

HÁBITOS ALIMENTARIOS DEL COMPLEJO *Rhinella margaritifera* (Laurenti, 1768) (AMPHIBIA: BUFONIDAE), AMAZONAS, COLOMBIA

FOOD HABITS OF THE COMPLEX *Rhinella margaritifera* (Laurenti, 1768) (AMPHIBIA: BUFONIDAE), AMAZON, COLOMBIA

FAJARDO-MARTINEZ, XIMENA¹ Esp., FAJARDO-PATIÑO, ALIRIO² MSc., DE LA OSSA V, JAIME^{3**} Dr.

^{1*} Maestría en Geografía, UPTC-IGAC. ² Fundación George Dahl ^{3**} Profesor Universidad de Sucre, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Colombia. Grupo de Investigación en Biodiversidad Tropical.

Correspondencia: *xifama@gmail.com, **afajardop@gmail.com

Recibido: 17-09-2013; Aceptado: 29-11-2013.

Resumen

El presente estudio se realizó con cuatro especies del Complejo *Rhinella margaritifera*: *Rhinella alata* (Thomiot, 1884), *Rhinella castaneotica* (Caldwell, 1991), *Rhinella margaritifera* (Laurenti, 1768) y *Rhinella* sp., a las cuales se les analizaron aspectos relacionados con sus hábitos alimentarios y morfometría. El material que sirvió de base para este trabajo fue coleccionado en la localidad el Quebradón El Ayo, corregimiento de La Pedrera, departamento del Amazonas, Colombia. Fueron examinados 77 anuros a los cuales se les efectuaron análisis de componentes principales para establecer agrupaciones por especie y hábitos de alimentación; adicionalmente se realizó una síntesis de estudios anteriores sobre hábitos alimentarios de la familia Bufonidae, contrastándolos con los resultados obtenidos.

Palabras clave: *Bufo typhonius*, dieta, ecología, Amazonas, Colombia.

Abstract

The present study was conducted with four species of the complex *Rhinella margaritifera*: *Rhinella alata* (Thomiot, 1884), *Rhinella castaneotica* (Caldwell, 1991), *Rhinella margaritifera* (Laurenti, 1768) y *Rhinella* sp., to which they are analyzed aspects related to their eating habits and morphometry. The material that formed the basis for this work was collected in the locality the Quebradon Ayo, of La Pedrera, Amazonas department, Colombia. Anuran were examined 77 to which were principal components analysis to establish groupings by species and feeding habits; In addition there was a synthesis of previous studies on eating habits of the family Bufonidae, comparing them with the results obtained.

Key words: *Bufo typhonius*, diet, ecology, Amazons, Colombia

Introducción

Existen pocos estudios sobre hábitos alimentarios de anfibios colombianos y en particular de la región Amazónica; la importancia de los anuros como eslabones en el flujo de energía dentro de la cadena trófica tanto en los sistemas terrestres como acuáticos está reconocida (STEBBINS y COHEN, 1995). Algunos estudios han demostrado la importante influencia del alimento sobre la evolución, ensamblaje y organización de las comunidades de anuros tanto de adultos como de juveniles en diversos ecosistemas (DUELLMAN, 1967, 1978; LAJMANOVICH, 1996; PARMELEE, 1999; MENÉNDEZ, 2001).

De acuerdo con los estudios de PARMELEE (1999) y MENÉNDEZ (2001) sobre los hábitos alimentarios en la familia Bufonidae, se puede decir que estas especies son fundamentalmente mirmecófagas, dada su preferente consumo de hormigas. En general, Los hábitos alimenticios son particulares para cada especie; sin embargo la dieta se ve afectada por diversos factores, como lo muestran recientes investigaciones de la ecología trófica de estos anuros, las cuales han relacionado la dieta de los anfibios con factores como tamaño de la presa y predador, número y volumen de presas consumidas, cambios ontogénicos y comportamientos de presas y predadores, además, de encontrarse la existencia de gremios alimenticios en comunidades de anuros, demostrando correlación entre la morfología y la dieta (PARMELEE, 1999).

La mayoría de anfibios al llegar a su edad adulta son carnívoros, un gran porcentaje consume invertebrados sobretodo, y en gran cantidad insectos (PARMELEE, 1999); mientras que la mayor parte de los renacuajos son herbívoros, se alimentan por filtración a través de las branquias, aún cuando algunos son carnívoros como *Leptodactylus pentadactylus* que consume huevos y renacuajos de otras especies (POUGHT, 1999). Varias especies de renacuajos que son normalmente herbívoros, pueden volverse predadores, como sucede con los renacuajos de la rana norteamericana *Spea multiplicata* que pueden incluir en su dieta camarones de agua dulce que habitan en pozos donde ellos crecen (Pfennig, 1990).

Para conocer las redes tróficas y las relaciones que la conforman, es importante establecer la similitud de los hábitos alimenticios y la variedad de las presas consumidas, entendidas como la amplitud; lo cual se relaciona con la diversificación de especies de una comunidad determinada. El presente estudio contribuye al conocimiento de la dieta alimenticia de las especies *Rhinella alata*, *Rhinella castaneotica*, *Rhinella margaritifera* y *Rhinella* sp., del complejo *Rhinella margaritifera* ya que, el análisis realizado indica los organismos consumidos por ellos, mostrando la relación que existe entre las presas ingeridas y la morfología del anuro.

Materiales y método

Los ejemplares fueron colectados por un grupo de funcionarios de Conservación Internacional, en el Parque Nacional Puré, Localidad del Quebradón el Ayo, Corregimiento de la Pedrera, curso medio y bajo del caño el Ayo, municipio de Leticia, departamento de Amazonas, Colombia, frontera limítrofe con Brasil (1° 35' 11,9" S - 69° 31' 39,7" E), a 75 msnm, al Norte de un antiguo meandro del río Apaporis (lago de Taraira) que incluye igapó o selva inundable estacionalmente por aguas negras del lago; terraza fluvial antigua, aproximadamente a 7 m sobre el nivel más alto de inundaciones en el lago; colinas bajas de arcillas rojas, amarillas parduscas de origen plio-pleistocénicos.

El área de estudio está bajo la influencia de un centro de precipitación elevada con promedio anual de 4.000 mm, no posee período seco, como se define usualmente, pues, la precipitación mensual es extremadamente variable cada año, con tendencia a nivelarse los promedios mensuales. La región del Amazonas se caracteriza por poseer valores altos de humedad, que fluctúan entre 86 y 100%.

En cuanto a la heterogeneidad del bosque, las diferencias en precipitación la podría acentuar, en relación con la diversidad florística de los bosques tropicales a mayor precipitación mayor diversidad, factor que se encuentra asociado con patrones de floración y fructificación, muy particulares (GENTRY y DODSON, 1987). Se puede añadir que en los bosques húmedos la dispersión de semillas y polinización es predominantemente zoófila (VAN DER HAMMEN, 1992).

Se analizaron 60 ejemplares pertenecientes a especies de la familia Bufonidae identificados como: *Rhinella alata*, *Rhinella castaneotica*, *Rhinella margaritifera* y *Rhinella* sp. Para determinar la composición del contenido estomacal se diseccionó cada espécimen por la parte derecha ventral, desde la cintura escapular hasta la porción terminal del abdomen, luego todo el contenido gastrointestinal fue extraído, separando el estómago del intestino. Para la identificación de los ítems alimenticios se utilizó un estereomicroscopio (Leica zoom 2000®); determinándolo acorde con BORROR *et al.* (1992), se identificaron las presas hasta la menor categoría posible. Los ítems alimentarios fueron tabulados y analizados de acuerdo con la matriz de Burt (RENCHE, 2002).

Para el análisis morfológico se utilizó el método de ACP (análisis de componentes principales) (RENCHE, 2002), que permitió observar la correlación existente entre la dieta y la morfología del individuo; se tomaron las

siguientes medidas en mm: largo de mandíbula (LM), largo de rostro a cloaca (LRC), largo de rostro (LR), longitud de pie derecho (LPD), contenido estomacal (CE, gr.), contenido intestinal (CI, gr.) y Peso (gr).

Resultados

Se presenta en las Fig. 1, se evidencian los ejemplares del complejo de *Rhinella margaritifera* estudiados. En la Fig. 2 se muestran contenidos gastrointestinales encontrados en *Rhinella* spp.



Figura 1. Vista de algunos de los ejemplares del complejo de *Rhinella margaritifera* estudiados



Figura 2. Imágenes de los contenidos gastrointestinales encontrados en *Rhinella* spp.

En la Tabla 1, se presentan las medidas morfométricas tomadas en el presente trabajo.

Tabla 1. Listado de las medidas morfométricas de las especies amazónicas del complejo de *Rhinella margaritifera* (AMPHIBIA : BUFONIDAE)

IDENT	LM	LRC	LR	LPD	CE	CI	PESO
oo1(1)	21	49,2	21,7	19,9	1	0,1	8,06
oo2(1)	19	46,7	18,3	16,9	2	0,9	10,05
oo3(1)	14,4	37,9	13,7	10,4	1	0,01	3,05
oo4(2)	3,8	40,02	11,7	13,09	0	0,05	6
oo5(2)	15,7	44,25	15,1	16,09	1	0,1	8
oo6(2)	12	33,5	12,25	13,01	1	0,1	4,05
oo7(2)	17,2	50,6	18,2	19,8	1	1	11
oo8(2)	12,45	35,1	13,8	13,9	0	0,01	3,05
oo9(2)	16,2	45,4	14,6	17,09	0,2	0,01	6
o1o(2)	13,7	39,35	13,9	14	0,1	0,01	5
o29(2)	14,4	37,4	13,1	13	0,03	0,01	5
o3o(2)	16,1	43,25	12,25	16,4	0,2	0,01	7,1
o31(2)	5,2	17	7,65	5,02	1,5	0,5	0,5
o32(2)	5,6	17	6,3	5,4	0,08	0,02	1
o33(2)	5,6	17,3	6,9	5,9	0,05	0,05	1
o34(2)	6,2	19,1	9,9	6,6	0,025	0,025	1
o35(2)	5,2	11,35	5,3	5,7	0,08	0,02	1
o36(2)	5,3	17,55	6,65	6,6	0,1	0,05	0,9
o37(2)	3,7	11,5	4,85	3,6	0,5	0,01	0,1
o38(2)	3,55	14,2	4,7	4,1	0,01	0,01	0,5
o11(3)	15,8	41,4	17,6	13,01	0,9	0,03	12
o12(3)	16,3	45	16,9	10,4	0,1	0,01	7
o13(3)	13,7	41,3	9,6	11	0,2	0,1	6
o14(3)	13,7	42,3	16,4	11	0,2	0,2	6,05
o15(3)	10,5	32,2	13,05	0,9	0,2	0,01	3,05
o16(3)	10,5	31,05	11,3	10,2	0,05	0,1	2
o17(3)	11,9	32,5	11,02	10,05	0,03	0,01	2
o18(3)	16,5	47,05	12,07	13,01	0,4	0,05	8
o19(3)	4,9	18,06	0,8	0,4	0,01	0,01	1
o2o(3)	5,6	19,04	0,8	0,5	0,02	0,01	0,5
o21(3)	5,3	18,09	7,01	5,75	0,01	0,01	0,5
o22(3)	3,5	13,09	5	4,04	0,01	0,05	0,01
o23(3)	3,9	14,02	5,03	4,01	0,01	0,05	0,01
o24(3)	4,3	14,01	5,05	3,9	0,01	0,01	0,1
o25(3)	4,4	14,02	5,02	4,95	0,01	0,001	0,01
o26(3)	4,6	16,3	5,4	4,6	0,01	0,01	0,3
o27(3)	6,1	17,2	6,6	4,2	0,01	0,01	0,5
o28(3)	10	28	10,9	8,7	0,3	0,01	2
VR5674	20,5	55,09	18	20	2	1	26
VR5709	23,3	63,6	23,55	26,3	3	0,5	41
VR5906	18,3	54,4	13,1	19,25	2,8	0,1	23
VR5712	15,5	41,05	15,02	13,01	2	0,5	8
VR 5907	10,3	46,5	15,7	15,3	0,1	0,01	19,05
VR 5692	24,9	65,2	18,7	24	1,3	1,5	37
VR 5640	12,8	52,9	15,5	19,2	0,2	0,01	19
VR 5710	12,6	37,7	13,5	13	0,1	0,1	6
VR 5747	20	54,05	16,7	20,5	0,5	0,1	20
VR 5749	19,6	50,9	15,9	19,9	0,1	0,05	18
VR 5645	6,2	17,2	6,9	5,8	0,05	0,001	1
VR 5581	12,6	44,7	14,5	15	0,4	0,1	12
VR 5807	12	33,5	11,6	11,8	0,3	0,3	4
VR 5849	10,6	36	9,5	12,7	0,05	0,05	5
VR 5621	5,8	20	7,5	6,4	0,1	0,1	1
VR 5806	13,5	37,9	12,3	12,6	0,1	0,01	6
VR 5766	12,2	34	11,2	10,8	0,2	0,3	6
VR 5643	12,2	33,3	11,8	12,9	0,001	0,001	4
VR 5672	7,6	22,9	19,2	7,3	0,1	0,01	2
VR 5618	10,4	29,2	12,5	10,4	0,01	0,5	4
VR 5908	12,2	34	11,35	11,9	1,5	1,5	6
VR 5711	12	37,5	12,2	11,2	0,5	0,1	6
VR 5693	16,05	49	14,9	19,2	2,5	0,1	17
VR 5748	20,5	52,4	21,7	22	0,4	0,11	22
VR 5739	10,5	34,3	11,3	11,4	0,05	0,05	6,5

VR 5805	14,25	40,3	11,3	13,4	0,2	0,1	8
VR 5848	19,6	52,4	20,8	20,5	0,2	0,2	19
VR 5675	18,6	52	18,1	19,6	0,3	0,2	21,9
VR 5615	9,6	30,2	11,1	11,6	0,11	0,09	5
VR 5694	18,8	51,4	16,7	19,3	0,01	0,01	20
VR 5731	12,6	34,7	12,8	13,6	0,01	0,01	11
VR 5751	12,5	35,2	12,6	12,7	0	0,01	7
VR 5671	12,5	36,4	12,7	12,6	0,3	0,2	6
VR 5642	13,1	39,6	14,2	13,6	0,1	0,01	8,5
VR 5713	10	30,5	10,6	8,9	0,25	0,05	3
VR 5641	17,2	45,5	15,8	18,4	0,4	0,2	14,8
VR 5683	9,4	30,5	9,4	10,7	0,2	0,05	4
VR 5614	6,1	21,9	8,2	6,9	0,05	0,01	1,5
VR 5730	9,2	26	10	9,6	0,1	0,05	3

Se puede apreciar (Tabla 2) que las correlaciones más altas (0,94) se presentan entre las variables longitud de rostro a cloaca (LRC) y longitud de mandíbula (LM). Lo que indica que la misma correlación la presentan las variables longitud de pie derecho (LPD) y longitud de rostro a cloaca (LRC). En su orden siguen LPD y LM (0,91), LR y LRC (0,87). Las variables menos correlacionadas son CI y LR con un correlación de (0,33). Variables estas que se analizarán más adelante.

Tabla 2. Matriz de correlación de variación morfológica

Variable	LM	LRC	LR	LPD	CE	CI	Peso
LM	1,00						
LRC	0,94	1,00					
LR	0,87	0,87	1,00				
LPD	0,91	0,94	0,86	1,00			
CE	0,51	0,48	0,43	0,49	1,00		
CI	0,40	0,36	0,33	0,37	0,56	1,00	
Peso	0,80	0,85	0,73	0,85	0,56	0,43	1,00

Se establece según el ACP (Tabla 2) que la primera componente es la más importante de todas. El signo de la primera componente con las variables esta dado por:

$$Y_1 = -0.95LM - 0.95LRC - 0.90LR - 0.95LPD - 0.65CE - 0.53CI - 0.90PESO$$

Y_1 es un indicador del tamaño de los anfibios y reúne las variables que determinan el tamaño de los ejemplares analizados.

$$Y_2 = -0.15LM - 0.21LRC - 0.24LR - 0.19LPD + 0.58CE + 0.74CI - 0.02PESO$$

Las variables LM, LRC, LR y LPD contrastan con las variables CE y CI, es decir Y_2 registra los contenidos de las dietas de los especímenes.

Se puede evidenciar claramente (Fig. 3) que los especímenes VR5709, VR5692 comparativamente poseen mayor talla. El individuo VR5908 posee el mayor contenido intestinal y estomacal, sin embargo su tamaño no es similar a los reconocidos como de mayor talla, los especímenes que se encuentran en el

centro representan la talla promedio. El espécimen VR037 se ubica entre los más pequeños y su contenido estomacal e intestinal es bajo, indicando esto una relación muy estrecha entre la morfología del individuo y su dieta. El ejemplar VR5751 es el que presenta más bajo contenido intestinal y estomacal. Los animales más grandes se encuentran en la parte inferior izquierda y los más pequeños en la parte superior derecha. Los que poseían más altos contenidos estomacales se encuentran en la parte superior izquierda. Claramente se evidencian las diferencias agrupadas.

Tabla 3. Coordenadas de variables activas

Coordenadas de variables activas					
Variable	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4	Axe 5
LM	-0,95	-0,15	-0,04	-0,10	0,19
LRC	-0,95	-0,21	-0,03	0,01	0,12
LR	-0,90	-0,24	-0,08	-0,27	-0,25
LPD	-0,95	-0,19	-0,03	0,05	0,04
CE	-0,65	0,58	0,49	-0,11	0,00
CI	-0,53	0,74	-0,43	0,00	0,00
PESO	-0,90	-0,02	0,07	0,39	-0,13

Teniendo en cuenta los datos de la Tabla 3, según la matriz de Burt (Tabla 4), se establece que los contenidos que más presentan los especímenes estudiados son nemátodos parásitos; es relevante el consumo de individuos de la familia Formicidae, especialmente de la subfamilia *Myrmicinae* y en menor proporción otro tipo de organismos como *Curculionidae*, *Diplópodos* y *Orthoptera*, entre otros.

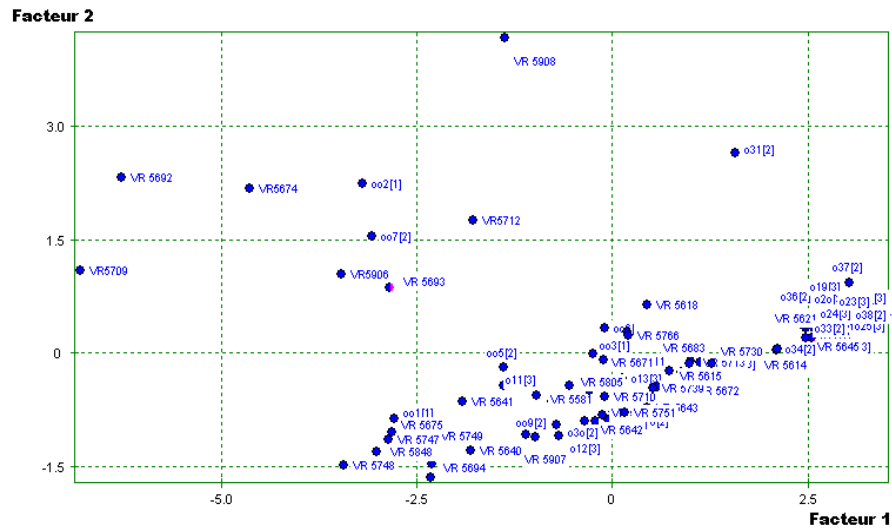


Figura 3. Correlación de las variables morfológicas y de contenidos gastrointestinales

Tabla 4. Matriz de Burt

	ODONT_T_1	ODONT_T_2	NEMAT_T_1	NEMAT_T_2	CUCULL_1	CUCULL_2	MYRMISDEN_OPSL_1	MYRMISDEN_OPSL_2	FORMID_1	FORMID_2	ELIPTEROS_1	ELIPTEROS_2	MYRMIAACRO_1	MYRMIAACRO_2	MYRBLEPHA_1	MYRBLEPHA_2	PACHICON_1	PACHICON_2	
ODONT_1	22	0																	
ODONT_2	0	47																	
NEMAT_1	20	29	49	0															
NEMAT_2	2	18	0	20															
CUCULL_1	8	8	12	4	16	0													
CUCULL_2	14	39	37	16	0	53													
MYRMISDEN_O_1	6	19	16	9	9	16	25	0											
MYRMISDEN_O_2	16	28	33	11	7	37	0	44											
FORMID_1	4	4	7	1	2	6	4	4	8	0									
FORMID_2	18	43	42	19	14	47	21	40	0	61									
ELIPTEROS_1	7	19	17	9	1	25	10	16	4	22	26	0							
ELIPTEROS_2	15	28	32	11	15	28	15	28	4	39	0	43							
MYRMIAACRO_1	6	21	16	11	8	19	10	17	2	25	10	17	27	0					
MYRMIAACRO_2	16	26	33	9	8	34	15	27	6	36	16	26	0	42					
MYRBLEPHA_1	3	13	11	5	7	9	8	8	0	16	2	14	11	5	16	0			
MYRBLEPHA_2	19	34	38	15	9	44	17	36	8	45	24	29	16	37	0	53			
PACHICON_1	12	16	24	4	4	24	3	25	4	24	11	17	11	17	4	24	28	0	
PACHICON_2	10	31	25	16	12	29	22	19	4	37	15	26	16	25	12	29	0	41	

En la Fig. 4 se puede apreciar que las especies ya clasificadas tienden a armar grupos muy marcados, mientras que algunas de las especies desconocidas no se pueden agrupar dentro de las ya conocidas. Los *Rhinella* desconocidos tienden a dispersarse sin que se puedan clasificar con facilidad en un grupo determinado. Se observa claramente que la especie *Rhinella castaneotica* (CASTAN en la Fig. 2), se encuentra en el centro, mientras que *Rhinella margaritifera* (THYPHONIUS, en la Fig. 2) se localiza mayoritariamente en la

parte superior. En cuanto a *Rhinella* sp (BUFO en la Fig. 2) se aprecia que los especímenes más cercanos a las dos especies identificadas deben tener cierta afinidad con la especie a la cual esté más cerca, mientras que aquellos individuos que se encuentren más alejados probablemente sean identificados como especies nuevas o especies con poca afinidad con *Rhinella castaneotica* y *Rhinella margaritifera*.

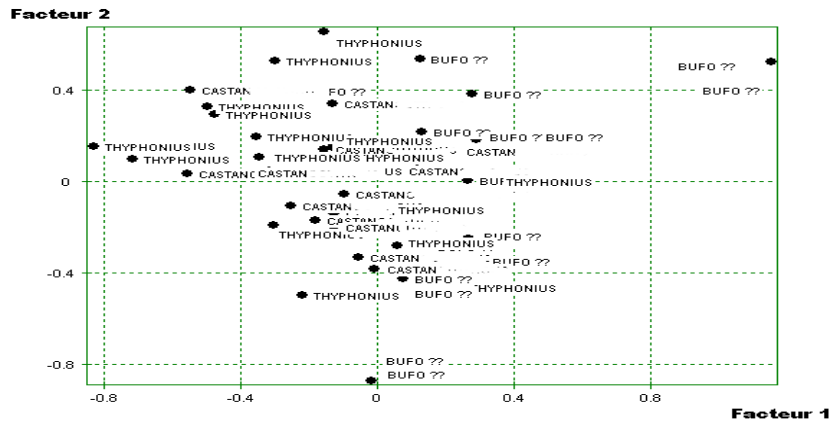


Figura 4. Distribución según la especie

De acuerdo con la Fig. 5, se puede establecer que las clases 2 y 6 pertenecen a los alimentos más consumidos por los *Rhinella*: *Ecitoninae*, *Curculionidae*, *Myrmicinae* af. *Blepharidatta*, *Myrmicinae* af. *Solenopsis* y *Pachycondyla*. Las clases 4 y 5 son alimentos de poco consumo para los especímenes analizados. Alimentos como larvas de Coleóptera: *Eucryptocerus*, opilión y pseudoescorpiones, se encuentran en un porcentaje muy bajo con respecto al alto consumo de hormigas pertenecientes a la subfamilia *Myrmicinae*, Indicándose una gran preferencia por estas.

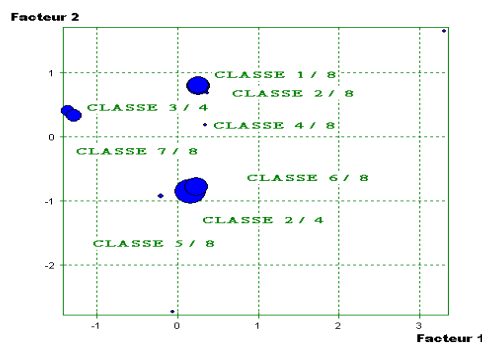


Figura 5. Distribución de las clases establecidas según los contenidos gastrointestinales

Discusión

De acuerdo a los resultados obtenidos se presenta una diversidad en la dieta de los anuros del grupo *Rhinella margaritifera*, que muestra una buena

adaptación al medio en el que se encuentran y en donde el tipo de alimento que consumen aporta un valor nutricional importante para suplir las necesidades básicas de las distintas especies congregadas en la misma área, confirmando de esta manera lo establecido por BENSON y LEE (1975) en lo que tiene que ver con la disponibilidad y calidad de la dieta.

Se observa también una variación morfológica relacionada con el tipo de presas consumidas por los *Rhinella* estudiados, lo que señala una relación evolutiva entre el tamaño del predador, el tamaño de la presa y el tamaño de la cabeza del predador, tal como lo han planteado en anteriores estudios ZUG y ZUG (1979); TOFT (1981); PARMELEE (1999).

Generalmente se asume que el desempeño de un organismo refleja los patrones de utilización de los recursos disponibles (OSENBERG y MITTELBAACH, 1989; PEREZ-BARBERIA y GORDON, 1999), tal relación entre morfología y ecología es el producto de la selección natural (LOSOS, 1990; WAINWRIGHT, 1991; IRSCHICK *et al.*, 1997). La capacidad de mordida, por ejemplo, referida a las estructuras de masticación, califica a una especie como generalista o especialista, en el caso de las especies analizadas del grupo *Rhinella margaritifera* se observan cambios morfológicos, como la longitud mandibular, que inciden en la dieta y sus preferencias, lo que permite que el animal expanda diversas posibilidades de nicho alimentar y muestre adaptaciones evolutivas evidentes (RIEPEL y LABHARDT, 1979; GREENE, 1982; PREGILL, 1984; WAINWRIGHT, 1991), y a la vez esta misma relación permite la existencia de simpatrías como las aquí detectadas, pues no es evidente que exista competencia por recursos alimentares, aún cuando compartan en diferentes porcentajes los mismos nichos.

En su alimentación, los animales se muestran selectivos aún con respecto a los nutrientes básicos, como los hidratos de carbono, las grasas y las proteínas. Estas sustancias tienen que estar presentes en una forma que el animal pueda utilizarlas en las debidas proporciones, y deben contener las cantidades apropiadas de aminoácidos y ácidos grasos esenciales necesarios (BENSON y LEE, 1975). En este caso, los anuros del grupo *Rhinella margaritifera* se alimentan sobretodo de organismos de la familia Formicidae.

Los insectívoros en general poseen altos requerimientos de proteínas alcanzando niveles de 30-37% (MERITT Jr, 1976; PERNALETE, 1999), entonces el consumo de hormigas es una estrategia alimentaria de gran importancia, dada su abundancia y su composición bromatológica, lo que a su vez al relacionarlo con la oferta podría explicar la diversificación específica del grupo *Rhinella margaritifera* en el área de estudio y la variabilidad morfológica que poseen.

Agradecimientos: A CI – Colombia, especialmente a José Vicente Rueda por facilitar el material de estudio. A la bióloga Alba Lucía León (q.e.p.d.) por su colaboración en la identificación de entomofauna.

Referencias

BENSON, A.A.; LEE R.F. 1975. The role of wax in oceanic food chains. *Sci Am.* (3):76-86.

BORROR, D.J.; TRIPLEHORN, CH.A.; JOHNSON, N.F. 1992. *An Introduction to the Study of Insects*. Harcourt Brace & Company. Orlando, Florida.

DUELLMAN, W.E. 1967. Courtship isolating mechanisms in Costa Rican hylid frogs. *Herpetologica* 23(3):169-183.

DUELLMAN, W.E. 1978. *The Biology of an Equatorial Herpetofauna in Amazonian Ecuador*. University of Kansas Museum of Natural History. Miscellaneous Publication 65. Lawrence, Kansas.

GENTRY, A.H.; DODSON, C.H. 1987. Contribution of non-trees to species richness of a tropical rain forest. *Biotropica* 19:149-156.

GREENE, H.W. 1982. Dietary and phenotypic diversity in lizards: why are some organisms specialised?. Págs. 107-128 In: Mossakowski, D.; Roth, G. (Eds.). *Environmental Adaptation and Evolution*. Fischer Verlag, Stuttgart.

IRSCHICK, D.J.; VITT, J.L.; ZANI, P.A.; LOSOS, J.B. 1997. A comparison of evolutionary radiations in mainland and caribbean *Anolis* lizards. *Ecology* 78: 2191–2203.

LAJMANOVICH, R. 1996. Dinámica Trófica de Juveniles de *Leptodactylus ocellatus* (Anura:Leptodactylidae), en una isla del Paraná, Santa Fe, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 10(1-2):11-23.

LOSOS, J.B. 1990. The evolution of form and function: morphology and locomotor performance in West Indian *Anolis* lizards. *Evolution* 44:1189–1203.

MENENDEZ, P.A. 2001. Ecología trófica de la comunidad de anuros del Parque Nacional Yasuní en la Amazonía Ecuatoriana.. Trabajo de grado Licenciado en Ciencias Biológicas. Pontificia Universidad católica del Ecuador. Quito. 164 pp

MERRITT Jr., D. 1976. The nutrition of Edentates. *International Zoo Yearbook* 16:38–46.

OSENBERG, C.W.; MITTELBACH, G.G. 1989. Effects of body size on the predator-prey interaction between pumpkinseed sunfish and gastropods. *Ecol. Monographs* 59: 405-432.

PARMELEE, J.R. 1999. Trophic Ecology of a Tropical Anuran Assemblage. *Scientific Papers., Natural History museum the University of Kansas* 11:1-59.

PEREZ-BARBERIA, F.J.; GORDON, I.J. 1999. The functional relationship between feeding type and jaw and cranial morphology in ungulates. *Oecologia* 118:157-165.

PERNALETE, N. 1999. Alimentación y crianza manual de osos hormigueros. *Memorias IV Congreso Nacional de Ciencias Veterinarias, VII Congreso Nacional SOVVEC. Boletín de la Sociedad Veterinaria Venezolana de Especialistas en Cerdos* 11:1284-287.

PFENNIG, D.W. 1990. The adaptative significance of an environmentally-crued developmental switch in an anuran tadpole. *Oecología* 85:101-107.

POUGH, F.H., JANIS, C.M., & HEISER, J.B. 1999. *Vertebrate Life*. Fifth edition, Prentice Hall, U.S.A.

PREGILL, G. 1984. Durophagous feeding adaptations in an amphisbaenid. *J. of Herpetol.* 18:186-191.

RENCHER, A.C. 2002. *Methods of Multivariate Analysis*. Second Edition. A John Wiley & Sons, Inc. Publication. USA.

RIEPEL, O.; LABHARDT, L. 1979. Mandibular mechanics in *Varanus niloticus* (Reptilia: Lacertilia). *Herpetologica* 35:158-163.

STEBBINS, R.C.; COHEN, N.W. 1995. *A natural history of amphibians*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

TOFT, C.A. 1981. Feeding ecology of Panamanian litter anurans: patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology* 15:139-144.

VAN DER HAMMEN, T. 1992. Historia, ecología y vegetación. Corporación Colombiana para la Amazonía, "Araracuara". Santafé de Bogotá, Colombia.

WAINWRIGHT, P.C. 1991. Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems. *Am. Zool.* 31:680-693.

ZUG, G.R.; ZUG, P.B. 1979. *The Marine Toad, Bufo marinus: A Natural History Resume of Native Populations*. Smithsonian Contributions to Zoology, 284. Washington.