

ESTATUS DE POBLACIONES DE RANAS DE LA FAMILIA DENDROBATIDAE (AMPHIBIA: ANURA) EN SUS LOCALIDADES TIPO EN LOS ANDES DE VENEZUELA

ENRIQUE LA MARCA^{1,2}

¹ Laboratorio de Biogeografía, Escuela de Geografía, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Apartado Postal 116, Mérida 5101-A, Venezuela.

Resumen: Las ranas de la familia Dendrobatidae en los Andes de Venezuela han experimentado declives poblacionales importantes en muchas de sus especies. A pesar de ser un componente importante de la fauna de anfibios de esa región, su problemática ha pasado largamente desapercibida, eclipsada en parte por el declive dramático de las coloridas ranas arlequines (género *Atelopus*). Entre febrero y octubre de 2004 llevamos a cabo chequeos de campo, que involucraron por lo menos una localidad por especie y cubrieron la gran mayoría de sus localidades tipo, para determinar el estatus de dichas poblaciones. Este estudio mostró que casi un 56% de las especies presentan declive en sus poblaciones, con *Nephelobates* como el género más afectado en cuanto al número de especies (siete). Se revela un patrón en el cual las especies que viven a menor elevación (entre las que predominan las del género *Mannophryne*) presentan el menor número de poblaciones en declive, mientras que el número más alto ocurre a elevaciones por sobre los 2000 metros. La unidad ecológica con mayor número de especies en declive fue la selva nublada. 88.6% de entre todas las especies estudiadas se localizaron en ambientes de ligeramente a altamente perturbados. 40% de las especies en declive viven en áreas con algún tipo de protección ambiental. Las especies con mayor riesgo son *Aromobates nocturnus*, *Colostethus leopardalis*, *Nephelobates alboguttatus* y *N. haydeae*. Discutimos algunos factores potencialmente causantes de los declives observados.

Palabras clave: Amphibia, Anura, Dendrobatidae, Venezuela, Andes, Conservación.

Abstract: E. La Marca. "Population status of frogs in the family Dendrobatidae (Amphibia: Anura) in their type localities in the Venezuelan Andes". Frogs of the Family Dendrobatidae in the Andes of Venezuela have experienced important population declines in many of its species. In spite of being an important component of the amphibian fauna of this region, its problem has been largely overlooked, partly eclipsed by the dramatic decline of the colorful harlequin frogs (genus *Atelopus*). Between February and October of the year 2004 we carried out a field survey, involving at least one locality per species and covering the majority of their type localities, to detect the status of these populations. The study showed that almost 56% of the species have declines in their studied populations, with *Nephelobates* as the most affected genus regarding the number of species (seven). A pattern is revealed in which the species living at lower elevations (among which predominate those of the genus *Mannophryne*) possess the lowest number of species in decline, while the highest numbers occur at elevations above 2000 meters. The ecological unit with the highest number of species in decline was the cloud forest. 88.6% among all the species studied were localized in slightly to highly-disturbed environments. 40% of the species in decline live in areas with some kind of environmental protection. The species at highest risk are *Aromobates nocturnus*, *Colostethus leopardalis*, *Nephelobates alboguttatus* and *N. haydeae*. We discuss some factors potentially contributing to the observed declines.

Key words: Amphibia, Anura, Dendrobatidae, Venezuela, Andes, Conservation.

INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas se han detectado evidentes disminuciones, y en algunos casos extinciones, de poblaciones de anfibios en todo el mundo. Esta problemática ha sido observada principalmente en ambientes montañosos y generalmente en localidades aparentemente no perturbadas, incluso en parques nacionales y otras áreas protegidas (Alford y Richards 1999, Young *et al.* 2001, Aguirre *et al.* 2002). El patrón de desapariciones sugiere que varios agentes globales, individualmente o en sinergia, puedan estar involucrados. Uno de tales agentes es el hongo patógeno *Batrachochytrium dendrobatidis*, que ha sido asociado con muchas de estas desapariciones (Berger *et al.* 1998, Lips 1998-1999; Daszak *et al.* 1999, Longcore *et al.* 1999, Lips *et al.*

2003). Otro agente importante parece ser el cambio climático global (Pounds y Crump 1994, Pounds *et al.* 1999, Pounds y Puschendorf 2004) que puede estar facilitando la dispersión de agentes patógenos o afectando la magnitud de su expresión (Pounds 2001), aun cuando sus modos de interacción todavía se desconocen (Carey *et al.* 2001).

La disminución de anfibios es una problemática de interés mundial que hasta hace poco tuvo escasa repercusión en Venezuela. El primer alerta importante en este país estuvo fundamentado en los monitoreos de especies de *Atelopus*, iniciados en el Laboratorio de Biogeografía de la Universidad de Los Andes, que sirvieron de base para demostrar que allí estaba ocurriendo algo similar a lo que ocurría en otras regiones del planeta (La

² Enviar correspondencia a / Corresponding author:
enrique.lamarca@gmail.com

Marca y Reinthaler 1991, La Marca 1995, La Marca y Lötters 1997, La Marca 2001, Young *et al.* 2001, Manzanilla y La Marca 2004, La Marca *et al.* 2005). A pesar de esta advertencia con las ranas arlequines, en Venezuela no se han llevado a cabo investigaciones con otros grupos de anfibios, por lo que la carencia de información sobre otros géneros y especies es mayúscula. Uno de tales grupos lo constituye el de las ranas de la Familia Dendrobatidae que, por su riqueza de especies, constituye uno de los mejores exponentes de los anfibios andinos venezolanos. Hasta ahora estas ranas han pasado casi desapercibidas, no sólo por su compleja taxonomía, sino también porque son animales con una coloración críptica y aspecto poco llamativo, para los cuales desconocemos muchos datos sobre biología, ecología y conservación. Algunas de sus especies ya han sido detectadas como candidatas probables de estar sufriendo disminuciones (Vial *et al.* 1993, La Marca 1995, La Marca 2001) aunque todavía no se encuentran listadas como especies en peligro (véase Rodríguez y Rojas-Suárez 1995). Su presencia en diferentes unidades ecológicas que van desde las selvas húmedas de piedemonte hasta los páramos, las convierte en excelentes indicadoras para efectos comparativos de su conservación.

El propósito principal de este trabajo fue el de llenar el vacío de información actualmente existente y detectar las amenazas que se ciernen sobre las poblaciones de ranas dendrobátidas de los géneros *Aromobates*, *Colostethus*, *Mannophryne* y *Nepheleobates* en los Andes de Venezuela, de las que se han descrito diecisiete especies (La Marca 1997b). El proyecto, concluido en el 2004 bajo el auspicio de la Iniciativa de Especies Amenazadas (IEA) de la organización conservacionista PROVITA, constituye el primer esfuerzo de interpretación del estatus poblacional de ranas dendrobátidas en los sistemas montañosos septentrionales de la América del Sur. Esta investigación pretende contribuir con datos que nos sirvan para entender mejor el problema de las disminuciones de anfibios en los Andes de Venezuela, a través del estudio de las condiciones ambientales actuales imperantes en cada una de las localidades de muestreo, la detección de enfermedades patógenas y la detección de factores causales de las disminuciones de las diferentes poblaciones.

MÉTODOS

Selección de localidades

Para llevar a cabo esta investigación se seleccionó como área de estudio la Cordillera de Mérida, una cadena montañosa al Norte de la América del Sur con dimensiones orográficas relativamente modestas (400 km de largo por unos 80 km de ancho, como máximo), que tradicionalmente se ha llamado en Venezuela "los Andes" (Vivas 1997a, La Marca 1997a, La Marca y Soriano 2004, Rojas-López 2005). Allí hicimos recorridos exploratorios en ambientes montañosos comprendidos fundamentalmente entre la depresión de Táchira y la depresión de Lara-Yaracuy (expresiones tectónicas también conocidas por

los nombres de depresión de San Cristóbal y depresión de Barquisimeto, respectivamente), y entre los piedemontes externos (andino-llanero y andino-lacustre) hasta elevaciones en ambientes periglaciales. Estas exploraciones cubrieron ambientes con extremos de temperatura que oscilan entre los 24°C y 0°C y límites de precipitación que comprenden las provincias de humedad de semiárido a muy húmedo (cf. Ewel *et al.* 1976).

Recorridos exploratorios se efectuaron adicionalmente en otros sitios en esos estados, así como en las estribaciones andinas de los estados Portuguesa y Barinas, para detectar otras poblaciones. Los muestreos en esas localidades cubrieron fundamentalmente las unidades ecológicas de selva semicaducifolia montana (también conocida como bosque húmedo premontano o selva estacional), selva nublada (que cubrieron varios tipos de bosques húmedos montanos), selva subandina (que son bosques húmedos de piedemonte) y páramo (incluyendo formaciones arbustivas preparameras o sub-páramo). Para el registro de unidades andinas de vegetación se empleó el sistema de unidades ecológicas aplicado para los Andes de Venezuela (Ataroff y Sarmiento 2004).

Muestreos de campo

En la región de estudio seleccionamos 18 localidades de muestreo que se corresponden mayoritariamente con sendos sitios de procedencia primaria de los ejemplares tipo de cada una de las especies de ranas dendrobátidas de esa región. Estas localidades están ubicadas en los estados Táchira, Mérida, Trujillo y Lara (Fig. 1; Tabla 1). Se implementaron muestreos de campo para determinar la distribución de cada una de las especies. Esta información fue complementada con los registros geográficos mantenidos en la Colección de Anfibios y Reptiles del Laboratorio de Biogeografía de la Universidad de Los Andes (ULABG), que cuenta con el mayor número de especies y localidades de ranas dendrobátidas de los Andes de Venezuela. Los chequeos de campo se realizaron entre los meses de febrero y octubre de 2004, para un total de 36 días repartidos entre estos nueve meses. Para la búsqueda de ejemplares se siguieron los métodos, planteamientos y recomendaciones dados por Heyer *et al.* (1994) y Lips *et al.* (2001).

Estatus poblacional y patrones de conservación

Para el estatus poblacional codificamos tres categorías cualitativas, basados en La Marca *et al.* (2005), como se explica a continuación. La especie se consideró "estable" (ES) si la(s) población(es) estudiada(s) persistía(n) en número parecido a los registros históricos (aún cuando el estatus de otras poblaciones fuese desconocido) y si no había evidencia que sugiriese que la(s) población(es) había(n) disminuido hasta un 50%. La especie se consideró "en declive" (DE) si al menos una población había disminuido más del 50%. En aquellos casos en que la información disponible no aportara datos concluyentes, se consideró como "con datos deficientes" (DD).

Para obtener los patrones de conservación por hábitat se asignó cada especie a su hábitat de procedencia, asignándole su

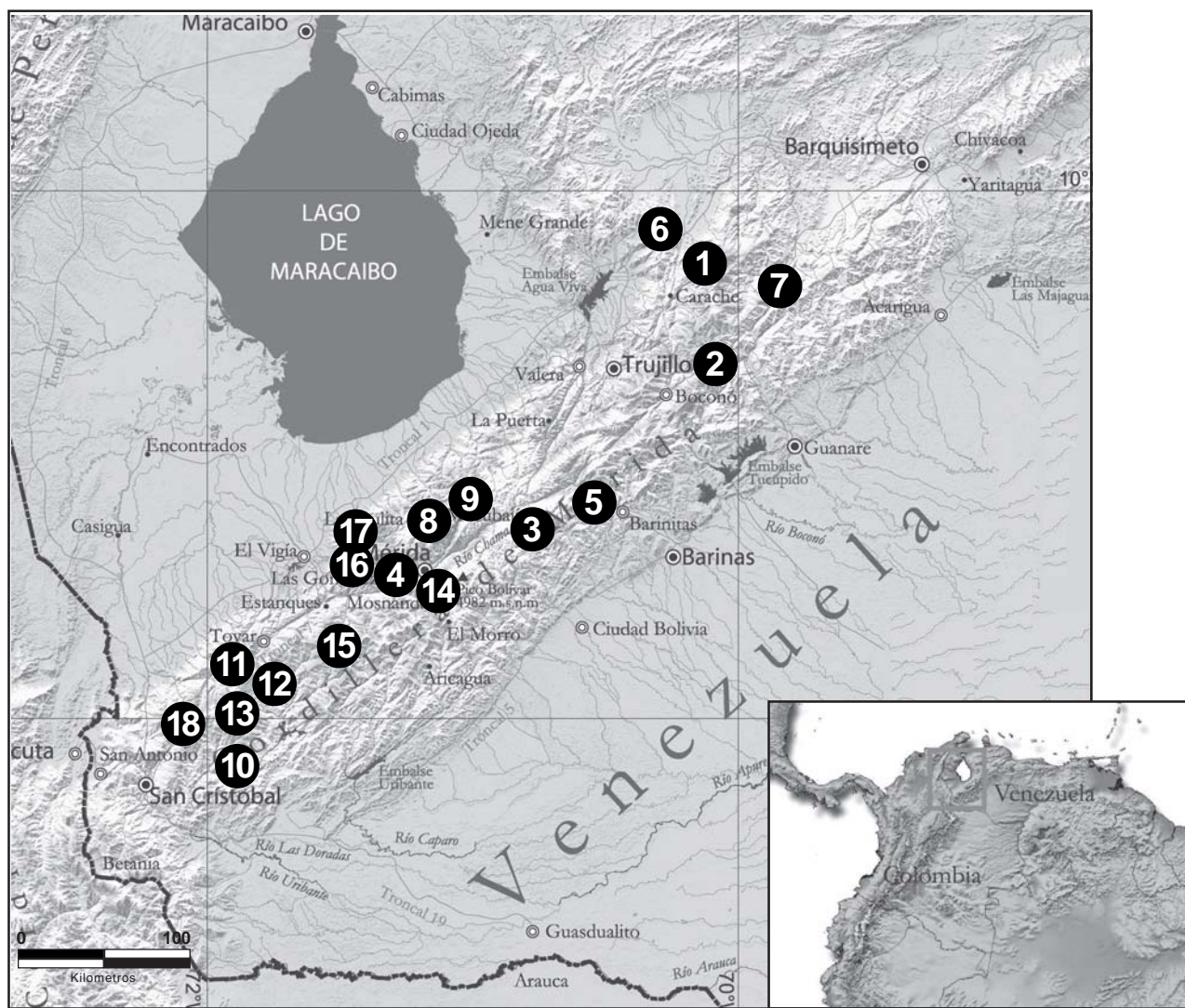


FIG. 1. Mapa de los Andes de Venezuela que señala las localidades de ranas dendrobátidas andinas estudiadas en este trabajo. Los números identifican (1) *Aromobates nocturnus*, (2) *Colostethus humilis*, (3) *C. leopardalis*, (4) *Mannophryne collaris*, (5) *M. cordilleriana*, (6) *M. larandina*, (7) *M. yustizi*, (8) *Nephelobates alboguttatus*, (9) *N. durantii*, (10) *N. haydeeeae*, (11) *N. inflexus*, (12) *N. molinarii*, (13) *N. orostoma* y (14) *N. serranus*, así como sitios cercanos a las localidades tipo de (15) *Nephelobates capurinensis*, (16) *N. mayorgai*, (17) *N. meridensis* y (18) *Colostethus saltuensis*.

Map of the Venezuelan Andes showing the localities for Andean dendrobatid frogs studied in this work. Numbers identify (1) *Aromobates nocturnus*, (2) *Colostethus humilis*, (3) *C. leopardalis*, (4) *Mannophryne collaris*, (5) *M. cordilleriana*, (6) *M. larandina*, (7) *M. yustizi*, (8) *Nephelobates alboguttatus*, (9) *N. durantii*, (10) *N. haydeeeae*, (11) *N. inflexus*, (12) *N. molinarii*, (13) *N. orostoma* y (14) *N. serranus*, as well as close palces to the type localities of (15) *Nephelobates capurinensis*, (16) *N. mayorgai*, (17) *N. meridensis* and (18) *Colostethus saltuensis*.

correspondiente estatus poblacional. Luego se listó el número total de especies en cada categoría de estatus poblacional para cada una de las unidades ecológicas.

Condiciones del hábitat y tipo de protección ambiental

Para determinar las condiciones del hábitat en cada una de las diferentes poblaciones, se procedió a hacer un reconocimiento directo en el campo para cada localidad de muestreo. En esos sitios verificamos y clasificamos las condiciones de hábitat, de acuerdo con una escala artificial que sigue la propuesta por Manzanilla y La Marca (2004). Esta última identifica las siguientes condiciones: a) "ambiente prístino", aquel sin perturbación aparente, con ausencia de establecimientos humanos, y sin

contaminación sólida o líquida; b) "ambiente ligeramente perturbado", con poca vegetación perturbada, densidad de población humana muy baja o inexistente, y contaminación sólida o líquida baja o inexistente; c) "ambiente modificado", si tiene hábitat natural fragmentado, y presencia moderada de contaminantes sólidos y líquidos; y d) "ambiente altamente degradado", aquél con fragmentación de hábitat alta, y presencia de moderada a alta de contaminantes sólidos y líquidos.

Para cada uno de los lugares de muestreo se determinó si estaba bajo algún tipo de protección ambiental; es decir, si el área donde estaba localizada la población goza de algún tipo de protección ambiental (por ejemplo, Parque Nacional, etc.).

TABLA 1. Especies estudiadas, con sus localidades de muestreo, unidades ecológicas (U.E., ver Tabla 3) y condición del hábitat (letras explicadas en el texto).
TABLE 1. Studied species, with sampling localities, ecological units (U.E., see Table 3) and condition of habitat (letters explained in text).

ESPECIE PRESENTE	LOCALIDAD DE ESTUDIO	Condición del habitat			
		U.E.	a	b	c d
<i>Aromobates nocturnus</i>	2 km ESE de Agua de Obispos, Estado Trujillo, 2250 m (9°42'N, 70°05'W)".	S.N.	X		
<i>Nephelobates capurinensis</i>	Debajo del Páramo El Molino, vía Canaguá; Sierra Nevada de Mérida, 2420 m, Distrito Arzobispo Chacón, Municipio Libertad, Estado Mérida.	S.N.			X
<i>Colostethus humilis</i>	Km 1.8 en carretera Laguna de los Cedros al Páramo de Guaramacal, estado Trujillo, 2010 m (09°15'12"N, 70°13'07"W).	S.N.	X		
<i>Colostethus leopardalis</i>	Páramo de Mucubají, 3300 m, Estado Mérida.	P.	X		
<i>Colostethus saltuensis</i>	De La Fría a Michelena, 830 m, Estado Táchira.	S.S.A			X
<i>Mannophryne collaris</i>	Mérida, 1650 m, estado Mérida.	S.S.			X
<i>Mannophryne cordilleriana</i>	Presa Hidráulica José Antonio Páez, 1600 m, cerca de La Mitisús, en la vía Santo Domingo- Barinas, Estado Mérida.	S.S.			X
<i>Mannophryne larandina</i>	Hato Arriba, Distrito Morán, Sierra de Barbacoas, 1.800 m, Estado Lara.	S.S.			X
<i>Mannophryne yustizi</i>	14 km SSE Sanare, en la vía Sanare- Parque Nacional Yacambú, 1475 m, (ca. 9°43'N; 69°39'W), Distrito Jiménez, Estado Lara.	S.N.	X		
<i>Nephelobates alboguttatus</i>	Monte Zerpa, 2000 m, Estado Mérida.	S.N.	X		
<i>Nephelobates durantii</i>	Páramo de La Culata, Venezuela, 2880 m, Distrito Libertador, Estado Mérida.	P			X
<i>Nephelobates haydeeeae</i>	El Vivero, entre Páramo El Zumbador y Mesa del Aura, 2570 m, Estado Táchira.	B.S.S.?			X
<i>Nephelobates inflexus</i>	El Almogral, entre Boca de Monte y el cruce La Grita-Bailadores, Carretera de Pregonero, 3075m, Estado Táchira.	S.N.			X
<i>Nephelobates mayorgai</i>	El Chorotal (El Sinal), Carretera Mérida a La Azulita, 1800 m, Estado Mérida.	S.S.			X
<i>Nephelobates meridensis</i>	El Chorotal, 15 km SE La Azulita, 1880 m, Estado Mérida.	S.N.			X
<i>Nephelobates molinariii</i>	Las Playitas, 2270 m, cerca de Bailadores (8°15' N, 71°50' W), Estado Mérida.	B.S.S.			X
<i>Nephelobates orostoma</i>	Boca de Monte, Camino de Pregonero, 2615 m, Estado Táchira.	S.N.			X
<i>Nephelobates serranus</i>	vía El Morro, 2300 m, Distrito Libertador, Estado Mérida.	S.N.	X		

Análisis de datos climáticos

En el análisis de datos climáticos seleccionamos series de 20 años (período 1960-1995), que se sospecha contienen años críticos en los cuales comenzaron a declinar las poblaciones de algunas especies de anfibios andinos. Para ello escogimos algunas estaciones que cubren un gradiente ecológico que incluye ambientes de selva semicaducifolia montana, selva nublada y sub-páramo y que van desde la ciudad de Mérida al Páramo de La Culata. Estas estaciones fueron Mérida Aeropuerto (1470 m, 08°35'56"N 71°09'25"W, serial 3047), Santa Rosa (altitud 1920 m, 08°30'N 71°09'00"W, serial 3101) y La Culata (2920 m, 08°44'28"N 70°04'15"W, serial 3027). En esta primera aproximación se determinó el patrón de precipitaciones a lo largo de esta transecta y se precisaron los años relativamente más secos en estas localidades. Las estaciones climatológicas estudiadas coinciden, respectivamente, con las distribuciones de *Mannophryne collaris*, *Nephelobates alboguttatus* y *N. durantei*, los cuales a su vez son representantes de los respectivos hábitat que ellas ocupan; es decir, selva semicaducifolia montana, selva nublada y sub-páramo.

RESULTADOS y DISCUSIÓN

Especies estudiadas y sitios de muestreo

Es probable que los procesos de especiación y los patrones de distribución evidenciados por las ranas dendrobátidas andinas sean el resultado directo de la intrincada topografía andina, aunada a la alta variabilidad climática que ha condicionado la aparición de numerosas zonas de vida, tipos de vegetación o unidades ecológicas. Esta diversidad se ve reflejada en los anfibios, de los cuales la Cordillera de Mérida alberga casi el 50% de las especies conocidas para Venezuela (La Marca 1998).

En el caso particular de las ranas dendrobátidas andinas de Venezuela, dos de sus géneros, *Aromobates* y *Nephelobates*, son endémicos de la Cordillera de Mérida, mientras que *Colostethus* y *Mannophryne* tienen representantes en otros sistemas montañosos de Venezuela e incluso fuera del país (este último género, por ejemplo, en las islas de Trinidad y Tobago). Todas las especies, excepto la del género monotípico *Aromobates*, la cual es nocturna, son de hábitos diurnos. Todas se encuentran asociadas con hábitat terrestres, aun cuando *Aromobates nocturnus* y *Colostethus leopardalis* prefieren ambientes más acuáticos. A diferencia de otros dendrobátidos que presentan una coloración vistosa (generalmente de tipo aposemática), como por ejemplo aquellos en los géneros *Dendrobates* y *Phyllobates*, los dendrobátidos andinos venezolanos son animales de coloración críptica (generalmente presentan dorsos con coloración pardo oscura). Estas ranas viven generalmente asociadas con pequeños cursos de agua y la mayoría de las especies presenta hábitos reproductivos que involucran cuidado parental de las crías: los huevos, generalmente pocos y relativamente grandes, son usualmente depositados debajo de hojas en descomposición, troncos y ramas caídas, rocas o musgo, y de ellos eclosionan unas larvas que son transportadas por alguno de los padres hasta un cuerpo de agua cercano.

Las localidades objeto de nuestros muestreos contemplaron las localidades tipo de *Aromobates nocturnus* Myers *et al.*, 1991; *Colostethus humilis* Rivero, 1978; *C. leopardalis* Rivero, 1976; *Mannophryne collaris* (Boulenger, 1912); *M. cordilleriana* La Marca, 1994; *M. larandina* (Yústiz, 1995); *M. yustizi* (La Marca, 1989); *Nephelobates alboguttatus* (Boulenger, 1903); *N. durantei* (Péfaur, 1985); *N. haydeeeae* (Rivero, 1976); *N. inflexus* (Rivero, 1978); *N. molinari* (La Marca, 1985); *N. orostoma* (Rivero, 1976) y *N. serranus* (Péfaur, 1985); así como sitios cercanos a las localidades tipo de *Nephelobates capurinensis* (Péfaur, 1993); *N. mayorgai* (Rivero, 1978) y *N. meridensis* (Dole y Durant, 1972) (Fig. 1). Estas localidades geográficas están ubicadas en las unidades ecológicas de selva subandina, selva semicaducifolia montana, bosque siempreverde seco montano alto, selva nublada, sub-páramo (o arbustal pre-paramero), y páramo.

Estatus poblacional

Los resultados de la codificación de categorías cualitativas de estatus poblacional indican que un alto porcentaje (casi 56%) de las ranas dendrobátidas andinas venezolanas presenta declive en las poblaciones estudiadas, mientras que solamente un 22% tiene poblaciones relativamente estables; para un 22% no se tienen datos decisivos (Tabla 2). Ninguna de las especies mostró un incremento significativo de las poblaciones. El género con mayor número de especies, *Nephelobates*, presenta un 70% de sus especies con disminuciones poblacionales, mientras que *Mannophryne* y *Colostethus* tuvieron de 25 a 33% de especies en declive. El género *Aromobates* presentó también en declive a la única especie conocida en el género (Tabla 2).

Análisis de los Patrones por Unidades Ecológicas

El patrón resultante sugiere que las disminuciones de anfibios se acentúan a medida que ganamos en elevación. Así, la selva subandina presentó una sola especie, con estatus estable, mientras que la selva semicaducifolia montana posee un 50% de las

TABLA 2. Número de especies, dentro de cada género, asignado a cada categoría de estatus poblacional. Abreviaciones como sigue: ES= especie estable; DE= especie en declive; DD= especie con datos deficientes.

TABLE 2. Number of species, within each genus, assigned to each population status category. Abbreviations as follow: ES= stable species; DE= declining species; DD= data deficient species.

	ES	DE	DD
<i>Mannophryne</i>	3	1	
<i>Nephelobates</i>		7	3
<i>Aromobates</i>		1	
<i>Colostethus</i>	1	1	1
TOTAL	4	10	4

especies en declive. El mayor número de especies amenazadas (seis) se presenta en la selva nublada, lo cual representa casi un 67% de sus ranas dendrobátidas. El mayor porcentaje de dendrobátidos andinos en declive lo poseen el bosque siempreverde seco y el páramo, cada uno con solamente dos especies (Tabla 3).

El denominador común en las secuencias altitudinales de unidades ecológicas es la disminución gradual de la temperatura a medida que ascendemos. La precipitación tiene un comportamiento dual, con un aumento de precipitación hasta altitudes cercanas a los 2000 metros, y una disminución brusca después de ese límite hasta alcanzar los páramos.

Condiciones del hábitat y tipo de protección ambiental

Solamente dos especies, *Mannophryne yustizi* y *Nepheleobates serranus*, se localizaron en ambientes relativamente prístinos. El 22% de las especies ocupa ambientes ligeramente perturbados, un 33.3% ocupa ambientes modificados y un 33% vive en ambientes altamente degradados (tabla 1).

En la Tabla 4 se muestra el número de especies en áreas protegidas o no, por cada categoría de amenaza. Los datos más reveladores son los que indican que de las especies que presentan poblaciones en declive, un 40% se encuentra en áreas con protección conservacionista oficial. Por otro lado, un 50% de las especies con poblaciones estables están en áreas sin protección (Tabla 4).

Relación de factores potencialmente causativos de las disminuciones

En función del elevado número de especies de ranas

TABLA 3. Patrones de estatus específico por unidad ecológica. Las especies fueron asignadas al hábitat que ocupaban: selva subandina (SSA), selva semidecidua montana (SS), bosque siempreverde seco (BSS), selva nublada (SN), y sub-páramo o páramo (P). La codificación de estatus poblacional denota: ES= especie estable; DE= especie en declive; DD= especie con datos deficientes.

TABLE 3. Patterns of specific status for ecological unit. Species were assigned to the habitat they occupied: sub-Andean forest (SSA), montane semideciduous forest (SS), evergreen dry forest (BSS), cloud forest (SN), and sub-paramo or paramo (P). The codification of population status denotes: ES= stable species; DE= declining species; DD= data deficient species.

	ES	DE	DD	TOTAL
SSA	1			1
SS	2	2		4
BSS		2		2
SN	1	6	2	9
P		2		2
TOTAL	4	12	2	18

TABLA 4. Número de especies en áreas protegidas por cada categoría de amenaza. ES= especie estable; DE= especie en declive; DD= especie con datos deficientes.

TABLE 4. Number of species in protected areas for each red list category. ES= stable species; DE= declining species; DD= data deficient species.

	ES	DE	DD
En áreas protegidas	2	4	2
Sin protección de áreas	2	6	2
TOTAL	4	10	4

dendrobátidas andinas venezolanas en declive, haremos un análisis de una serie de posibles factores que pudiesen explicar estas disminuciones, siguiendo algunos planteamientos considerados por Houlalan *et al.* (2000), Lips *et al.* (2001), Young *et al.* (2001), La Marca y Manzanilla (2004) y La Marca *et al.* (2005), entre otros. En primer lugar trataremos las perturbaciones climáticas, las enfermedades patógenas, y la destrucción de hábitat, que son probablemente los agentes que más han colaborado con el declive de especies al nivel global. Después trataremos otros factores que pueden haber colaborado, individualmente o en interacciones sinérgicas, con las disminuciones de algunas poblaciones.

1. Perturbaciones climáticas

Aunque no podemos demostrar que el clima influya directamente en el declive de estos anfibios andinos, se sospecha que exista tal correspondencia debido a una tendencia en el calentamiento global que probablemente esté afectando más a los ambientes montañosos que a otros de menor elevación (Still *et al.* 1999). Los cambios climáticos han sido sugeridos de reducir la distribución geográfica y altitudinal de las especies (Thomas *et al.* 2004), al reducir directamente su reproducción o supervivencia, o al promover indirectamente interacciones con agentes patógenos o especies exóticas (Kiesecker *et al.* 2001a). Hay varios estudios correlativos que son consistentes con efectos indirectos del clima sobre las disminuciones de las poblaciones de anfibios; en el caso de los Andes de Venezuela, el cambio climático ha sido implicado en la pérdida de varias especies de *Atelopus* en los Andes de Venezuela (La Marca y Reinthaler 1991). La Marca y Lötters (1997) sugirieron que los efectos de sequía podrían estar involucrados en declives de otras especies de montaña en los Andes de Venezuela, en particular ya que los ambientes boscosos fuera de las áreas protegidas estaban disminuyendo drásticamente. Desafortunadamente, existe poca investigación experimental concerniente a tolerancias fisiológicas de anfibios que ilustren nexos causales entre el cambio climático y las disminuciones de poblaciones de anfibios.

El cambio climático puede causar condiciones secas y cálidas que influyen sobre la reproducción, supervivencia o la función inmune de los anfibios (Pounds *et al.* 1999). En algunos lugares

como el bosque nublado de Monteverde, en Costa Rica, se ha documentado una tendencia reciente hacia estaciones secas más pronunciadas y el calentamiento atmosférico ha sido asociado con el aumento de la altura promedio a la cual comienza la condensación de las nubes (Pounds 1997). Estudios preliminares han sugerido que el clima ha jugado un papel importante en las disminuciones catastróficas de anfibios en las montañas de Costa Rica asociadas con el fenómeno de El Niño durante 1986-1987 (Pounds y Crump 1994). Estos años coinciden con un período de fuertes sequías asociado con el declive de poblaciones de anfibios en Ecuador (Ron *et al.* 2003). Resultados similares han sido reportados por García *et al.* (en prensa) para poblaciones de algunos *Atelopus* en Venezuela, que sugieren que este fenómeno tuvo una repercusión negativa con un alcance geográfico de proporciones continentales.

Reconociendo que la precipitación es también una de las principales variables que afectan a los anfibios, sobre todo en su reproducción, hicimos una primera aproximación al estudio de la variabilidad de la precipitación para el período 1960-1995 en un gradiente altitudinal desde la ciudad de Mérida, hasta el Páramo

de La Culata, en las estaciones meteorológicas de Mérida-Aeropuerto, Santa Rosa y La Culata, en la cuenca alta del río Chama en los Andes venezolanos. A lo largo del gradiente habitan *Mannophryne collaris*, *Nephelobates alboguttatus* y *N. durantii*. La primera ha sufrido disminuciones drásticas, mientras que *Nephelobates alboguttatus* y *N. durantii* no se han visto desde hace más de una década.

El patrón climático exhibido por estas estaciones es del tipo tetraestacional (cf. Sarmiento 1986, García *et al.* en prensa), en el cual se alternan dos periodos secos y dos periodos húmedos. La duración de los periodos secos y húmedos no coincide exactamente en ninguna de las estaciones meteorológicas estudiadas, a pesar del evidente patrón similar de precipitaciones (Fig. 2). Aunque es de suponer que las variaciones climáticas que se registraron en cada una de estas estaciones en particular pueden verse reflejadas en el patrón de precipitaciones de cualquiera de las restantes, se debe efectuar un análisis de correlación para determinar si en detalle la precipitación se comporta similarmente en las diferentes localidades.

En las estaciones Mérida-Aeropuerto y Santa Rosa se nota

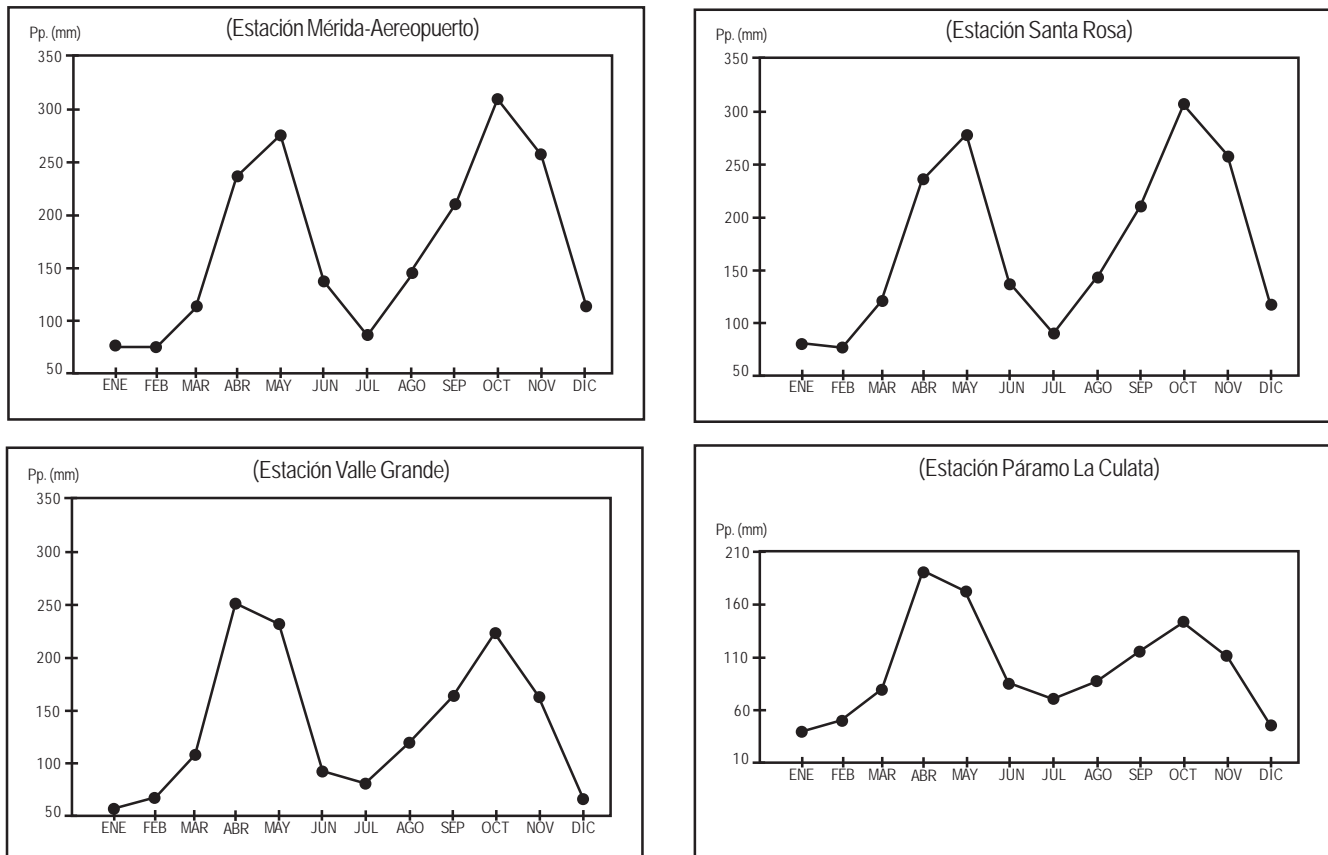


FIG. 2. Comportamiento de la precipitación media mensual para el período 1960-1995 en cuatro estaciones climatológicas de la cuenca alta del río Chama (Mérida- Aeropuerto, Santa Rosa, Valle Grande, y La Culata) en los Andes de Venezuela. En las gráficas destaca el régimen de precipitaciones de tipo tetraestacional que afecta a toda la región, con su característico periodo seco (llamado "Veranillo de San Juan") entre junio y julio.

Annual mean precipitation behavior for the period 1960-1995 in four climate stations of the Chama river basin (Mérida- Aeropuerto, Santa Rosa, Valle Grande, and La Culata) in the Venezuelan Andes. A notorious common feature is the four-seasonal precipitation regime affecting the whole region, with its characteristic middle-year dry period (known as "veranillo de San Juan").

una disminución de las precipitaciones desde finales de mayo hasta julio y luego otra, más acentuada, de octubre a febrero. En las estaciones Valle Grande y La Culata la precipitación registró una disminución desde abril hasta julio y luego otra desde octubre hasta enero. Es interesante notar la correspondencia entre estas estaciones para el relativamente corto período seco a mitad del año (conocido como "veranillo de San Juan"). Este período ha sido identificado como clave en la reproducción de algunas especies de anfibios, como los *Atelopus* (cf. Lynch 1986, García *et al.* en prensa), pero ignoramos si puede ser igualmente importante para las especies de dendrobátidos sometidas a este mismo régimen de precipitaciones. El período de relativa sequía que caracteriza al "veranillo de San Juan" viene a continuación de los meses húmedos de abril y mayo. Para el período 1960-1995, notamos que estos meses fueron relativamente más secos en los años 1977, 1982-1983, 1987 y 1989, lo cual coincide ampliamente con la misma apreciación de Silva (1992) para el período 1971-1990. Suponemos que estos períodos inusuales de sequía hayan afectado de alguna manera las poblaciones de ranas dendrobátidas y otros anfibios en esta área, aunque desconocemos las relaciones. En la Fig. 3 se nota que la mayor amplitud de días secos durante el veranillo de San Juan para una de las estaciones estudiadas (Santa Rosa, período 1975-1990) ocurrió en los años 1982, 1983, 1986, 1987 y 1989. Esta anomalía climática es probablemente producto de la ocurrencia del fenómeno de El Niño para esos mismos años. En la Tabla 5 se muestra la relación entre los eventos de El Niño y la duración del veranillo de San Juan en años anormalmente secos en la región de Monte Zerpa, hábitat de *Nephelobates albiguttatus*.

2. Agentes patógenos

Hay varios agentes patógenos que han sido relacionados con

las disminuciones de anfibios. El principal de ellos es un hongo quitrido (*Batrachochytrium dendrobatidis*, también denominado "Bd") que se ha demostrado que aniquila ejemplares en condiciones de laboratorio y ha sido asociado con declives en Australia, Centroamérica y Suramérica (Laurance *et al.* 1996; Berger *et al.* 1998, 1999; Lips 1998, 1999; Longcore *et al.* 1999; La Marca *et al.* 2005). El Bd ha sido estudiado en poblaciones actuales de anfibios en Venezuela (por ej. Hanselmann *et al.* 2005). Este hongo ha causado mortalidad en todas las especies de ranas con las cuales se ha experimentado (Daszak *et al.* 2003), incluyendo ranas dendrobátidas (el primer reporte del hongo proviene de una especie en esta familia, de la cual toma su nombre específico). Experimentos bajo condiciones de laboratorio con *Dendrobates tinctorius* han mostrado que el Bd prolifera y causa mortalidad más rápidamente en condiciones frescas (22°C) y húmedas (Piotrowski *et al.* 2004, Woodhams *et al.* 2003) y que la infección con el hongo desaparece cuando las temperaturas corporales alcanzan los 37°C por un período prolongado. Esto sugiere que los anfibios podrían sobrevivir la infección si ellos llegan a tener comportamientos tales como asolearse, lo cual elevaría su temperatura corporal (Woodhams *et al.* 2003). Sin embargo, la carencia de estudios experimentales impide tener resultados concluyentes. Una revisión histológica de 109 ejemplares de 8 especies andinas de ranas dendrobátidas venezolanas en la colección ULABG, por la Biól. Argelia Rodríguez, proporcionó evidencias de infección por el hongo quitrido en un solo ejemplar de una especie de *Mannophryne*, capturado por el autor en el año 2002 (Lampo *et al.*, en prensa). Es probable que este agente patógeno pueda estar relacionado con las disminuciones de las ranas dendrobátidas en los Andes venezolanos, aunque las evidencias no son concluyentes (Fig. 4).

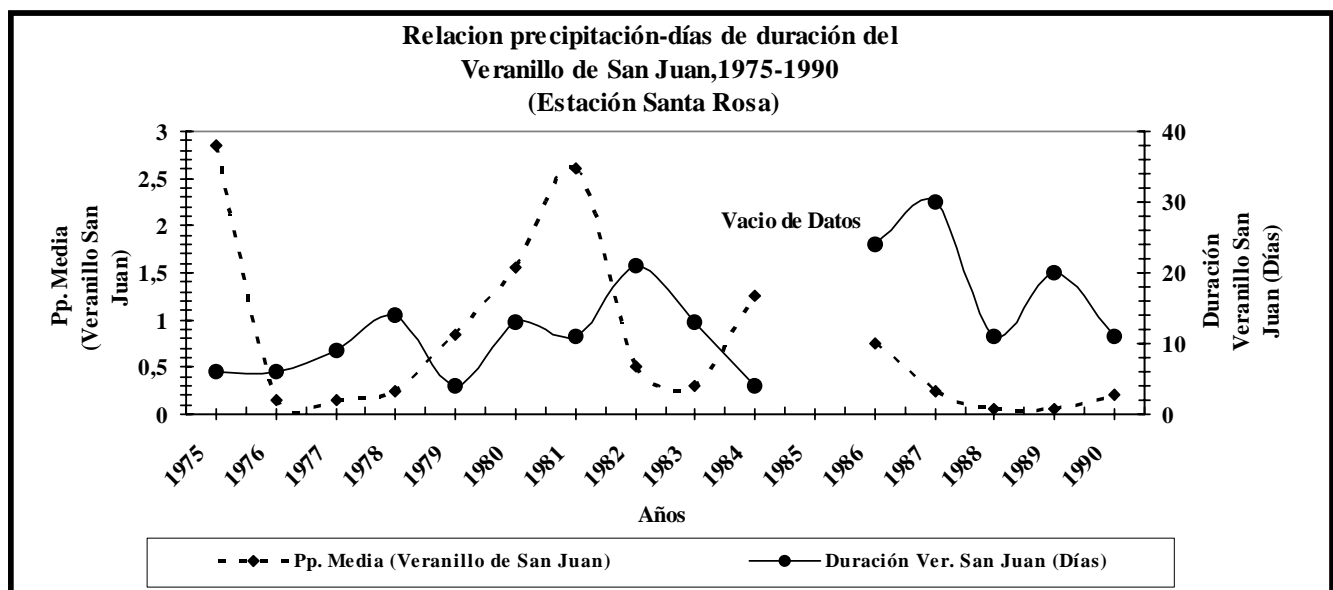


FIG. 3. Precipitación media anual y duración de días secos durante el "veranillo de San Juan" (estación climática de Santa Rosa, período 1975-1990). Mean annual precipitation and duration of dry days during the short dry season known as "veranillo of San Juan" (Santa Rosa climate station, period 1975-1990).



FIG. 4. Rana adulta *Mannophryne cordilleriana*, en la localidad tipo de esta especie. Note la malformación de la extremidad anterior derecha, así como las lesiones en la piel de este ejemplar. El hongo Bd puede ocasionar lesiones dérmicas apreciables. Foto del autor.

Adult frog *Mannophryne cordilleriana*, in the type locality of the species. Note malformation of the right anterior leg, as well as skin lesions in this specimen. The fungus Bd can cause noticeable dermal lesions. Photo by the author

3. Radiación ultravioleta -B

Blaustein *et al.* (1998), reseñaron que la exposición de huevos de anfibios a la radiación ultravioleta -B (UV-B) en un experimento bajo condiciones de laboratorio produjo que cerca de la mitad de ellos desarrollara larvas con malformaciones en las extremidades mientras que un grupo control sin tratamiento de radiación se desarrolló normalmente. Es evidente que se necesita investigación en el campo para determinar las exposiciones actuales de UV-B y la influencia de esta radiación en condiciones naturales.

La Marca y Reintaler (1991) asociaron la radiación UV como un agente potencial de disminuciones de poblaciones de *Atelopus* en los páramos de Venezuela. Middleton *et al.* (2001) determinaron que en el Páramo de Mucubají, donde habita, junto con otras especies, la rana dendrobátida *Colostethus leopardalis*, se presentaron los valores más elevados de radiación UV-B entre 1979 y 1998 de un total de 20 sitios que ellos estudiaron en Latinoamérica.

TABLA 5. Relación entre la duración e intensidad de los eventos de El Niño con la duración de días secos durante el veranillo de San Juan para la estación Santa Rosa, cerca de Monte Zerpa, al Norte de la ciudad de Mérida, durante el período 1975-1990.

TABLE 5. Relationship between duration and intensity of El Niño (ENSO) events with duration of dry days during the middle-year short dry season (veranillo de San Juan), for the Santa Rosa's climate station, near Monte Zerpa, North of Merida City, during the period 1975-1990.

PERIODO	DURACION (meses)	INTENSIDAD	DIAS (entre paréntesis) del		
			Veranillo de San Juan para años indicados		
Jul. 1976- Abr. 1978	22	Moderado	1976(6)	1977(9)	1978(14)
May 1982-Abr. 1983	12	Muy fuerte	1982(6)	1983(9)	
Nov 1986-Oct 1987	12	Moderado	1986(6)	1987(9)	

Los efectos de la radiación UV-B pueden afectar el desarrollo de anfibios en sus estadios larvarios tempranos e incrementar su susceptibilidad de desarrollar enfermedades, como ha sido demostrado en experimentos de campo fuera de la región Neotropical (Blaustein *et al.* 1998; Kiesecker *et al.* 2001a). Necesitamos más estudios que involucren ambientes montanos altos en Latinoamérica, donde la mayoría de las disminuciones de anfibios han sido reportadas, y donde puede haber un mayor riesgo de exposición y daño por la radiación UV-B debido al adelgazamiento de la atmósfera con la altitud.

Las selvas montanas tropicales tienen, en general, un dosel forestal abierto y discontinuo, en respuesta directa a una topografía predominantemente irregular y al fuerte ángulo de sus pendientes, lo cual a su vez se traduce en condiciones de luz altamente inconstantes e irregulares en los estratos inferiores de esas selvas (Huber 1986). La visión resultante de los dendrobátidos andinos de selva, pero no para los de subpáramo o páramo, es la de animales que habitan en lugares relativamente sombreados. Las especies de dendrobátidos de subpáramo y páramo posiblemente estén más expuestas a la radiación UV-B, con un potencial más alto de desecación que se favorecería especialmente bajo condiciones climáticas más secas y cálidas.

4. Destrucción y fragmentación de hábitat

La acelerada destrucción de hábitat en los Andes de Venezuela ha motivado la preocupación por especies de anfibios que viven allí, y la desaparición y disminución de poblaciones de anfibios en sitios relativamente prístinos llama a reflexión sobre un problema aun no muy bien comprendido. La destrucción de hábitat ha sido considerada como uno de los factores más importante de pérdida de poblaciones de anfibios (Blaustein *et al.* 1993; Hecnar y MacCloskey 1996; Gillespie y Hollis 1996). La modificación del hábitat puede incluso acondicionar el camino para que especies introducidas erradiquen las especies nativas (Fisher y Shaffer 1996). La fragmentación de hábitat reduce el número de individuos de una especie, como se ha demostrado para *Rana sylvatica* en Canadá (Wind 1996). De igual manera, se ha encontrado que poblaciones de anfibios tienden a declinar en hábitat boscosos fragmentados y desconectados entre sí, en comparación con hábitat homogéneos conectados por corredores boscosos cercanos (Laan y Verboom 1990). Aun si la fragmentación de hábitat no

representa la causa principal del declive de especies de anfibios (Blaustein *et al.* 1998, Stallard 2001), sin duda puede prevenir colonización desde lugares adyacentes previamente conectados (Richards *et al.* 1993) y puede ser muy importante para la demografía de poblaciones en particular y para aspectos evolutivos de las especies involucradas.

Muchas disminuciones en diferentes partes del mundo han ocurrido en áreas bajo protección (Halliday 1998). En los Andes de Venezuela, el ambiente de páramo ha sido muy intervenido desde tiempos prehispánicos, mientras que los de selva nublada se encuentran en buena medida protegidos bajo alguna figura de protección ambiental, sobre todo por Parques Nacionales (Ataroff 2001). Nuestro estudio para determinar si existe una relación entre las áreas protegidas y las categorías de estatus poblacional de ranas dendrobátidas andinas no fue concluyente en encontrar un patrón evidente, como se explicó más arriba. Debido a la gran carencia de datos sobre demografía y distribución de las poblaciones de ranas dendrobátidas en los Andes de Venezuela, no podemos concluir tampoco si la alteración de hábitat ha sido un factor importante en las disminuciones de estos anfibios, aunque sospechamos que así haya sido para algunas poblaciones (Fig. 5).

5. Contaminación química

Los pesticidas han sido considerados como causa de declive de anfibios en áreas sin intervención obvia. Incluso se ha considerado que el viento puede transportar y depositar pesticidas usados en campos de cultivo cercanos, ingresando a los cuerpos de algunas ranas, como ha sido demostrado en montañas de California (Davidson *et al.* 2002). A pesar de cierta evidencia circunstancial, no se ha podido demostrar una correlación entre las disminuciones de anfibios y la contaminación química.

La contaminación producto del hombre puede ser responsable de las deformaciones que detectamos en poblaciones de *Mannophryne cordilleriana* (Fig. 5) y es muy probable que hayan sido un factor decisivo en la desaparición de algunas poblaciones de *Mannophryne collaris* en la ciudad de Mérida. El alto grado de contaminación por productos agroquímicos puede ser el responsable de la desaparición de *Nepheleobates haydeeeae* en su localidad tipo (Fig. 6).

6. Especies introducidas

Truchas. La Marca y Reinthaler (1991) asociaron la disminución de especies de *Atelopus* de páramo a la presencia de truchas (géneros *Onchorhynchus* y *Salmo*). En este mismo hábitat habita *Colostethus leopardalis*, que no hemos visto desde hace más de una década. Las truchas pueden afectar la dinámica de las poblaciones de anfibios en los lugares en que ha sido introducida (e.g., Bradford 1989, Bradford *et al.* 1993), a través de competencia directa y depredación, y como portador y transmisor del hongo quitrido o del hongo oomiceto patógeno *Saprolegnia ferax* (Kiesecker *et al.* 2002b, Blaustein *et al.* 1994). Dado que la introducción de las truchas en los Andes de Venezuela es de

larga data y que las disminuciones de anfibios en la región son recientes, estos peces sólo pueden ser responsables de declives puntuales de poblaciones, pero no de la gran mayoría de las especies de ranas simpátridas que se han encontrado en declive tanto en Venezuela como en todo el mundo. Se hace necesario realizar estudios para determinar si las truchas depredan normalmente sobre huevos, larvas y adultos de anfibios que habitan estos lugares de páramo.

Rana Toro. La "rana toro" (*Lithobates catesbeianus*), introducida recientemente en los Andes de Venezuela (Manzanilla y La Marca 2004) es considerada responsable de la disminución de algunas especies de anfibios (Hayes y Jennings 1986). Su presencia en Venezuela está restringida a ambientes de selva nublada donde habitan *Nepheleobates mayorgai* y *N. meridensis*. Son de interés porque, además de ser depredadores potenciales, son portadoras del hongo quitrido *Bd* (Hanselmann *et al.* 2005).

7. Efectos sinérgicos

La interacción de diferentes factores puede causar efectos de sinergia que pueden inducir "estrés sub-letal". Este tipo de estrés causa, directa o indirectamente, la supresión del sistema inmune (Carey 1993), haciendo que las ranas se hagan más susceptibles al ataque de patógenos. Se ha avanzado la hipótesis de que cambios en el clima están asociados con el efecto de patógenos que pueden responder directamente a las condiciones climáticas o a cambios en los huéspedes o en los vectores que llevan los patógenos (Pounds 2001). Cambios en los parámetros del clima, tales como la cantidad de precipitación, pueden causar efectos sinérgicos, como por ejemplo la reducción de la profundidad



FIG. 5. La deforestación de áreas boscosas en diversos lugares de los Andes de Venezuela, con fines agrícolas o pastoriles, pudo haber colaborado con el declive de algunas poblaciones de anfibios. Foto tomada por el autor en septiembre de 2004 en las cercanías de Mesa de Aura, estado Táchira.

The deforestation of forested areas in several places in the Venezuelan Andes, for agriculture or pasture land purposes, could have collaborated to the decline of some amphibian populations. Picture taken by the author in September 2004 at the vicinities of Mesa de Aura, Táchira State.



FIG. 6. Diversas fuentes de contaminación agroquímica (pesticidas, fungicidas, fertilizantes, etc.) en la localidad tipo de *Nephelobates haydeeeae* (El Vivero, entre Páramo El Zumbador y Mesa de Aura, estado Táchira). El uso exacerbado de estos contaminantes pudo haber contribuido con la desaparición de la especie en esta localidad.

Several sources of agrochemical pollution (pesticides, fungicides, fertilizers, etc.) in the type locality of *Nephelobates haydeeeae* (El Vivero, on road between Páramo El Zumbador and Mesa de Aura, estado Táchira). The exacerbated use of these pollutants could have contributed to the species decline in this locality.

del agua, que puede exponer los embriones y larvas a una mayor cantidad de radiación UV-B que puede hacerlos susceptibles a infecciones letales de hongos (Pounds 2001).

El exceso de colecciones de ejemplares en una población, por otra parte, puede explicar las disminuciones de algunos anfibios (La Marca y Reinthaler 1991), aunque sus implicaciones y alcances han sido largamente ignorados. Algunos eventos extractivos en gran número pueden sumarse a otros agentes para causar declive de poblaciones en ciertos lugares. Manzanilla y La Marca (2004) postularon que un exceso de colecciones en un solo lugar en una estación climática dada puede llegar a ser un problema para ranas con una alta fidelidad por sitios; este impacto es acelerado si la sobre-explotación se mantiene por varios años. De todos los dendrobátidos andinos venezolanos, quizás *Colostethus leopardalis* haya sido el más afectado por exceso de colecciones (con fines científicos o didácticos) en áreas críticas.

CONCLUSIONES

Es evidente que algunas poblaciones de ranas dendrobátidas andinas venezolanas han sufrido serias disminuciones; pero, sorprendentemente, la respuesta ha sido diferencial por grupos. Mientras unas especies parecen haberse extinguido, o en el mejor de los casos se han vuelto extremadamente raras, como es el caso de *Nephelobates alboguttatus*, *Colostethus leopardalis* y *Aromobates nocturnus*, otras parecen mantenerse sin disminuciones poblacionales significativas. El caso de *Manophryne collaris* resulta de interés, ya que algunas poblaciones han desaparecido, mientras que otras parecen mantenerse; es muy probable que la desaparición de muchas de las poblaciones de este anfibio estén asociadas con el desarrollo urbano de la ciudad de Mérida.

Uno de los patrones emergentes en las ranas dendrobátidas de los Andes de Venezuela es que han sufrido serias disminuciones en la mayoría de las poblaciones ubicadas en elevaciones por encima de los 2000 m.s.n.m. Una especie exclusiva de páramo, *Colostethus leopardalis*, está completamente ausente de los registros de museo de las últimas décadas, y nosotros tampoco hemos podido localizar ninguna población actual. Varias de las especies de selva nublada, entre las que destacan *Aromobates nocturnus* y *Nephelobates alboguttatus*, han desaparecido también.

En términos generales, podemos decir que las poblaciones de las selvas húmedas de piedemonte andino presentan aún poblaciones numerosas. Aquellas de las selvas semicaducifolias todavía se encuentran en buen estado, aun cuando hay que prestar atención que en una de ellas se ha detectado el hongo patógeno *Batrachochytrium dendrobatidis*. Las poblaciones de selva nublada están muy depauperadas e incluso algunas han desaparecido, mientras que sospechamos que una especie de páramo, *Colostethus leopardalis*, pueda estar en riesgo crítico.

Entre los factores que pueden estar asociados con el declive de las poblaciones de ranas dendrobátidas andinas destacan las condiciones de sequía en algunos años, motivadas por cambios climáticos. La presencia de un hongo patógeno en una de las poblaciones de *Mannophryne* de selva semicaducifolia hace sospechar que este haya sido un agente causante de declive en el pasado, aunque quizás mayormente en otro tipo de ambientes, como selva nublada y páramo. Su presencia en poblaciones recientes hace sospechar en algún tipo de resistencia hacia este patógeno o en niveles de patogenecidad de alguna manera más bajos. En algunos casos detectamos que un alto grado de contaminación química está asociado con la desaparición de algunas poblaciones, como es el caso de *Nephelobates haydeeeae*.

Por último, recomendamos que las especies *Aromobates nocturnus*, *Colostethus leopardalis* y *Nephelobates haydeeeae* sean consideradas como especies en peligro crítico, que *Mannophryne collaris*, *Nephelobates inflexus*, *N. mayorgai*, *N. molinarii* y *N. orostoma* se consideren como especies amenazadas, y *Colostethus saltuensis* como especie de riesgo menor.

AGRADECIMIENTOS

Este proyecto contó con financiamiento mayor del Fondo IEA (Iniciativa de Especies Amenazadas) de PROVITA; de igual manera contó con el apoyo parcial por parte de Conservation International (Proyecto *Atelopus sorianoi*), del Laboratorio de Biogeografía de la Universidad de Los Andes (ULABG), de la Fundación BIOGEOS para el estudio de la diversidad biológica, y con fondos parciales provenientes de la Red de análisis para los Anfibios Neotropicales Amenazados (RANA) a través de una beca de la U.S. National Science Foundation (NSF Grant DEB-0130273). Este proyecto contó con el financiamiento del Fondo IEA (Iniciativa de Especies Amenazadas) de PROVITA, el Laboratorio de Biogeografía de la Universidad de Los Andes, y una beca a través de la US National Science Foundation (NSF) Grant DEB-0130273 a cargo de B. Young.

Argelia Rodríguez, llevó a cabo la histología de agentes patógenos (hongo quitridio) en el marco de un trabajo especial de grado bajo nuestra tutoría, cuyos resultados serán pronto publicados (Lampo, Rodríguez, La Marca y Daszak, en prensa). Irwin García y Rubén Albornoz colaboraron con el análisis climático y elaboraron la Fig. 3 que presentamos en este trabajo. El programa Andes Tropicales (PAT) generosamente facilitó el mapa base para la Fig. 1.

Por su asistencia en el trabajo de campo, estamos agradecidos a Diego Cadenas, Luis Felipe Esqueda, Francisco Nava, Enzo La Marca, Mariella Márquez, Barbara Han, Johnny Murillo y Wladimir Boada.

REFERENCIAS

- Aguirre, A.A., R.S. Ostfeld, G.M. Tabor, C. House, y M.C. Peral. 2002. Conservation Medicine. Ecological Health in Practice. Oxford University Press. 407 p.
- Alford, R.A. y S.J. Richards. 1999. Global Amphibian Declines: A Problem in Applied Ecology. Annual Review of Ecology and Systematics 30:133-165.
- Ataroff, M. 2001. Venezuela. Pp. 397-442. In M. Kapelle y A.D. Brown. Bosques Nublados del Neotrópico. Editorial INBio (Instituto Nacional de Biodiversidad). Costa Rica.
- Berger, L., R. Speare, P. Daszak, D.E. Green, A.A. Cunningham, C.L. Goggin, R. Slocombe, M.A. Ragan, A. D. Hyatt, K.R. McDonald, H.B. Hines, K. Lips, G. Marantelly y H. Parkes. 1998. Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. Proceedings of the National Academy of Sciences 95:9031-9036.
- Berger, L., R. Speare y A.D. Hyatt. 1999. Chytrid fungi and amphibian declines: overview, implications and future directions. Pp. 23-33. In A. Campbell (ed.). Declines and disappearances of Australian frogs. Environment Australia, Camberra.
- Blaustein, A.R., D.G. Hokit, R.K. Ohara, y R.A. Holt. 1994. Pathogenic fungus contributes to amphibian losses in the Pacific Northwest. Biological Conservation 67:251-254.
- Blaustein, A.R., J.M. Kiesecker, D.P. Chivers, D.G. Hokit, A. Marco, L.K. Belden y A. Hatch. 1998. Effects of ultraviolet radiation on amphibians: field experiments. American Zoologist 38:799-812.
- Bradford, D.F. 1989. Allotopic distribution of native frogs and introduced fishes in high Sierra Nevada lakes of California: implication of the negative effect of fish introductions. Copeia 1989:775-778.
- Bradford, D.F., F. Tabatabai y D.M. Graber. 1993. Isolation of remaining populations of the native frog, *Rana muscosa*, by introduced fishes in Sequoia and Kings Canyon National Parks, California. Conservation Biology 7:882-888.
- Carey, C. 1993. Hypothesis concerning the causes of the disappearance of boreal toads from the mountains of Colorado. Conservation Biology 7(2):355-362.
- Carey, C., W.R. Heyer, J. Wilkinson, R.A. Alford, J.W. Arntzen, T. Halliday, I. Hungerford, K.R. Lips, E.M. Middleton, S.A. Orchard y A.S. Rand. 2001. Amphibian declines an environmental change: use of remote-sensing data to identify environmental correlates. Conservation Biology 15:903-913.
- Daszak P., L. Berger, A.A. Cunningham, A.D. Hyatt, D.E. Green y R. Speare. 1999. Emerging infectious diseases and amphibian population declines. Emerging Infectious Diseases 5(6):735-748.
- Davidson, C., H. B. Shaffer y M.R. Jennings. 2002. Spatial tests of the pesticide drift, habitat destruction, UV-B, and climate-change hypotheses for California amphibian declines. Conservation Biology 16(6):1588.
- Ewel J., A. Madriz y J. Tosi. 1976. Zonas de Vida de Venezuela. Memoria Explicativa sobre el Mapa Ecológico. 2da. ed. MAC-FONAIAP, Caracas, Venezuela. 265 pp.
- Fisher, R. y H. Shaffer. 1996. The decline of amphibians in California's Great Central Valley. Conservation Biology 10(5):1387-1397.
- García, I., R. Albornoz y E. La Marca (en prensa). Perturbaciones climáticas y disminución de *Atelopus oxyrhynchus* (Amphibia: Anura) en los Andes de Venezuela. Herpetotropicos 2(2).
- Gillespie, G.R. y G.J. Hollis. 1996. Distribution and habitat of the spotted tree frog, *Litoria spenceri* Dubois (Anura:Hyliidae), and an assessment of potential causes of population declines. Wildlife Research 23:49-75.
- Hanselmann, R., A. Rodríguez, M. Lampo, L. Fajardo-Ramos, A. Alonso Aguirre, A. Marm Kilpatrick, J.P. Rodríguez y P. Daszak. 2005. Presence of an emerging pathogen of amphibians in introduced bullfrogs *Rana catesbeiana* in Venezuela. Biological Conservation 120(1):115-119.
- Heyer, W.R., M.A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L.C. Hayek y M.S.

- Foster. 1994. Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 364 p.
- Houlalan, J.E., C.S. Findlay, B.R. Schmidt, A.H. Meyer y S.L. Kuzmin. 2000. Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* 404:752-755.
- Hecnar, S.J. y R.T. MacCloskey. 1996. Regional dynamics and the status of amphibians. *Ecology* 77(7): 2091-2097.
- Huber, O. 1986. Punto de condensación de luz en plantas vasculares del bosque nublado de Rancho Grande y una interpretación ecológica. Pp. 197-202. *In* O. Huber (ed.). La Selva Nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier; el ambiente físico, ecología vegetal y anatomía vegetal. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana y Seguros Anauco. Editorial Arte, Caracas. 288 pp.
- Kiesecker, J.M., A.R. Blaustein y L.K. Belden. 2001a. Complex causes of amphibian declines. *Nature* 410:681-684.
- Kiesecker, J. M., A.R. Blaustein y C.L. Miller. 2001b. Transfer of a pathogen from fish to amphibians. *Conservation Biology* 15(4):1064.
- Laan, R. y B. Verboom. 1990. Effects of pool size and isolation on amphibians communities. *Biological Conservation* 54:251-262.
- La Marca, E. 1992. Catálogo Taxonómico, Biogeográfico y Bibliográfico de las Ranas de Venezuela. Cuadernos Geográficos 1, Nueva serie, Universidad de los Andes. Mérida (9):197 pp.
- La Marca, E. 1995. Venezuelan harlequin frogs: in the face of extinction?. *Reptilian Magazine* 3(8):22-24.
- La Marca, E. 1997a. Origen y Evolución Geológica de la Cordillera de Mérida (Andes de Venezuela). Cuadernos de la Escuela de Geografía Nro. 1 (segunda Etapa):1-110.
- La Marca, E. (editor). 1997b. Vertebrados Actuales y Fósiles de Venezuela. Listados de especies, y directorio de colecciones zoológicas, con una introducción a los ambientes fisiográficos y vegetales. Serie "Catálogo Zoológico de Venezuela", Vol. 1. Museo de Ciencia y Tecnología de Mérida. 300 pp.
- La Marca, E. 1998. Biogeografía de los Anfíbios de la Cordillera de Mérida, Andes de Venezuela. Tesis de Doctorado en Ecología Tropical, CIELAT, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 427 pp.
- La Marca, E. 2001. Disminuciones de ranas *Atelopus* y Dendrobatidae en Venezuela. Disminución de la Población Anfibia en América Latina/ Population Declines of Amphibians in Latin America. Ecosur, Smithsonian Tropical Research Institute y Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito. Pp. 25-26.
- La Marca, E. y S. Lötters. 1997. Population declines in Venezuelan *Atelopus* (Amphibia: Anura: Bufonidae). Pp. 207-213 *In* W. Böhme, W. Bischoff y T. Ziegler (eds): *Herpetologia Bonnensis*, Bonn, Germany.
- La Marca, E. y H.P. Reintaler. 1991. Population changes in *Atelopus* species of the Cordillera de Mérida, Venezuela. *Herpetological Review* 22(4):125-128.
- La Marca, E. y P.J. Soriano. 2004. Reptiles de Los Andes de Venezuela. Fundación Polar, Conservación Internacional, CODEPRE-ULA, Fundacite Mérida, BIOGEOS. Mérida, Venezuela. 173 pp.
- La Marca, E., K.R. Lips, S. Lötters, R. Puschendorf, R. Ibáñez, J.V. Rueda-Almonacid, R. Schulte, C. Marty, F. Castro, J. Manzanilla-Puppo, J.E. García-Pérez, F. Bolaños, G. Chaves, J.A. Pounds, E. Toral y B.E. Young. 2005. Catastrophic population declines and extinctions in neotropical harlequin frogs (Bufonidae: *Atelopus*). *Biotropica* 37(2):190-201.
- Lampo, M., A. Rodríguez, E. La Marca y P. Daszak (en prensa). Chytridiomycosis epidemics and severe a dry season precede the local disappearance of three *Atelopus* species from the Venezuelan Andes. *Herpetological Journal*.
- Laurance, W.F., K.R. McDonald y R. Speare. 1996. Epidemic disease and the catastrophic decline of Australian rain forest frogs. *Conservation Biology* 10:406-413.
- Lips, K.R. 1998. Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conservation Biology* 12:106-117.
- Lips, K.R. 1999. Mass mortality of the anuran fauna at an upland site in Panama. *Conservation Biology* 13:117-125.
- Lips, K.R., J.K. Reaser, B.E. Young y R. Ibáñez. 2001. Amphibian monitoring in Latin America: a protocol manual. Monitoreo de anfibios en América Latina: manual de protocolos. *Herpetological Circular* 30, Society for the Study of Amphibians and Reptiles: i-vi+1-115.
- Lips K.R., J.D. Reeve y L.R. Witters. 2003. Ecological traits predicting amphibian population declines in Central America. *Conservation Biology* 17:1078-1088.
- Lynch, J.D. 1986. Notes on the reproductive behavior of *Atelopus subornatus*. *Journal of Herpetology* 20:126-129.
- Longcore, J.E., A.P. Pessier y D.K. Nichols. 1999. *Batrachochytrium dendrobatidis* gen. and sp. nov., a chytrid pathogenic to amphibians. *Mycologia* 91:219-227.
- Manzanilla, J. y E. La Marca. 2004. Population status of the Rancho Grande harlequin frog (*Atelopus cruciger* Lichtenstein and Martens 1856), a proposed critically endangered species from the Venezuelan Coastal Range. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, Caracas, 62(157):5-29.
- Middleton, E.M., J.R. Herman, E.A. Celarier, J.W. Wilkinson, C. Carey y R.J. Rusin. 2001. Evaluating ultraviolet radiation exposure with satellite data at sites of amphibians declines in Central and South America. *Conservation Biology* 15:914-929.
- Piotrowski, J.S., S.L. Annis y J.E. Longcore. 2004. Physiology of *Batrachochytrium dendrobatidis*, a chytrid pathogen of amphibians. *Mycologia* 96:9-15.
- Pounds, J.A. 1997. Golden toads, null models, and climate change. *Froglog* 23:1-2.
- Pounds, J.A. 2001. Climate and amphibian declines. *Nature* 410:639-640.
- Pounds, J.A. y M.L. Crump. 1994. Amphibian declines and climate disturbance: the case of the golden toad and the harlequin frog. *Conservation Biology* 8(1):72-85.
- Pounds, A., M. Fogden y J. Campbell. 1999. Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398:611-614.

- Pounds, J. A. y R. Puschendorf. 2004.** Clouded futures. *Nature* 427:107-109.
- Richards, S.J., K.R. McDonald y R.A. Alford. 1993.** Declines in populations of Australia's endemic tropical rainforest frogs. *Pacific Conservation Biology* 1:66-77.
- Rodríguez, J.P. y F. Rojas-Suárez. 1995.** Libro Rojo de la Fauna Venezolana. PROVITA y Fundación Polar. Caracas. 444 pp.
- Rojas López, J. 2005.** Los desafíos del estudio de la geodiversidad. *Revista Geográfica Venezolana* 46(1):143-152.
- Ron, S.R., W.E. Duellman, L.A. Coloma, y M.R. Bustamante. 2003.** Population decline of the jambato toad *Atelopus ignescens* (Anura: Bufonidae) in the Andes of Ecuador. *Journal of Herpetology* 37:116-126.
- Sarmiento, G. 1986.** Los principales gradientes ecoclimáticos en los Andes tropicales. Pp. 47-64. *In* Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica. 29 junio- 5 Julio 1986. Medellín, Colombia.
- Silva, G. 1992.** Análisis preliminar de sequías en la cuenca del río Chama a nivel anual y mensual. IV Encuentro Nacional de Clima, Agua y Tierra. IV Jornadas Nacionales de Hidrología, Meteorología y Climatología. Caracas, Venezuela.
- Still, C.J., P.N. Foster y S.H. Schneider. 1999.** Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature* 398:608-610.
- Stallard, R.F. 2001.** Possible environmental factors underlying amphibian decline in Eastern Puerto Rico: analysis of U.S. government data archives. *Conservation Biology* 15(4):943-953.
- Thomas, C.D., A. Cameron, R.E. Green, M. Bakkenes, L.J. Beaumont, Y.C. Collingham, B.F.N. Erasmus, M. Ferreira de Siqueira, A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A.S. van Jaarsveld, G.F. Midgley, L. Miles, M.A. Ortega-Huerta, A.T. Peterson, O.L. Phillips y S.E. Williams. 2004.** Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145-148
- Vial, J.L. y L. Saylor. 1993.** The status of amphibian populations. A compilation and analysis. IUCN Species Survival Commission Declining Amphibian Population Task Force, Working Document No. 1:ii-iii, 1-98.
- Wind, E. 1996.** Habitat associations of wood frogs (*Rana sylvatica*), and effects of fragmentation, in boreal mixed wood forests. Unpublished honours thesis. University of British Columbia, Canada.
- Woodhams, D.C., R.A. Alford y G. Marantelli. 2003.** Emerging disease of amphibians cured by elevated body temperature. *Diseases of Aquatic Organisms* 55:65-67.
- Young, B.E., K.R. Lips, J.K. Reaser, R. Ibáñez, A.W. Salas, J.R. Cedeño, L.A. Coloma, S. Ron, E. La Marca, J.R. Meyer, A. Muñoz, F. Bolaños, G. Chaves y D. Romo. 2001.** Population declines and priorities for amphibian conservation in Latin America. *Conservation Biology* 15(5):1213-1223.

Nota agregada durante prueba de galera: Mientras este artículo estaba en prensa, aparecieron varios trabajos que tratan sobre la sistemática de la familia Dendrobatidae. Algunos de los géneros de ranas reconocidos en este trabajo han cambiado, aunque las conclusiones principales no fueron afectadas por estos cambios taxonómicos.

Note added in proof: While this article was in press, several papers dealing with systematics within the family Dendrobatidae came out. Some of the frog genera recognized in this paper have changed, although the main conclusions are unaffected by these taxonomic changes.