



Sandy Arroyo
Giovanni Chaves-Portilla
Mauricio Rivera-Correa
Marco Rada



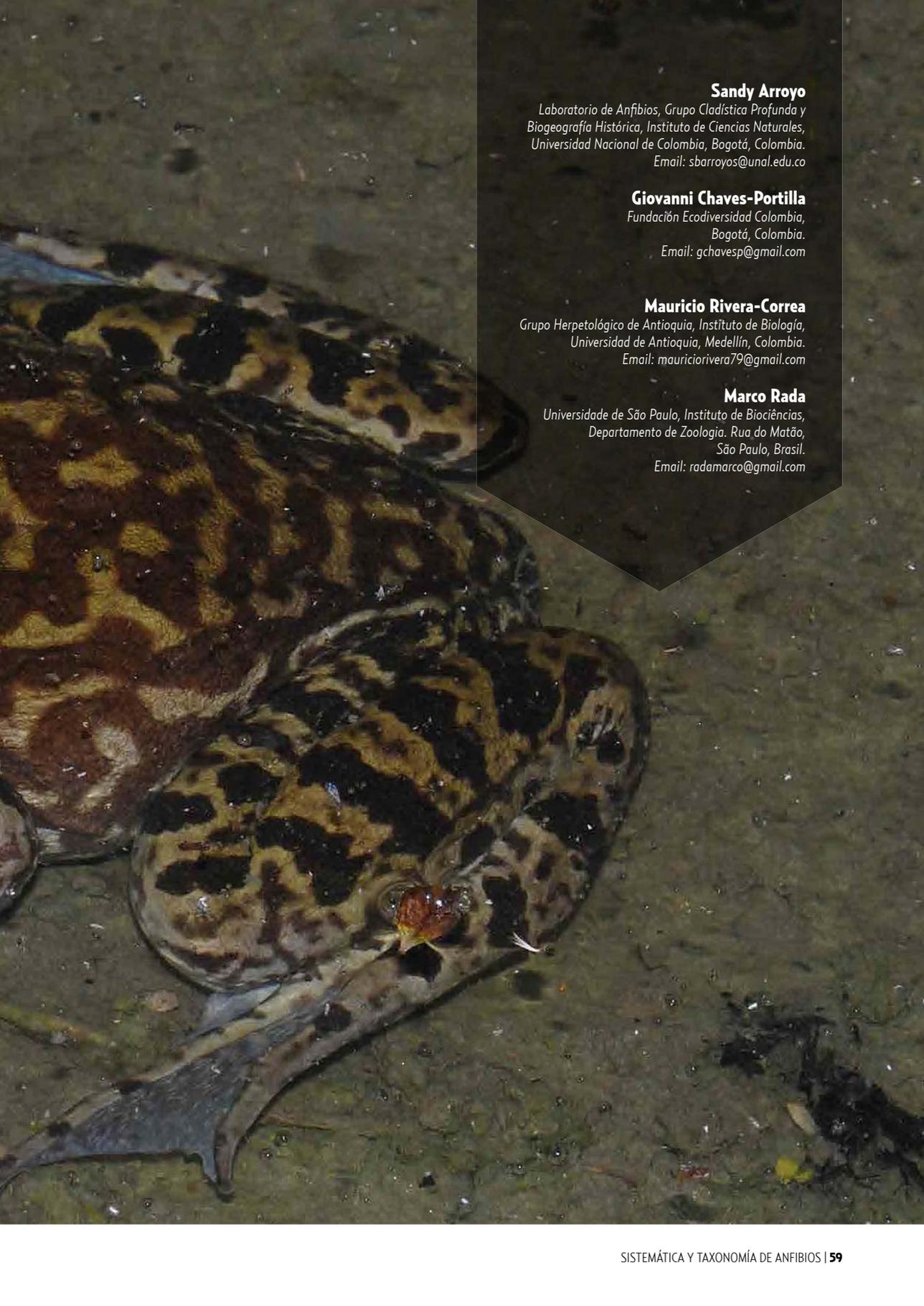
Engystomops pustulosus



CAPÍTULO II
**SISTEMÁTICA Y
TAXONOMÍA DE ANFIBIOS**



Lithobates catesbeianus



Sandy Arroyo

Laboratorio de Anfibios, Grupo Cladística Profunda y
Biogeografía Histórica, Instituto de Ciencias Naturales,
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
Email: sbarroyos@unal.edu.co

Giovanni Chaves-Portilla

Fundación Ecodiversidad Colombia,
Bogotá, Colombia.
Email: gchavesp@gmail.com

Mauricio Rivera-Correa

Grupo Herpetológico de Antioquia, Instituto de Biología,
Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.
Email: mauriciorivera79@gmail.com

Marco Rada

Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências,
Departamento de Zoologia, Rua do Matão,
São Paulo, Brasil.
Email: radamarco@gmail.com





Boana boans

RESUMEN

Con 814 especies formalmente descritas, Colombia es el segundo país con mayor diversidad de anfibios en el planeta, representando el 10.5% de las cifras de riqueza a nivel global. Alrededor del 60% de la diversidad de anfibios en Colombia está restringida a la región Andina, en donde además, se presenta el mayor grado de endemismo. En contraste con los Andes, la región Caribe de Colombia contiene solo 104 especies, un 10% de la riqueza de anfibios en el país, considerándose tradicionalmente como una de las regiones menos diversas. El 70% de estas especies se encuentran restringidas a los bosques de niebla del piso térmico frío encontrados en la Sierra Nevada de Santa Marta, mientras que el 30% restante corresponde a especies con distribución en el piso térmico cálido, frecuentemente llamado "tierras bajas". Para los bosques secos tropicales (bs-T) en los departamentos del Cesar y Magdalena se registra un total de 32 especies de anfibios en los órdenes Anura y Gymnophiona. Anura (ranas y sapos) está representada por 30 especies (20 géneros, 11 familias) siendo Hylidae la familia más diversa con nueve especies y seis géneros, seguida de Leptodactylidae con siete especies y cuatro géneros; las restantes familias están representadas por una o dos especies. Para el orden Gymnophiona, solo existen registros de cuatro especies (2 géneros, 2 familias) en el bs-T del Cesar y Magdalena. Además de documentar los anfibios que habitan en este ecosistema y dichos departamentos, en este capítulo se identifican algunos vacíos de información, se hacen aportes taxonómicos para reconocer las especies basados en su fenotipo, finalmente, se hace una breve mención a algunas hipótesis filogenéticas recientes.

Palabras clave: Amphibia, Biodiversidad, Diversidad críptica, Especializaciones a ecosistemas secos.

INTRODUCCIÓN

Colombia, con 814 especies formalmente descritas y reconocidas, es el segundo país con mayor diversidad de anfibios en el planeta (Frost 2018). Esta diversidad, que representa el 10.5 % de los anfibios conocidos, está agrupada taxonómicamente en 14 familias del orden Anura (756 especies de ranas y sapos), cinco familias del orden Gymnophiona (32 especies de cecilias) y dos familias del orden Caudata (26 especies de salamandras; Ruiz-Carranza et al. 1996; Lynch et al. 1997; Frost 2018). Alrededor de 500 especies (60% de la diversidad de anfibios en Colombia) están distribuidas en la región Andina que, a su vez, exhibe el mayor número de especies endémicas (317 especies; Bernal & Lynch 2008). En contraste con los Andes, la región Caribe de Colombia es una de las menos diversas en anfibios con un total de 104 especies; el 70% de estas especies tienen una distribución restringida a bosques de niebla en la Sierra Nevada de Santa Marta, mientras que el 30% restante corresponde a especies distribuidas en las tierras bajas (menos de 1000 metros de altitud) que en muchos casos también están presentes en los valles interandinos de los ríos Magdalena y Cauca (Romero-Martínez & Lynch 2012). Este patrón de distribución y similitud de especies se debe a que los anfibios andinos suelen tener una distribución restringida, mientras que las comúnmente conocidas como especies de tierras bajas son de distribución generalmente más amplia (Ruiz-Carranza et al. 1996; Lynch et al. 1997).

Diferentes formaciones vegetales confluyen en el Caribe colombiano: manglar, bosque seco tropical, y bosques húmedos tropicales (encima de los 1000 metros de altitud). Los bosques húmedos se encuentran en la región sur y sur oriente del depar-



tamento de Córdoba, en el sur del departamento de Bolívar (Serranía de San Lucas), en el departamento de Magdalena (Sierra Nevada de Santa Marta) y en los departamentos del Cesar y La Guajira (Serranía de Perijá; Rangel-Ch. et al. 1997; Cárdenas-Bautista et al. 2012). La formación vegetal predominante en la región Caribe es el bosque seco tropical (bs-T), uno de los ecosistemas más fragmentados y degradados en Colombia (Etter et al. 2008). De la riqueza de especies de anfibios conocidas para el país, 82 habitan en bs-T; la región Caribe es donde mejor se



ha documentado la diversidad de anfibios en este ecosistema (Urbina-Cardona et al. 2014).

En este capítulo se documentan los anfibios que habitan el bs-T del norte de Colombia, específicamente de aquellos en los departamentos del Cesar y Magdalena, con base en registros, datos de colecciones científicas y literatura publicada (Renjifo & Lundberg 1999; Cuentas et al. 2002; Dueñez-Gómez et al. 2004; Rueda-Almonacid et al. 2008; Moreno-Arias et al. 2009; Romero-Martínez &

Lynch 2010; Rueda-Solano & Castellanos-Barliza 2010; Medina-Rangel et al. 2011; Acosta-Galvis 2012a,b; Romero-Martínez & Lynch 2012; Blanco-Torres et al. 2013; Paternina-H. et al. 2013; Angarita-M. et al. 2015). Igualmente se realiza una breve mención a algunas de las hipótesis filogenéticas más recientes, y se identifican vacíos de información con el objetivo de priorizar y estimular futuras investigaciones que contribuyan a documentar y conocer la diversidad de anfibios en el bs-T de esta región del país.



Pseudis paradoxa

ANFIBIOS DEL BOSQUE SECO TROPICAL EN CESAR Y MAGDALENA

En el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena se han registrado 33 especies de anfibios pertenecientes a los órdenes Anura y Gymnophiona. El orden Anura es el más diverso con 29 especies en 20 géneros y 11 familias; el orden Gymnophiona está representado por solo cuatro especies en dos géneros y dos familias (Tabla 1). Ninguna especie del orden Caudata ha sido registrada para el bs-T

de la región Caribe de Colombia; las especies de este orden se encuentran principalmente en los enclaves húmedos de las estribaciones andinas, en los bosques de niebla de la Sierra Nevada de Santa Marta (una especie: *Bolitoglossa savagei*), la porción norte de las cordilleras Occidental y Central, y en el Valle medio del río Magdalena (Acosta-Galvis 2012b).

Tabla 1. Riqueza de especies, categoría de amenaza, horas de actividad y microhábitat de anfibios registrados en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. Categoría de amenaza acorde a la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza IUCN: Casi amenazada (NT), Preocupación menor (LC), Datos deficientes (DD), Vulnerable (VU), en peligro (EN).

TAXÓN	CATEGORÍA DE AMENAZA	ACTIVIDAD/MICROHÁBITAT
ANURA		
Aromobatidae		
<i>Allobates ignotus</i>	EN	Diurno y terrestre, activo sobre hojarasca, suelo desnudo, rocas y troncos caídos.
Bufo		
<i>Rhinella humboldti</i>	NE LC	Nocturno y terrestre, habita pastizales y matorrales cercanos a cuerpos de agua permanentes o estacionales.
<i>Rhinella horribilis</i>	NE LC	Crepuscular/Nocturno y terrestre, habita en hábitats abiertos y perturbados como pastizales y cultivos.
Ceratophryidae		
<i>Ceratophrys calcarata</i>	LC	Crepuscular/Nocturno, terrestre y fosorial.
Craugastoridae		
<i>Craugastor metriosistus</i>	LC	Nocturna y terrestre, activa en hojarasca.
<i>Craugastor raniformis</i>	LC	Nocturna y terrestre, activa en hojarasca, troncos, piedras y vegetación baja.
Dendrobatidae		
<i>Colostethus ruthveni</i>	NT	Diurna y terrestre, activa sobre suelo desnudo, hojarasca y rocas.
<i>Dendrobates truncatus</i>	LC	Diurna y terrestre, activa en hojarasca y rocas en hábitats intervenidos aledaños a quebradas.
Hemiphractidae		
<i>Cryptobatrachus boulengeri</i>	VU	Crepuscular/Nocturna, activa en rocas de quebradas con corriente fluída.
Hylidae		
<i>Boana boans</i>	LC	Crepuscular/Nocturna y arbórea, frecuente en árboles de borde de cañadas y quebradas.
<i>Boana pugnax</i>	LC	Nocturna y arbórea, activa en las hojas y troncos de árboles asociados a cuerpos de agua permanente.
<i>Boana xerophylla</i>	LC	Nocturna y arbórea, activa sobre los árboles y arbustos de cuerpos de agua lénticos y lóticos.
<i>Dendropsophus microcephalus</i>	LC	Nocturna y semiacuática, común en vegetación herbácea emergente de charcas y lagunas.
<i>Pseudis paradoxa</i>	LC	Nocturna y acuática, vive en cuerpos de agua de zonas abiertas o ecotonales.
<i>Scarthyia vigilans</i>	LC	Nocturna y semiacuática, activa en vegetación adyacente o emergente de cuerpos de agua lénticos.
<i>Scinax rostratus</i>	LC	Nocturna y arbórea, vive en vegetación asociada a cuerpos de agua.
<i>Scinax ruber</i>	LC	Nocturna y arbórea, común en vegetación arbustiva y herbácea aunque algunos machos vocalizan desde el suelo.

TAXÓN	CATEGORÍA DE AMENAZA	ACTIVIDAD/MICROHÁBITAT
<i>Trachycephalus typhonius</i>	LC	Nocturna y arbórea, activa sobre ramas y troncos de los árboles de sabanas o zonas inundables (complejos cenagosos).
Leptodactylidae		
<i>Engystomops pustulosus</i>	LC	Nocturna y terrestre, se encuentra en charcas y zanjas en pastizales.
<i>Leptodactylus fragilis</i>	LC	Nocturna y terrestre, activa sobre hojarasca o vegetación baja de humedales y charcas temporales.
<i>Leptodactylus fuscus</i>	LC	Nocturna y terrestre, activa en suelo desnudo, hojarasca o pastizales.
<i>Leptodactylus insularum</i>	NE	Nocturna y terrestre, frecuente en cuerpos de agua lénticos o en áreas inundadas.
<i>Leptodactylus poecilochilus</i>	LC	Nocturna y terrestre, activa sobre hojarasca o vegetación baja de charcas y humedales.
<i>Pleurodema brachyops</i>	LC	Nocturno y terrestre, activo en la hojarasca o suelo desnudo.
<i>Pseudopaludicola pusilla</i>	LC	Nocturna y terrestre/arbustiva, se encuentra sobre suelo desnudo, hojarasca o vegetación baja.
Microhylidae		
<i>Elachistocleis panamensis</i>	LC	Nocturna y terrestre/semifosorial, vive a nivel del suelo, en hojarasca o sobre vegetación poco frondosa.
<i>Elachistocleis pearsei</i>	LC	Nocturna y terrestre/semifosorial, vive a nivel del suelo, en hojarasca o sobre vegetación poco frondosa.
Phyllomedusidae		
<i>Phyllomedusa venusta</i>	LC	Nocturna y arbórea, activa sobre los árboles asociados a caminos, cultivos y charcas temporales.
Ranidae		
<i>Lithobates vaillanti</i>	LC	Diurna/Nocturna y acuática, vive en el borde de charcas o lagunas en bosque, potreros y cultivos.
GYMNOPHIONA		
Caeciliidae		
<i>Caecilia caribea</i>	DD	Fosorial. Vive en sabanas y pastizales.
<i>Caecilia subnigricans</i>	LC	Fosorial. Vive en sabanas y pastizales.
<i>Caecilia</i> sp.	-	Fosorial.
Typhlonectidae		
<i>Typhlonectes natans</i>	LC	Acuática de ecosistemas cenagosos.

La fauna de anfibios en el bs-T del Cesar y Magdalena reportada en este capítulo concuerda con el patrón de diversidad encontrado en las tierras bajas de la región Caribe de Colombia, en donde Hylidae y Leptodactylidae son las familias con mayor número de especies (Romero-Martínez & Lynch 2012). Hylidae ha sido la familia más representada en es-

tudios realizados en sistemas cenagosos presentes en los departamentos del Cesar (Paternina-H. et al. 2013) y Córdoba (Romero-Martínez & Lynch 2012), en enclaves secos y ciénagas del departamento de Sucre (Acosta-Galvis 2012a). Así como en ciénaga y cultivos agroforestales del departamento del Magdalena (Dueñez-Gómez et al. 2004; Angarita-M. et

al. 2015), y en tierras bajas de la Serranía de Perijá (Moreno-Arias et al. 2009). Con respecto a la familia Leptodactylidae, esta ha sido la más representada en los estudios en sistemas secos del Parque Nacional Natural Tayrona en el departamento del Magdalena (Rueda-Solano & Castellanos-Barliza 2010), en el valle medio del río Ranchería en la Guajira (Blanco-Torres et al. 2013), y en el Santuario de los Besotes en el departamento del Cesar (Rueda-Almonacid et al. 2008).

Basados en los registros de anfibios en el bs-T del Caribe colombiano, es posible inferir que algunas especies estarían presentes en los departamentos del Cesar y el Magdalena, pero que no han sido registradas directamente en estos territorios como consecuencia de los pocos inventarios biológicos ahí realizados (Fig. 1). Un ejemplo de ello son las especies de la familia Centrolenidae (i.e. ranas de cristal) *Hyalinobatrachium fleischmanni* y *Espadarana prosoblepon*, la

primera registrada en el municipio de Tolú, departamento de Sucre (Acosta-Galvis 2012b) y la segunda en el Santuario de Fauna y Flora Los Colorados en el departamento de Bolívar (Romero-Martínez & Lynch 2012). Algo similar sucedería para las ranas arbóreas (Hylidae) *Dendropsophus ebraccatus* y *Smilisca sila*, que han sido registradas en los departamentos de Atlántico, Bolívar y Córdoba (Romero-Martínez et al. 2008; Romero-Martínez & Lynch 2012; Acosta-Galvis 2012b) y para *Agalychnis callidryas* (Phyllomedusidae) que es conocida para el municipio de Turbaco (Bolívar; Romero-Martínez & Lynch 2012). Con respecto a especies del orden Gymnophiona, llama la atención la ausencia de registros de *Caecilia isthmica*, una especie reportada para Panamá y en el noroccidente de Colombia. No obstante, dicha ausencia de registro podría deberse más a un sesgo de muestreo y a las limitaciones en los métodos de búsqueda tradicionalmente empleados en inventarios de anfibios; las cecilias presentan hábitos fosoriales que dificultan su detección en campo.

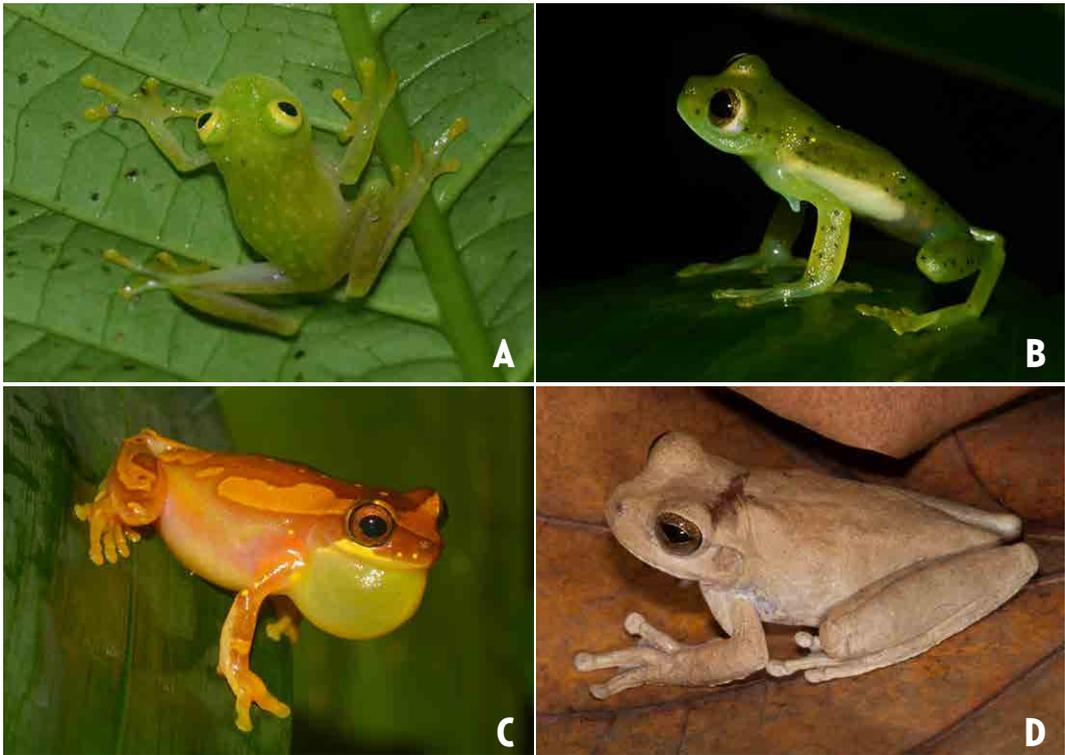


Figura 1. Imágenes de algunas especies de anuros de probable presencia en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia: *Hyalinobatrachium fleischmanni* (A), *Espadarana prosoblepon* (B), *Dendropsophus ebraccatus* (C), *Smilisca sila* (D). Las imágenes no necesariamente corresponden a las poblaciones observadas en el Caribe colombiano.

Por otra parte, un análisis de similitud entre la fauna de anfibios en el bs-T del Cesar y Magdalena, y la presente en otras regiones de Colombia, muestran que las especies en el bs-T de la región Caribe de Colombia están más asociadas con aquellas en el valle interandino del río Magdalena, que a cualquier otra región biogeográfica del país (Acosta-Galvis 2012a,b). No obstante, es claro que la diversidad de anfibios del bs-T en Colombia dista aún de ser ampliamente comprendida, aún carecemos de estudios en los enclaves secos del Catatumbo, en los Llanos orientales y en los enclaves aislados del Valle del Patía y del Cañón del río Dagua (Urbina-Cardona et al. 2014). Del mismo modo, las llanuras del Cesar y Magdalena han sido poco evaluadas en términos de riqueza de especies; en el caso del departamento del Magdalena, esta falta de información se debe a la histórica preferencia de estudiar los bosques de niebla en la Sierra Nevada de Santa Marta (Fig. 2).

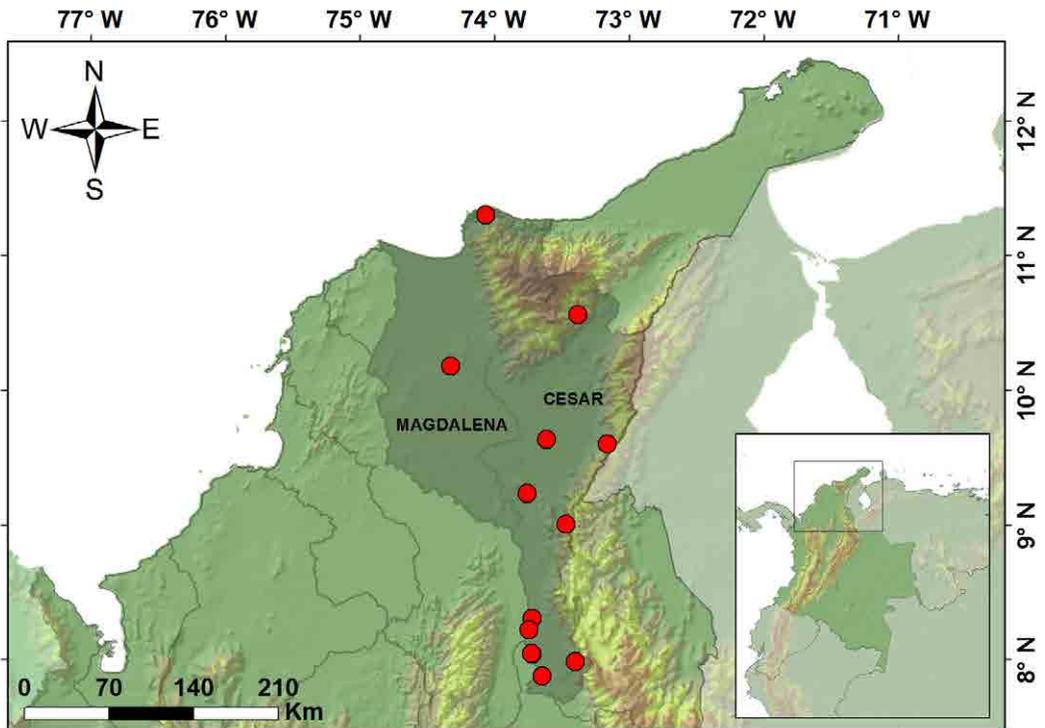


Figura 2. Localidades de bs-T en los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia, donde se han realizado los estudios más intensivos en biodiversidad de anfibios.



Boana boans

FAMILIAS DE ANUROS MÁS DIVERSAS EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL CESAR Y MAGDALENA

A continuación se describen en los caracteres diagnósticos, la distribución, ecología y la diversidad las familias de anuros presentes en la zona:

Hylidae Rafinesque 1815

Hylidae es la familia de anuros más diversa, contiene más de 700 especies de hábitos nocturnos o crepusculares que están distribuidas en casi todo el planeta, con excepción de África del Sur (Sahara) y Antártida (Vitt & Caldwell 2014; Frost 2018). La gran mayoría de especies en esta familia tienen un cartilago intercalar entre la última y penúltima falange, el extremo distal de la última falange es en forma de garra (Duellman 2001) y exhiben diferentes niveles de extensión de membranas interdigitales. Estos atributos morfológicos, entre otros, se han asociado con los hábitos arbóreos en las especies de esta familia.

Hylidae es una de las familias con mayor representatividad de especies en Colombia (125 especies), siendo mucho más diversa en ecosistemas de tierras bajas que en ecosistemas altoandinos (Lynch

& Arroyo 2009). La gran mayoría de especies de Hylidae tienen estadios larvales de hábito libre (renacuajos) por lo cual, su distribución espacial está fuertemente asociada a cuerpos de agua. Dentro de las especies en el bs-T para la región Caribe de Colombia (Fig. 3), están las que prefieren áreas abiertas y hábitats intervenidos o fragmentados: *Dendropsophus microcephalus*, *Boana pugnax*, *B. xerophylla*, *Pseudis paradoxa*, *Scarthyia vigilans*, *Scinax rostratus* y *S. ruber* (Lynch & Arroyo 2009). *Boana boans* y *Trachycephalus typhonius* son de áreas más boscosas, la primera de ellas asociada a ríos o quebradas. En general, los individuos de las especies de los géneros *Dendropsophus*, *Scarthyia* y *Scinax* prefieren vegetación flotante y emergente en cuerpos de agua temporales en zonas abiertas, mientras que, los individuos de las especies del género *Boana* perchan sobre arbustos grandes o árboles que se encuentran en complejos cenagosos o grandes charcas estacionales y depositan los huevos sobre la superficie del agua (Wells 2007; Lynch & Arroyo 2009; Acosta-Galvis 2012b).

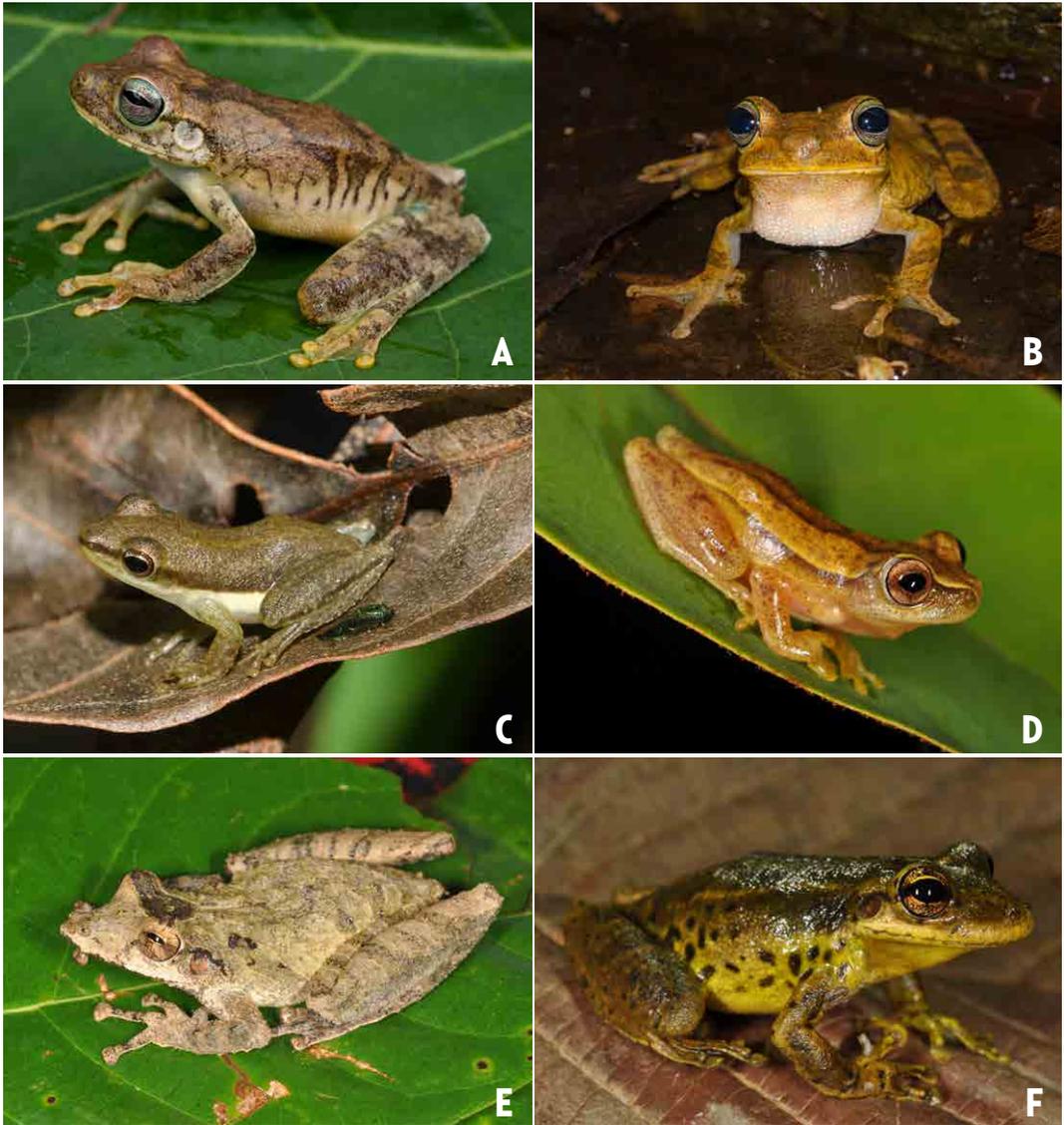


Figura 3. Ejemplo de algunas especies de ranas Hylidae presentes en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. *Boana pugnax* (A), *Boana xerophylla* (B), *Scarthyla vigilans* (C), *Dendropsophus microcephalus* (D), *Scinax rostratus* (E) y *Scinax ruber* (F).

Leptodactylidae Werner 1896 (1838)

Los leptodactílidos comprenden 203 especies, las cuales ocurren desde el sur de Texas (USA) y Sonora (México), hasta el sur de Brasil, Argentina y Chile; también están presentes en la región norte de las Antillas (Frost 2018). No se ha encontrado caracteres morfológicos exclusivos para los miembros de esta familia (de Sá et al. 2014);

sin embargo, hay algunos rasgos compartidos por gran parte de sus especies que hacen que se puedan diferenciar de otros grupos taxonómicos. Por ejemplo, discos de los dedos no expandidos y con membrana interdigital poco desarrollada, piel ventral muy lisa, hábitos terrestres, huevos depositados en nidos de espuma (excepto por las especies del género *Pseudopaludicola*) y larvas de

vida libre. La mayoría de leptodactílicos se distribuyen en ambientes estacionales, por tanto, el nido de espuma se considera un atributo que proporciona un ambiente húmedo en el cual el embrión puede desarrollarse (Vaz-Ferreira & Gehrau 1975; Downie 1996).

Las especies de la familia Leptodactylidae en el bs-T del Caribe colombiano (Fig. 4), tienen preferencia

por zonas abiertas y por lo general, varias especies pueden coexistir en ambientes altamente fragmentados y perturbados por intervención humana. Aún cuando los patrones reproductivos en especies de Leptodactylidae son altamente específicos, es común que los individuos inicien la actividad reproductiva en época seca o con las primeras lluvias de la época invernal, cuando las charcas no presentan un nivel elevado de agua.



Figura 4. Ejemplo de algunas especies de ranas Leptodactylidae presentes en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. *Engystomops pustulosus* (A), *Leptodactylus fragilis* (B), *Leptodactylus fuscus* (C), *Leptodactylus poecilochilus* (D), *Pleurodema brachyops* (E) y *Pseudopaludicola pusilla* (F).

Bufonidae Gray 1825

Los bufónidos comprenden 589 especies con una distribución cosmopolita; es decir, están presentes en casi todos los continentes, pero no en zonas árticas y desérticas (Frost 2018). Esta familia está representada en Australia debido a la introducción de *Rhinella marina* (Lever 2001). La presencia del órgano de Bidder entre los testículos de los machos adultos es considerada como una característica única en Bufonidae (Pramuk et al. 2008); además de este órgano, dicho grupo de especies se caracteriza por carecer de dientes en los maxilares, por tener una piel generalmente tuberculada y verrugosa, y por tener un par de glándulas parótidas ubicadas detrás de la cabeza que secretan sustancias tóxicas.

En Colombia, la familia Bufonidae es más diversa en tierras altas de los Andes y de la Sierra Nevada de Santa Marta, que en las tierras bajas y cálidas de los valles interandinos de los ríos Cauca-Magdalena o en el Pacífico, la Amazonía y la Orinoquía. Este patrón de diversidad de especies parece estar asociada con la variedad de los modos reproductivos en Bufoni-

dae. En esta familia hay especies con ovoposición de cientos a miles de huevos en cuerpos de agua lóticos o con corriente leve (e.g. géneros *Incilius*, *Rhaebo*, *Rhinella*), especies que depositan grandes masas de huevos en forma de rosario en arroyos y que dan origen a renacuajos que habitan las corrientes de agua (e.g. género *Atelopus*; Lötters 1996), y especies que se sospecha, depositan masas de huevos en la materia orgánica del suelo y carecen de estadio larval (i.e. exhiben desarrollo directo; *Osornophryne* y algunas especies de *Rhinella* pertenecientes al antiguo género *Rhamphophryne*). La gran mayoría de las especies del género *Rhinella* se encuentran en las tierras bajas de Colombia (con algunas excepciones, e.g. *Rhinella lindae* y *R. ruizi*), y a diferencia de los géneros "andinos", se identifican por ser de hábitos terrestres y por tener un cuerpo robusto y una piel dorsal muy tuberculada. En el bs-T del Cesar y Magdalena se encuentran dos especies de *Rhinella* (*R. horribilis*, *R. humboldti*; Fig. 5), las cuales suelen frecuentar zonas abiertas, sabanas, o áreas intervenidas por actividades humanas (Acosta-Galvis 2012b).





Figura 5. Sapos de la familia Bufonidae presentes en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. *Rhinella horribilis* (A) y *Rhinella humboldti* (B).

Craugastoridae Hedges, Duellman, & Heinicke 2008

Conocidas como ranas de lluvia, las 765 especies de la familia Craugastoridae conforman uno de los grupos de anuros más diversos que existe; su distribución va desde el sur de Estados Unidos hasta Brasil y noroeste de Argentina (Hedges et al. 2008; Padial et al. 2014). La monofilia de esta familia ha sido ratificada en varios estudios (e.g. Hedges et al. 2008; Pyron & Wiens 2011; Padial et al. 2014), y el modo reproductivo de sus especies se caracteriza por ser de desarrollo directo, esto es, los embriones no pasan por estadios de desarrollo que incluyan etapa de renacuajo con hábitos de vida libre. Los huevos en Craugastoridae, son usualmente más grandes y con una mayor proporción de vitelo que los huevos en otros grupos de anuros; de ellos eclosionan pequeños individuos con las mismas características de un adulto. Los huevos son depositados por la hembra fuera del agua, por lo general en hojarasca o musgo húmedo del suelo. Estas especies son de hábitos

terrestres o arbóreos y su actividad es nocturna o crepuscular. Los miembros de Craugastoridae se reconocen por tener usualmente una membrana interdigital poco expandida o ausente, y por tener dedos largos con discos muy expandidos (con algunas excepciones, especialmente en especies de los géneros *Strabomantis*, *Niceforonia*, e *Hypodactylus*).

En Colombia, Craugastoridae es la familia de anfibios con mayor número de especies, está presente en las tres cordilleras Andinas, la Amazonía, la Sierra Nevada de Santa Marta y el Chocó biogeográfico; sin embargo, debido a su modo reproductivo con altos requerimientos de humedad en el ambiente, los miembros de esta familia poco se encuentran, o están casi ausentes, en zonas con sequía prolongada como los Llanos Orientales, y en muchos enclaves secos en la región Caribe y valles interandinos (Lynch & Arroyo 2009). Para el bs-T del Caribe colombiano se registran solo dos especies de Craugastoridae: *Craugastor metriosistus* y *C. raniformis* (Fig. 6).



Figura 6. Ranas de la familia Craugastoridae presentes en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. *Craugastor metriosistus* (A) y *Craugastor raniformis* (B).

Dendrobatidae Cope 1865

Conocidas como ranas venenosas o de dardo, la familia Dendrobatidae comprende 185 especies distribuidas en el continente americano desde Nicaragua hasta el sureste de Brasil (Vitt & Caldwell 2014, Frost 2018). Las ranas de esta familia se caracterizan por tener en la superficie dorsal de los discos de los dedos un par de escudetes dérmicos. En Dendrobatidae hay cuidado parental consiste en atender posturas de huevos depositados en microhábitats húmedos fuera del agua, transportar los renacuajos en el dorso de los padres desde el sitio de la ovoposición hasta riachuelos, charcas, pozas, cuerpos de agua en cavidades en troncos de árboles o en bromelias (phytotelmata); en algunas especies la hembra alimenta a sus renacuajos con huevos no fertilizados (Löfters et al. 2007). Una parte de las especies en esta familia presenta colores muy llamativos y contrastantes que reflejan la presencia de compuestos tóxicos en la piel (aposematismo). Los dendrobátidos son de hábitos terrestres y de actividad diurna.

En Colombia, esta familia está ampliamente distribuida y sus especies se encuentran en los Andes,

la Amazonía, el Chocó y los valles interandinos (Ruiz-Carranza et al. 1996; Lynch et al. 1997); en el bs-T del Caribe colombiano se registran solo dos especies de Dendrobatidae, *Colostethus ruthveni* y *Dendrobates truncatus* (Fig. 7), ambas endémicas para el país. *Dendrobates truncatus* presenta el dorso negro con dos líneas dorsolaterales que pueden variar desde un color amarillo dorado, amarillo verdoso, o hasta casi azul y su vientre es de color negro con manchas irregulares de color azul verdoso (Medina-Rangel et al. 2011). Esta especie se distribuye en la cuenca alta del río Magdalena, la porción norte de las Cordilleras Central y Occidental, el oeste del golfo de Urabá y la región Caribe hasta las estribaciones de la Sierra Nevada de Santa Marta, y su rango altitudinal está comprendido entre los 530 y los 1200 metros de altitud (Ossa et al. 2012). *Colostethus ruthveni* tiene un patrón de coloración marrón con líneas dorsolaterales color negro y amarillo-crema; contrario a *D. truncatus*, esta es una especie con distribución restringida a la Sierra Nevada de Santa Marta, en un rango altitudinal comprendido entre los 472 y los 2100 m.s.n.m. (Granda-Rodríguez et al. 2014).



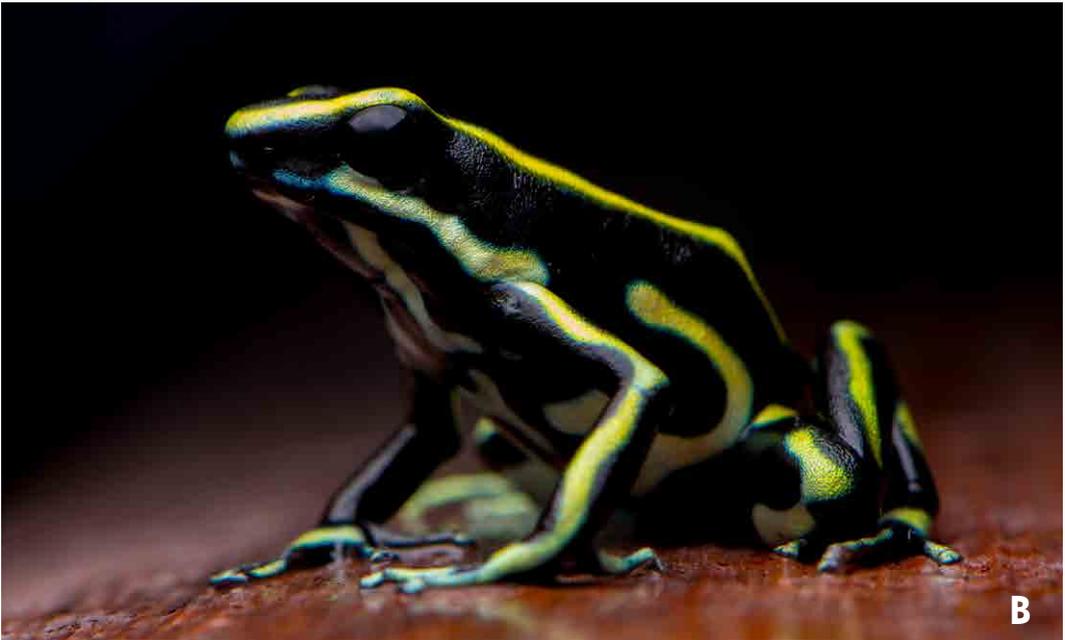


Figura 7. Ranas Dendrobatidae presentes en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. *Colostethus ruthveni* (A) y *Dendrobates truncatus* (B).

Microhylidae Günther 1858 (1843)

Los microhilidos son una familia que contiene 602 especies que se distribuyen en América, Nueva Guinea, norte de Australia y el sudeste asiático (Frost 2018). La monofilia de Microhylidae es apoyada por evidencia molecular en estudios recientes, pero las relaciones entre las subfamilias aún no están claras (Peloso et al. 2016). Los miembros de esta familia son conocidos como ranas cavadoras, y son fáciles de diferenciar

dado que tienen la cabeza reducida con un rostro puntiagudo, ojos muy pequeños y una piel dorsal lisa. En Colombia, las especies de Microhylidae están distribuidas en las tierras del piso térmico cálido y muchas de ellas son frecuentes en bosques poco perturbados; no obstante, las dos especies de *Elachistocleis* (Fig. 8) presentes en bs-T ocupan zonas abiertas como sabanas naturales y/o áreas altamente intervenidas por el hombre (Acosta-Galvis 2012b).

FAMILIAS DE ANUROS MENOS DIVERSAS EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL CESAR Y MAGDALENA

Aromobatidae Grant, Frost, Caldwell, Gagliardo, Haddad, Kok, Means, Noonan, Schargel, & Wheeler 2006

Los Aromobátidos son una familia relativamente pequeña con alrededor de 122 especies distribuidas desde el sur de Nicaragua hasta Bolivia, pasando

por la vertiente oriental de los Andes en Venezuela, la cuenca del río Amazonas y la Mata Atlántica Brasileira (Frost 2018). Esta es una familia poco representada en Colombia con apenas 19 especies en cuatro géneros, nueve de ellas endémicas al país. Las especies de Aromobatidae fueron tradicional-

mente consideradas parte de la familia Dendrobati-
dae, sin embargo, fueron separadas por Grant et al.
(2006). En términos generales, los Aromobátidos
comparten con los Dendrobátidos muchas caracte-
rísticas morfológicas, ecológicas y reproductivas.

Allobates ignotus es la especie reportada para el
bs-T del Caribe colombiano y solo se conoce de los
bosques secos y subandinos de la estribación occi-
dental de la Serranía de Perijá en el departamento
del Cesar (Anganoy-Criollo 2012).



Figura 8. Ranas Microhylidae presentes en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia. *Elachistocleis pearsei* (A) y *Elachistocleis panamensis* (B).

Ceratophryidae Tschudi 1838

Los ceratófridos consisten en 12 especies distribuidas desde las tierras bajas del Caribe en Colombia y Venezuela hasta las praderas de la Pampa en Argentina (Frost 2018). La monofilia de esta familia es apoyada por evidencia molecular y morfológica (Fabrezi 2006; Frost et al. 2006; Pyron & Wiens 2011; Faivovich et al. 2014). Algunas de las sinapomorfias morfológicas para Ceratophryidae son: articulación de la mandíbula inferior a nivel o por detrás de la articulación cráneo-vertebral, colmillos en la mandíbula inferior y dientes no pedicelados y monocúspides (Fabrezi 2006; Fabrezi & Quinzio 2008; Fabrezi & Lobo 2009). Las especies que componen esta familia son de hábitos fosoriales, es decir, viven enterradas bajo tierra y emergen en época de lluvias; de hecho, algunas especies tienen espádice, un elemento queratinizado en forma de pala en la planta de los pies que les facilita excavar (Duellman & Lizana 1994). Los ceratófridos tienen una boca ancha y grande con fuertes dientes maxilares, indispensables para una dieta carnívora basada en invertebrados grandes y pequeños vertebrados.

Dos rasgos observados en Ceratófridos son considerados especializaciones asociadas con los ambientes semiáridos. El primero tiene que ver con el desarrollo de un capullo de piel muerta o "cocoon". Se conoce que algunos Ceratófridos al enterrarse en el suelo desarrollan esta estructura que tiene como función reducir la pérdida de agua durante periodos de sequía y estivación (McClanahan et al. 1983). La segunda especialización está relacionada con el crecimiento acelerado de los renacuajos (Fabrezi 2011; Fabrezi & Cruz 2014). Un periodo corto de desarrollo en los renacuajos permite que se complete la metamorfosis antes de que las charcas temporales se sequen (Ortiz et al. 2013). De acuerdo con Faivovich et al. (2014) la familia Ceratophryidae es monofilética y la mayor diversificación ocurrió en ambientes semiáridos, que es el tipo de ambiente donde se originó el "cocoon". La presencia de un "cocoon" en linajes que eventualmente colonizaron ambientes húmedos (e.g. *Ceratophrys aurita* y *C. ornata*) muestra que el estado plesiomórfico de este carácter se ha mantenido en estas especies. En Colombia solo están presentes *Ceratophrys cornuta* (distribuida en los bosques húmedos de la Amazonía) y *C. calcarata* (distribuida en las planicies del Caribe colombiano-venezolano; Fig. 9).



Figura 9. *Ceratophrys calcarata* es la única especie de la familia Ceratophryidae presente en el bs-T del norte de Colombia. Al igual que lo encontrado en otros ceratófridos, los individuos de esta especie permanecen enterrados la mayor parte del año, pero emergen en época de lluvias cuando inicia la actividad reproductiva.

Hemiphractidae Peters 1862

Esta familia está compuesta por cerca de 108 especies en seis géneros distribuidos desde América Central (Costa Rica y Panamá) hasta América del Sur en Colombia, Brasil, y las islas de Trinidad y Tobago (Frost 2018). Las especies de Hemiphractidae son conocidas como ranas marsupiales, término que hace referencia a todas las especies de ranas no acuáticas del Neotrópico en donde la hembra porta los huevos en su espalda. Ellas cargan los huevos fertilizados ya sea al interior de una "bolsa, cavidad especializada o marsupio" o fuera de ella; esta adaptación en las madres va ligada a adaptaciones en los embriones tales como la presencia de branquias en forma de campana que se ayudarían al intercambio de gases y nutrientes (Noble 1927; Mendelson et al. 2000; Castroviejo-Fisher et al. 2015).

En Colombia, la mayoría de las especies de Hemiphractidae se encuentra por debajo de los 2000 metros de altitud, en áreas boscosas bien conservadas. Para el bs-T del Caribe colombiano se encuentran reportes de la especie *Cryptobatrachus bouleengeri*, un taxón endémico de la Sierra Nevada de Santa Marta y con registros para los departamentos de Guajira, Cesar y Magdalena (Rueda-Solano & Vargas-Salinas 2014). Esta especie habita en rocas de las quebradas con corriente de agua rápida tanto en bosque seco como en bosque húmedo subandino, y se ha observado que los huevos fecundados son adheridos y transportados en el dorso de las hembras (sin el desarrollo de una "bolsa") hasta completar su desarrollo como juveniles (Ramírez-Pinilla & Jerez 1999; Fig. 10).



A



Figura 10. Hembras de *Cryptobatrachus boulengeri* transportando en su dorso huevos fecundados donde es evidente el embrión en sus primeros estadios de desarrollo (A), y hembra transportando individuos totalmente desarrollados (B).

Phyllomedusidae Günther 1858

Esta familia de ranas arborícolas comprende 61 especies, todas están distribuidas en el Neotrópico desde México hasta el norte de Argentina (Faivovich et al. 2010; Köhler 2011). Phyllomedusidae fue separada recientemente de la familia Hylidae por Duellman et al. (2016), tomando como base la presencia de una pupila vertical como sinapomorfía putativa del grupo (Duellman 2001; Faivovich et al. 2010). En Colombia, la mayoría de las especies de Phyllomedusidae se distribuyen en las tierras del piso térmico cálido, y un menor porcentaje, en bosques de niebla por debajo de los 1700 metros de altitud. *Phyllomedusa venusta* (Fig. 11) es la especie registrada para el bs-T del Caribe colombiano, pero también está presente en los enclaves secos y húmedos de la porción alta y media del valle interandino del río Magdalena (Acosta-Galvis 2012a). Durante la temporada de pocas lluvias los individuos de esta especie suelen desplazarse al dosel del bosque, mientras que durante la temporada de altas lluvias descienden al sotobosque o incluso al suelo para reproducirse (Cuentas et al. 2002; Romero-Martínez & Lynch 2012).



Figura 11. *Phyllomedusa venusta* es la única especie de la familia Phyllomedusidae con presencia confirmada en el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, norte de Colombia.

Ranidae Batsch 1796

La familia Ranidae está compuesta por 380 especies distribuidas en todos los continentes a excepción de Australia y la isla de Madagascar (Frost 2018). Las especies de esta familia se caracterizan por tener una piel lisa tanto en el dorso como en el vientre, por la ausencia de discos expandidos en los dedos, y por la presencia de membranas interdigitales muy expandidas en las extremidades traseras que les sirven como "remos" en su vida acuática. La reproducción en Ranidae está asociada generalmente a charcas, pozos tem-

porales o arroyos de curso lento donde las hembras depositan los huevos sumergidos en el agua que dan origen a renacuajos de natación libre. Esta familia está representada en Colombia por dos especies nativas (*Lithobates palmipes*, *L. vaillanti*) y una introducida (*L. catesbeianus*) (Acosta-Galvis 2017). *Lithobates vaillanti* (Fig. 12) es la especie que se encuentra en el bs-T del Caribe colombiano, pero también suele encontrarse en los enclaves húmedos en ambos flancos de la cordillera Central y Occidental, y en el Chocó biogeográfico (Acosta-Galvis 2012a; Coloma et al. 2016).



Figura 12. *Lithobates vaillanti* es una especie de la familia Ranidae que es activa tanto en el día como en la noche y generalmente se observa en vegetación emergente de charcas y lagunas.

FASE LARVARIA EN ANUROS DEL CESAR Y MAGDALENA

La mayoría de las especies de anfibios presentan una fase larval, principalmente acuática. En los anuros, la larva pasa por una gran transformación para llegar al estado adulto (metamorfosis). Renacuajo es el nombre que se le da a las larvas de los anuros, y se diferencia significativamente de un adulto en morfología, fisiología y comportamiento. La dieta de los renacuajos es muy diferente a la de los adultos debido a que son generalmente herbívoros, mientras que los adultos son primordialmente depredadores. Generalmente, los renacuajos se alimentan de algas que raspan de piedras o rocas, o filtran la vegetación suspendidos en el agua. Teniendo en cuenta estos hábitos en renacuajos, el aparato digestivo es largo y en espiral. Por otro lado, los renacuajos en la mayoría de especies tienen dientes córneos en el disco oral, que permiten raspar el material vegetal.

Los caracteres morfológicos más empleados en taxonomía de renacuajos son: 1) espiráculos (número

y posición); 2) ojos (posición: dorsales o ventrales); 3) narinas (presencia, orientación y ornamentación); 4) boca (ausencia o presencia de estructuras queratinizadas "picos" o queratostomas); 5) disco oral (tamaño, posición y ornamentación del margen del disco); 6) hileras de dientes o queratodontes, estas se encuentran completamente restringidas al disco oral; 7) aletas (punto donde inicia la aleta dorsal, forma de la punta, altura relativa de la aleta dorsal y ventral, altura máxima de la cola en relación a la longitud total del renacuajo, forma); 8) tubo cloacal o anal (posición); y 9) patrón de coloración. De las 29 especies mencionadas en este capítulo para el bs-T de los departamentos del Cesar y Magdalena, 26 tienen ciclo de vida que incluye etapa acuática de natación libre. Lynch (2006) elaboró una clave taxonómica para la identificación de los renacuajos en la región Caribe de Colombia.

ORDEN GYMNOPHIONA EN EL BOSQUE SECO TROPICAL DEL CESAR Y MAGDALENA

Con 205 especies formalmente descritas y que se distribuyen en 10 familias y 32 géneros (Frost 2018), el orden Gymnophiona está constituido por un grupo de anfibios llamados comúnmente como cecilias o culebras ciegas. A diferencia de los otros dos órdenes de anfibios, las caecilias carecen de extremidades y de cinturas pélvica y escapular. Tienen cuerpos de aspecto vermiforme, presentan cola muy reducida en algunas especies y ausente en la mayoría de ellas. Los hábitos fosoriales en gran parte de las especies ha hecho que este orden de anfibios sea el menos estudiado, tanto así que por mucho tiempo fueron consideradas serpientes (Vitt & Caldwell 2014).

Las Cecilias presentan una distribución pantropical, exceptuando Madagascar y las regiones de Papúa Guinea y Australia (Pough et al. 2016). Al igual que lo observado en ranas y salamandras, las cecilias

tienen diferentes modos reproductivos; pueden ser ovíparas con larva acuática, ovíparas con desarrollo directo, o vivíparas (i.e. hembra da luz a individuos juveniles con las mismas características de un adulto). Este último modo reproductivo es más frecuente de observar en Gymnophiona, que en Anura y Caudata. Otra diferencia que tienen las cecilias respecto a ranas y salamandras, es que la fecundación es interna; los machos tienen un órgano copulador (presente también en algunas salamandras). En Colombia hay actualmente 32 especies de Gymnophiona, representadas en cinco familias y ocho géneros (Acosta-Galvis 2018). Dentro de la fauna anfibia que se ha reportado para el bs-T del Caribe colombiano, se documenta la presencia de tres especies de cecilias pertenecientes a dos familias: Caeciliidae y Typhlonectidae.

Caeciliidae Rafinesque 1814

Con 42 especies, esta es considerada la familia de cecilias más diversa del planeta, cuya distribución va desde el sur de Costa Rica hasta el norte de Sur América (Vitt & Caldwell 2014; Frost 2018). En Colombia hay 21 especies agrupadas en los dos géneros de la familia, *Caecilia* y *Oscacaecilia*, pero en el bs-T del Caribe colombiano solo se tienen reportes de dos especies: *Caecilia caribea* y *C. subnigricans* (Acosta-Galvis 2017). La primera de estas especies ha sido reportada en el complejo cenagoso de Zapatos y ciénagas del sur del departamento del Cesar (Paternina-H. et al. 2013), y en la Ciénaga La Caimanera, en el departamento de Sucre (Acosta-Galvis 2012a). Sin embargo, al revisar uno de los tres ejemplares registrados como *C. caribea* por Paternina-H. et al.

(2013), se encuentra que corresponde realmente a una especie no descrita del género *Caecilia*. Por lo tanto, es necesario revisar los ejemplares identificados como *C. caribea* para el Caribe colombiano, ya que se tienen dudas de su distribución en la región. Actualmente, *Caecilia caribea* es conocida de la localidad tipo en Pensilvania, Caldas (Dunn 1942), y en los alrededores de Medellín (Rivera-Correa 2006). El registro de *C. caribea* para el Atlántico en Lynch (1999) corresponde realmente a *C. subnigricans* (J.D. Lynch, comunicación personal). Con respecto a la segunda especie en el Caribe colombiano (i.e. *Caecilia subnigricans*; Fig. 13), tiene una distribución más amplia que *C. caribea*, pues se encuentra en la región Caribe y en las tres cordilleras andinas (Acevedo-Rincón et al. 2014).



Figura 13. *Caecilia subnigricans* es una de las cuatro especies de anfibios del orden Gymnophiona registradas en el bs-T del norte de Colombia.

Typhlonectidae Taylor 1968

Las 14 especies que conforman esta familia se distribuyen en cinco géneros y están distribuidas al oriente de los Andes en Sur América (Frost 2018). Todos los miembros de Typhlonectidae son vivíparos con hábitos semiacuáticos o acuáticos; sus larvas son acuáticas (Duellman & Trueb 1986). En Colombia, esta familia

está representada por tres especies que se incluyen en los géneros *Potomotyphlus* (una especie) y *Typhlonectes* (dos especies; Acosta-Galvis 2018). De estas especies, *Typhlonectes natans* es el único representante en el Caribe colombiano, siendo reportada por Lynch (1999), Dueñez et al. (2004) y Romero-Martínez & Lynch (2012) para el departamento del Magdalena.

HIPÓTESIS PROCERA Y BATRACHIA

Las relaciones de parentesco entre los tres grupos de Anfibios (i.e. Órdenes Gymnophiona, Caudata y Anura), también conocidos como Anfibios Modernos (Lissamphibia), han sido ampliamente discutidas. La monofilia de Lissamphibia está fuertemente soportada (Zhang et al. 2005; Frost et al. 2006; Roelants et al. 2007) pero existe una controversia centrada en dos hipótesis, denominadas Procera y Batrachia. La hipótesis Procera establece que las salamandras y a las cecilias son grupos hermanos (clado denominado Procera), lo cual está soportado por la musculatura de la mandíbula (Iordansky 1996) y por estudios moleculares de secuencias parciales de genes ribosomales (Hedges et al. 1990; Hedges & Maxson 1993). Esta hipótesis también se apoya en los patrones actuales de distribución de los anfibios modernos y en el registro fósil. Los anuros y sus fósiles se encuentran distribuidos en casi todo el planeta, mientras que las salamandras y cecilias tienen mayor distribución en regiones que formaron parte de Laurasia y Gondwana, respectivamente. (Hedges et al. 1993; San Mauro et al. 2005). El problema de estas afirmaciones es que la distribución actual de las especies no siempre es igual a las distribuciones en el pasado. Por su parte, la hipótesis Batrachia propone que las cecilias son el linaje hermano del clado conformado por ranas y salamandras (Batrachia), argumento soportado por estudios morfológicos, registro fósil (Benton 1990; Carroll 2007) y por análisis moleculares con grandes conjuntos de secuencias de ADN mitocondrial y nuclear (Frost et al. 2006; Pyron 2011).

PROBLEMAS TAXONÓMICOS EN ALGUNAS ESPECIES DEL BOSQUE SECO TROPICAL DEL NORTE DE COLOMBIA

En el caso de los leptodactílidos con reportes para la región Caribe de Colombia se pueden mencionar dos especies con problemas taxonómicos sin resolver: *Engystomops pustulosus* y *Leptodactylus fuscus*. La primera especie está presente en América Central (México hasta Panamá), el noroccidente de América del Sur (Colombia, Ecuador, Perú, Venezuela y las Guyanas); la segunda especie está distribuida desde Panamá hasta el sureste de Brasil, Bolivia, Paraguay y Argentina (Frost 2018). Dada la amplia distribución de estas especies es de esperar que más de un linaje evolutivo pueda estar contenido bajo estos dos nombres. Lo anterior, es especialmente relevante cuando se sabe que algunos grupos de anfibios presentan

una morfología altamente conservativa que no permite su reconocimiento como especies diferentes. Con base en evidencia molecular se encontró que *E. pustulosus* y *L. fuscus*, son un complejo de al menos dos y tres especies, respectivamente (Camargo et al. 2006; Ron et al. 2006; de Sá et al. 2014; Estupiñán et al. 2016; Guarnizo et al. 2016).

Un estudio taxonómico de las especies del grupo *Rhinella granulosa* en América Central y del Sur demostró que las poblaciones previamente identificadas como *R. granulosa* en Colombia corresponden en realidad a la especie *R. humboldti* (Narvaes & Rodrigues 2009); por esta razón, en algunas listas de anfibios para el Caribe colombiano es reportada la especie *R. granulosa* (i.e. Dueñez-Gómez et al. 2004; Romero-Martínez et al. 2008; Moreno-Arias et al. 2009). Recientemente, Murphy et al. (2017) con evidencia molecular y bioacústica, encontraron que las poblaciones de *R. humboldti* distribuidas al este de los Andes de Colombia (departamentos de Arauca, Casanare, Meta, y Vichada) corresponden a otro linaje: *R. beebei*.

Las dos especies de Craugastoridae registradas para el bs-T del Caribe colombiano (*C. raugastor metriosistus* y *C. raniformis*) son muy similares, con un tamaño corporal mediano a grande en los adultos y con un marcado dimorfismo sexual (la hembra es más grande que el macho). Las diferencias entre estas dos especies se encuentran en el patrón de coloración de las superficies posteriores de los muslos y en la extensión de la membrana interdigital en el tercer dedo del pie. *Craugastor metriosistus* tiene los muslos de un color uniforme, café o café rojizo, y la membrana entre los dedos III y IV alcanza el tubérculo subarticular distal; en cambio, en *C. raniformis* los muslos presentan manchas pálidas sobre un fondo oscuro y la membrana entre los dedos III y IV alcanza un punto intermedio entre el tubérculo subarticular basal y el distal (Ospina-Sarria et al. 2015). La localidad tipo de *C. metriosistus* es San Martín (departamento del Cesar), y de acuerdo a lo encontrado por dichos autores en las poblaciones del Magdalena medio, es probable que algunas identificaciones de *C. raniformis* en este departamento o en el Caribe colombiano correspondan realmente a *C. metriosistus*. Las dos especies han sido encontradas en simpatria en la región norte del valle interandino del río Magdalena (Ospina-Sarria et al. 2015).

En listados de anuros para la región Caribe de Colombia hay dos especies del género *Scinax*: *S. ruber* y *S. x-signatus* (Romero-Martínez et al. 2008; Angarita-M. et al. 2015). *Scinax ruber* es conocida para la costa norte de Suramérica, la cuenca Amazónica de Colombia, Ecuador, Perú, Brasil y las Guayanas (Duellman & Wiens 1993; Köhler 2011), mientras que *S. x-signatus* está distribuida desde el norte de Colombia y Venezuela hasta Surinam y sureste de Brasil (Gorzula & Señaris 1999; Henderson & Powell 2009; Cole et al. 2013). Estas dos especies comparten el patrón de coloración en las superficies posteriores de los muslos con manchas

negras, blancas o amarillas, lo que hace que continuamente sean confundidas en campo o incluso en colecciones científicas. A esto se suma que son dos especies cuyas descripciones son muy antiguas [i.e. *Scinax ruber* (Laurenti 1768) y *Scinax x-signatus* (Spix 1824)], y basadas en un limitado número de caracteres. Por lo tanto, el estado taxonómico de *S. ruber* y *S. x-signatus* continúa incierto.

En Colombia, tradicionalmente se han aplicado los nombres *S. ruber* y *S. x-signatus* con base en escasos atributos presentes en algunas poblaciones, por ejemplo, el patrón de coloración del dorso (patrón de líneas en forma de "X") y manchas irregulares y punteadas para *S. x-signatus* en poblaciones del valle del Magdalena en Huila, Tolima y Cundinamarca (Nieto 1999; Rivero 1696). Otros autores consideran que la coloración del dorso representa una variación continua e insuficiente para separar *S. ruber* de *S. x-signatus* (e.g. Barrio-Amorós 1999; Acosta-Galvis 2012b). Recientemente y con base en evidencia molecular proveniente de diferentes localidades de la Guayana Francesa, Ecuador y Perú, se encontró que *S. ruber* es un complejo de seis especies formando un grupo parafilético con respecto a *S. x-signatus* (Fouquet et al. 2007). En un estudio reciente, se propone que al menos tres linajes pueden existir bajo el nombre de *S. ruber* en Colombia (Guarnizo et al. 2016); sin embargo, ninguno de los dos estudios mencionados incluyó muestras de la localidad tipo, es decir, de donde dichas especies fueron descritas originalmente. Teniendo en cuenta lo anterior, es evidente que en Colombia no está clara la identidad de estos dos linajes. Dada la complejidad taxonómica y la ausencia de estudios completos en ambas especies, es necesario un análisis profundo con múltiples líneas de evidencia que involucre secuencias de ADN, caracteres morfológicos y aspectos de comportamiento de diferentes poblaciones asignadas a *S. ruber* y *S. x-signatus*. Mientras esto se resuelve, en este capítulo se utilizó el nombre de *S. ruber* como estrategia más conservadora a las poblaciones del norte de Colombia.

Boana xerophylla fue recientemente recuperada de la sinonimia de *Boana crepitans* por Orrico et al. (2017). Actualmente, *B. xerophylla* es asignada para todas las poblaciones del norte de Suramérica (i.e. Guayanas, Venezuela, Colombia, Panamá). Debido a la amplia distribución de esta especie en los bosques secos trasandinos y las tierras bajas cisandinas entre los 100 - 1800 metros de altitud en los Andes colombo-venezolanos, se ha sugerido que al interior de *B. xerophylla* probablemente exista un complejo de especies (Barrio-Amorós 1999; Lynch & Suárez-Mayorga 2001). Recientemente, Guarnizo et al. (2016) basados en evidencia molecular proveniente de poblaciones localizadas al Occidente y Oriente de la cordillera Oriental, sugirieron que en Colombia podrían existir dos entidades bajo el nombre *B. xerophylla*. A pesar de las sugerencias de estos autores, la distancia genética entre las poblaciones, e incluso con individuos provenientes de poblaciones en las Guayanas (localidad tipo de *B. xerophylla*), no supera el 2% (Funk et al. 2012); esto indica que conclusiones taxonómicas no pueden ser tomadas con la evidencia actual. Por lo anterior, y dado que es una especie ampliamente distribuida y fácilmente observable en charcas o ciénagas temporales o permanentes, es importante incluir un análisis riguroso que contemple diferentes localidades del área de distribución, además de evaluar detalladamente caracteres morfológicos y bioacústicos. Esto podrá conducir a una mejor comprensión de los límites geográficos y taxonómicos de la especie y claramente, contribuir al entendimiento de los factores que dieron lugar a la amplia presencia de esta rana en las tierras bajas del Caribe colombiano.

RELEVANCIA DE LA SISTEMÁTICA Y TAXONOMÍA DE ANFIBIOS PARA EL BOSQUE SECO TROPICAL EN EL NORTE DE COLOMBIA

Los inventarios biológicos (i.e. listados taxonómicos) son herramientas fundamentales en la construcción del conocimiento de la diversidad y son la manera más directa de conocer la diversidad biótica de un área determinada (Noss 1990). Los inventarios biológicos también son útiles para identificar especies que requieren protección y brindan información básica para el desarrollo de estudios en sistemática, ecología y biogeografía. Algunas preguntas específicas que requieren de inventarios biológicos para ser respondidas son, por ejemplo, ¿Qué mecanismos permiten la coexistencia de especies en un espacio y tiempo determinado? ¿Cuál es el origen de la diversidad de anfibios en el bs-T del norte de Colombia?

Para responder este tipo de preguntas, es necesario realizar un ejercicio taxonómico basado en comparaciones del material colectado y debidamente depositado en las colecciones acreditadas por el Instituto de Investigaciones Biológicas Alexander von Humboldt. Los individuos depositados en una colección Biológica son evidencia directa de la composición biótica de los ecosistemas y de su transformación a través del tiempo (Heyer et al. 2001). Errores en la identificación derivan en imprecisiones en la estructura y composición de las comunidades, errores en los cálculos de biodiversidad, y estudios poco confiables en sistemática y biogeografía (Bortolus 2008). Es claro entonces, el importante papel que juegan los inventarios y la taxonomía en el conocimiento de la biodiversidad.

Un buen conocimiento de la taxonomía de los anfibios en el bs-T del norte de Colombia también es indispensable para diseñar estrategias de manejo e implementar políticas públicas y privadas de conservación. El bs-T es actualmente uno de los ecosistemas más amenazados del país (Burbano-Girón 2013). Procesos de savanización y el establecimiento de extensas áreas de monocultivo disminuyen la diversidad de anfibios, pues a menor complejidad en la estructura vegetal, menor es el número de especies (Cáceres-Andrade & Urbina-Cardona 2009; Rojas-Ríos et al. 2011). Conocer la fauna de anfibios que persisten en un lugar dado ha permitido visualizar dichos efectos en la diversidad. En este sentido, es prioritario fortalecer y promover inventarios de los anfibios en el bs-T. Estos inventarios deben realizarse de manera exhaustiva, es decir, estudios que involucren la observación de un amplio número de individuos y localidades a lo largo del tiempo.

Por último pero no menos importante, urge integrar los estudios tradicionales de taxonomía basados en caracteres morfológicos con aquellos que utilizan otro tipo de evidencia, por ejemplo, material genético (ADN). Esta perspectiva multidisciplinaria facilitaría la identificación de especies, ayudando a dilucidar cuánta diversidad puede realmente encontrarse en el bs-T del Caribe de Colombia. Errores en la detectabilidad de los límites de las especies subestima la biodiversidad y esto puede tener un impacto directo en la toma de decisiones en manejo y conservación del patrimonio natural en este u otro tipo de ecosistema.





Trachycephalus typhonius

REFERENCIAS

- Acevedo-Rincón, A.A., Franco R., Silva Pérez, K. (2014): Geographic distribution: *Caecilia subnigricans* (Magdalena Valley Caecilian). *Herpetological Review* 45: 456.
- Acosta-Galvis, A.R. (2012a): Anfibios de los enclaves secos en la ecorregión de La Tatacoa y su área de influencia, alto Magdalena, Colombia. *Biota Colombiana* 13: 182-210.
- Acosta-Galvis, A.R. (2012b): Anfibios de los enclaves secos del área de influencia de los Montes de María y la Ciénaga de La Caimanera en el departamento de Sucre, Colombia. *Biota Colombiana* 13: 211-231.
- Acosta-Galvis, A.R. (2017): Lista de los Anfibios de Colombia: Referencia en línea V.07.2017.0 (12 de julio de 2018). <http://www.batrachia.com>; Batrachia, Villa de Leyva, Boyacá, Colombia.
- Anganoy-Criollo, M.A. (2012): A new species of *Allobates* (Anura, Dendrobatidae) from the western flank of the Serranía de Perijá, Colombia. *Zootaxa* 3308: 49-62.
- Angarita-M.O., Montes-Correa, C.A., Renjifo, J.M. (2015): Amphibians and reptiles of an agroforestry system in the Colombian Caribbean. *Amphibian & Reptile Conservation* 8: 33-52.
- Barrio-Amorós, C.L. 1999 ("1998"): Sistemática y biogeografía de los anfibios (Amphibia) de Venezuela/Systematics and biogeography of the amphibians (Amphibia) of Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* 18: 1-93.
- Batsch, A.J.G.C. (1796): Umriss der gesammten Naturgeschichte: ein Auszug aus den frühern Handbüchern des Verfassers für seine Vor-

- fesungen. Jena & Leipzig: Christian Ernst Gabler.
- Benton, M.J. (1990): Phylogeny of the major tetrapod groups: morphological data and divergence dates. *Journal of Molecular Evolution* 30: 409-424.
- Bernal, M.H., Lynch, J.D. (2008): Review and analysis of altitudinal distribution of the Andean anurans in Colombia. *Zootaxa* 1826: 1-25.
- Blanco-Torres, A., Báez, L., Patiño-Flores, E., Renjifo, J.M. (2013): Herpetofauna del valle medio del río Ranchería, La Guajira, Colombia. *Revista Biodiversidad Neotropical* 3: 113-122.
- Bortolus, A. (2008): Error cascades in the biological sciences: the unwanted consequences of using bad taxonomy in ecology. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 37: 114-118.
- Burbano-Girón, J. (2013): Modelamiento de la dispersión de Atelinos (Atelinae) a través de escenarios de cambio climático y fragmentación de hábitat en Colombia. Implicaciones en la conservación para la persistencia de las especies a futuro. Trabajo de Maestría en Ciencias Biología. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Cáceres-Andrade, S., Urbina-Cardona, J.N. (2009): Ensamblajes de anuros de sistemas productivos y bosques en el piedemonte llanero, departamento del Meta, Colombia. *Caldasia* 31: 175-194.
- Camargo, A., de Sá, R.O., Heyer, W.R. (2006): Phylogenetic analyses of mtDNA sequences reveal three cryptical lineages in the widespread neotropical frog *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) (Anura, Leptodactylidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 87: 325-341.
- Cárdenas-Bautista, J., Morales-Castaño, I. T., Carvajal-Cogollo, J. E. (2012): Escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en dos fragmentos de bosque y su matriz circundante en el caribe colombiano. Págs. 821-831. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed). *Colombia Diversidad Biótica XII: La región Caribe de Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, Colombia.
- Carroll, R. L. (2007): The Palaeozoic ancestry of salamanders, frogs and caecilians. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150: 1-140.
- Castroviejo-Fisher, S., Padial, J.M., De la Riva, I., Pombal, J.P., Da Silva, H.R., Rojas-Runjaic, J.M., Medina-Méndez, E., Frost, D.R. (2015): Phylogenetic systematics of egg-brooding frogs (Anura: Hemiphractidae) and the evolution of direct development. *Zootaxa* 4004: 1-75.
- Cole, C.J., Townsend, C.R., Reynolds, R.P., MacCulloch, R.D., Lanthrop, A. (2013): Amphibians and reptiles of Guyana, South America: illustrated keys, annotated species accounts, and a biogeographic synopsis. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 125: 317-578.
- Coloma, L.A., Frenkel, C., Félix-Novoa, C., Pazmiño-Armijos, G. (2016): *Rana vaillanti*. En: Ron, S.R., Guayasamin, J.M., Yanez-Muñoz, M.H., Merino-Viteri, A., Ortiz, D.A., Nicolalde, D.A. (2016): *AmphibiaWeb Ecuador*. Versión 2016.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Cope, E.D. (1865): Sketch of the primary groups of Batrachia Salientia. *Natural History Review* 5: 97-120.
- Cuentas, M., Borja, A., Lynch, J.D., Renjifo, J.M. (2002): Anuros del Departamento del Atlántico y Norte de Bolívar. *Barranquilla, Colombia*.
- de Sá, R.O., Grant, T., Camargo, A., Heyer, W.R., Ponsa, M.L., Stanley, E.L. (2014): Systematics of the Neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. *South American Journal of Herpetology* 9: S1-S128.
- Downie, J.R. (1996): A new example of female parental behaviour in *Leptodactylus validus*, a frog of the leptodactylid "*melanonotus*" species group. *Herpetological Journal* 6: 32-34.
- Duellman, W.E. (2001): *Hylid Frogs of Middle America*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles SSAR. Natural History Museum of the University of Kansas, Ithaca.

- Duellman, W. E., Trueb L. (1986): Biology of Amphibians, McGraw-Hill Co, Baltimore.
- Duellman, W. E., Wiens J.J. (1993): Hylid frogs of the genus *Scinax* Wagler, 1830, in amazonian Ecuador and Peru. Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas 153: 1–57.
- Duellman, W.E., Lizana, M. (1994): Biology of a sit-and-wait predator, the leptodactylid frog *Ceratophrys cornuta*. Herpetologica 50: 51–64.
- Duellman, W.E., Marion, A.B., Hedges, S.B. (2016): Phylogenetics, classification, and biogeography of the treefrogs (Amphibia: Anura: Arboranae). Zootaxa 4104: 1–109.
- Dueñez-Gómez, F., Muñoz-Guerrero, J., Ramírez-Pinilla, M.P. (2004): Herpetofauna del corregimiento Botillero (El Banco, Magdalena) en la depresión Momposina de la región Caribe colombiana. Actualidades Biológicas 26: 161–170.
- Dunn, E.R. (1942): The American caecilians. Bulletin of Museum of Comparative Zoology. Cambridge, Massachusetts 91: 437–540.
- Estupiñán, R.A., Ferrari, S.F., Gonçalves, E.C., Barbosa, M.S.R., Vallinoto, M., Scheneider, M.P.C. (2016): Evaluating the diversity of Neotropical anurans using DNA barcodes. ZooKeys 637: 89–106.
- Etter, A., McAlpine, C., Possingham, H. (2008): A historical analysis of the spatial and temporal drivers of landscape change in Colombia since 1500. Annals of the Association of American Geographers 98: 2–23.
- Fabrezi, M. (2006): Morphological evolution of Ceratophryinae (Anura, Neobatrachia). Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 44: 153–166.
- Fabrezi, M. (2011): Heterochrony in growth and development in anurans from the Chaco of South America. Evolutionary Biology 38: 390–411.
- Fabrezi, M., Quinzio, S.I. (2008): Morphological evolution in Ceratophryinae frogs (Anura, Neobatrachia): the effects of heterochronic changes during larval development and metamorphosis. Zoological Journal of the Linnean Society 154: 752–780.
- Fabrezi, M., Lobo, F.J. (2009): Hyoid skeleton, related muscles, and morphological novelties in the frog *Lepidobatrachus* (Anura, Ceratophryidae). The Anatomical Record 292: 1700–1712.
- Fabrezi, M., Cruz, J.C. (2014): Ontogeny of the thyroid glands during larval development of South American horned frogs (Anura, Ceratophryidae). Evolutionary Biology 41: 606–618.
- Faivovich, J., Haddad, C.F.B., Baêta, D., Jungfer, K.H., Álvares, G.F.R., Brandão, R.A., Sheil, C. A., Barrientos, L.S., Barrio-Amorós, C.L., Cruz, C.A.G., Wheeler, W.C. (2010): The phylogenetic relationships of the charismatic poster frogs, Phyllomedusinae (Anura, Hylidae). Cladistics 26: 227–261.
- Faivovich, J., Nicoli, L., Blotto, B.L., Pereyra, M.O., Baldo, D., Barrionuevo, J.S., Fabrezi, M., Wild, E.R., Haddad, C.F.B. (2014): Big, bad, and beautiful: phylogenetic relationships of the horned frogs (Anura: Ceratophryidae). South American Journal of Herpetology 9: 207–227.
- Fouquet, A., Vences, M., Salducci, M.D; Meyer, A., Marty, C., Blanc, M., Gilles, A. (2007): Revealing cryptic diversity using molecular phylogenetics and phylogeography in frogs of the *Scinax ruber* and *Rhinella margaritifera* species groups. Molecular Phylogenetics and Evolution 43: 567–582.
- Fouquet, A., Blotto, B.L., Maronna, M.M., Verdade, V.K., Juncá, F.A., de Sá, R.O., Rodrigues, M.T. (2013): Unexpected phylogenetic positions of the genera *Rupirana* and *Crossodactylodes* reveal insights into the biogeography and reproductive evolution of leptodactylid frogs. Molecular Phylogenetics and Evolution 67: 445–457.
- Frost, D.R. (2018): Amphibian species of the world: an online reference. American Museum of Natural History, USA. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. Consultado en Marzo de 2018.
- Frost, D.R., Grant, T., Faivovich J., Brain, R.H., Haas, A., Haddad, C.F.B., de Sá, R.O., Channing, R., Wilkinson, M., Donnellan, S.C., Raxworthy, C.J., Campbell, J.A., Blotto,

- B.L., Moler, P.E., Drewes, R.C., Nussbaum, R.A., Lynch, J.D., Green, D.M., Wheeler, W.C. (2006): The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1–297.
- Funk, W.C., Caminer, M., Ron, S.R. (2012): High levels of cryptic species diversity uncovered in Amazonian frogs. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 1806–1814.
- Gorzula, S.J., Señaris, J.C. 1999 ("1998"): Contribution to the herpetofauna of the Venezuelan Guayana I. A data base. *Scientia Guaianae*.
- Granda-Rodríguez, H.D., Saboyá-Acosta, L.P., del Portillo-Mozo, A., Renjifo, J.M. (2014): Range extension of dendrobatid frog *Colostethus ruthveni* Kaplan, 1997 (Anura: Dendrobatidae) in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Check List* 10: 674–676.
- Grant, T., Frost, D.R., Caldwell, J.O., Gagliardo, R., Haddad, C.F.B., Kok, P.J.R., Means, D.B., Noonan, B.P., Schargel, W.E., Wheeler, W.C. (2006): Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 299: 1–262.
- Gray, J.E. (1825): A synopsis of the genera of reptiles and Amphibia, with a description of some new species. *Annals of Philosophy* 10: 193–217.
- Guarnizo, C.E., Paz, A., Muñoz-Ortiz, A., Flechas, S.V., Méndez-Narváez, J., Crawford, A.J. (2016): DNA barcoding survey of anurans across the eastern cordillera of Colombia and the impact of the Andes on cryptic diversity. *PLoS ONE* 10: e0127312.
- Günther, A.C.L.G. (1858): On the systematic arrangement of the tailless batrachians and the structure of *Rhinophrynus dorsalis*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1858: 339–352.
- Hedges, S.B., Maxson L.R. (1993): A Molecular perspective on Lissamphibian phylogeny. *Herpetological Monographs* 7: 27–42.
- Hedges, S.B., Duellman, W.E., Heinicke, M.P. (2008): New world direct-developing frogs (Anura: Terrarana): molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa* 1737: 1–182.
- Hedges, S. B., Moberg K. D., Maxson L. R. (1990): Tetrapod phylogeny inferred from 18S and 28S ribosomal RNA sequences and a review of the evidence for amniote relationships. *Molecular Biology and Evolution* 7: 607–633.
- Hedges, S.B., Nussbaum, R.A., Maxson, L.R. (1993). Caecilian phylogeny and biogeography inferred from mitochondrial DNA sequences of the 12S rRNA and 16S rRNA genes (Amphibia: Gymnophiona). *Herpetological Monographs* 7: 64–76.
- Henderson, R.W., Powell, R. (2009): *Natural History of West Indian Reptiles and Amphibians*. University Press of Florida, Gainesville.
- Heyer, R., Donnelly, M., McDiarmid, R., Hayek, L., Mercedes, F. (2001): *Medición y Monitoreo de la Diversidad Biológica, Métodos Estandarizados para Anfíbios*. Editorial Universitaria de la Patagonia, Argentina.
- lordansky, N.N. (1996): Evolution of the musculature of the jaw apparatus in the Amphibia. *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union* 1: 3–26.
- Jenkins, P.A., Walsh, D.M. (1993): An early Jurassic caecilian with limbs. *Nature* 365: 246–250.
- Köhler, G. (2011): *Amphibians of Central America*. Herpeton. Offenbach, Germany.
- Laurenti, J. N. (1768): *Specimen Medicum, Exhibens Synopsin Reptilium Emendatum cum Experimentis Circa Venena et Antidota Reptilium Austriacorum*. Wien, Austria: Joan. Thom. nob. de Trattner.
- Lever, C. (2001): *The Cane Toad. The History and Ecology of a Successful Colonist*. Westbury Academic and Scientific Publishing.
- Lötters, S. (1996): *The Neotropical toad genus Ateolopus: Checklist, Biology, Distribution*. M. Vences & F. Glaw Verlags GbR. Köln, Germany.
- Lötters, S., Jungfer, K., Henkel, F.W., Schmidt, W. (2007): *Poison Frogs. Biology, Species and Captive Husbandry*. Edition Chimaira. Frankfurt.
- Lynch, J.D. (1999): Una aproximación a las culebras ciegas de Colombia (Amphibia: Gymnophiona). *Revista de la Academia*

- Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 23: 317-337.
- Lynch, J. D. (2006): The tadpoles of frogs and toads found in the lowlands of northern Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias, Físicas y Naturales* 30: 443-457.
- Lynch, J.D., Arroyo, S.B. (2009): Risks to Colombian amphibian fauna from cultivation of coca (*Erythroxylum coca*): a geographical analysis. *Journal of Toxicology and Environmental Health A* 72: 974-985.
- Lynch, J.D., Suárez-Mayorga, A.M. (2001): The distributions of the gladiator frogs (*Hyla boans* group) in Colombia, with comments on size variation and sympatry. *Caldasia* 23: 491-507.
- Lynch, J.D., Ruiz-Carranza, P.M., Ardila-Robayo, M.C. (1997): Biogeographic patterns of Colombian frogs and toads. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 21: 237-248.
- McClanahan, L.L., Ruibal, R., Shoemaker, V.H. (1983): Rate of cocoon formation and its physiological correlates in a ceratophryid frog. *Physiological Zoology* 56: 430-435.
- Medina-Rangel, G.F., Cárdenas-Arévalo, G., Castañón-Mora, O.V. (2011): Anfibios y Reptiles de los alrededores del complejo cenagoso de Zapatosa, departamento del Cesar, Colombia. *Colombia Diversidad Biótica. Publicación Especial No. 1. Grupo de Biodiversidad y Conservación, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia-CorpoCesar, Bogotá.*
- Mendelson, J. R., Da Silva, H.R., Maglia, A.M. (2000): Phylogenetic relationships among marsupial frog genera (Anura: Hylidae: Hemiphractinae) based on evidence from morphology and natural history. *Zoological Journal of the Linnean Society* 128: 125-148.
- Moreno-Arias, R.A., Medina-Rangel, G.F., Carvajal-Cogollo, J.E., Castañón-Mora, O.V. (2009): Herpetofauna de la Serranía de Perijá. Págs. 449-470. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed). *Colombia Diversidad Biótica VIII: Media y Baja Montaña de la Serranía de Perijá*. Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia-CorpoCesar, Bogotá.
- Murphy, J.C., Sierra, T.A., Downie, J.R., Jowers, M.J. (2017): Toads, tall mountains and taxonomy: the *Rhinella granulosa* group (Amphibia: Anura: Bufonidae) on both sides of the Andes. *Salamandra* 53: 267-278.
- Narvaes, P., Rodrigues, M.T. (2009): Taxonomic revision of *Rhinella granulosa* species group (Amphibia, Anura, Bufonidae), with a description of a new species. *Arquivos de Zoologia* 40: 1-73.
- Nieto, M.J. (1999): Estudio preliminar de las especies del género *Scinax* (Amphibia: Anura: Hylidae) en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23: 339-346.
- Noble, G.K. (1927): The value of life history data in the study of the evolution of the Amphibia. *Annals of the New York Academy of Sciences* 30: 31-128.
- Noss, R.F. (1990): Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical model. *Conservation Biology* 4: 355-364.
- Orrico, V.G.D., Nunes, I., Mattedi, C., Fouquet, A., Lemos, A.W., Rivera-Correa, M., Lyra, M. L., Loebmann, D., Pimenta, B.V.S., Caramaschi, U., Rodrigues, M.T., Haddad, C.F.B. (2017): Integrative taxonomy supports the existence of two distinct species within *Hypsiboas crepitans* (Anura: Hylidae). *Salamandra* 53: 99-113.
- Ortiz, D.A., Alemida-Reinoso, D.P., Coloma, L.A. (2013): Notes on husbandry, reproduction and development in the Pacific horned frog *Ceratophrys stolzmanni* (Anura: Ceratophryidae), with comments on its amplexus. *International Zii Yearbook* 47: 151-162.
- Ospina-Sarria, J.J., Angarita-Sierra, T., Pedroza-Banda, R. (2015): A new species of *Craugastor* (Anura: Craugastoridae) from the Magdalena River Valley, Colombia, with evaluation of the characters used to identify species of the *Craugastor fitzingeri* group. *South American Journal of Herpetology* 10: 165-177.
- Ossa, J., Contreras-Gutiérrez, J.C. (2012): Comportamientos conspicuos de *Dendrobates*

- truncatus* (Cope, 1861) en cautiverio. *Munibe* 60: 101-111.
- Padial, J.M., Grant, T., Frost, D.R. (2014): Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. *Zootaxa* 3825: 1-132.
- Paternina-H, A., Carvajal-Cogollo, J.E., Medina-Rangel, G.F. (2013): Anfibios de las ciénagas del departamento del Cesar. Págs. 499-509. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed). Colombia: Diversidad Biótica XIII. Complejo cenagoso de Zapatosa y ciénagas del sur del Cesar. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Peloso, P.L., Frost, D.R., Richards, S.J., Rodrigues, M.T., Donnellan, S., Matsui, M., Raxworthy, C.J., Biju, S.D., Lemmon, E.M., Lemmon, A.R., Wheeler, W.C. (2016): The impact of anchored phylogenomics and taxon sampling on phylogenetic inference in narrow-mouthed frogs (Anura, Microhylidae). *Cladistics* 32: 113-140.
- Peters, W.C.H. (1862): Über die batrachier-gattung *Hemiphractus*. Monatsberichte der königlichen preussische akademie des Wissenschaften zu Berlin 1862: 144-152.
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Crump, M.L., Savitzky, A. H., Wells, K.D., Brandley, M.C (2016): *Herpetology*. 4th edition. Sunderland Sinauer Associates, Inc.
- Pramuk, J.B., Robertson, J.W., Sites, J.W., Noonan, B.P. (2008): Around the world in 10 million years: biogeography of the nearly cosmopolitan true toads (Anura: Bufonidae). *Global Ecology and Biogeography* 17: 72-83.
- Pyron, R.A. (2011): Divergence time estimation using fossils as terminal taxa and the origins of Lissamphibia. *Systematic Biology* 60: 466-481.
- Pyron, R.A., Wiens, J.J. (2011): A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 543-583.
- Rafinesque, C.S. (1815): *Analyse de Nature, ou Tableau de l'Universe et des Corps Organisés*. Palermo: Jean Barravecchia.
- Ramírez-Pinilla, M.P., Jerez, A. (1999): Desarrollo de las campanas branquiales en *Cryptobatrachus* (Amphibia: Anura: Hylidae). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 23: 357-365.
- Rangel-Ch, O., Lowy-C, P.D., Aguilar-P, M. (1997): Distribución de los tipos de vegetación en las regiones naturales de Colombia. Págs. 383-402. En: Rangel-Ch, J.O., Lowy-C, O.P.D., Aguilar-P, M. (Eds). Colombia Diversidad Biótica II, Tipos de Vegetación en Colombia. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia y Ministerio de Medio Ambiente de Colombia, Bogotá.
- Renjifo, J.M., Lundberg, M. (1999): *Anfibios y Reptiles de Urrá*. Skanka. Editorial Colina SA, Medellín.
- Rivera-Correa, M. (2006): Geographic distribution: *Caecilia caribea*. *Herpetological Review* 37: 491.
- Rivero, J.A. (1969): Sobre la *Hyla rubra* Laurenti y la *Hyla x-signata* Spix (Amphibia, Salientia). *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 83: 109-118.
- Rojas-Ríos, J.A., Cortés-Gómez, A.M., Urbina-Cardona, J.N., Gómez-Martínez, J.M. (2011): Herpetofauna asociada a sistemas ganaderos en bosque seco tropical. *Revista Agroforesteria Neotropical* 1: 78.
- Roelants, K., Gower, D.J., Wilkinson, M., Loader, S.P., Biju, S.D., Guillaume, K., Moriau, L., Bossuyt, F. (2007): Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 887-892.
- Romero-Martínez, H. J., Lynch, J. D. (2010): Anfibios de los humedales de Córdoba. Págs. 349-360. En: Rangel-Ch, J.O. (Ed). Colombia Diversidad Biótica IX. Ciénagas de Córdoba: Biodiversidad, Ecología y Manejo Ambiental. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Romero-Martínez H.J., Lynch, J.D. (2012): Anfibios de la Región Caribe. Págs. 677-701. En: Rangel-Ch., J.O. (Ed). Colombia Diversidad Biótica XII. La Región Caribe de Colombia.

- Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá.
- Romero-Martínez, H.J., Vidal-Pastrana, C.C., Lynch, J.D., Dueñas, P.R. (2008): Estudio preliminar de la fauna anfibia en el cerro Murrucucú, Parque Natural Nacional Paramillo y zona amortiguadora, Tierralta, Córdoba, Colombia. *Caldasia* 30: 209-229.
- Ron, S.R., Santos, J.C., Canatella, D.C. (2006): Phylogeny of the túngara frogs genus *Engystomops* (= *Physalaemus pustulosus* species group; Anura: Leptodactylidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39: 392-403.
- Rueda-Almonacid, J. V., Velásquez-Álvarez, A.A., Galvis-Peñuela, P.A., Gualdrón Duarte, J.E. (2008): Anfibios. Págs. 169-192. En: Rodríguez-Mahecha, J.V., Rueda-Almonacid, J.V., Gutiérrez-H, T.D. (Eds). *Guía Ilustrada de la Fauna del Santuario de Vida Silvestre Los Besotes, Valledupar, Cesar, Colombia. Serie de Guías Tropicales de Campo N° 7. Conservación Internacional-Colombia. Editorial Panamericana.*
- Rueda-Solano, L. A., Castellanos-Barliza, J. (2010): Herpetofauna de Neguanje, Parque Nacional Natural Tayrona, Caribe colombiano. *Acta Biológica Colombiana* 15: 195-206.
- Rueda-Solano, L. A., Vargas-Salinas, F. (2014): *Cryptobatrachus boulengeri* (Boulenger's backpack frog): latitudinal and altitudinal range extension. *Herpetotropicos* 10: 51-52.
- Ruiz-Carranza, P.M., Ardila-Robayo, M.C., Lynch, J.D. (1996): Lista actualizada de la fauna de Amphibia de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 20: 365-415.
- San Mauro, D., Vences, M., Alcobenda, M., Zardoya, R., Meyer, A. (2005): Initial diversification of living amphibians predated the breakup of Pangaea. *The American Naturalist* 165: 590-599.
- Spix, J. B. (1824): *Animalia nova sive species novae Testudinum et Ranarum quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis. München: F. S. Hübschmann, Munich, Germany.*
- Tschudi, J.J.V. (1838): *Classification der Batrachier mit Berücksichtigung der fossilen Thiere dieser Abtheilung der Reptilien. Neuchâtel: Petitpierre.*
- Urbina-Cardona, J.N., Navas, C.A., González, I., Gómez-Martínez, M.J., Llano-Mejía, J., Medina-Rangel, G.F., Blanco, A. (2014): Determinantes de la distribución de los anfibios en el Bosque Seco Tropical de Colombia: herramientas para su conservación. Págs. 163-189. En: Pizano, C., García, H. (Eds). *El Bosque Seco Tropical en Colombia II. Biodiversidad Asociada al Bosque Seco. Instituto Alexander von Humboldt, Colombia.*
- Vaz-Ferreira, R., Gehrau, A. (1975): Epimeletic behaviour of the common frog, *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Amphibia, Leptodactylidae). I. Attention to the tadpole and related feeding and aggressive activities. *Physis* 34: 1-14.
- Vitt, L. J., Caldwell, J.P. (2014). *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. 4th edition. Elsevier, Norman, Oklahoma.*
- Wells, K.D. (2007): *The Ecology and Behavior of Amphibians. The University of Chicago Press, Chicago.*
- Werner, F. (1896): Beiträge zur Kenntniss der Reptilien und Batrachier von Centralamerika und Chile, sowie einiger seltenerer Schlangenarten. *Verhandlungen der kaiser-königlichen zoologischen Gesellschaft in Wien* 46: 344-365.
- Zhang, P., Zhou, H., Chen, Y.Q., Liu, Y.F., Qu, L.H. (2005): Mitogenomic perspectives on the origin and phylogeny of living amphibians. *Systematic Biology* 54: 391-400.