura Croatica*, 35(1), 165–174.
- Angarita-Sierra, T. (2014). Diagnóstico del estado de conservación del ensamble de anfibios y reptiles presentes en los ecosistemas de sabanas inundables de la cuenca del río Pauto, Casanare, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 38(146), 53–78.
- Angulo, A., Rueda-Almonacid, J. V., Rodríguez-Mahecha, J. V., & La Marca, E. (2006). *Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina*. Conservación Internacional & Panamericana Formas e Impresos.
- Aponte-Gutiérrez, A. F., Acosta-Ortiz, J. M., Bobadilla-Molina, J. S., Agudelo-González, M. H., Sierra-Rueda, A. S., Niño-Cárdenas, I. L., & González-Rojas, J. A. (2021). *Anfibios y reptiles de la reserva forestal Vanguardia (Villavicencio, Meta)*. Grupo de Divulgación e Investigación Herpetológica & Secretaría de Medio Ambiente.
- Arroyo, S., Chaves-Portilla, G., Rivera-Correa, M., & Rada, M. (2019). Sistemática y taxonomía de anfibios. En F. Vargas-Salinas, J. Muñoz-Ávila, & M. E. Morales (Eds.), *Biología de anfibios y reptiles en bosque seco tropical del norte de Colombia* (pp. 57–96). Ecopetrol & Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.
- Ashton, K. G. (2002). Do amphibians follow Bergmann's rule? *Canadian Journal of Zoology*, 80(4), 708–716.
- Basham, E. W., Scheffers, B. R., Nakamura, A., Bamba-Kaya, A., & Jongsma, G. F. M. (2024). Vertical niche and trait associations in Central African amphibians. *Biotropica*, 56(4), 1–9.
- Blanco-Torres, A., Bastidas-Molina, B., & Parra-Torres, F. (2017). Variación espacial y temporal de la herpetofauna en ecosistemas de sabanas inundables de la Orinoquía Colombia. *Caldasia*, 39(2), 354–369.
- Blanco-Torres, A., Baruffol, M., Acosta-Galvis, A., & Nuñez-Otaño, N. (2019). *Rasgos funcionales de anfibios de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt & Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación Colciencias.
- Boaratti, A. Z., & Da Silva, F. R. (2015). Relationships between environmental gradients and geographic variation in the intraspecific body size of three species of frogs. *Austral Ecology*, 40(8), 869–876.
- Brekke, D. R., Hillyard, S. D., & Winokur, R. M. (1991). Behavior associated with the water absorption response by the toad, *Bufo punctatus*. *Copeia*, 1991(2), 393–401.
- Cardoso, A. J., Andrade, G. V., & Haddad, C. F. B. (1989). Distribuição espacial em comunidades de anfibios (Anura) no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 49, 241–249.
- Cloyed, C. S., & Eason, P. K. (2017). Niche partitioning and the role of intraspecific niche variation in structuring a guild of generalist anurans. *Royal Society Open Science*, 4(3), 170060.
- Cohen, J. (1988). *Statistical power analysis for the behavioral sciences* (2nd ed.). Routledge.
- Colwell, R. K., & Futuyma, D. J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52(4), 567–576.
- Costa, G. C., Mesquita, D. O., Colli, G. R., & Vitt, L. J. (2008). Niche expansion and the niche variation hypothesis: Does the degree of individual variation increase in depauperate assemblages? *The American Naturalist*, 172(6), 868–877.
- Costa-Pereira, R., Araújo, M. S., Souza, F. L., & Ingram, T. (2019). Competition and resource breadth shape niche variation and overlap in multiple trophic dimensions. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1902), 20190369.
- Da Rosa, I., Canavero, A., Maneyro, R., & Camargo, A. (2011). Trophic niche variation and individual specialization in *Hypsiboas pulchellus* (Duméril & Bibron, 1841) (Anura, Hylidae) from Uruguay. *South American Journal of Herpetology*, 6(2), 98–106.
- De Oliveira, F. F. R., & Eterovick, P. C. (2010). Patterns of spatial distribution and microhabitat use by syntopic anuran species along permanent lotic ecosystems in the cerrado of southeastern Brazil. *Herpetologica*, 66(2), 159–171.

- De Sá, R., Grant, T., Camargo, A., Heyer, W., Ponssa, M., & Stanley, E. (2014). Systematics of the Neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): Phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. *South American Journal of Herpetology*, 9, S1–S128.
- Delgado-Acevedo, J., & Restrepo, C. (2008). The contribution of habitat loss to changes in body size, allometry, and bilateral asymmetry in two *Eleutherodactylus* frogs from Puerto Rico. *Conservation Biology*, 22(3), 773–782.
- Duellman, W. E., & Trueb, L. (1994). *Biology of amphibians*. Johns Hopkins University Press.
- Dugas, M. B., Yeager, J., & Karkos, A. M. (2019). Preferences for and use of light microhabitats differ among and within populations of a polytypic poison frog. *Biological Journal of the Linnean Society*, 128, 1–9.
- Frost, D. R. (2025). *Amphibian species of the world: An online reference* (Version 6.2). American Museum of Natural History.
- García, J. C., Castro, F., & Cárdenas, H. (2005). Relación entre la distribución de anuros y variables del hábitat en el sector La Romelia del Parque Nacional Natural Munchique (Cauca, Colombia). *Caldasia*, 27(2), 299–310.
- Guo, C., Gao, S., Krzton, A., & Zhang, L. (2019). Geographic body size variation of a tropical anuran: Effects of water deficit and precipitation seasonality on Asian common toad from southern Asia. *BMC Evolutionary Biology*, 19, 208.
- Hammer, O., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 1–9.
- Hurlbert, S. H. (1978). The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59(1), 67–77.
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93(870), 145–159.
- Hutchinson, G. E., & MacArthur, R. H. (1959). A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *The American Naturalist*, 93(869), 117–125.
- Iglesias-Carrasco, M., Martín, J., & Cabido, C. (2017). Urban habitats can affect body size and body condition but not immune response in amphibians. *Urban Ecosystems*, 20(6), 1331–1338.
- Inger, R. (1994). Microhabitat description. En W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, & M. S. Foster (Eds.), *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians* (pp. 60–66). Smithsonian Institution Press.
- Lange, L., Brischoux, F., & Lourdais, O. (2020). Midwife toads (*Alytes obstetricans*) select their diurnal refuges based on hydric and thermal properties. *Amphibia-Reptilia*, 41(2), 275–280.
- Lesbarrères, D., Pagano, A., & Lodé, T. (2007). Genetic variability predicts common frog (*Rana temporaria*) size at metamorphosis in the wild. *Heredity*, 99(4), 405–411.
- Liao, W. B., Lu, X., Shen, Y. W., & Hu, J. C. (2011). Age structure and body size of two populations of the rice frog *Rana limnocharis* from different altitudes. *Italian Journal of Zoology*, 78(2), 215–221.
- Maleek, R., Sullivan, P., Von Seckendorff Hoff, K., Baula, V., & Hillyard, S. D. (1999). Salt sensitivity and hydration behavior of the toad, *Bufo marinus*. *Physiology & Behavior*, 67, 739–745.
- Marangoni, F., Gomez-Mestre, I., & Tejedo, M. (2008). Extreme reduction in body size and reproductive output associated with sandy substrates in two anuran species. *Amphibia-Reptilia*, 29, 541–553.
- Marques-Pinto, T., André, F., & Brandão, R. A. (2019). Dietary resource use by an assemblage of terrestrial frogs from the Brazilian Cerrado. *North-Western Journal of Zoology*, 15(2), 135–146.
- Méndez, J. (2011). *Recolonizando la tierra: Climas de terestrialidad y función termorregulatoria de los nidos de espuma en ranas de la familia Leptodactylidae* (Tesis de maestría). Universidad de los Andes.
- Menin, M., Lima, A. P., Magnusson, W. E., & Waldez, F. (2007). Topographic and edaphic effects on the distribution of terrestrially reproducing anurans in Central Amazonia: Mesoscale spatial patterns. *Journal of Tropical Ecology*, 23, 539–547.
- Minorta-Cely, V., & Rangel-Ch., J. O. (2014). El clima de la Orinoquia colombiana. En J. O. Rangel-Ch. (Ed.), *Colombia diversidad biótica XIV. La región de la Orinoquia de Colombia* (pp. 207–236). Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales.
- Moreno-Rueda, G., Requena-Blanco, A., Zamora-Camacho, F. J., Comas, M., & Pascual, G. (2020). Morphological determinants of jumping performance in the Iberian green frog. *Current Zoology*, 66(4), 417–424.
- Moroti, M., Soares, P. T., Pedrozo, M., Provete, D. B., & Santana, D. J. (2021). The effects of morphology, phylogeny and prey availability on trophic resource partitioning in an anuran community. *Basic and Applied Ecology*, 50, 181–191.
- Nagai, T., Koyama, H., Von Seckendorff Hoff, K., & Hillyard, S. D. (1999). Desert toads discriminate salt taste with chemosensory function of the ventral skin. *The Journal of Comparative Neurology*, 408, 125–136.
- Nali, R. C., Zamudio, K. R., Haddad, C. F. B., & Prado, C. P. A. (2014). Size-dependent selective mechanisms on males and females and the evolution of sexual size dimorphism in frogs. *The American Naturalist*, 184(6), 727–740.
- Moser, C., Avila, F., Oliveira, M., & Tozetti, A. M. (2017). Diet composition and trophic niche overlap between two sympatric species of *Physalaemus* (Anura, Leptodactylidae, Leiuperinae) in a subtemperate forest of southern Brazil. *Herpetology Notes*, 10, 9–15.
- Muñoz-Guerrero, J., Serrano, V. H., & Ramírez-Pinilla, M. P. (2007). Uso de microhábitat, dieta y tiempo de actividad en cuatro especies simpátricas de ranas hílidas neotropicales (Anura: Hylidae). *Caldasia*, 29(2), 413–425.
- Olalla-Tárraga, M. Á., & Rodríguez, M. Á. (2007). Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: Anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Global Ecology and Biogeography*, 16(5), 606–617.

- Olden, J. D., & Rooney, T. P. (2006). On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15(2), 113–120.
- Pedroza-Banda, R., Ospina-Sarria, J. J., Angarita-Sierra, T., Anganoy-Criollo, M., & Lynch, J. D. (2014). Estado del conocimiento de la fauna de anfibios y reptiles del departamento de Casanare, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 38(146), 17–34.
- Román-Palacios, C., Fernández, S., Hernández, M., Ishida, J., Gallo, J. J., Bolívar, W., & Giraldo, A. (2016). Uso de microhábitat por anuros en un fragmento de bosque seco intervenido del Magdalena Medio, Guarinocito, Caldas. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*, 20, 181–196.
- Romero, H., Rangel-Ch., J. O., & Carvajal-C., J. (2014). Anfibios de la Orinoquía de Colombia: Lista con base en los registros existentes. En J. O. Rangel-Ch. (Ed.), *Colombia diversidad biótica XIV. La región de la Orinoquía de Colombia* (pp. 665–690). Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales.
- Savage, J. M. (2002). *The amphibians and reptiles of Costa Rica: A herpetofauna between two continents, between two seas*. University of Chicago Press.
- Searcy, C. A., Gilbert, B., Krkošek, M., Rowe, L., & McCauley, S. J. (2018). Positive correlation between dispersal and body size in green frogs (*Rana clamitans*) naturally colonizing an experimental landscape. *Canadian Journal of Zoology*, 96(12), 1378–1384.
- Schober, P., Boer, C., & Schwarte, L. A. (2018). Correlation coefficients: Appropriate use and interpretation. *Anesthesia & Analgesia*, 126(5), 1763–1768.
- Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145), 27–39.
- Sierra-Rueda, A. S., & Acosta-Ortiz, J. M. (2020). Depredación de un metamorfo de *Boana* sp. (Anura: Hylidae) por un adulto de *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 31(1), 44–46.
- Sinsch, U., Marangoni, F., Oromi, N., Leskovar, C., Sanuy, D., & Tejedo, M. (2010). Proximate mechanisms determining size variability in natterjack toads. *Journal of Zoology*, 281(4), 272–281.
- Smith, G. R., Todd, A., Rettig, J. E., & Nelson, F. (2003). Microhabitat selection by northern cricket frogs (*Acris crepitans*) along a west-central Missouri creek: Field and experimental observations. *Journal of Herpetology*, 37(2), 383–385.
- Tracy, C. R., Christian, K. A., O'Connor, M. P., & Tracy, C. R. (1993). Behavioral thermoregulation by *Bufo americanus*: The importance of the hydric environment. *Herpetologica*, 49(3), 375–382.
- Videliér, M., Bonneaud, C., Cornette, R., & Herrel, A. (2014). Exploration syndromes in the frog *Xenopus (Silurana) tropicalis*: Correlations with morphology and performance. *Journal of Zoology*, 294(3), 206–213.
- Vignoli, L., Luiselli, L., & Bologna, M. A. (2009). Dietary patterns and overlap in an amphibian assemblage at a pond in Mediterranean central Italy. *Vie et Milieu / Life & Environment*, 59(1), 47–57.
- Wells, K. D. (2007). *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press.
- Wiens, J. J. (2011). The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576), 2336–2350.
- Woolbright, L. L. (1983). Sexual selection and size dimorphism in anuran Amphibia. *The American Naturalist*, 121(1), 110–119.
- Womack, M. C., & Bell, R. C. (2020). Two hundred million years of anuran body-size evolution in relation to geography, ecology and life history. *Journal of Evolutionary Biology*, 33, 1417–1432.
- Yu, T., & Lu, X. (2013). Body size variation of four latitudinally separated populations of a toad species: Age and growth rate as the proximate determinants. *Integrative Zoology*, 8(3), 315–323.