

**Ecología trófica de dos especies de ranas de desarrollo directo del género
Oreobates de las Yungas del noroeste de Argentina.**

*Tesis presentada para optar al título de Magister de la Universidad de Buenos Aires,
Recursos Naturales*

Adriana María Castillo González

Lic. en Ciencias mención Biología - Universidad Nacional de Asunción - 2012

San Salvador de Jujuy - Provincia de Jujuy - Argentina.



Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires

COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Marcos Vaira

Biólogo. Universidad Nacional de Córdoba.

Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad Nac. de Tucumán

Co-Director de tesis

Mauricio Sebastián Akmentins

Biólogo. Universidad Nacional de Córdoba.

Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Córdoba.

Consejera de Estudios

Maria Busch

Lic. en Ciencias Biológicas. Universidad de Buenos Aires.

Doctora en Ciencias Biológicas. Universidad de Buenos Aires.

JURADO DE TESIS

JURADO

Marta Duré Pitteri

Lic. en Zoología. Universidad del Nordeste.

Doctora en Ciencias Naturales. Universidad Nacional de la Plata.

JURADO

Melina Velazco

Lic. en Biología. Universidad Nacional de la Plata.

Doctora en Ciencias Naturales. Universidad Nacional de la Plata.

JURADO

Gabriel Laufer

Lic. en Ciencias Biológicas. Universidad de la República de Uruguay.

Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad de la República de Uruguay.

16 de Noviembre 2021

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que este material no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

Lic. Bióloga Adriana María Castillo González.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	i
ABSTRACT	iii
INTRODUCCIÓN	1
MATERIALES Y MÉTODOS	6
1.1. Especies objetivo	6
<i>Oreobates barituensis</i> Vaira & Ferrari, 2008	6
<i>Oreobates berdemenos</i> Pereyra et al., 2014	7
1.2. Área de estudio	9
Localidades de estudio para <i>Oreobates barituensis</i> :	11
Localidades de estudio para <i>Oreobates berdemenos</i> :	13
1.3. Obtención de las muestras para estudio de la dieta	14
1.4. Disponibilidad ambiental de presas	15
1.5. Caracterización de los microhábitats	15
1.6. Identificación de las muestras	16
1.7. Análisis de los datos	16
RESULTADOS	19
2.1 Descripción de las características del hábitat	19
2.2 Muestras de contenidos estomacales	20
<i>Oreobates barituensis</i> :	20
<i>Oreobates berdemenos</i> :	22
Comparación entre especies:	25
2.3 Composición dietaria	27
<i>Oreobates barituensis</i> :	27
<i>Oreobates berdemenos</i> :	30
2.4 Solapamiento de nicho trófico	33
2.5 Disponibilidad ambiental y selectividad	34
<i>Oreobates barituensis</i> :	34
<i>Oreobates berdemenos</i> :	37
2.6 Análisis de complementariedad	40
DISCUSIÓN	41
Ecología trófica de <i>Oreobates barituensis</i>	41
Ecología trófica de <i>Oreobates berdemenos</i>	43
CONCLUSIÓN	47
BIBLIOGRAFÍA	49
ANEXO I	65

RESUMEN

En las selvas de las Yungas del noroeste de Argentina habitan dos especies de ranas de desarrollo directo del género *Oreobates* pertenecientes a la megadiversa familia Strabomantidae. Si bien *Oreobates barituensis* y *Oreobates berdemenos* son especies morfológicamente similares y ocurren en simpatria, estas ranas terrestres no ocupan los mismos microhábitats. Debido a que las distintas estrategias dietarias juegan un papel preponderante en la estructuración de las comunidades de anuros, se realizó un estudio de ecología trófica en varias localidades a fin de comprobar si estas especies presentan un bajo grado de solapamiento de sus nicho tróficos debido a la distinta oferta ambiental de presas en los contrastantes microhábitats donde se las encuentra. Mediante la técnica de lavado de estómago se analizó el espectro dietario y el grado de solapamiento del nicho trófico de ambas especies en seis localidades en las Yungas de la provincia de Jujuy, Argentina. Además, se realizó una caracterización cuantitativa de sus microhábitats, se estimó la oferta ambiental de ítems presa y se exploró si existe una selección de las presas que consumen estas ranas de desarrollo directo. *Oreobates barituensis* es una especie rupícola de áreas abiertas de Yungas, con una dieta del tipo generalista de amplio espectro alimentario, pero con un predominio de artrópodos caminadores que son consumidos en gran parte en función de su disponibilidad ambiental. *Oreobates berdemenos* es una rana de hojarasca del sotobosque umbrío y húmedo de Yungas, que al igual que *O. barituensis*, presenta una dieta también del tipo generalista, pero las arañas y los isópodos terrestres tienen una mayor importancia en su dieta. Existe un amplio solapamiento de nicho trófico entre *Oreobates*

barituensis y *Oreobates berdemenos*, lo que también estuvo acompañado por una oferta ambiental de ítems presa similar en las localidades analizadas.

Palabras claves: anfibios anuros; desarrollo directo; dieta; disponibilidad; ítems presa; nicho trófico; selección; solapamiento; segregación; selva montana

ABSTRACT

Two frog species belonging to the megadiverse family Strabomantidae live in the Yungas Andean forests of northwestern Argentina. Although *Oreobates barituensis* and *Oreobates berdemenos* are morphologically similar species and occur in sympatry, these terrestrial frogs do not occupy the same microhabitats. Because different dietary strategies play a major role in structuring anuran communities, a trophic ecology study was conducted at several localities to test whether these species have a low trophic niche overlap due to a differential supply of prey items in the contrasting microhabitats where they are found. The dietary spectrum and the degree of trophic niche overlap of both species at six localities in the Yungas of Jujuy province, Argentina, were analysed using the stomach flushing technique. In addition, a quantitative characterisation of microhabitats was carried out, the environmental supply of prey items was estimated, and it was determined whether there is a selection of prey items consumed by these direct-developing frogs. *Oreobates barituensis* is a rupicolous species of open areas of the Yungas, with a generalist diet with a broad food spectrum, but with a predominance of walking arthropods that are consumed largely according to their environmental availability. *Oreobates berdemenos* is a leaf litter frog from the shady and humid undergrowth of the Yungas, also with a generalist type diet, but spiders and terrestrial isopods are the most important items in its diet. There was a large trophic niche overlap between *Oreobates barituensis* and *Oreobates berdemenos*, which was also accompanied by a similar environmental supply of prey items in the localities analysed. These two species could be occupying the same trophic niche due to their microhabitat segregation.

Key words: anuran amphibians; availability; direct development; diet; montane forest; overlap; prey items; selection; segregation; trophic niche

INTRODUCCIÓN

Los anfibios se encuentran distribuidos en casi todos los continentes, excepto en la Antártida y en la mayoría de las islas continentales (Vitt & Cadwell 2009). Este grupo de vertebrados es parte fundamental de los ecosistemas en los cuales habitan, donde actúan como eslabones en el flujo de energía dentro de las redes tróficas, cumpliendo roles como depredadores y presas (Stebbins & Cohen 1995; Caldart *et al.* 2011).

A partir de la definición de los mecanismos de partición del nicho ecológico propuesta por Pianka (1974), en la dieta, el uso de hábitat y el tiempo de actividad, hubo una gran proliferación de estudios sobre ecología trófica en anfibios centrados en estudiar cómo los ensamblajes de especies compiten y se reparten el recurso alimentario (Kuzmin 1995). En este contexto, las comunidades de anuros terrestres o de hojarasca de los bosques tropicales de Centroamérica y Sudamérica han sido unas de las más estudiadas (Wells 2007). En estos ensamblajes de especies, según su grado de especialización trófica, se definieron tres gremios alimentarios principales: (i) las especies que son generalistas dietarias, (ii) las especies que evitan a hormigas/termitas/ácaros y, (iii) las especies que son especialistas en el consumo de hormigas/termitas/ácaros (Toft 1980a; 1980b; 1981; Parmelee 1999). Las características que definen a las especies generalistas son su espectro trófico amplio, tanto en diversidad como en volúmenes de presas, y el consumo de las presas se encuentra asociado según su disponibilidad en el ambiente. Las especies que evitan las presas pequeñas y quitinosas como las hormigas se caracterizan por el consumo desproporcionado de presas móviles grandes (voluminosas) y de cuerpo blando, en relación a otros tipos de presas disponibles en el ambiente. Las especies que se especializan en el consumo de hormigas/termitas/ácaros presentan un nicho trófico acotado y debido a que estos artrópodos son los dominantes en las

comunidades de hojarasca, se los encuentra en gran abundancia dentro de los contenidos estomacales.

Otra gran diferencia entre estos tres gremios tróficos de anfibios es la estrategia de forrajeo que utilizan para capturar a sus presas (Taigen & Pough 1983; Toft 1985). Las especies generalistas son sedentarias y capturan sus presas al acecho, con una estrategia del tipo “sit-and-wait”. Las especies evitadoras de hormigas emplean una estrategia intermedia entre la espera pasiva o la búsqueda activa de sus presas. En cambio, los especialistas en hormigas/termitas/ácaros hacen búsqueda activa de sus presas, ya que estas son gregarias y se encuentran de forma parchada en el ambiente, por lo cual tienen una amplia área de acción de forrajeo. Debido a que las distintas estrategias dietarias juegan un papel preponderante en la estructuración de las comunidades de anuros, se recomienda que los estudios de ecología trófica se realicen en varias localidades y los resultados se analicen en forma separada para detectar patrones no aleatorios en la estrategia de alimentación de las especies (Vignoli & Luselli 2012).

En años recientes ha existido un creciente interés por los estudios de dieta de anfibios anuros, estos trabajos abordan diferentes tópicos que incluyen la variación de la dieta en distintos hábitats (Huckembeck *et al.* 2020; García-Padrón *et al.* 2021), cambios estacionales en la dieta (Michelin *et al.* 2020; Blanco-Torres *et al.* 2021), el efecto de los cambios en el uso de la tierra sobre la dieta (Santana *et al.* 2019; Moskowitz *et al.* 2020), la dieta de especies invasoras (Oda *et al.* 2019; Ramírez-Valverde *et al.* 2020), o las implicancias que tiene la ecología trófica para la conservación de especies amenazadas de extinción (Velasco *et al.* 2019; Akmentins & Gastón 2020), entre otros. Pero uno de los temas que ha concentrado la atención de los investigadores es el estudio de la dieta de dos o más especies

filogenéticamente emparentadas que ocurren en simpatria (De Oliveira *et al.* 2018; Marques-Pinto *et al.* 2018; Baia *et al.* 2020; Gambale *et al.* 2020; Moser *et al.* 2018; Moroti *et al.* 2021).

En la ecorregión de las Selvas de las Yungas en el noroeste de Argentina se encuentra la distribución más austral de la megadiversa familia Strabomantidae, con más de 755 especies conocidas hasta el momento (Frost *et al.* 2021). Los estrabomántidos, junto con los otros integrantes de la superfamilia Brachycephaloidea, se caracterizan por su modo reproductivo terrestre y el desarrollo embrionario directo (Vera Candiotti *et al.*, 2020). A diferencia de otras especies de anfibios anuros que dependen de sistemas acuáticos para su reproducción y desarrollo, la reproducción terrestre con desarrollo directo ha sido considerada clave para la gran diversificación de este grupo de ranas y les ha permitido ocupar una gran variedad de hábitats (Gonzales-Voyer *et al.* 2011). La mayoría de estas ranas de desarrollo directo son clasificadas como generalistas y oportunistas, ya que presentan un amplio espectro dietario y capturan sus presas dependiendo de la disponibilidad en el ambiente (Jones 1982; Woolbright & Stewart 1987; Ovaska 1991; Lynch & Duellman 1997; Whitfield & Donnelly 2006; Arroyo *et al.* 2008; Luría-Manzano & Ramírez-Bautista 2017; Blanco-Torres *et al.* 2015).

Las ranas de desarrollo directo cumplen un rol fundamental en las cadenas tróficas y el ciclado de nutrientes del suelo del bosque (Beard *et al.* 2002; 2003; Alves-dos-Santos *et al.* 2021), y esta importancia se incrementa si se tiene en cuenta que los representantes de la familia Strabomantidae son generalmente el grupo dominante en las comunidad de anfibios en los Andes Tropicales (De la Riva & Reichle 2014; Meza-Joya & Torres 2016; Armesto & Señaris 2017).

En las Selvas de las Yungas de las provincias de Salta y Jujuy, se registran dos de las tres especies conocidas de estrabomántidos para Argentina, *Oreobates barituensis* y *Oreobates berdemenos* (Akmentins & Vaira 2009; Ferro *et al.* 2016). Si bien estas dos especies ocurren en simpatria en la mayor parte de su rango de distribución, localmente no comparten los mismos microhábitats (especies no sintópicas). A *O. barituensis* se lo encuentra en suelo desnudo, en áreas abiertas en afloramientos de roca sedimentaria arcillosa, generalmente asociados a perturbaciones humanas (Akmentins 2011; Goldberg *et al.* 2012). En contraste, *O. berdemenos* es una especie de hojarasca y se la encuentra en el suelo del sotobosque en áreas de bosque primario y secundario de Yungas (Akmentins 2011; Akmentins *et al.* 2015, reportado como *O. discoidalis*). El uso de un tipo particular de microhábitat por parte de especies simpátricas de ranas de desarrollo directo ha sido asociado con las características morfológicas de cada especie, como el largo del dedo, el desarrollo de los discos digitales, las proporciones corporales e incluso el patrón corporal de coloración. Dichos rasgos morfológicos estarían vinculados al uso de diferentes porciones del estrato vegetal o distintos sustratos (Miyamoto 1982). Sin embargo, las especies de *Oreobates* presentes en las selvas de Yungas son similares desde el punto de vista morfológico (Pereyra *et al.* 2014), por lo que el uso de microhábitats tan contrastantes por parte de *O. barituensis* y *O. berdemenos* no estaría soportado por diferencias notorias en su plan corporal.

Con el fin de analizar las características de la dieta de ambas especies y su relación con el ambiente donde se las encuentra, se propone como:

Objetivo general: Estudiar la ecología trófica de dos especies simpátricas de ranas de desarrollo directo del género *Oreobates* en la selvas de las Yungas de la provincia de Jujuy, Argentina.

Objetivo específico: Describir el espectro dietario y la disponibilidad ambiental de ítems presa, determinar si existe selección de ítems presa y establecer el grado de solapamiento de nicho trófico entre *O. barituensis* y *O. berdemenos* en distintas localidades de ocurrencia de estas ranas de desarrollo directo .

Se plantea como **hipótesis:** que la dieta de estas ranas refleja la disponibilidad de presas de los microhábitats que ocupan, resultando en la diferenciación del nicho trófico. Esta diferencia en la dieta, tendría un papel preponderante en el mantenimiento de la segregación de microhábitats que estas especies presentan.

Se plantea como **predicción:** que ambas especies tendrán un escaso solapamiento de nicho trófico como consecuencia de una disponibilidad diferencial de ítems presa en los contrastantes microhábitats que ocupan.

MATERIALES Y MÉTODOS

1.1. Especies objetivo

Oreobates barituensis Vaira & Ferrari, 2008

Estado de conservación: Vulnerable (Vaira *et al.* 2012). Casi Amenazado (IUCN 2021).

Según la descripción original de la especie de Vaira & Ferrari (2008), *O. barituensis* no presenta dimorfismo sexual de coloración, pero sí se diferencian las hembras por un mayor tamaño corporal que los machos y los machos por la presencia de hendiduras vocales y de una única almohadilla nupcial poco conspicua en el dedo II de la pata delantera. Es una rana terrestre de tamaño pequeño, con un marcado dimorfismo sexual en el tamaño corporal, ya que los machos alcanzan una longitud hocico-cloaca de hasta 2,9 cm y las hembras alcanzan hasta 3,4 cm.

El patrón de coloración externo de la especie es la siguiente: dorso de color marrón bronce con manchas de color marrón oscuro, negro y crema; una franja interocular irregular oscura; región interescapular con mancha ovalada amarillenta; franjas supratimpánicas negras; con barras perpendiculares difusas de color marrón y blanco en los labios; una franja negra irregular que parte de la punta del hocico y continúa hasta la parte media de los flancos; superficies dorsales de las extremidades anteriores y posteriores con un patrón barrado de manchas difusas negruzcas y marrones; el vientre es blanquecino y finamente moteado de marrón claro; la garganta moteada de color marrón oscuro.

Otros caracteres destacables de su morfología externa son la piel del dorso salpicada de tubérculos blandos; la presencia de glándulas escapulares y sacras, y un pliegue discoidal ventral completo.



Figura 1: Ejemplar macho adulto de *Oreobates barituensis* del Parque Nacional Calilegua, provincia de Jujuy, Argentina.

***Oreobates berdemenos* Pereyra *et al.*, 2014**

Estado de conservación: No categorizado en Vaira *et al.* (2012). Vulnerable (IUCN 2021).

Especie de pequeño tamaño con una longitud hocico-cloaca de hasta 3,1 cm en los machos y con la presencia de hendiduras vocales (Pereyra *et al.* 2014), se diferencian por su tamaño corporal con las hembras que son mucho más grandes con una longitud hocico-cloaca de hasta 4 cm. Esta especie presenta un patrón de coloración corporal extremadamente variable. La coloración dorsal varía de marrón a marrón rojizo, con grandes manchas irregulares, difusas, de color marrón oscuro y amarillentas en las regiones interocular y escapular. En algunos ejemplares se observa una delgada línea vertebral que se extiende desde la punta del hocico hasta la cloaca; la región sacra presenta una mancha clara rectangular, flanqueada por

dos manchas oscuras laterales; la parte superior de los brazos y el muslo y las superficies expuestas de la pierna y el pie con barras transversales difusas de color marrón oscuro.

Presentan manchas labiales de color marrón oscuro poco definidas; pliegue supratimpánico negro; región superior de la membrana timpánica ocre oscuro; superficie lateral del cuerpo con una gran franja lateral oblicua oscura; la superficie ventral de la cabeza es marrón oscura, moteada de crema, especialmente a lo largo del arco mandibular; vientre, pecho y superficie ventral de las extremidades color crema moteado de marrón; superficie de manos y pies marrón oscuro con tubérculos grises.

Piel del dorso y superficies dorsales de las extremidades lisas, con pequeñas verrugas glandulares dispersas; glándula axilar pequeña y redondeada; glándula inguinal pequeña, redondeada y no pigmentada; presentan un pliegue discoidal incompleto.



Figura 2: Ejemplar macho adulto de *Oreobates berdemenos* de la localidad tipo de la especie en Abra Colorada, provincia de Jujuy, Argentina.

Si bien estas dos especies simpátricas son difícilmente distinguibles en base a su morfología externa, se las puede diferenciar por la siguiente combinación de caracteres: la presencia del pliegue discoidal ventral incompleto en *O. berdemenos* (mientras que el pliegue discoidal es completo en *O. barituensis*); el escaso grado de expansión de los extremos terminales de los dedos IV y V de la mano en *O. berdemenos* (mientras que los extremos de los dedos IV y V se encuentran ampliamente expandidos en *O. barituensis*); y la ausencia de parches nupciales en los machos de *O. berdemenos* (carácter presente en los machos de *O. barituensis*).

Otras características que facilitan la identificación a campo de estas dos especies simpátricas son la ocurrencia no sintópica de los individuos y las marcadas diferencias en los cantos de advertencia. El canto de advertencia de *Oreobates berdemenos* es un trino largo y melodioso, compuesto por 10 a 16 notas con una frecuencia dominante promedio de 1,92 kHz (Akmentins *et al. en prensa*). Mientras que el canto de advertencia de *O. barituensis* es un trino corto y estrepitoso, formado por 5 a 6 notas con una frecuencia dominante promedio de 3,22 kHz (Vaira & Ferrari 2008).

1.2. Área de estudio

Las Selvas de las Yungas, constituyen la extensión más austral de los bosques nublados tropicales de Sudamérica (Olson *et al.* 2001). Estas selvas de montaña se distribuyen en una estrecha franja latitudinal en el faldeo oriental de los Andes del noroeste de Argentina

(Kapelle & Brown 2001). Las Yungas representan el 75% de las áreas boscosas de la provincia de Jujuy, ocupando unas 900.000 hectáreas (Brown *et al.* 2009).

Según el esquema de la regionalización biogeográfica de la Argentina propuesto por Arana y colaboradores (2021), en la provincia de las Yungas se reconocen tres pisos de vegetación con características fisionómicas y florísticas diferenciables: a) Distrito de las Selvas de Transición entre los 350 y 600 msnm con precipitaciones anuales medias de 820 mm (550–1400 mm); b) Distrito de las Selvas Montanas entre los 600 y 1600 msnm, con precipitaciones anuales medias de 1800 mm (1100–2300 mm), y c) Distrito del Bosque Montano entre los 1600 y 2300 msnm como bosque continuo, con precipitaciones anuales medias de 1100 mm (800–1400 mm). Los dos últimos pisos altitudinales representan lo que habitualmente se conoce como bosques nublados, en los cuáles la neblina puede aportar hasta un 100% adicional a la precipitación vertical. La temperatura media anual es de 11.7° C, con una media máxima de 21.8° C y una media mínima de 8.8° C (Malizia *et al.* 2012). El estudio de la composición de la dieta de las dos especies de ranas de desarrollo directo del género *Oreobates* se realizó en varias localidades de las Selvas de la Yungas de la provincia de Jujuy (Figura 3), que se encuentran en los distritos de selva montana y bosque montano, con elevaciones que van desde 1540 a 1750 msnm. Para cada especie fueron seleccionadas 3 localidades en base a relevamientos previos, las cuales se eligieron en base a su similitud en el paisaje dominante y por las altas densidades poblacionales de las especies objetivo (M. S. Akmentins *com. pers.*).

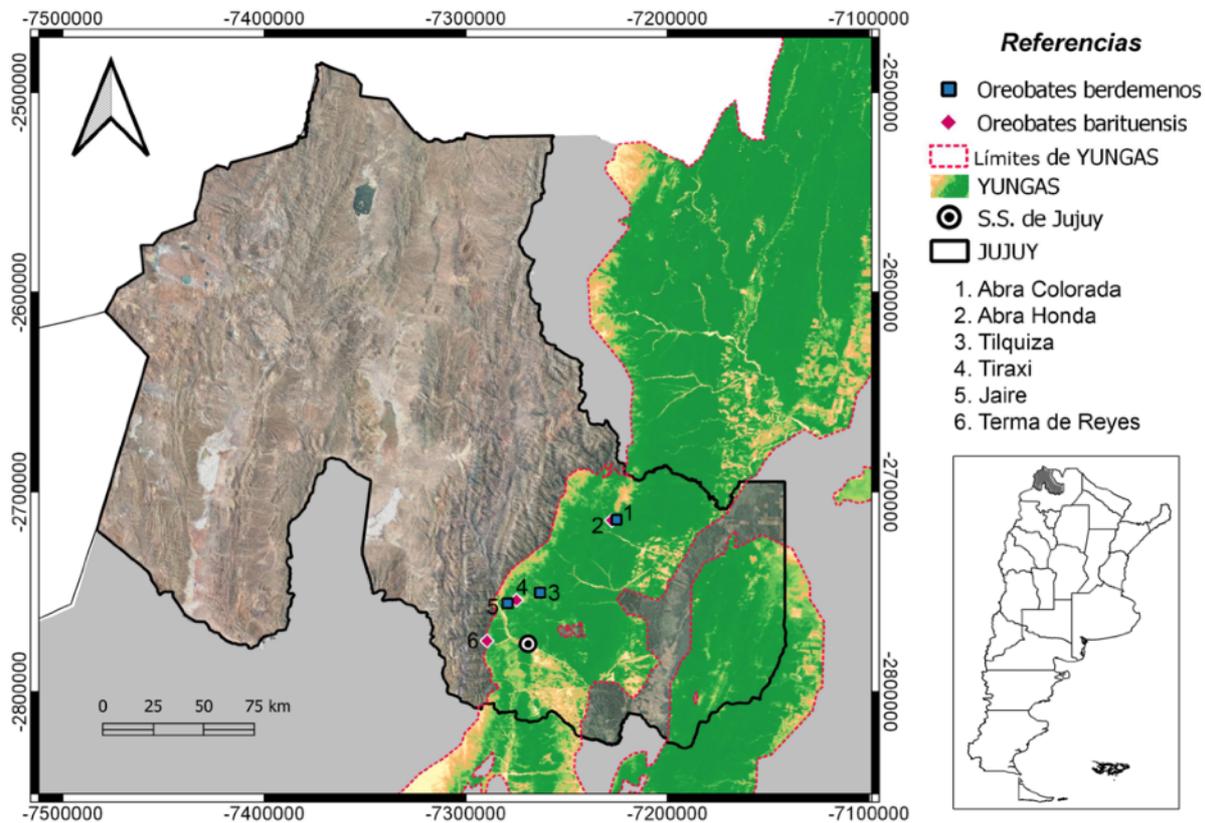


Figura 3: Localidades donde se llevaron a cabo los estudios de dieta de *Oreobates barituensis* (rombos rojos) y *Oreobates berdemenos* (cuadrados azules) en la ecorregión de las Yungas de la provincia de Jujuy, Argentina.

Localidades de estudio para *Oreobates barituensis*:

- Abra Honda ($23^{\circ}40'41.48''S$; $64^{\circ}55'37.27''O$, 1575 msnm), esta localidad es un área escarpada mayoritariamente abierta debido a fenómenos de remoción en masa de la vegetación natural por obras civiles para el mantenimiento de un camino que la atraviesa. Las laderas expuestas están dominadas por matas de “sevenguilla” (*Lamprothyrsus hieronymi*), con parches de bosque montano secundario (Figura 4).
- Tiraxi ($24^{\circ}0'22.14''S$; $65^{\circ}21'6.19''O$, 1609 msnm), el paisaje dominante de esta localidad se encuentra altamente modificado con áreas abiertas de pastizales destinadas a la ganadería extensiva, con pequeños parches de bosques montano secundario.

- Termas de Reyes ($24^{\circ}10'24.35''S$; $65^{\circ}28'57.54''O$, 1749 msnm), es una zona turística altamente modificada. Las laderas de los cerros se encuentran expuestas, cubiertas principalmente por vegetación herbácea y presenta pequeños parches de bosque montano secundario.



Figura 4: Vista panorámica de una de las localidades donde se estudió la dieta de *Oreobates barituensis* en Abra Honda, provincia de Jujuy, Argentina. El paisaje dominante son afloramientos de roca arcillosa provocados por los fenómenos de remoción en masa, con pastizales de “Sevinguilla” (*Lamprothyrsus hieronymi*) y parches de bosque montano de Yungas.

Localidades de estudio para *Oreobates berdemenos*:

- Abra Colorada (23°40'28.70"S; 64°54'18.20"O, 1670 msnm), esta es la localidad tipo de la especie y se encuentra contigua al Parque Nacional Calilegua. El paisaje está dominado por bosque montano primario y secundario bien conservado (Figura 5).
- Tilquiza (23°58'29.10"S; 65°14'45.40"O, 1543 msnm), el paisaje de esta localidad se encuentra modificado por actividades humanas, con áreas abiertas dedicadas a la ganadería extensiva, amplias superficies con plantaciones monoespecíficas de especies forestales exóticas (*Eucaliptus sp.* y *Pinus sp.*) y presenta parches de bosque montano secundario bien preservado.
- Jaire (24°01'8.69"S; 65°23'28.10"O, 1703 msnm), el paisaje dominante de esta localidad es de bosque montano secundario bien preservado.



Figura 5: Vista panorámica de la localidad tipo de *Oreobates berdemenos* en Abra Colorada, provincia de Jujuy, Argentina. En esta localidad se observa bosque montano de Yungas dominado por árboles de la familia Myrtaceae.

1.3. Obtención de las muestras para estudio de la dieta

Los relevamientos a campo se realizaron en dos temporadas consecutivas, comenzando en 2016 y finalizando en 2018, entre los meses de octubre y enero de cada año, durante el período de mayor actividad de los anfibios en la ecorregión de Selvas de las Yungas (Vaira 2002). En cada relevamiento se localizaron ejemplares adultos de ambas especies mediante búsqueda activa por encuentro visual y auditivo restringida por tiempo, entre las 19:00 y 01:00 h (Heyer 1994). En cada localidad relevada se intentó localizar el mayor número de ejemplares posible. A cada ejemplar capturado se le determinó el sexo, en base a caracteres sexuales secundarios, también se registró la longitud hocico-cloaca (LHC) con una regla con precisión de 1 mm, y el peso con una balanza de resorte Pesola® con precisión de 0,1 gr.

Inmediatamente o antes de las tres horas posteriores a la captura, se extrajeron los contenidos estomacales mediante la técnica no lesiva de lavado estomacal de Legler & Sullivan (1979) modificada por Solé *et al.* (2005). Superado ese tiempo, es probable que los contenidos estomacales ya se encuentren digeridos por completo (Solé *et al.*, 2005). Los contenidos estomacales obtenidos se preservaron individualmente en tubos de polipropileno de 1,5 ml con alcohol al 70% para su posterior análisis en laboratorio. Luego de aplicar el procedimiento de lavado estomacal, los individuos se liberaron en el mismo sitio donde fueron colectados.

1.4. Disponibilidad ambiental de presas

El muestreo de disponibilidad de presas se realizó en cada una de las seis localidades relevadas en coincidencia con la época de toma de muestras de dieta. Para ello se dispuso una transecta de 30 trampas de caída de 300 cm³ separadas por un metro de distancia entre sí (Caldart *et al.* 2012). Para la preservación de las muestras se colocó propilenglicol al 100% dentro de cada trampa. Las trampas estuvieron activas en coincidencia con la toma de muestras de dieta por un periodo de 5 días y posteriormente se recolectaron las muestras obtenidas, que se preservaron individualmente en alcohol al 96% dentro de tubos de polipropileno de 50 ml para su posterior identificación en laboratorio.

1.5. Caracterización de los microhábitats

Para realizar una caracterización cuantitativa de la estructura de los microhábitats utilizados por *O. barituensis* y *O. berdemenos*, en cada una de las localidades relevadas se tomaron una serie de datos al inicio, en el punto medio y al final de la transecta conformada por la línea de trampas de caída colocada para evaluar la disponibilidad ambiental de presas. En cada uno de estos puntos se caracterizó el tipo de sustrato mediante el lanzamiento de una cuadrata de 50 x 50 cm dividida en 25 cuadrados más pequeños de 10 x 10 cm. En cada cuadrado se midió profundidad de la hojarasca, altura máxima de la vegetación herbácea y el porcentaje de cobertura del sustrato clasificado en tres categorías: vegetación herbácea, suelo desnudo y hojarasca. Además, en cada punto se calculó el porcentaje de cobertura arbórea con un densiómetro esférico cóncavo (Lemmon, 1956). Los resultados para cada ambiente relevado se expresaron como el promedio de los valores obtenidos en los tres puntos donde se tomaron los datos.

1.6. Identificación de las muestras

Tanto las muestras de los contenidos estomacales como las muestras de disponibilidad ambiental de presas se analizaron bajo lupa binocular. Los ítems se identificaron hasta la mayor categoría taxonómica posible, alcanzando en muchos casos el nivel de Orden, mediante el uso de claves específicas para cada grupo de invertebrados (Ross 1968; Borror *et al.* 1989; Booth *et al.* 1990; Roig-Juñent *et al.* 2014a; 2014b).

Para cada ítem alimenticio completo, se midió el largo y el ancho dentro de una placa de Petri con un papel milimetrado en su base. Posteriormente se estimó el volumen mediante la fórmula para un esferoide siguiendo a Dunham (1983): $V = 4/3 \pi \times (\text{longitud de la presa}/2) \times (\text{ancho de la presa}/2)^2$.

1.7. Análisis de los datos

Para estimar la representatividad de la muestra de la dieta de las especies en cada localidad relevada, se confeccionaron curvas de rarefacción basadas en la completitud de la muestra de la riqueza de ítems presa (Chao & Jost 2012). La extrapolación se realizó utilizando el paquete iNEXT 2.0.5 en el programa R ver. 4.0.2 (R Core Team 2020). Este estimador analiza la cobertura de la muestra midiendo la proporción de los individuos de cada ítem presa, comparando la riqueza entre dos comunidades igualmente muestreadas. El estimador arroja valores de 0 a 1 y cuando más cercano a 1 sea el valor obtenido, el esfuerzo de muestreo es completo y los valores de diversidad se pueden comparar directamente (Chao & Jost, 2012).

Para determinar la importancia de cada ítem presa en la composición de la dieta, se utilizó el índice de valor de importancia dietaria (I_p) propuesto por Biavati *et al.* (2004), donde: $I_p = (N\% + V\% + F\%)/3$. Siendo: N% el porcentaje numérico de cada ítem presa, V% el

porcentaje volumétrico de cada ítem presa y F% la frecuencia porcentual (número de estómagos en los cuales es registrado cada ítem alimenticio sobre el total de estómagos analizados en la muestra). Para estimar la amplitud del nicho trófico de las especies en cada una de las localidades relevadas, se utilizó el recíproco de Simpson para datos numéricos (riqueza) y volumétricos (Magurran & McGill 2011), donde: $B = 1/\sum p_i^2$. Siendo: p la proporción del ítem alimenticio i en la dieta, y se estandarizó siguiendo a Colwell y Futuyma (1971), donde $B(\text{est}) = (B-1)/(n-1)$, siendo B : la amplitud del nicho y n : número total de ítems presas consumidos.

Para evaluar el grado de solapamiento de nicho trófico entre las distintas poblaciones relevadas de *O. barituensis* y *O. berdemenos* y entre las especies se calculó el índice de solapamiento de Pianka (1973):

$$O_{jk} = \frac{\sum_i^n p_{ij}p_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n p_{ij}^2 \sum_i^n p_{ik}^2}}$$

Donde n es el número total de presas, P_{ij} es la proporción del ítem de presa i que consumieron en la población/especie j , y P_{ik} es la proporción de presa i que consumieron en la población/especie k . Este índice varía entre 0 (sin superposición del nicho trófico) y 1 (completa superposición del nicho trófico). Se considera que los valores iguales o superiores a 0,60 representan un alto nivel de solapamiento de la dieta entre las poblaciones/especies analizadas (Grossman, 1986). Para evaluar si los valores de superposición de nicho trófico observados difieren significativamente de lo esperado por azar se compararon con un modelo nulo (algoritmo RA3, 5000 repeticiones) utilizando el paquete EcoSimR (Gotelli *et al.* 2015) en el programa R ver. 4.0.2 (R Core Team 2020).

También se determinó si estas ranas terrestres consumen los ítems presa en la misma proporción que se encuentran disponibles en el ambiente. Para ello, se calculó el índice de selectividad de Ivlev (1961): $E_i = (n_i - r_i)/(n_i + r_i)$. Siendo: n_i la proporción del ítem presa i consumido en la dieta y r_i la proporción del ítem presa i disponible en el ambiente. Los valores de este índice varían entre -1 y 1, indicando una selección del ítem alimentario cuando el índice se aproxima a 1 y un rechazo cuando es cercano a -1. Los resultados cercanos a 0 indican una selección neutra o un uso proporcional con la disponibilidad.

Se evaluó gráficamente el grado de variación de disponibilidad de ítems alimenticios entre los seis hábitats relevados gráficamente mediante curvas de rango-abundancia o curvas de Whittaker (Feinsinger 2004). Esta misma variación se determinó numéricamente mediante el análisis de complementariedad de Colwell & Coddington (1995): $C = (S_j + S_k - 2V_{jk}/S_j + S_k - V_{jk}) \times 100$. Siendo: S_j y S_k el número de ítems presa en los hábitats j y k respectivamente y V_{jk} el número de ítems compartidos por ambos hábitats. El índice varía entre 0 (cuando la disponibilidad de presas es idéntica) y 100 (la disponibilidad de presas es completamente diferente).

Se utilizó un análisis de regresión simple para determinar si existe una relación entre el tamaño corporal de los ejemplares (LHC) y la transformación logarítmica del volumen promedio de las presas consumidas (Hodgkinson & Hero 2003). Las comparaciones entre las medidas biométricas de ambas especies, así como la comparación entre el número y volumen medio de presas consumidas, se realizaron mediante una prueba U de Mann-Whitney (distribución no normal). Para todos los análisis, se consideró que $p < 0.05$ representa una diferencia estadísticamente significativa.

RESULTADOS

2.1 Descripción de las características del hábitat

Los microhábitats ocupados por *O. barituensis* se caracterizan por ser áreas abiertas, con escasa o nula cobertura arbórea, donde el suelo carece de hojarasca acumulada y presenta poco desarrollo en altura de la vegetación herbácea. El suelo descubierto, compuesto casi exclusivamente por roca arcillosa, domina como el tipo de sustrato principal (Tabla 1).

En tanto, los microhábitats ocupados por *O. berdemenos* se caracterizan por ser áreas de bosque con un alto porcentaje de cobertura arbórea, con el sustrato dominado por la hojarasca, seguido por el suelo desnudo y la vegetación herbácea (Tabla 1).

Tabla 1: Parámetros descriptivos del hábitat de cada sitio de estudio. %CA: porcentaje de cobertura arbórea; PH: profundidad de la hojarasca AVH: altura de la vegetación herbácea; tipo de sustrato: %H: porcentaje de hojarasca, %SD: porcentaje de suelo desnudo, %VH: porcentaje de vegetación herbácea.

<i>Oreobates barituensis</i>	Abra Honda	Tiraxi	Reyes
%CA	5,9	0	0
PH (cm)	0,1	0	0
AVH (cm)	2,7	1,3	0,4
%H	4	0	0
%SD	72	77,3	94,7
%VH	24	22,6	5,3
<i>Oreobates berdemenos</i>	Abra Colorada	Tilquiza	Jaire
%CA	96,5	99,2	98,6
PH (cm)	6,4	6,7	3,7
VH (cm)	2	2,4	2,1
%H	69,3	82,7	53,3
%SD	24	17,3	37,3
%VH	6,7	0	9,3

2.2 Muestras de contenidos estomacales

Oreobates barituensis:

Se capturó un total de 123 individuos en las tres localidades, de los cuales 114 presentaron contenido estomacal, lo que representa aproximadamente un 8% de estómagos vacíos para esta especie.

En la localidad de Abra Honda se obtuvieron 64 contenidos estomacales de un total de 73 ejemplares capturados, 9 machos sin contenido. La LHC de los machos ($n = 55$) fue de $3,2 \text{ cm} \pm 0,2 \text{ cm}$, con un peso de $2,2 \text{ gr} \pm 0,4 \text{ gr}$. La LHC de las hembras ($n = 9$) fue de $4,1 \text{ cm} \pm 0,2 \text{ cm}$, con un peso de $5,5 \text{ gr} \pm 0,1 \text{ gr}$. El promedio de ítems presa por estómago fue de $2,8 \pm 2,09$ presas, con un rango de 1 a 11 ítems/estómago.

En la localidad de Tiraxi se obtuvieron 25 contenidos estomacales. La LHC de los machos ($n = 22$) fue $2,8 \text{ cm} \pm 0,3 \text{ cm}$, con un peso de $1,7 \text{ gr} \pm 0,6 \text{ gr}$. La LHC de las hembras ($n = 3$) fue de $3,6 \text{ cm} \pm 0,1 \text{ cm}$, con un peso de $3,4 \text{ gr} \pm 0,5 \text{ gr}$. El promedio de ítems presa por estómago fue de $3,24 \pm 2,33$ presas, con un rango de 1 a 9 ítems/estómago.

En la localidad de Termas de Reyes se obtuvieron 25 contenidos estomacales. La LHC de los machos ($n = 20$) fue de $2,9 \text{ cm} \pm 0,2 \text{ cm}$, con un peso de $1,8 \text{ gr} \pm 0,4 \text{ gr}$. La LHC de las hembras ($n = 5$) fue de $3,5 \text{ cm} \pm 0,2 \text{ cm}$, con un peso de $3,4 \text{ gr} \pm 0,4 \text{ gr}$. El promedio de ítems presa por estómago fue de $6,64 \pm 6,36$ presas, con un rango de 1-22 ítems/estómago.

Se encontró una relación lineal positiva entre la LHC de los individuos y el volumen promedio de presas consumidas ($R^2 = 0,224$; $p < 0,05$) (Figura 6).

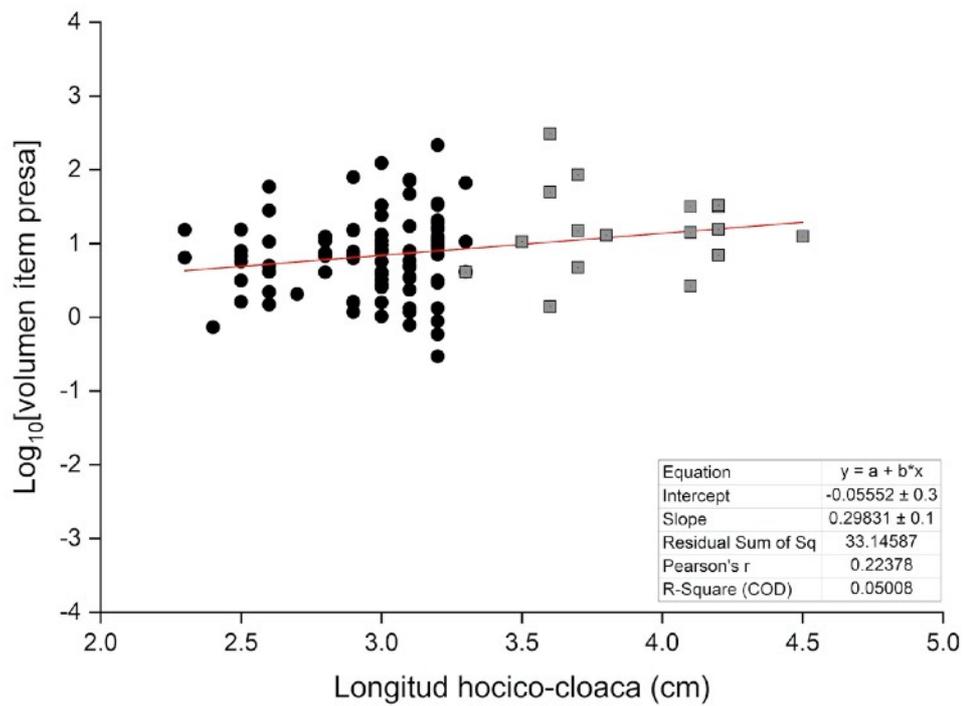


Figura 6: Relación entre la longitud hocico-cloaca (LHC) de *Oreobates barituensis* y el logaritmo del volumen promedio de los ítems presa por estómago. La línea roja representa el ajuste lineal estimado por el análisis de regresión lineal simple. Los círculos negros representan a los ejemplares machos y los cuadrados grises a los ejemplares hembra.

En cuanto a la completitud del inventario de presas de los contenidos estomacales, se alcanzó una completitud igual o mayor al 98% en todas las localidades relevadas, indicando que el esfuerzo de muestreo fué suficiente (Figura 7).

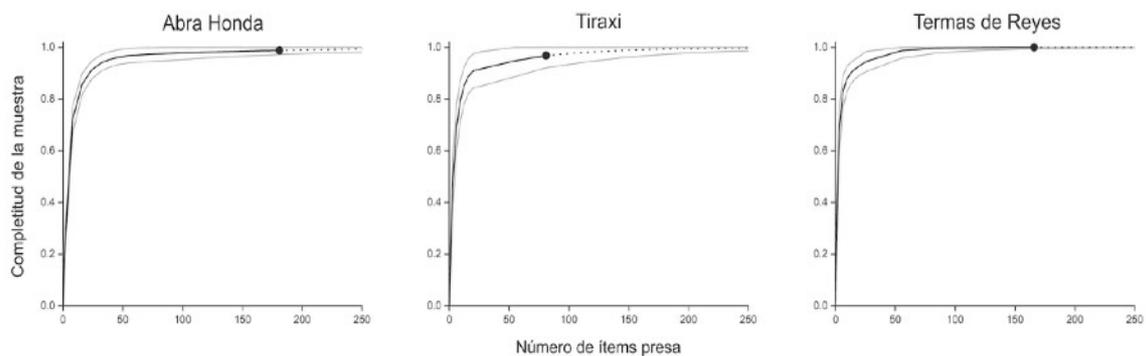


Figura 7: Curvas de rarefacción basada en la completitud de la muestra (línea continua) y extrapolación (línea punteada) de los estómagos analizados de *Oreobates barituensis* para los números de Hill de orden $q = 0$. Los intervalos de confianza del 95% (líneas grises) se obtuvieron mediante un método bootstrap basado en 200 repeticiones. De izquierda a derecha las localidades relevadas en las selvas de Yungas de la provincia de Jujuy, Argentina.

Oreobates berdemenos:

Se capturó un total de 254 individuos en las tres localidades, de los cuales 199 presentaron contenido estomacal, lo que representa aproximadamente un 22 % de estómagos vacíos para esta especie.

En la localidad de Abra Colorada se obtuvieron 82 contenidos estomacales de un total de 101 ejemplares capturados, 19 machos sin contenido. La LHC de los machos ($n = 77$) fue de $2,9 \text{ cm} \pm 0,2 \text{ cm}$, con un peso de $2,1 \text{ gr} \pm 0,4 \text{ gr}$. La LHC de las hembras ($n = 5$) fue de $3,8 \text{ cm} \pm 0,2 \text{ cm}$, con un peso de $3,9 \text{ gr} \pm 0,6 \text{ gr}$. El promedio de ítems presa por estómago fue de $2,43 \pm 1,37$ presas, con un rango de 1-7 ítems/estómago.

En la localidad de Tilquiza se obtuvieron 53 contenidos estomacales de un total de 57 colectas, 4 machos sin contenido estomacal. La LHC de los machos ($n = 53$) fue de $2,8 \text{ cm} \pm 0,1 \text{ cm}$, con un peso de $1,9 \text{ gr} \pm 0,2 \text{ gr}$. En esta población no se ha registrado la presencia de hembras. El promedio de ítems presa por estómago fue de $3,4 \pm 2,4$ con un rango de 1-13 ítems/estómago.

En la localidad de Jaire se obtuvieron 64 contenidos estomacales de un total de 96 ejemplares capturados, de los cuales la única hembra capturada no presentaba contenido estomacal al igual que 31 machos. La LHC de los machos ($n = 64$) fue $2,8 \text{ cm} \pm 0,1 \text{ cm}$, con un peso de

1,7 gr \pm 0,2 gr. El promedio de ítems presa por estómago fue de $1,60 \pm 0,95$ presas, con un rango de 1-5 ítems/estómagos.

Oreobates berdemenos no presentó una relación lineal significativa entre el LHC de los individuos y el volumen promedio de presas consumidas ($R^2 = 0,066$; $p > 0,05$) (Figura 8).

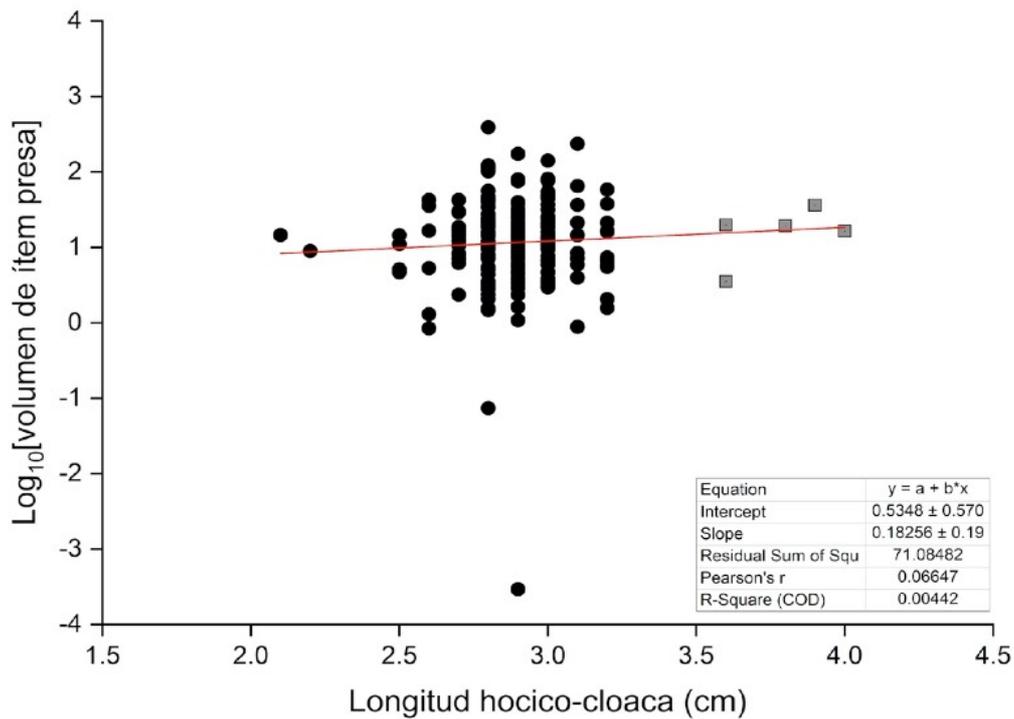


Figura 8: Relación entre la longitud hocico-cloaca (LHC) de *Oreobates berdemenos* y el logaritmo del volumen promedio de los ítems presa por estómago. La línea roja representa el ajuste lineal estimado por el análisis de regresión lineal simple. Los círculos negros representan a los ejemplares machos y los cuadrados grises a los ejemplares hembra.

En cuanto a la completitud del inventario de presas de los contenidos estomacales, se alcanzó una completitud cercana al 99% en todas las localidades relevadas, indicando que el esfuerzo de muestreo fué suficiente (Figura 9).

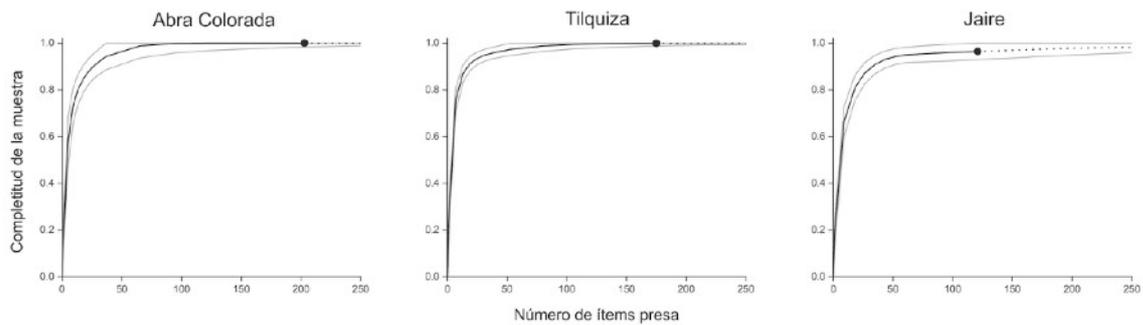


Figura 9: Curvas de rarefacción basada en la completitud de la muestra (línea continua) y extrapolación (línea punteada) de los estómagos analizados de *Oreobates berdemenos* para los números de Hill de orden $q = 0$. Los intervalos de confianza del 95% (líneas grises) se obtuvieron mediante un método bootstrap basado en 200 repeticiones. De izquierda a derecha las localidades relevadas en las selvas de Yungas de la provincia de Jujuy, Argentina.

Comparación entre especies:

Debido al bajo número de capturas de hembras, particularmente de *O. berdemenos*, sólo se compararon las medidas morfométricas de los machos de *O. barituensis* y *O. berdemenos* (Figura 10). Las variables de LCH y peso presentaron una distribución no-normal. Los machos de *O. barituensis* tienen una mayor LHC (Mann-Whitney: $U = 12040.5$; $p < 0.001^{**}$) y son más pesados (Mann-Whitney: $U = 9187$; $p = 0.04$) que los machos de *O. berdemenos*.

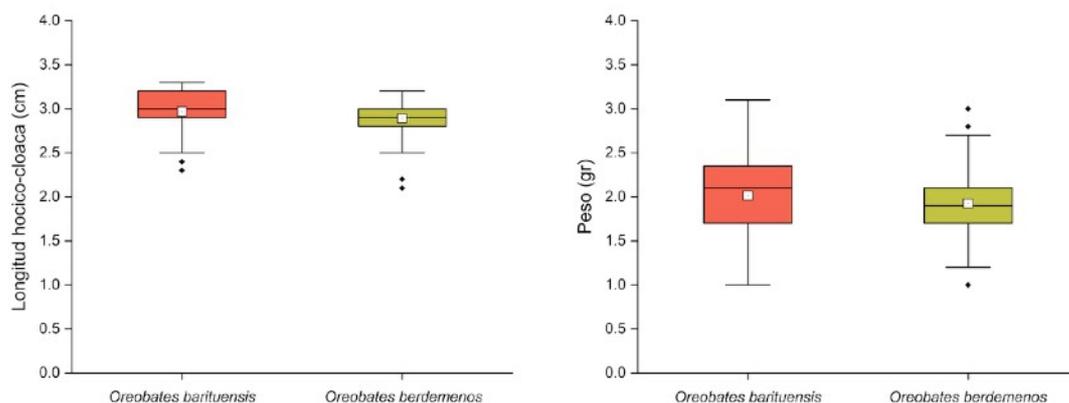


Figura 10: Medidas morfométricas de longitud hocico-cloaca (LHC) y peso de los ejemplares macho de *Oreobates barituensis* y *Oreobates berdemenos* analizados en el estudio de dieta.

El número de presas consumidas por estómago difirió significativamente (Mann-Whitney: $U = 13920$; $p < 0.001^{**}$), encontrándose una mayor riqueza de ítems presa en los estómagos de *O. barituensis*. El volumen promedio de las presas consumidas por cada individuo (\log_{10} transformado) también difirió significativamente (Mann-Whitney: $U = 8421.5$; $p < 0.001^{**}$). *Oreobates. barituensis* tendió a consumir muchas presas poco voluminosas, en cambio *O. berdemenos* consumió un menor número de presas pero más voluminosas (Figura 11).

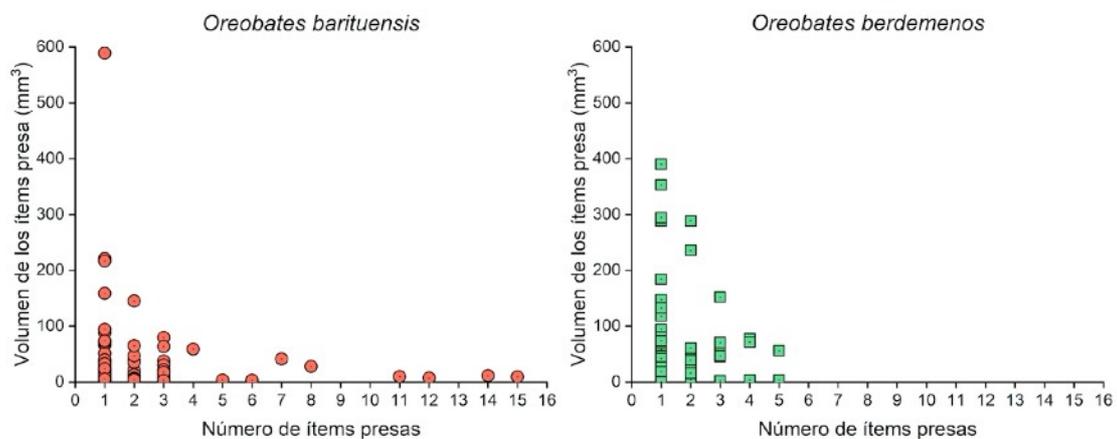


Figura 11: Comparación entre el número y el volumen de las presas consumidas por *Oreobates barituensis* y *Oreobates berdemenos* en las localidades estudiadas.

2.3 Composición dietaria

Oreobates barituensis:

La dieta de esta especie se compone exclusivamente de invertebrados. Se registró un total de 283 ítems alimenticios distribuidos en 23 categorías taxonómicas distintas en los contenidos estomacales analizados (Tabla 2). Se registraron elementos no nutritivos como restos vegetales y arena en los contenidos estomacales analizados, los cuales son ingeridos de manera accidental cuando el individuo captura a las presas.

Las categorías de presas con mayor relevancia para la dieta de *O. barituensis* fueron presas móviles y caminadoras como los coleópteros y las arañas (Tabla 2). Otras categorías de ítems presa presentaron elevados valores de importancia en distintas poblaciones, como los colémbolos, isópodos, dípteros, ácaros, hemípteros, himenópteros formícidos, ortópteros y tanto larvas como adultos de lepidópteros (Tabla 2).

La amplitud del nicho trófico en términos de riqueza de presas resultó muy variable entre las localidades relevadas, siendo más amplio para las localidades Tiraxi y Abra Honda en comparación con la localidad de Reyes (Tabla 3). Con respecto a la amplitud de volúmenes de presas, *O. barituensis* alcanzó mayor diversidad en Abra Honda en comparación con las otras localidades (Tabla 3).

Tabla 2: Categorías taxonómicas de los ítems presa encontrados en contenidos estomacales de *Oreobates barituensis* en las tres localidades relevadas en la ecorregión de las selvas de Yungas de la provincia de Jujuy, Argentina.

Ítems presa	<i>Oreobates barituensis</i>		
	Abra Honda	Tiraxi	Reyes
Annelida			
Oligochaeta	X	X	X
Mollusca			
Gastropoda	X	X	X
Arthropoda			
Crustacea			
Isopoda	X	X	X
Chelicerata			
Arachnida			
Acari	X	X	X
Araneae	X	X	X
Opiliones	-	-	-
Pseudoscorpionida	-	X	-
Scorpiones	-	-	X
Myriapoda			
Chilopoda	X	-	X
Diplopoda	X	-	-
Entognatha			
Collembola	X	X	X
Insecta			
Archaeognatha			
Machilidae	X	-	-
Blattodea			
Termitidae	-	X	-
Blattellidae	X	-	X
Coleoptera (L)	X	X	X
Coleoptera (A)	X	X	X
Diptera (L)	-	X	X
Diptera (A)	X	X	X
Ephemeroptera	-	X	-
Hemiptera	X	X	X
Hymenoptera, F*	X	X	X
Hymenoptera, NF**	X	X	-
Lepidoptera (L)	X	X	X
Lepidoptera (A)	X	X	X
Orthoptera	X	X	-
Psocoptera	-	-	X

(L) larva; (A) adulto; *Formicidae; ** No Formicidae

Tabla 3: Listado de las principales categorías de ítems presa consumidos por *Oreobates barituensis* en las tres poblaciones analizadas y los valores absolutos de los porcentajes numéricos, frecuencia de ocurrencia, volumétricos e índice de importancia dietaria. En negrita se observa los ítems relevantes para la dieta con valores de Ip mayores al 10%.

Ítems presa	<i>Oreobates barituensis</i>											
	Abra Honda				Tiraxi				Reyes			
	%N	%F	%V	Ip	%N	%F	%V	Ip	%N	%F	%V	Ip
Oligochaeta	0,6	1,6	2,9	1,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Gastropoda	0,6	1,6	0,1	0,7	1,2	4,0	0,1	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Isopoda	21,1	28,1	20,9	23,4	1,2	4,0	2,3	2,5	0,6	4,0	0,0	1,5
Ácari	1,1	3,1	0,0	1,4	7,4	20,0	0,9	9,4	7,2	40,0	2,2	16,5
Araneae	10,6	28,1	12,8	17,2	9,9	28,0	19,3	19,1	13,9	60,0	11,6	28,5
Pseudoscorpionida	0,0	0,0	0,0	0,0	2,5	4,0	0,9	2,5	0,0	0,0	0,0	0,0
Scorpiones	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	4,0	3,5	2,7
Chilopoda	2,8	7,8	1,4	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	4,0	0,2	1,6
Diplopoda	1,7	4,7	1,5	2,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Machilidae	0,6	1,6	1,4	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Collembola	4,4	9,4	0,3	4,7	6,2	16,0	0,3	7,5	41,0	52,0	6,2	33,1
Termitidae	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	4,0	0,6	2,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Blattellidae	2,8	7,8	1,1	3,9	0,0	0,0	0,0	0,0	4,2	28,0	2,7	11,6
Coleoptera (L)	3,9	10,9	1,3	5,4	4,9	12,0	0,5	5,8	1,2	8,0	0,1	3,1
Coleoptera (A)	12,8	31,3	15,6	19,9	19,8	44,0	18,3	27,4	13,3	40,0	11,2	21,5
Diptera (L)	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	4,0	0,1	1,8	0,6	4,0	0,1	1,6
Diptera (A)	3,3	9,4	3,6	5,4	6,2	16,0	3,0	8,4	1,2	8,0	54,7	21,3
Ephemeroptera	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	4,0	0,1	1,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Hemiptera	6,1	15,6	8,6	10,1	3,7	12,0	0,5	5,4	7,8	36,0	5,0	16,3
Hymenoptera F	17,8	23,4	2,0	14,4	13,6	40,0	3,0	18,9	3,6	20,0	0,4	8,0
Hymenoptera NF	0,6	1,6	0,1	0,7	3,7	12,0	0,8	5,5	0,0	0,0	0,0	0,0
Lepidoptera (L)	6,1	10,9	12,9	10,0	7,4	24,0	2,6	11,3	1,2	8,0	0,9	3,4
Lepidoptera (A)	2,2	4,7	3,6	3,5	4,9	12,0	18,8	11,9	0,6	4,0	0,5	1,7
Orthoptera	1,1	3,1	9,8	4,7	3,7	12,0	27,8	14,5	0,0	0,0	0,0	0,0
Psocoptera	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,4	16,0	0,7	6,4
B(est) Numérico	0,41				0,55				0,24			
B(est) Volumétrico	0,40				0,26				0,14			

***Oreobates berdemenos*:**

La dieta de esta especie se compone exclusivamente de invertebrados. Se registró un total de 404 ítems alimenticios, distribuidos en 20 categorías taxonómicas distintas en los contenidos estomacales analizados (Tabla 2). Se registraron elementos no nutritivos como restos vegetales y arena en los contenidos estomacales analizados, los cuales son ingeridos de manera accidental cuando los individuos capturan a las presas.

Existen dos ítems destacados en la dieta de estas ranas, una son presas gregarias típicas de la fauna de la hojarasca como son los isópodos y las arañas. A su vez, en cada población se registraron valores diferentes de importancia para los ítems complementarios consumidos como las larvas de lepidópteros, diplópodos, escarabajos y colémbolos (Tabla 5).

La amplitud de nicho trófico, tanto en riqueza como volúmenes de presas varió entre las localidades relevadas. *Oreobates berdemenos* presentó una mayor amplitud de nicho en las localidades de Abra Colorada y Tilquiza en comparación con la localidad de Jaire (Tabla 5). Con la estandarización se obtuvieron valores por debajo de 1 para todas las localidades tanto para riqueza como volumen, a excepción de Jaire con una amplitud mas acotada que el resto de las localidades. (Tabla 5)

Tabla 4: Categorías taxonómicas de los ítems presa encontrados en contenidos estomacales de *Oreobates berdemenos* en las tres localidades relevadas en la ecorregión de las selvas de Yungas de la provincia de Jujuy, Argentina.

<i>Oreobates berdemenos</i>			
Ítems presa	Abra Colorada	Tilquiza	Jaire
Annelida			
Hirudinea	X	X	-
Oligochaeta	X	X	X
Mollusca			
Gastropoda	X	X	X
Arthropoda			
Crustacea			
Isopoda	X	X	X
Chelicerata			
Arachnida			
Acari	X	X	X
Araneae	X	X	X
Opiliones	-	X	-
Myriapoda			
Chilopoda	X	X	X
Diplopoda	X	X	X
Entognatha			
Collembola	X	X	X
Insecta			
Blattodea			
Blattellidae	X	-	X
Coleoptera (L)	X	X	X
Coleoptera (A)	X	X	X
Diptera (L)	X	X	X
Diptera (A)	X	X	X
Hemiptera	X	X	X
Hymenoptera, F*	X	X	X
Hymenoptera, NF**	X	X	-
Lepidoptera (L)	X	X	X
Lepidoptera (A)	X	-	-
Neuroptera	-	X	-
Orthoptera	X	-	X
Psocoptera	-	X	-

(L) larva; (A) adulto; *Formicidae; ** No Formicidae

Tabla 5: Listado de las principales categorías de ítems presa consumidos por *Oreobates berdemenos* en las tres poblaciones analizadas y los valores absolutos de los porcentajes numéricos, frecuencia de ocurrencia, volumétricos e índice de importancia dietaria. En negrita se observa los ítems relevantes para la dieta con valores de Ip mayores al 10%.

Ítems presa	<i>Oreobates berdemenos</i>											
	Abra Colorada				Tilquiza				Jaire			
	%N	%F	%V	Ip	%N	%F	%V	Ip	%N	%F	%V	Ip
Hirudinea	0,5	1,2	0,5	0,7	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	1,6	2,2	1,6
Oligochaeta	2,0	4,9	6,3	4,4	0,6	1,9	9,4	3,9	1,0	1,6	0,2	0,9
Gastropoda	3,0	7,3	0,5	3,6	4,5	15,1	1,7	7,1	3,9	6,3	1,9	4,0
Isopoda	10,3	19,5	7,8	12,5	18,0	37,7	17,2	24,3	35,9	42,2	56,7	45,0
Acari	2,0	4,9	0,1	2,3	1,1	3,8	0,1	1,7	1,9	3,1	0,3	1,8
Araneae	15,8	32,9	22,8	23,8	16,3	45,3	9,2	23,6	13,6	21,9	12,4	16,0
Opiliones	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	1,9	15,3	5,9	0,0	0,0	0,0	0,0
Chilopoda	3,4	8,5	0,7	4,2	2,8	5,7	1,0	3,2	8,7	14,1	5,8	9,5
Diplopoda	9,9	20,7	5,8	13,6	2,8	9,4	2,8	5,0	5,8	9,4	7,3	7,5
Machilidae	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Collembola	4,9	11,0	0,2	5,4	11,8	24,5	0,4	12,2	3,9	6,3	0,3	3,5
Blattellidae	2,0	4,9	3,6	3,5	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	1,6	1,3	1,3
Coleoptera (L)	3,0	6,1	0,6	3,2	4,5	13,2	1,4	6,4	1,9	3,1	0,5	1,9
Coleoptera (A)	8,9	18,3	4,0	10,4	9,0	22,6	2,6	11,4	2,9	3,1	0,4	2,2
Diptera (L)	2,0	3,7	0,3	2,0	1,7	5,7	0,3	2,6	1,0	1,6	0,1	0,9
Diptera (A)	2,5	6,1	1,0	3,2	4,5	15,1	10,2	9,9	1,0	1,6	1,5	1,3
Ephemeroptera	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Hemiptera	7,4	15,9	2,3	8,5	3,9	13,2	1,4	6,2	4,9	7,8	2,0	4,9
Hymenoptera F	0,5	1,2	0,2	0,6	1,1	3,8	0,2	1,7	1,9	3,1	0,1	1,7
Hymenoptera NF	2,5	6,1	0,7	3,1	0,6	1,9	0,1	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Lepidoptera (L)	17,2	35,4	38,4	30,3	14,6	32,1	26,9	24,5	6,8	9,4	2,5	6,2
Lepidoptera (A)	1,0	2,4	1,4	1,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Neuroptera	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	1,9	0,0	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0
Orthoptera	1,5	3,7	2,8	2,7	0,0	0,0	0,0	0,0	2,9	4,7	4,5	4,0
Psocoptera	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1	3,8	0,0	1,6	0,0	0,0	0,0	0,0
B(est) Numérico	0,49				0,44				0,28			
B(est) Volumétrico	0,19				0,29				0,11			

2.4 Solapamiento de nicho trófico

Oreobates barituensis presenta una superposición de nicho trófico variable entre las tres poblaciones estudiadas, que van desde un solapamiento bajo entre las localidades de Reyes y Abra Honda, un solapamiento intermedio pero significativo en las localidades de Reyes y Tiraxi y un solapamiento alto y significativo entre las poblaciones de Abra Honda y Tiraxi (Tabla 6), lo que indica que la dieta de esta especie es variable dependiendo de la localidad analizada. En cambio existe un alto grado de solapamiento altamente significativo entre todas las localidades estudiadas de *O. berdemenos* (Tabla 6), indicando que la dieta de esta especie es similar en todas las poblaciones estudiadas.

La población de Abra Honda de *O. barituensis* mostró un alto grado de solapamiento de nicho interespecífico con todas las poblaciones analizadas de *O. berdemenos* (Tabla 6), en tanto que la población de Tiraxi de *O. barituensis* resultó con un alto grado de solapamiento con las poblaciones de Abra Colorada y Tilquiza de *O. berdemenos* (Tabla 6). La población de Reyes de *O. barituensis* resultó ser la más disímil a todas las poblaciones y solo presentó un solapamiento intermedio, pero significativo con la población de Tilquiza de *O. berdemenos*. (Tabla 6).

Tabla 6: Valores de solapamiento de nicho trófico calculados con el índice de Pianka (1973) en base a los ítems consumidos en cada una de las poblaciones relevadas de *Oreobates barituensis* y *Oreobates berdemenos*. En rojo se resaltan los valores del solapamiento interespecífico, en amarillo se presentan los valores de solapamiento intraespecífico de *O. barituensis* y en azul para el solapamiento de *O. berdemenos*.

		<i>Oreobates barituensis</i>			<i>Oreobates berdemenos</i>		
	Localidades	Abra Honda	Tiraxi	Reyes	Abra Colorada	Tilquiza	Jaire
<i>Oreobates barituensis</i>	Abra Honda	-	0.72*	0.4	0.68*	0.78**	0.79**
	Tiraxi	0.72*	-	0.56*	0.63*	0.61*	0.31
	Reyes	0.4	0.56*	-	0.45	0.58*	0.25
	Abra Colorada	0.68*	0.63*	0.45	-	0.91**	0.7**
<i>Oreobates berdemenos</i>	Tilquiza	0.78**	0.61*	0.58*	0.91**	-	0.82**
	Jaire	0.79**	0.31	0.25	0.7**	0.82**	-
	Abra Colorada	0.68*	0.63*	0.45	-	0.91**	0.7**

2.5 Disponibilidad ambiental y selectividad

Oreobates barituensis:

En las localidades de ocurrencia de *O. barituensis* se registró un total de 6063 ítems presa, distribuidos en 30 categorías taxonómicas distintas de invertebrados. Estos ejemplares representan las clases: Insecta, Ellipura (Collembola + Protura), Chilopoda, Arachnida y Malacostraca. En las localidades de *O. barituensis* se observó una equitatividad en las abundancias de 3 a 5 categorías, predominando los órdenes gregarios como colémbolos, hormigas y ácaros (Figura 12).

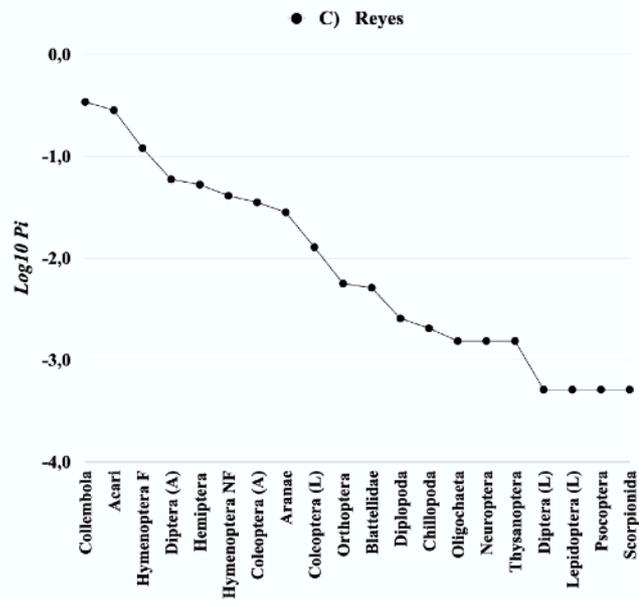
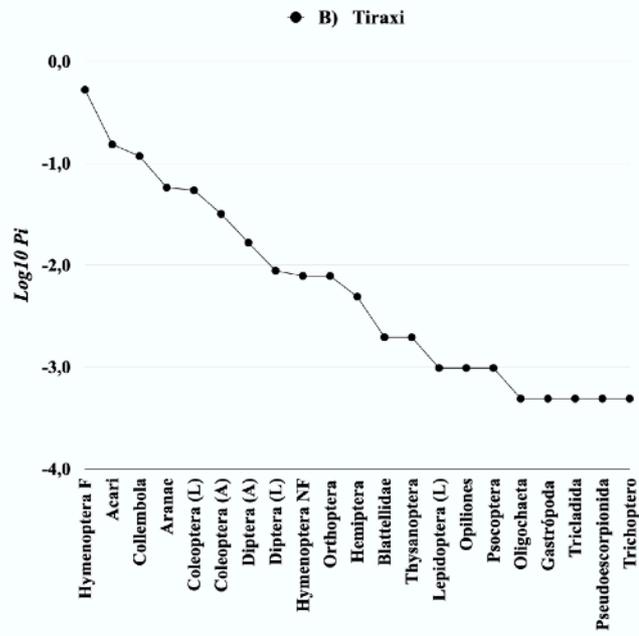
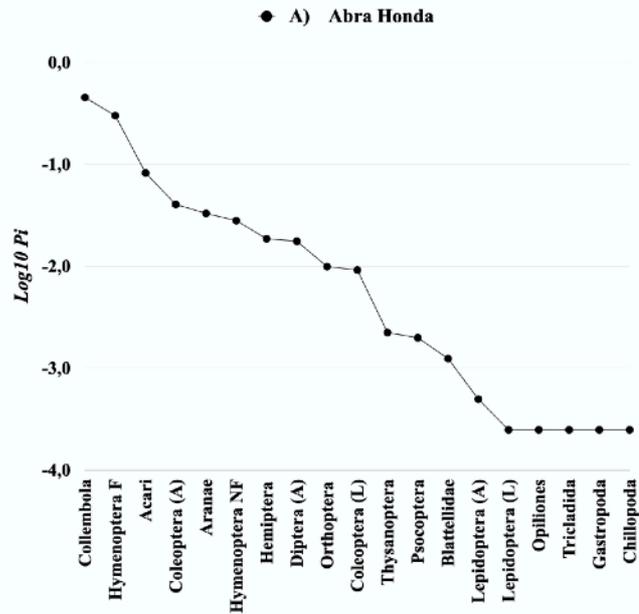


Figura 12: Curvas de rango-abundancia de la disponibilidad ambiental de ítems presas en las localidades de *Oreobates barituensis*. **A)** Abra Honda, **B)** Tiraxi y **C)** Terma de Reyes.

Esta especie seleccionó seis ítems presa en todas las 3 localidades estudiadas: isópodos, arañas, coleópteros adultos, hemípteros, así como larvas y adultos de lepidópteros. A su vez, cinco categorías alimenticias resultaron rechazadas, los ácaros, las larvas de coleópteros, las hormigas, psocópteros y tisanópteros (Figura 13). Ciertos grupos de invertebrados resultaron ampliamente seleccionados, consumidos en función a su disponibilidad o rechazados en algunas localidades.

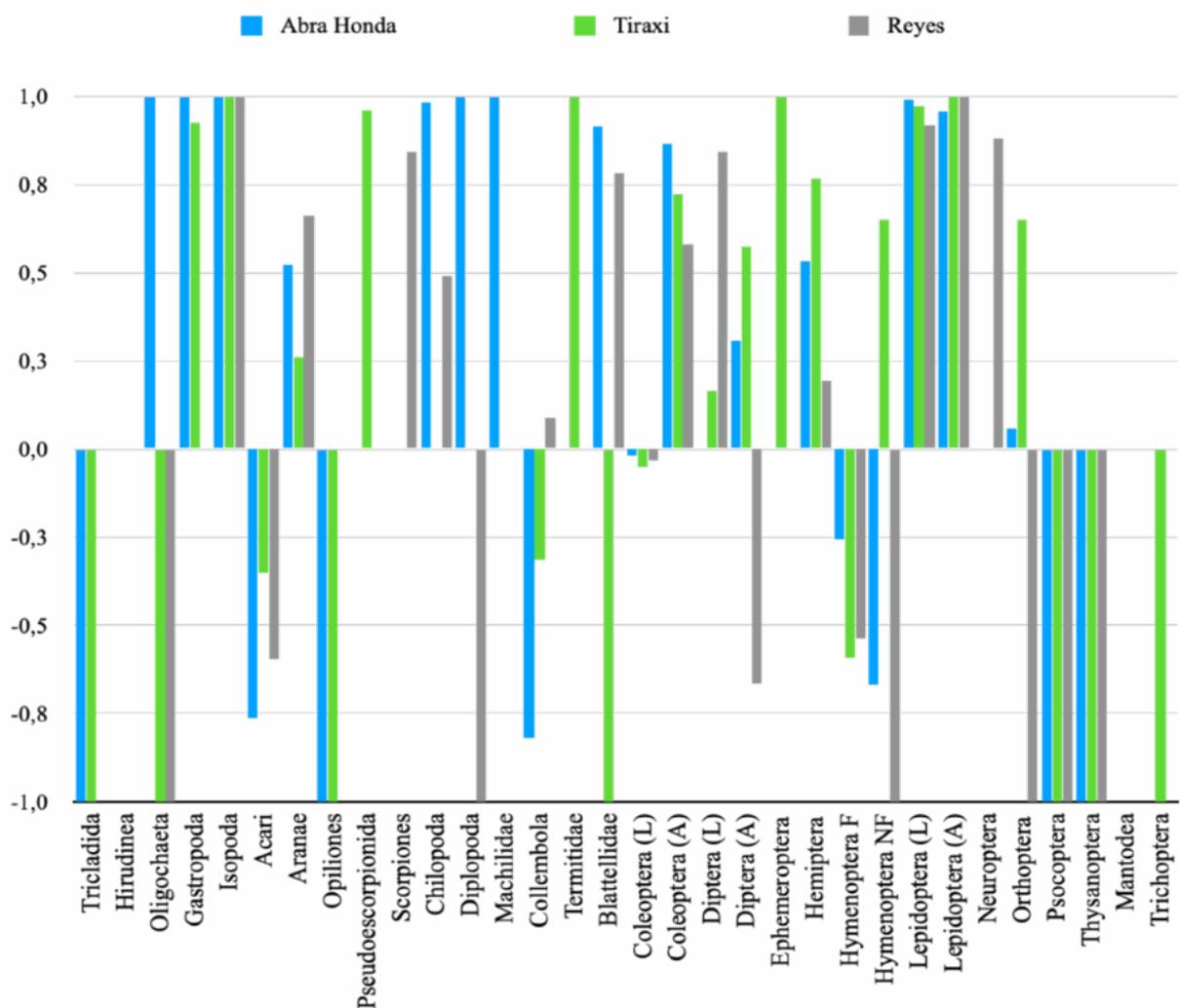


Figura 13: Valores de selección de las categorías de ítems presa de *Oreobates barituensis*. En valores positivos se representan los ítem presa seleccionados y en valores negativos los rechazados.

Oreobates berdemenos:

En las localidades de ocurrencia de *O. berdemenos* se registró un total de 6277 ítems presa, distribuidos en 28 categorías taxonómicas distintas de invertebrados. Estos ejemplares representan las clases: Insecta, Ellipura (Collembola + Protura), Chilopoda, Arachnida y Malacostraca. La dominancia de ítems alimenticios radicó en los colémbolos en los tres sitios, compartiendo de forma aislada entre Abra Colorada - Tilquiza, en órdenes como dípteros adultos y hormigas, entre las poblaciones de Abra Colorada - Jaire con el orden Araneae, y entre Tilquiza - Jaire con la subclase ácarí. (Figura 14).

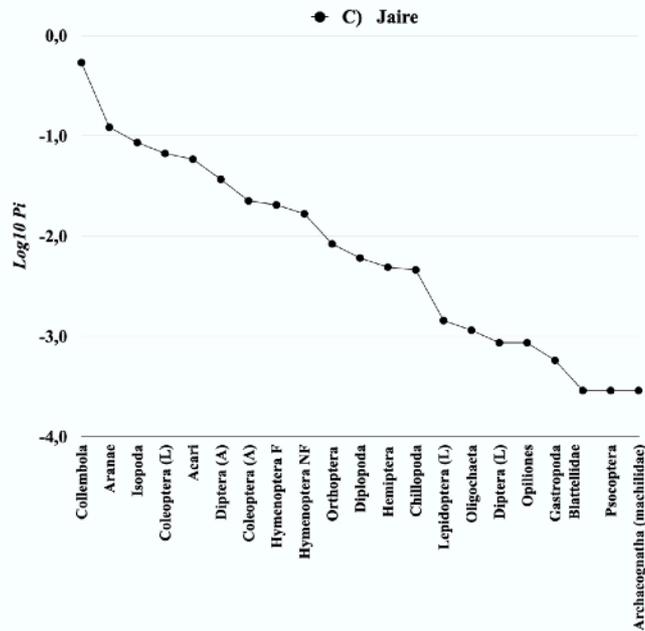
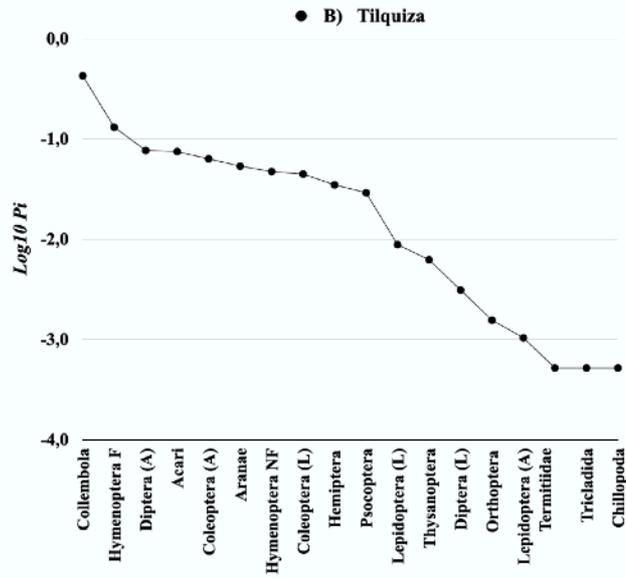
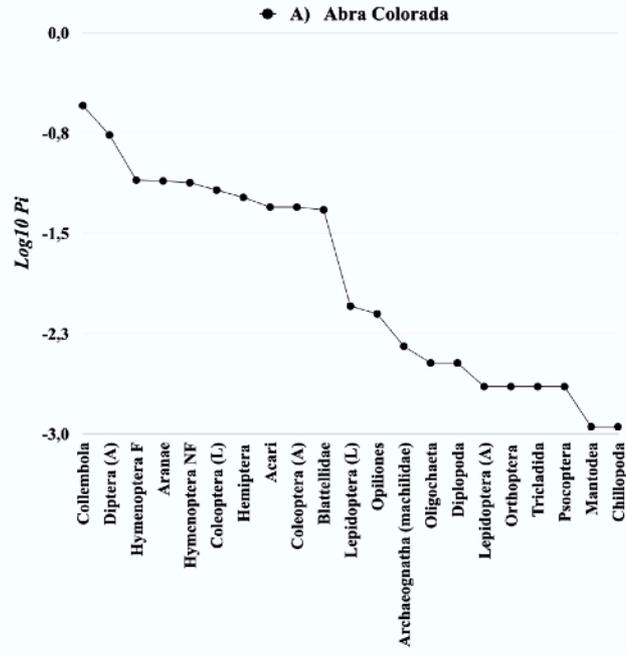


Figura 14: Curvas de rango-abundancia de la disponibilidad ambiental de ítems presas en las localidades de *Oreobates berdemenos*. **A)** Abra Colorada, **B)** Tilquixa, **C)** Jaire

Esta especie seleccionó diez categorías de presas en las tres localidades estudiadas: oligoquetos (lombrices), gasterópodos, isópodos, arañas, quilópodos, diplópodos, coleópteros adultos, larvas de dípteros, larvas de lepidópteros y hemípteros (Figura 15). Los ítems que fueron evitados en todas las poblaciones incluyeron los ácaros, colémbolos, dípteros adultos, himenópteros no formícidos, y psicópteros. Para ciertos tipos de presa la selección o rechazo resultó muy distinta en las tres localidades.

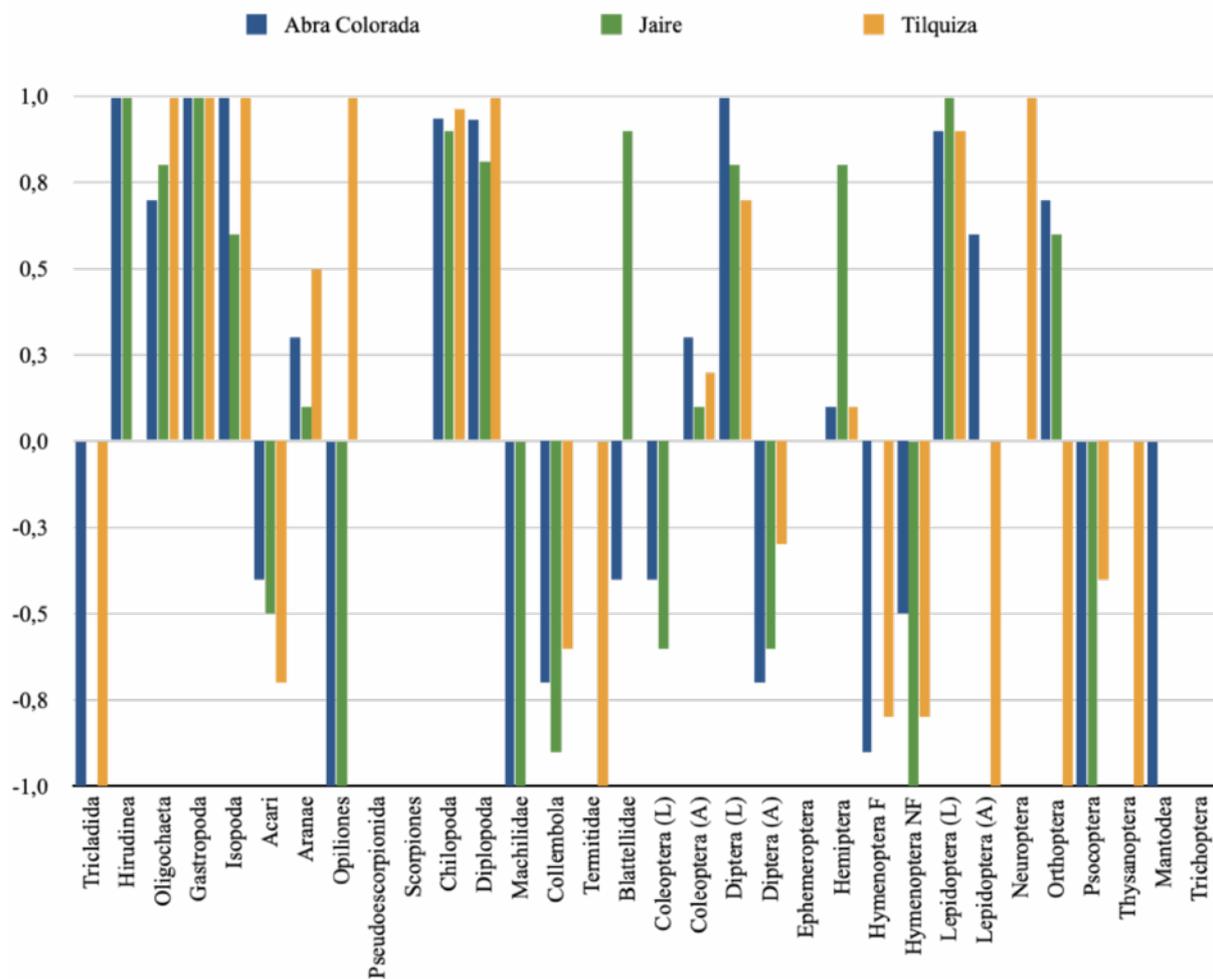


Figura 15: Valores de selección de las categorías de ítems presa de *Oreobates berdemenos*. En valores positivos se representan los ítem presa seleccionados y en valores negativos los rechazados.

2.6 Análisis de complementariedad

La disponibilidad de presas en las localidades relevadas resultó poco complementaria, lo que indica que la oferta alimentaria de los grandes grupos de invertebrados es similar en los microhábitats ocupados por ambas especies del género *Oreobates* (Tabla 8). Si bien algunas de las comunidades que resultaron más similares son las que habitan la misma especie, como los binomios Abra Colorada - Jaire para *O. berdemenos* y Abra Honda-Reyes para *O. barituensis* (Tabla 7), existe un rango similar de variación de la composición de las comunidades de invertebrados en los ambientes habitados por la misma o la otra especie (Tabla 7).

Tabla 7: Resultados del análisis de Colwell & Coddington (1995) de complementariedad de la disponibilidad ambiental de ítems presa en las localidades relevadas de presencia de *Oreobates barituensis* y *Oreobates berdemenos*.

	Localidades	<i>Oreobates barituensis</i>			<i>Oreobates berdemenos</i>		
		Abra Honda	Tiraxi	Reyes	Abra Colorada	Tilquiza	Jaire
<i>Oreobates barituensis</i>	Abra Honda	-	33,3	16,7	26,1	20	33,3
	Tiraxi	33,3	-	36	33,3	37,5	38,5
	Reyes	16,7	36	-	36	34,8	29,2
<i>Oreobates berdemenos</i>	Abra Colorada	26,1	33,3	36	-	37,5	17,4
	Tilquiza	20	37,5	34,8	37,5	-	37,5
	Jaire	33,3	38,5	29,2	17,4	37,5	-

DISCUSIÓN

Ecología trófica de *Oreobates barituensis*

Oreobates barituensis habita en afloramientos de roca arcillosa que ocurren en áreas abiertas en las selvas de las Yungas (Akmentins 2011), y como ocurre en muchas especies de hábitos de vida terrestres, esta puede llegar a ocupar estructuras artificiales como las defensas de piedras contruídas a la vera de caminos no pavimentados (Valdez *et al.*, 2021; *obs. pers.*). Si se toma en cuenta que estas ranas de desarrollo directo también se reproducen y depositan sus huevos en estos afloramientos de roca arcillosa (Goldberg *et al.* 2012), podemos caracterizar a *O. barituensis* como una especie rupícola. Los hábitos de vida más frecuentes entre las ranas de desarrollo directo son el terrestre y el arborícola (Hedges *et al.* 2008), pero la adaptación a un hábito de vida rupícola ha sido registrada en otras especies de *Oreobates* y en varios géneros de Brachycephaloidea (Goldberg & Schwalbe 2004; Bosch *et al.* 2015; Dugo-Cota *et al.* 2019; Pansonato *et al.* 2020; Taucce *et al.* 2020).

La particularidad del hábito de vida rupícola de *O. barituensis* se ve reflejado en su dieta, ya que presenta un tipo de dieta generalista, basada principalmente en presas terrestres caminadoras como las arañas y los coleópteros. El predominio de estas presas, en particular las arañas solitarias, es común tanto en otras especies terrestres de ranas de desarrollo directo (Lieberman 1986; Piñero & Durant, 1993; Dietl *et al.* 2009; Martínez-Coronel & Pérez-Gutiérrez 2011; García-R *et al.* 2015; Santos-Pereira *et al.* 2015; Luría-Manzano *et al.* 2019; Alves-dos-Santos *et al.* 2021), como en especies terrestres que ocupan áreas abiertas y altamente modificadas por las actividades humanas como algunas especies de la familia Leptodactylidae (Duré & Kehr 2004; Lopez *et al.* 2005).

Otra característica de la dieta de *O. barituensis* es que los tipos de ítems con importancia en la dieta difieren marcadamente entre poblaciones, lo que es acompañado por una gran variación en la amplitud de nicho trófico, tanto en la riqueza como en el volumen de las presas consumidas. Esta variación interpoblacional en la dieta es característica de especies generalistas y adaptadas a distintos tipos de ambientes (Coco *et al.*, 2014; Luría-Manzano & Ramírez-Bautista 2017; Caldas *et al.*, 2019; Alves-dos-Santos *et al.* 2021).

La disponibilidad ambiental de las presas resultó similar en las tres localidades de ocurrencia de *O. barituensis*, dominada principalmente por presas gregarias como los ácaros, colémbolos y hormigas. Estos ítems principales resultaron rechazados por esta especie, sobre todo los ácaros y las hormigas, por lo cual también se la puede considerar como una especie evitadora de hormigas y ácaros (Toft; 1980a; 1980b; 1981; Parmelee 1999). Las arañas y los coleópteros no solo resultaron las presas con mayor importancia en las tres poblaciones, sino que también estas presas fueron consumidas por sobre su disponibilidad ambiental, demostrando una preferencia sobre estos dos ítems en particular. El resto de los otros pocos grupos de invertebrados seleccionados por esta especie son presas móviles como los isópodos, hemípteros de hábitos gregarios, y presas voluminosas como las orugas y adultos de lepidópteros.

Se puede definir según nuestras observaciones que *O. barituensis* es una especie con una dieta del tipo generalista. Debido a la cantidad de presas por estómago, mayoritariamente artrópodos caminadores, que son consumidos en gran parte en función de su disponibilidad ambiental, se deduce que esta rana terrestre emplea como principal estrategia de forrajeo la caza al acecho del tipo “sit-and-wait” (Guayasamin *et al.* 2004). La estrategia oportunista se sustenta por el disímil grado de amplitud y solapamiento del nicho trófico entre las distintas poblaciones en la que se evaluó la ecología trófica de esta especie (Parmelee 1999).

Ecología trófica de *Oreobates berdemenos*

Oreobates berdemenos es una rana típica de hojarasca, que habita en el suelo umbrío y húmedo del sotobosque de las Selvas de las Yungas (Akmentins 2011). El microhábitat que ocupa esta especie se caracteriza por el alto porcentaje de cobertura vegetal arbórea y presenta un sustrato dominado por la hojarasca que se acumula en el suelo del bosque montano de Yungas.

Hay dos ítems que destacan en la dieta de *O. berdemenos*, los isópodos y las arañas. Si bien las arañas son tratadas en este estudio como una sola categoría alimenticia para las ranas terrestres, este es uno de los grupos más diversos y mejor representados en las comunidades de artrópodos de hojarasca en las Selvas de las Yungas (Rubio 2015; González-Reyes *et al.* 2017; Torres & González-Reyes 2017). Las arañas son comúnmente uno de los principales ítems de la alimentación de las ranas de desarrollo directo, pero la predominancia de crustáceos terrestres ha sido escasamente reportada en la dieta de los Brachycephalidae (Beard 2007; Arroyo *et al.* 2008; Ramírez-Valverde *et al.* 2020). Los isópodos son por lo general un ítem complementario en la dieta de los anuros, pero también resultan un ítem fundamental para algunas especies de anfibios de hábitos terrestres en otras ecorregiones de Argentina (Attademo *et al.* 2007; Cuevas & Martori 2007; Cossovich *et al.* 2011). El número de presas de importancia para esta especie resultó relativamente bajo, lo que fue acompañado por una alta variación en la amplitud de su nicho trófico en las poblaciones estudiadas. Estos artrópodos edáficos como diplópodos, colémbolos, coleópteros y larvas de lepidópteros son las presas más frecuentes en especies de ranas de desarrollo directo que habitan en la hojarasca (Duellman 1978; Arroyo *et al.* 2008; Rebouças *et al.* 2013; Alves-Dos-Santos *et al.* 2021).

La oferta ambiental de presas resultó similar en todos los microhábitats y estuvo ampliamente dominada por los colémbolos como en otros ambientes de hojarasca (González-Reyes *et al.* 2017). Este ítem resulta rechazado por *O. berdemenos* en función de la baja proporción de consumo en relación a su amplia disponibilidad. Este rechazo por los colémbolos diferencia a *O. berdemenos* de *Melanophryniscus rubriventris*, en donde este es uno de los ítems fundamentales de su dieta de este sapo diurno y aposemático que también habita el sotobosque de las selvas de Yungas (Quiroga *et al.* 2011).

Oreobates berdemenos presentó un alto grado de solapamiento de nicho trófico en las tres poblaciones estudiadas, mostrando que a pesar de poseer un nicho trófico de amplitud variable, esta especie consume los mismos grupos principales de invertebrados en los sitios donde habita. Estas ranas de hojarasca no solo seleccionan a las presas principales de su dieta como los isópodos y las arañas, también seleccionarían presas gregarias como los oligoquetos (lombrices), gasterópodos, larvas de dípteros y larvas de lepidópteros, así como presas móviles y de gran volumen como los quilópodos, diplópodos, coleópteros y hemípteros.

A grandes rasgos puede considerarse a *O. berdemenos* como una especie generalista, pero con una tendencia a la especialización en ítems particulares como los isópodos y las arañas. Con respecto a la estrategia de forrajeo, esta especie alternaría entre la caza al acecho típica de los estrabomántidos con la búsqueda activa de presas gregarias (Rebouças *et al.* 2013), las cuales son activamente seleccionadas en el ambiente (Jones, 1982; Taigen & Pough 1983).

Solapamiento de nicho trófico

La disponibilidad ambiental de los grandes grupos de invertebrados resultó ser similar en los microhábitats ocupados por *O. barituensis* y *O. berdemenos*, a pesar de las marcadas diferencias estructurales del ambiente como la cobertura arbórea y el tipo de sustrato

dominante en las localidades estudiadas. Sumado al tipo de dieta generalistas que presentan, no resulta sorprendente que estas ranas terrestres tengan un amplio solapamiento del nicho trófico. La dimensión alimentaria es un eje del nicho ecológico que frecuentemente es particionado por las especies simpátricas de anuros (Vignoli & Luselli 2012), pero como estas dos especies de *Oreobates* son simpátricas pero no sintópicas, pueden realizar una explotación similar de los recursos alimentarios que ofrecen las Selvas de las Yungas. Este mecanismo de evitar la competencia por el recurso trófico en especies simpátricas y cercanamente emparentadas de anuros a través de la segregación en el uso de microhábitats, también ha sido reportada en diferentes taxones neotropicales como Bufonidae (Duré *et al.* 2009), Cycloramphidae (Almeida-Gomes *et al.* 2007), Hylidae (Menin *et al.* 2005), y Leptodactylidae (Duré & Kehr 2004; França *et al.* 2004).

Entre los mecanismos más frecuentes de segregación de nicho trófico se encuentra el consumo diferencial de tipos de presas o presas de distintos tamaños/volúmenes en función de diferencias morfométricas entre especies estrechamente relacionadas de un mismo ensamble (Toft 1980a; 1981; 1985; Lima & Magnuson 1998; Parmelee 1999; Duré 1999; Duré y Kehr, 2001; Lopez *et al.* 2005; Mascale *et al.* 2008). Al contrario de lo que se postula en varios trabajos, *O. barituensis* y *O. berdemenos* tienen una diferencia significativa en su tamaño corporal, pero es la especie de menor tamaño la que consume presas más voluminosas y una menor cantidad de ítems por evento de depredación.

Una de las excepciones a este patrón de solapamiento trófico observado entre las dos especies, es el caso de las poblaciones de Reyes y Tiraxi de *O. barituensis* con la de Jaire de *O. berdemenos*, que a pesar de su cercanía geográfica, presentan dietas muy disímiles. Analizando con más detalle, se puede atribuir este bajo grado de solapamiento de nicho trófico a que en la localidades de Reyes y Tiraxi *O. barituensis* presenta un amplio nicho

trófico y gran cantidad de ítems relevantes en la dieta, en contraste con la población de Jaire de *O. berdemenos* que presentó el nicho trófico más acotado para esta especie y tuvo solo dos ítems principales en la dieta. El otro caso particular es la población de Reyes de *O. barituensis*, que a pesar de tener una disponibilidad ambiental de presas similar a las otras localidades, la dieta de la especie en este sitio difiere de todas las poblaciones analizadas de ambas especies. En Reyes a diferencia de las otras localidades, es en donde *O. barituensis* presenta el nicho trófico más acotado, depredando sobre artrópodos que no resultan relevantes en las otras poblaciones como los ácaros, cucarachas, dípteros y particularmente los colémbolos, que fueron consumidos por sobre su disponibilidad ambiental. El consumo de presas diminutas como los colémbolos y ácaros es más frecuente en especies de Brachycephaloidea de pequeño tamaño (Simon & Toft 1991; Almeida-Araujo *et al.* 2011; Oliveira & Haddad 2015), pero infrecuente en especies de tamaño mediano.

La mayor diferencia en la dieta entre las dos especies está dada por la relativa especialización en el consumo de organismos de hojarasca que tiene *O. berdemenos*, lo que se encuentra soportado por el alto grado de superposición intraespecífica del nicho trófico y por los tipos de ítems presa que resultaron ser relevantes y seleccionados activamente en el ambiente por parte de esta especie. En cambio, *O. barituensis* se comporta como una especie altamente adaptable a la oferta alimentaria ambiental y generalista dietaria, presentando un mayor número de ítems relevantes en su dieta y seleccionando menos cantidad de las presas disponibles en el ambiente, pero en gran variedad.

Se ha establecido que el empleo de distintas estrategias de forrajeo juegan un rol fundamental en el uso diferencial de los recursos alimenticios en especies simpátricas de anuros (Macale *et al.* 2008; De Oliveira *et al.*, 2015), pero las evidencias obtenidas en este estudio parecen

indicar que esta condición no alcanza para generar una segregación del nicho trófico en estas dos ranas terrestres del género *Oreobates*.

CONCLUSIÓN

El presente trabajo representa una valiosa contribución al conocimiento de la historia natural de dos especies poco conocidas de la fauna de anfibios anuros de Argentina (Vaira *et al.*, 2018). En particular para una de las preguntas planteadas, donde se postula si la ecología trófica es una de las causas que ha originado o ayudan a mantener la segregación del uso del microhábitat que presentan estas dos especies del género *Oreobates*. Según los resultados obtenidos, esta posibilidad podría descartarse debido a que ambas especies de ranas de desarrollo directo ocupan un nicho trófico similar. Además, una amplia superposición del nicho ecológico no significa necesariamente que exista competencia por los recursos por parte de dos especies, ya que esto dependerá de la disponibilidad del recurso (Pianka 1974). Debido a su dieta del tipo generalista, se considera que las especies de la familia Strabomantidae pueden coexistir en simpatria a pesar del solapamiento en el uso del recurso trófico (Arroyo *et al.* 2008; García-R *et al.* 2015; Astwood-Romero *et al.* 2016).

Oreobates barituensis y *O. berdemenos* presentan un amplio solapamiento en dos dimensiones del nicho ecológico, ya que además de presentar el mismo tipo de dieta, exhiben patrones temporales de actividad similares (M. S. Akmentins, *com. pers.*). Es por ello que los hábitos de vida tan contrastantes como el rupícola y el terrestre de hojarasca estarían funcionando como un mecanismo de relajación ante interacciones competitivas en las otras dimensiones del nicho más allá de la dieta. Debido a que el tipo principal de hábitat utilizado por especies relacionadas parece ser un rasgo evolutivamente conservado (Heyer *et al.* 1990), la segregación observada en *O. barituensis* y *O. berdemenos* podría no deberse a presiones evolutivas ambientales, si no a que estas especies provienen de clados distintos dentro del género *Oreobates* (Pereyra *et al.* 2014; Venegas *et al.* 2021). De todos modos, estas dos

especies resultan un modelo interesante para continuar estudiando cuáles fueron los mecanismos que resultaron en esta segregación en el uso del hábitat y su actual mantenimiento.

La diversidad de anfibios de las Yungas presentan un grado de amenaza para su conservación mayor que las anurofaunas de otras ecorregiones de Argentina (Vaira *et al.* 2017). La pérdida o la degradación de la calidad del hábitat como consecuencia de las actividades humanas es la mayor amenaza para los anfibios de las Yungas (Lavilla & Heatwhole 2010; Pereyra *et al.* 2018; Andrade-Díaz *et al.* 2021), lo cual es particularmente preocupante para los endemismos de esta ecorregión como son las ranas del género *Oreobates* (IUCN, 2021). Una de las posibles aplicaciones de los estudios de ecología trófica es el poder predecir cómo los cambios ambientales afectarán de manera indirecta a las especies amenazadas a través de las alteraciones en las cadenas tróficas (Velasco *et al.* 2019). Es por ello que cambios en el tipo de cobertura arbórea y la acumulación de hojarasca en el suelo podrían afectar de manera más pronunciada a *O. berdemenos* que a *O. barituensis* y a las presas que son la base de su dieta.

Si bien la heterogeneidad ambiental de las Yungas, acentuada por los cambios en el uso de la tierra, favorece la coexistencia de estas dos especies, es necesario propiciar el mantenimiento de las formaciones boscosas primarias y secundarias para la preservación a largo plazo de *O. berdemenos* y otras especies de anfibios endémicas de las Yungas.

BIBLIOGRAFÍA

- Akmentins, M. S. 2011. Vocal repertoire of two species of *Oreobates* Jiménez de la Espada, 1872 (Anura: Strabomantidae) of the Yungas Andean Forest, NW Argentina. *Journal of Natural History*. 45, 1789-1799.
- Akmentins, M. S & Gastón, M. S. 2020. Feeding habits of the threatened aquatic Andean frog *Telmatobius rubigo* (Anura: Telmatobiidae). *Amphibian and Reptilian Conservation*. 14(3), 162-168.
- Akmentins, M. S. & Vaira, M. 2009. Amphibia, Anura, Strabomantidae, *Oreobates barituensis*: Distribution extension, new provincial record and geographic distribution map. *Check List*. 5(2), 216-217.
- Akmentins, M. S., Boullhesen, M.; García, C. G. & Martínez, J. J. 2021. The Matching Game, Reassigning the Advertisement Call to *Oreobates berdemenos* Pereyra et al., 2014 (Anura: Craugastoridae). *South American Journal of Herpetology*, *en prensa*.
- Akmentins, M. S., Pereyra, L. C., Sanabria, E. A., & Vaira, M. 2015. Patterns of daily and seasonal calling activity of a direct developing frog of the subtropical Andean forests of Argentina. *Bioacoustics*. 24(2), 89-99.
- Almeida-Gomes, M., Hatano, F. H., Van Sluys, M. & Rocha, C. F. D. 2007. Diet and microhabitat use by two Hylodinae species (Anura, Cycloramphidae) living in sympatry and syntopy in a Brazilian Atlantic Rainforest area. *Iheringia* 97(1), 27-30.
- Alves Dos Santos, T. F. S. S., Forti, L. R. & Napoli, M. F. 2021. Feeding habits of the Robber Frog *Pristimantis paulodutraei* (Bokermann, 1975) in northeastern Brazil. *Biota Neotropica*. 21(2): e20201098.

- Andrade-Díaz, M. S., Giraudo, A. R., Marás, G. A., Didier, K., Sarquis, J. A., Díaz-Gómez, J. M., & Prieto-Torres, D. A. 2021. Austral Yungas under future climate and land-use changes scenarios: the importance of protected areas for long-term amphibian conservation. *Biodiversity and Conservation*. 30, 3335–3357.
- Arana, M. D., Natale, E., Ferretti, N., Romano, G., Oggero, A., Martínez, G., Posadas, P. & Morrone, J. J. 2021. Esquema biogeográfico de la República Argentina. *Opera lilloana* 56, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.
- Armesto, L. O. & Señaris, J. C. 2017. Anuros del norte de los Andes: patrones de riqueza de especies y estado de conservación. *Papéis Avulsos de Zoologia*. 57(39), 491-526.
- Arroyo, S. B., Serrano-Cardozo, V. H. & Ramirez-Pinilla, M. P. 2008. Diet, microhabitat and time of activity in a *Pristimantis* (Anura:Strabomantidae) assemblage. *Phyllomedusa*. 7(2), 109-119.
- Astwood-Romero, J. A., Alvarez-Perdomo, N., Parra-Torres, M. F., Rojas-Peña, J. I., Nieto-Vera, M. T. & Ardila-Robayo, M. C. 2016. Contenidos estomacales de especies de anuros en reservas naturales del municipio de Villavicencio, Meta, Colombia. *Caldasia*. 38(1), 165-181.
- Attademo, A. M., Cejas, W., Peltzer, P. M. & Lajmanovich, R. C. 2007. Phenology in the diet of *Chaunus arenarum* (Anura: Bufonidae) in a soybean field of Córdoba province, Argentina. *Revista Española de Herpetología*. 21, 41-48.
- Baia, R. R. J., Sanches, P. R., Santos, F. P., Florentino, A. C. & Costa-Campos, C. E. 2020. Diet overlap of three sympatric species of *Leptodactylus* Fitzinger (Anura: Leptodactylidae) in a Protected area in the Brazilian Amazon. *Cuadernos de Herpetología*. 34(2), 175-184.

- Beard, K. H., Vogt, K. A. & Kulmatiski, A. 2002. Top-down effects of a terrestrial frog on nutrient dynamics. *Oecologia*. 133, 583-593.
- Beard, K. H., Eschtruth, A. K., Vogt, K. A., Vogt, D. J. & Scatena, F. N. 2003. The effects of the frog *Eleutherodactylus coqui* on invertebrates and ecosystem processes at two scales in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*. 19(6), 607-617.
- Beard, K. H. 2007. Diet of the invasive frog, *Eleutherodactylus coqui*, in Hawaii. *Copeia*. 2007(2), 281-291.
- Biavati, G. M., Wiederhecker, H. C., & Colli, G. R. 2004. Diet of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology*. 38(4), 510-518.
- Blanco-Torres, A., Duré, M. & Bonilla-Gómez. M. A. 2021. Trophic relationships among five species of anura in the Colombian Caribbean tropical dry forest: a spatial and temporal approach. *South American Journal of Herpetology*. 19(1), 22-31.
- Booth, R. G., Cox, M.L. & Madge, R. B. 1990. The guides to insects of importance to man 3. Coleoptera. BABI. 383.
- Borror, D., Triplehorn, Ch. A. & Johnson, N. F. 1989. An Introduction to the study of insects. Saunders College Publishing.
- Bosch, R. A., García, L. Y., Del Castillo Domínguez, S. & Torres Martínez, E. L. 2015. Clutches, nest attendance, and hatching in a rock-cave-dwelling frog, *Eleutherodactylus (Syrrophus) zeus*, from Cuba. *Journal of Cave and Karst Studies*. 77(2), 83-86.

- Caldart, V. M., Iop, S., Rocha, M. C. & Cechin, S. Z. 2011. Diurnal and nocturnal predators of *Crossodactylus schmidti* Gallardo, 1961 (Anura, Hylodidae) in southern Brazil. *North-Western Journal of Zoology*. 7(2), 342-345.
- Caldart, V. M., Iop, S., Bertaso, T. R. N. & Cechin, S. Z. 2012. Feeding Ecology of *Crossodactylus schmidti* (Anura: Hylodidae) in Southern Brazil. *Zoological Studies*. 51(4), 484-493.
- Caldas F. L., Garda A. A., Cavalcanti L. B., Leite-Filho E., Faria R. G. & Mesquita D. O. 2019. Spatial and trophic structure of anuran assemblages in environments with different seasonal regimes in the Brazilian Northeast Region. *Copeia*. 107(3), 567-84.
- Chao, A. & Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*. 93(12), 2533-2547.
- Coco, L., Borges Junior, V. N., Fusinato, L. A., Kiefer, M. C., Oliveira, J. C., Araujo, P. G., Costa, B. M., Van Sluys, M. & Rocha, C. F. 2014. Feeding habits of the leaf litter frog *Haddadus binotatus* (Anura, Craugastoridae) from two Atlantic Forest areas in southeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 86(1), 239-249.
- Colwell, R. K. & Coddington J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 345, 101-118.
- Colwell, R. K. & J. A. Coddington. 1995. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. Pp. 101-118. En: Hawksworth, D. L. (ed.), *Biodiversity measurement and estimation*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Cossovich, S., Aun, L. & Martori, R. 2011. Análisis trófico de la herpetofauna de la localidad de Alto Alegre (Depto. Unión, Córdoba, Argentina). *Cuadernos de Herpetología*. 25(1), 11-19.

- Cuevas, M. F. & Martori, R. 2007. Diversidad trófica de dos especies sintópicas del Género *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae), del Sudeste de la Provincia de Córdoba, Argentina. Cuadernos de Herpetología. 21(1), 7-19.
- De la Riva, I. & Reichle, S. 2014. Diversity and conservation of the amphibians of Bolivia. Herpetological Monographs. 28(1), 46-65.
- De Oliveira, M., Gottschalk, M. S. & Loebmann, D. 2015. Diet composition and niche overlap in two sympatric species of *Physalaemus* (Anura, Leptodactylidae, Leiuperinae) in coastal subtemperate wetlands. Herpetology Notes. 8, 173-177.
- De Oliveira, R. M., Schilling, A. C. & Solé, M. 2018. Trophic ecology of two *Pithecopus species* (Anura: Phyllomedusidae) living in syntopy in southern Bahia, Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment. 54(1), 10-21.
- Dietl, J.; W. Engels & M. Solé. 2009. Diet and feeding behaviour of the leaf-litter frog *Ischnocnema henselii* (Anura: Brachycephalidae) in Araucaria rain forests on the Serra Geral of Rio Grande do Sul, Brazil. Journal of Natural History. 43(23-24), 1473-1483.
- Duellman, W. E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications. 65, 1-352.
- Dugo-Cota, Á., Vilà, C., Rodríguez, A., & Gonzalez-Voyer, A. 2019. Ecomorphological convergence in *Eleutherodactylus* frogs: A case of replicate radiations in the Caribbean. Ecology Letters. 22(5), 884-893.
- Dunhan, A. E. 1983. Realized niche overlap, resource abundance, and intensity of interspecific competition. Pp. 261-280 En: Lizard ecology: studies of a model

organism. Huey, R. B., Pianka, E. R. & Schoener, T. W. (Eds). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

- Duré, M. I. & Kehr, A. I. 2004. Influence of microhabitat on the trophic ecology of two leptodactylids from northeastern Argentina. *Herpetologica*. 60(3), 295–603.
- Duré, M. I., Kehr, A. I. & Schaefer E. F. 2009. Niche overlap and resource partitioning among five sympatric bufonids (Anura, Bufonidae) from northeastern Argentina. *Phyllomedusa*. 8(1), 27-39.
- Ferro, J. M., Taffarel, A., Cardozo, D., Grosso, J., Puig, M. P., Suárez, P., Akmentins, M. S. & Baldo, D. 2016. Cytogenetic characterization and B chromosome diversity in direct-developing frogs of the genus *Oreobates* (Brachycephaloidea, Craugastoridae). *Comparative Cytogenetics*. 10(1), 141-156.
- Feinsinger, P. 2004. El Diseño de Estudios de Campo para la Conservación de la Biodiversidad. Editorial FAN, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- França, L., Facure, K. & Giaretta, A. 2004. trophic and spatial niches of two large sized species of *Leptodactylus* (Anura) in Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 39(3), 243-248.
- Frost, D. R. 2021. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Versión 6.1 (último acceso el 04/10/2021). Base de datos electrónica disponible en: <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA. doi.org/10.5531/db.vz.0001
- Gambale, P. G., Da Silva, M. R., Oda, F. H. & Bastos, R. P. 2020. Diet and trophic niche of two sympatric *Physalaemus* species in central Brazil. *South American Journal of Herpetology*. 17(1), 63-70.

- García-Padrón, L. Y., Boligán, M. & Medel, H. B. 2021. Diet of the Cuban giant frog, *Eleutherodactylus zeus* (Anura: Eleutherodactylidae in Viñales National Park, Cuba. Cuadernos de Herpetología. 36(1). doi: 10.31017/CdH.2021.(2020-035).
- Garcia-R, J. C., Posso-Gómez, C. E. & Cárdenas-Henao, H. 2015. Diet of direct-developing frogs (Anura: Craugastoridae: *Pristimantis*) from the Andes of western Colombia. Acta Biológica Colombiana. 20(1), 79-87.
- Goldberg, C. S. & Schwalbe, C. R. 2004. Habitat use and spatial structure of a barking frog (*Eleutherodactylus augusti*) population in southeastern Arizona. Journal of Herpetology. 38(3), 305-312.
- Goldberg, J., Vera Candioti, F. & Akmentins, M. S. 2012 Direct-developing frogs: ontogeny of *Oreobates barituensis* (Anura: Terrarana) and the development of a novel trait. Amphibia-Reptilia. 33, 239-250.
- Gonzalez-Voyer, A., Padial, J. M., Castroviejo-Fisher, J., De la Riva, I. & Vilà, C. 2011. Correlates of species richness in the largest Neotropical amphibian radiation. Journal of Evolutionary Biology. 24(5), 931-942.
- Gotelli, N. J., Hart, E. M., & Ellison, A. M. 2015. EcoSimR: null model analysis for ecological data. R package version 0.1.0. Disponible en: <[http:// github.com/gotellilab/EcoSimR](http://github.com/gotellilab/EcoSimR)>.
- Grossman, G. D. 1986. Food resources partitioning in a rocky intertidal fish assemblage. Journal of Zoology. 1, 317-355.
- Guayasamin, J. M., Bonaccorso, E., Menéndez, P. A. & Bustamante, M. R. 2004. Morphological variation, diet, and vocalization of *Eleutherodactylus eugeniae* (Anura: Leptodactylidae) with notes on its reproduction and ecology. Herpetological Review. 35(1), 17-23.

- Heyer, W. R. 1994. Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C
- Heyer, W. R., Rand, A. S., Gonçalves da Cruz, C. A., Peixoto, O. L. & Craig, E. N. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoología*. 31(4), 231-410.
- Hodgkison, S. & Hero, J. M. 2003. Seasonal, sexual, and ontogenetic variations in the diet of the “declining” frogs *Litoria nannotis*, *Litoria rheocola*, and *Nyctimystes dayi*. *Wildlife Research*. 30(4), 345-354.
- Huckembeck, S., Winemiller, K. O., Loebmann, D. & Garcia, A. M. 2020. Trophic structure of frog assemblages in coastal habitats in southern Brazil. *Austral Ecology*. 45(7), 977-989.
- Ivlev, V. S. 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- IUCN 2021. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2021-1. <https://www.iucnredlist.org>. Consultado el 06/04/2021.
- Jones, K. L. 1982. Prey patterns and trophic niche overlap in four species of Caribbean frogs. Pp 49-55. En: Scott Jr., N. J. (ed.). *Herpetological communities*. United States department of the interior, fish and wildlife service. Wildlife Research Report 13. Washinton, D.C.
- Kappelle, M. & Brown, A. 2001. *Bosques nublados del Neotrópico*. Editorial IMBIO, Costa Rica. 698 pp.
- Kuzmin, S. L. 1995. The problem of food competition in amphibians. *Herpetological Journal*. 5, 252-256.
- Lavilla, E.O. & Heatwole, H. 2010. Status of Amphibian conservation and decline in Argentina. In: *Amphibian Biology*. Volume 9. Status of decline of Amphibians.

Western Hemisphere. Part 1. Paraguay, Chile and Argentina, Pp. 30-78. En: Heatwole, H., Ed., Status of Decline of Amphibians: Western Hemisphere: Paraguay, Chile and Argentina. Surrey Beatty & Sons, Australia.

- Legler, J. M. & Sullivan, L. J. 1979. The application of stomach-flushing to lizards and anurans. *Herpetologica*. 35(2), 107-110.
- Lemmon, P. E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science*. 2(4): 314–320.
- Lieberman, S. 1986. Ecology of the leaf litter herpetofauna of a Neotropical rainforest: La Selva, Costa Rica. *Acta Zoologica Mexicana*. 15, 1-71.
- Lima A. P. & Magnusson W. E. 1998. Partitioning seasonal time: interactions among size, foraging activity and diet in leaf-litter frogs. *Oecologia*. 116, 259-266.
- López, J. A., Peltzer, P. M. & Lajmanovich, R. C. 2005. Dieta y solapamiento del subnicho trófico de nueve especies de Leptodactílicos en el Parque General San Martín (Argentina). *Revista Española de Herpetología*. 19, 19-31.
- Luría-Manzano, R. & Ramírez-Bautista, A. 2017. Diet comparison between rainforest and cave populations of *Craugastor alfredi* (Anura: Craugastoridae): does diet vary in contrasting habitats?. *Journal of Natural History*. 51(39-40), 1-10.
- Lynch, J. D. & Duellman, W. E. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in western Ecuador: systematics, ecology, and biogeography. University of Kansas Special Publication. 23, 1-236.
- Luría-Manzano, M.T., Oropeza-Sánchez & Pineda, E. 2019. Dieta de la rana de hojarasca *Craugastor rhodopsis* (Anura: Craugastoridae): una especie abundante en la región montañosa del este de México. *Revista de Biología Tropical* 67(1), 196-205.

- Macale, D., Vignoli, L. & Carpaneto, G. M. 2008. Food selection strategy during the reproductive period in three syntopic hylid species from a subtropical wetland of north-east Argentina. *The Herpetological Journal*. 18, 49-58.
- Magurran, A. E. & B. J. McGill. 2011. *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford University Press, New York, USA.
- Malizia, L., Pacheco, S., Blundo, C. & Brown, A. D. 2012. Caracterización altitudinal, uso y conservación de las Yungas Subtropicales de Argentina. *Ecosistemas* 21(1-2), 53-73.
- Marques-Pinto, T., Barreto-Lima, A. F. & Albuquerque Brandão, R. 2018. Dietary resource use by an assemblage of terrestrial frogs from the Brazilian Cerrado. *North-Western Journal of Zoology*. 15(2), 135-146.
- Martínez-Coronel, M. & Pérez-Gutiérrez, M. 2011. Composición de la dieta de *Craugastor lineatus* (Anura: Craugastoridae) de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.). 27, 215-230.
- Menin, M., Rossa-Feres, D. C. & Giaretta, A. A. 2005. Resource use and coexistence of two syntopic hylidfrogs (Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Zoologia*. 22(1), 61-72.
- Meza-Joya, F. L. & Torres, M. 2016. Spatial diversity patterns of *Pristimantis* frogs in the Tropical Andes. *Ecology and evolution*. 6(7),1901-1913.
- Michelin, G., Ceron, K. & Santana, D. J. 2020. Prey availability influences the diet of *Scinax fuscomarginatus* in a Cerrado area, Central Brazil. *Animal Biodiversity and Conservation*. 43(2), 169-175.
- Miyamoto, M. M. 1982. Vertical habitat use by *Eleutherodactylus* frogs (Leptodactylidae) at two Costa Rican localities. *Biotropica*. 14(2), 141-144.

- Moroti, M. T., 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.
- Moser, C. F., Oliveira, M., Avila, F., Dutra-Araujo, D., Farina, R. K. & Tozetti, A. M. 2019. Diet and trophic niche overlap of *Boana bischoffi* and *Boana marginata* (Anura: Hylidae) in southern Brazil. *Biota Neotropica*. 19(1): e20180542.
- Moskowitz, N. A., Dorritie, B., Fay, T., Nieves, O. C., Vidoudez, C., Fischer, E. K., Trauger, S. A., Coloma, L. A., Donoso, D. A., & O'Connell, L. A. 2020. Land use impacts poison frog chemical defenses through changes in leaf litter ant communities. *Neotropical Biodiversity*. 6(1), 75- 87
- Oda, F. H., Guerra, V., Grou, E., De Lima, L. D., Proença, H. C., Gambale, P. G., Takemoto, R. M., Teixeira, C. P., Campião, K. M. & Ortega, J. C. G. 2019. Native anuran species as prey of invasive American bullfrog *Lithobates catesbeianus* in Brazil: a review with new predation records. *Amphibian & Reptile Conservation*. 13(2), 217–226.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., E. C. Underwood; J. A. D'Amico; I. Itoua; H. E. Strand; J. C. Morrison; C. J. Loucks; T. F. Allnutt; T. H. Ricketts; Y. Kura; J. F. Lamoreux; W. W. Wettengel; P. Hedao & K. R. Kassem . 2001. Terrestrial ecoregions of the World: a new map of life on earth. *Bioscience*. 51(11), 933-938
- Ovaska, K. 1991. Diet of the frog *Eleutherodactylus johnstonei* (Leptodactylidae) in Barbados, West Indies. *Journal of Herpetology*. 25(4), 486-488.
- Pansonato, A., Motta, A., Cacciali, P., Haddad, C. F. B., Strüssmann, C. & Jansen, M. 2020. On the identity of species of *Oreobates* (Anura: craugastoridae) from Central

South America, with the description of a new species from Bolivia. *Journal of Herpetology*, 54(4), 393-412.

- Parmelee, J. R. 1999. Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. *Scientific Papers Natural History Museum The University of Kansas*. 11, 1-59.
- Pereyra, L. C., Akmentins, M. S., Vaira, M. & Moreno, C. E. 2018. Disentangling the multiple components of anuran diversity associated to different land-uses in Yungas forests, Argentina. *Animal Conservation*. 21(5), 396-404.
- Pereyra, M. O., Cardozo, D. E., Baldo, J. & Baldo, D. 2014. A new species of *Oreobates* (Anura, Craugastoridae) from Northeastern Argentina. *Herpetologica*. 70(2), 211-227.
- Pianka, E. R. 1973. The Structure of Lizard Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 4, 53-74.
- Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 71(5), 2141-2145.
- Piñeiro, J. & Durant, P. 1993. Dieta y hábitat de una comunidad de anuros de selva nublada en los Andes meridionales. *Ecotropicos*. 6(2), 1-9.
- Quiroga, M. F., Bonansea, M. I. & Vaira, M. 2011. Population diet variation and individual specialization in the poison toad, *Melanophryniscus rubriventris* (Vellard, 1947). *Amphibia-Reptilia*. 32(2), 261-265.
- R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Disponible en: <https://www.R-project.org>
- Ramírez-Valverde, T., González-Solís, D., Cedeño-Vázquez, J. R. & Luría-Manzano, R. 2020. Dieta de la rana de invernadero *Eleutherodactylus planirostris* (Amphibia:

Eleutherodactylidae) en la península de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 91: e912748.

- Rebouças, R., Castro, I. M., & Solé, M. 2013. Diet of *Haddadus binotatus* (Spix, 1824) (Anura: Craugastoridae) in Brazilian Atlantic Rainforest, Bahia state. *North-Western Journal of Zoology*. 9(2), 293-299.
- Roig-Juñent, S., Claps, L. E. & Morrone, J. J. 2014a. Biodiversidad de artrópodos argentinos volumen 3. Editorial INSUE – UNT, San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Roig-Juñent, S., Claps, L. E. & Morrone, J. J. 2014b. Biodiversidad de artrópodos argentinos volumen 4. Editorial INSUE – UNT, San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Ross, H. H. 1968. *Introducción a la entomología general y aplicada*. Omega, Barcelona. 536.
- Santana, D. J., Ferreira, V. G., Crestani, G. N. & Neves, M. O. 2019. Diet of the Rufous Frog *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae) from two contrasting environments. *Herpetozoa*. 32, 1-6.
- Santos-Pereira, M., Almeida-santos, M., Oliveira, F. B., Silva, A.L. & Rocha, C. F .D. 2015. Living in a same microhabitat should means eating the same food? Diet and trophic niche of sympatric leaf-litter frogs *Ischnocnema henselii* and *Adenomera marmorata* in a forest of Southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*. 75(1),13-18.
- Stebbins, R.C., & Cohen, N.W. 1995. *A natural history of amphibians*. Princeton University Press, New Jersey, U.S.A.
- Simon, M. P. & C. A. Toft. 1991. Diet specialization in small vertebrates: mite-eating in frogs. *Oikos*. 61(2), 263-278.

- Solé, M., Beckmann, O., Pelz, B., Kwet, A. & 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.
- Taigen, T. L. & Pough, F. 1983. Prey preference, foraging behavior and metabolic characteristics of frogs. *The American Naturalist*. 122(4), 509-520.
- Taucce, P. P. G., Nascimento, J. S., Trevisan, C. C., Leite, F. S. F., Santana, D. J., Haddad, C. F. B. & Napoli, M. F. 2020. A new rupicolous species of the *Pristimantis conspicillatus* group (Anura: Brachycephaloidea: Craugastoridae) from central Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology*. 54(2), 245-257.
- Toft, C. 1980a. Feeding ecology of thirteen syntopic species of anurans in a seasonal tropical environment. *Oecologia*. 45, 131-141.
- Toft, C. 1980b. Seasonal variation in populations of Panamanian litter frogs and their prey: A comparison of wetter and drier sites. *Oecologia*. 47, 34-38.
- Toft, C. 1981. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology*. 15(2), 139-144.
- Toft, C. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*. 1985(1), 1-21.
- Vaira, M. 2002. Anurans of a subtropical montane forest in northwestern Argentina: ecological survey and a proposed list of species of conservation concern. *Biodiversity & Conservation* 11: 1047-1062.
- Vaira, M., Akmentins, M., Attademo, A., Baldo, D., Barrasso, D., Barrionuevo, S., Basso, N., Blotto, B., Cairo, S., Cajade, R., Céspedes, J., Corbalán, V., Chilote, P., Duré, M., Falcione, C., Ferraro, D., Gutiérrez, F., Ingaramo, M. R., Junges, C., Lajmanovich, R., Lescano, J. N., Marangoni, F., Martinazzo, L., Marti, R., Moreno,

- L., Natale, G. S., Pérez Iglesias, J., Peltzer, P., Quiroga, L., Rosset, S., Sanabria, E., Sánchez, L., Schaefer, E., Úbeda, C. & Zaracho, V. 2012. Categorización del estado de conservación de los Anfibios de la República Argentina. Cuadernos de Herpetología. 26(Supl. 1), 131-159.
- Vaira, M., Akmentins, M. S. & Lavilla E. O. 2018. Plan de Acción para la Conservación de los Anfibios de la República Argentina. Cuadernos de Herpetología 32 (supl. 1): 56 .
 - Vaira, M. & L. Ferrari. 2008. A new species of *Oreobates* (Anura: Strabomantidae) from the Andes of northern Argentina. Zootaxa. 1908, 41-50.
 - Vaira, M., Pereyra, L. C., Akmentins, M. S. & Bielby, J. 2017. Conservation status of amphibians of Argentina: an update and evaluation of national assessments. Amphibian & Reptile Conservation. 11(1), 36-44.
 - Valdez, J. W., Gould, J. & Garnham, J. I. 2021. Global assessment of artificial habitat use by amphibian species. Biological Conservation. 257, 109129.
 - Velasco, M. A., Akmentins, M. S., Kass, C. A. & Kacoliris, F. P. 2019. Diet of critically endangered Valcheta frog, *Pleurodema somuncurens* (Anura: Leptodactylidae), in the Somuncura Plateau, Patagonia, Argentina. North-western Journal of Zoology. 15(2), 147–151.
 - Venegas, P. J., García-Ayachi, L. A., Ormeño, J., Bullard, S., Catenazzi, A. & Motta, A. P. 2021. Two new species of terrestrial-breeding frogs (Anura: Brachycephaloidea) from Cordillera de Colán, Peru, Neotropical Biodiversity. 7(1), 279–296.
 - Vera Candiotti, F., Goldberg, J., Akmentins, M. S., Costa, P. N., Taucce, P. P. G. & Pombal, J. 2020. Skeleton in the closet: hidden diversity in patterns of cranial and

postcranial ontogeny in Neotropical direct-developing frogs (Anura: Brachycephaloidea). *Organisms Diversity & Evolution*. 20, 763–783.

- Vignoli, L. & Luiselli, L. 2012. Dietary relationships among coexisting anuran amphibians: a worldwide quantitative review. *Oecologia*. 169, 499-509
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. 2009. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Third Edition. Academic Press. 271.
- Wells, K. W. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Whitfield, S. M. & Donnelly, M. A. 2006. Ontogenetic and seasonal variation in the diets of a Costa Rican leaf-litter herpetofauna. *Journal of Tropical Ecology*. 22(4), 409-417.
- Woolbright, L. L. & Stewart, M. M. 1987. Foraging success of the tropical frog, *Eleutherodactylus coqui*: the cost of calling. *Copeia*. 1987(1), 69-75.

ANEXO I

Información complementaria de la Tabla 6. Valores del índice de Pianka de superposición de nicho trófico observados y esperados (intraespecíficos e interespecíficos comparados) con un modelo nulo (algoritmo RA3, 5000 repeticiones).

	Localidad	Localidad	Pianka Observado	Pianka Esperado	<i>p</i>	SES
<i>Oreobates barituensis</i>	ObaAH	ObaTi	0.72	0.33	0.015*	3.16
	ObaAH	ObaRe	0.4	0.21	0.85	0.32
	ObaTi	ObaRe	0.56	0.24	0.035*	2.43
Inter spp	ObaAH	ObeAC	0.68	0.34	0.005*	2.69
	ObaAH	ObeTil	0.78	0.3		3.6
	ObaAH	ObeJ	0.79	0.25	<0.05*	3.65
	ObaTi	ObeAC	0.63	0.37	*	2.13
	ObaTi	ObeTil	0.61	0.33	0.005*	2.29
	ObaTi	ObeJ	0.31	0.29	0.03*	0.19
	ObaRe	ObeAC	0.45	0.26	0.03*	1.27
	ObaRe	ObeTil	0.58	0.24	0.34	2.37
	ObaRe	ObeJ	0.25	0.19	0.12	0.34
<i>Oreobates berdemenos</i>	ObeAC	ObeTil	0.91	0.35	<0.05*	4.38
	ObeAC	ObeJ	0.7	0.27	*	3.19
	ObeJ	ObeTil	0.82	0.26	<0.05*	3.79
					* <0.05* *	

* valores de *p* significativos.

** valores de *p* altamente significativos.

