

<https://doi.org/10.15517/c58f8p61>

## Ecología poblacional y ocupación de microhábitats de la rana *Hyloxalus subpunctatus* (Anura: Dendrobatidae) en un páramo de los Andes de Colombia

Zulma Correa-Bernal<sup>1\*</sup>;  <https://orcid.org/0009-0000-8221-4851>Juan E. Carvajal-Cogollo<sup>1</sup>;  <https://orcid.org/0000-0002-4542-6967>Marvin Anganoy-Criollo<sup>2</sup>;  <https://orcid.org/0000-0002-8497-822X>

1. Grupo Biodiversidad y Conservación, Museo de Historia Natural Luis Gonzalo Andrade, Programa de Posgrados Facultad de Ciencias, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Colombia; zulmacorreab@gmail.com (\*Correspondencia); juancarvajalc@gmail.com
2. Investigador posdoctoral, Reserva Natural La Planada, Pasto, Nariño, Colombia; marvinanganoy@gmail.com

Recibido 24-VII-2025. Corregido 28-XI-2025. Aceptado 25-III-2026.

### RESUMEN

**Introducción:** Las ranas del género *Hyloxalus* son frecuentes en los Andes colombianos; sin embargo, aún existen vacíos sobre su ecología y dinámica poblacional, especialmente en ecosistemas de alta montaña como el páramo. Esta falta de información limita su conservación y el entendimiento de su biogeografía.

**Objetivo:** Estimar el tamaño y la estructura poblacional, así como la ocupación y el uso de microhábitats por parte de *Hyloxalus subpunctatus* en un ecosistema de páramo de los Andes orientales de Colombia.

**Métodos:** Se realizaron cinco jornadas de muestreo entre septiembre 2022 y marzo 2023 en el Páramo de Ocetá, Boyacá, incluyendo censos visuales y técnicas de captura-marca-recaptura. Se capturaron 40 individuos, y 7 recapturados. El tamaño y la estructura poblacional se analizaron mediante modelos POPAN, y la ocupación de microhábitats se evaluó con modelos jerárquicos.

**Resultados:** La población se estimó en 298 individuos, con una proporción de sexos de 2:1 a favor de los machos y un 15 % de juveniles. La especie mostró una preferencia marcada por microhábitats dominados por musgo, tanto en superficie como al interior de la vegetación. La presencia de pozos poco profundos aumentó la probabilidad de ocupación, mientras que la detectabilidad estuvo influenciada por el sexo y la hora del día.

**Conclusiones:** *H. subpunctatus* en el páramo de Ocetá presenta una población estructurada y hábitos ecológicos especializados, lo que refuerza su carácter elusivo. Estos resultados proporcionan datos de base para orientar estrategias de conservación y sugieren la necesidad de una revisión taxonómica de esta población.

**Palabras clave:** Altoandino; tamaño poblacional; estructura poblacional; modelos jerárquicos; modelos POPAN.

### ABSTRACT

#### Population ecology and microhabitat occupation of the frog *Hyloxalus subpunctatus* (Anura: Dendrobatidae) in a Paramo of the Colombian Andes

**Introduction:** Frogs in the genus *Hyloxalus* are common in the Colombian Andes. However, there are knowledge gaps on their ecology and population dynamics, particularly in high mountain ecosystems such as the paramo. This lack of information hinders their conservation and understanding of their biogeography.

**Objective:** To estimate population size and structure, as well as microhabitat occupation and use by *Hyloxalus subpunctatus* within a páramo ecosystem in the Colombian Andes of Colombia.



**Methods:** Five sampling surveys were performed between September 2022 and March 2023 in Paramo de Ocetá, Boyacá, including visual censuses and capture-mark-recapture techniques. Forty individuals were captured, and 7 were recaptured. Population size and structure were analyzed using POPAN models, and microhabitat occupation was assessed with hierarchical models.

**Results:** The estimated population size was 298, with a 2:1 sex ratio skewed towards males, and 15 % of juveniles. The species exhibited a marked preference for moss-dominated microhabitats, both on the surface and within vegetation. The presence of shallow ponds increased the probability of occupation, whereas detectability was influenced by sex and time of the day.

**Conclusions:** In Paramo de Ocetá, *H. subpunctatus* exhibits a structured population and specialized ecological habitats, contributing to its elusive nature. These results provide baseline data to guide conservation strategies and suggest the need for a taxonomical review of this population.

**Key words:** High Andes; population size; population structure; hierarchical models; POPAN models.

## INTRODUCCIÓN

La conservación de los anfibios es esencial para mantener el equilibrio ecológico y la salud de los ecosistemas acuáticos y terrestres (Campbell Grant et al., 2023; Hocking & Babbitt, 2014; Wake & Vredenburg, 2008). Este principio cobra especial relevancia en taxones altamente sensibles a las perturbaciones ambientales, como numerosas especies que experimentan presiones derivadas de actividades antropogénicas y del cambio climático, particularmente en ecosistemas de alta montaña en todo el mundo (Catenazzi, 2019; D'Amen & Bombi, 2009; Pounds et al., 2006; Whiles et al., 2006). Los anfibios desempeñan funciones ecológicas clave al regular poblaciones de insectos, actuar como presas de distintos depredadores y participar en el ciclo de nutrientes (Catenazzi, 2020; Valencia-Aguilar et al., 2013). La disminución de sus poblaciones refleja con frecuencia alteraciones ambientales que comprometen la estabilidad de los ecosistemas, especialmente en especies raras o elusivas (Grant et al., 2019).

Las especies elusivas son difíciles de observar, detectar o estudiar en condiciones naturales (Thompson, 2013). Este comportamiento puede originarse en hábitos discretos, en la ocupación de microhábitats muy específicos o de difícil acceso, en su baja abundancia o en adaptaciones que reducen la detectabilidad, como el uso prolongado de refugios (Pittman et al.,

2014; Wells, 2007). Además, las especies raras suelen presentar distribuciones geográficas restringidas (a menudo endémicas), poblaciones pequeñas por causas naturales o efectos antrópicos; como la pérdida y fragmentación del hábitat, o una presencia poco frecuente debido a alteraciones climáticas, enfermedades, competencia, o procesos históricos que han limitado su expansión (Davis & Slobodkin, 2021; Rabinowitz, 1981; Thompson, 2013). Muchos anfibios combinan rareza y elusividad, lo que dificulta el estudio de su biología, ecología poblacional y requerimientos de conservación (Thompson, 2013). En este contexto, la estimación del tamaño y la estructura poblacional (por sexos y clases de edad), junto con el análisis de la ocupación como métrica del uso del hábitat, constituye una herramienta fundamental para comprender cómo responden a condiciones ambientales cambiantes y a los microhábitats que utilizan en espacio y tiempo (Catenazzi, 2020; Kéry & Royle, 2016). Asimismo, los estudios poblacionales aportan información valiosa no solo sobre la dinámica de las poblaciones, sino también sobre el estado general de los ecosistemas donde habitan (Saboyá Acosta & Urbina-Cardona, 2023; Wiens, 2011).

Los anfibios son modelos idóneos en la ecología poblacional debido a su valor como bioindicadores (Beebe & Griffiths, 2005). Sus rasgos fisiológicos y los procesos ecológicos y etológicos como la alta territorialidad muy marcada en especies de la familia Dendrobatidae

(Brown et al., 2011) que experimentan a lo largo del ciclo de vida dependen fuertemente de las condiciones ambientales (Bhagarathi et al., 2024) y reflejan los efectos del cambio climático sobre sus poblaciones (Blaustein & Wake, 1995; Shoo et al., 2011; Stuart et al., 2004; Alvarado-Díaz et al., 2018). No obstante, la mayoría de las investigaciones se concentran en zonas templadas o en ecosistemas tropicales de media y baja montaña, lo que deja un vacío significativo de información en ecosistemas estratégicos como el páramo, de gran importancia ambiental, social y económica (Saboyá Acosta & Urbina-Cardona, 2023). En estos sistemas se ha documentado un riesgo creciente de extinción para varias especies y transformaciones aceleradas asociadas al cambio climático (Etter et al., 2018; Yáñez, 2021).

En los ecosistemas de páramo habita *Hyloxalus subpunctatus* (subespecie *Hyloxalus subpunctatus walesi*), un dendrobátido de la subfamilia Hyloxalinae (Acosta-Galvis, 2023; Cochran & Goin, 1970). Esta especie es principalmente diurna y presenta picos de actividad estrechamente asociados a la temporada de lluvias (Frost, 2024). Sin embargo, a pesar de su presencia continua en estos ambientes, se desconocen aspectos fundamentales de su ecología poblacional, estructura demográfica y patrones de uso de microhábitats. El principal interés en *H. subpunctatus* para este estudio es porque a pesar de que pueda presentar abundancias locales elevadas en ambientes conservados, su comportamiento críptico, la ocupación de microhábitats de difícil acceso y la baja detectabilidad durante los muestreos, han llevado a que los anfibios de alta montaña sean considerados históricamente como especies “elusivas” o incluso “raras”. Esta combinación contribuye a las posibles subestimaciones del estado y dinámica de sus poblaciones, que se acentúan por la falta de estos estudios en ecosistemas como los páramos. Ante este panorama, los modelos jerárquicos de ocupación ofrecen una herramienta adecuada para abordar dichas preguntas y superar las limitaciones inherentes a la baja detección de la especie (Kéry & Royle,

2016), aportando información clave para fortalecer el conocimiento de la especie y del género.

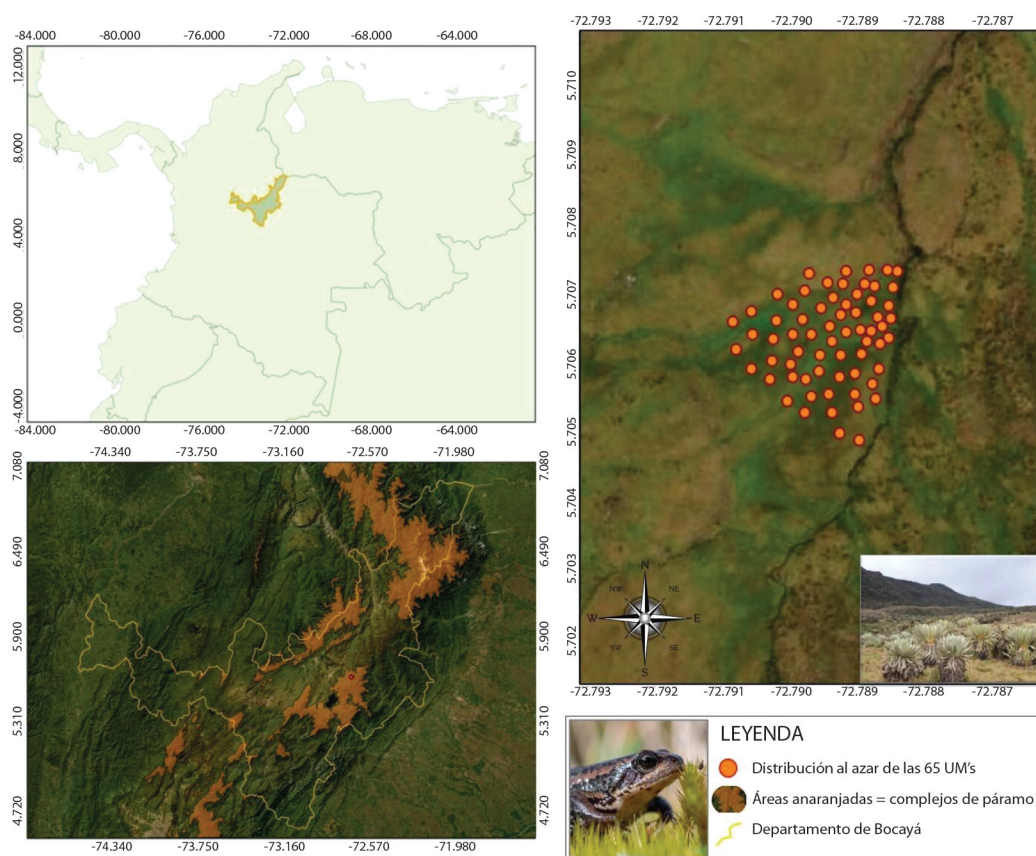
Tales modelos permiten estimar parámetros ecológicos clave y evaluar la influencia de las condiciones ambientales sobre la ocupación del hábitat. En ellos se consideran dos procesos: (1) el proceso ecológico, descrito por una variable de estado ( $\Psi$ ) que representa la probabilidad de que una unidad de muestreo se encuentre ocupada por la especie (Andrade-Ponce et al., 2021; Barrantes-madriral et al., 2022; MacKenzie et al., 2017), y (2) el proceso observacional, definido como la probabilidad de detectar la especie cuando está presente ( $p$ ) (Andrade-Ponce et al., 2021; MacKenzie et al., 2017). La caracterización de la estructura y el tamaño poblacional, junto con la evaluación de los factores que modulan estos parámetros, es esencial para comprender la dinámica de las poblaciones de anfibios de páramo (Díaz et al., 1997).

Nuestro objetivo fue determinar el tamaño y la estructura de la población de *H. subpunctatus* mediante análisis de captura-marca-recaptura. A través de modelos jerárquicos evaluamos el uso de microhábitats por parte de la especie para identificar la relación entre dicho uso y las covariables de detección y ocupación. De acuerdo con estudios previos, las especies del género *Hyloxalus* suelen presentar poblaciones abundantes y estables, con mayor actividad durante periodos de lluvia, lo que facilita la evaluación de su estructura poblacional (IUCN, 2024) y del uso de microhábitats (Navas, 1996a). Planteamos que la población de *H. subpunctatus* mostraría una abundancia elevada, con una mayor proporción de machos, dada su mayor detectabilidad, y que la temporada de lluvias favorecería la disponibilidad de microhábitats adecuados, como pozos poco profundos, bordes de cuerpos de agua y vegetación como musgos y turberas. Asimismo, discutimos el carácter elusivo y la posible rareza de esta población, así como las implicaciones de estos atributos para su conservación. Finalmente, proporcionamos información demográfica y ecológica actualizada sobre la población del páramo de Ocetá, asignada históricamente a la subespecie *Hyloxalus*

*subpunctatus walesi* (Cochran & Goin, 1970), pero escasamente caracterizada. Esta información no solo es relevante para monitorear el estado y la viabilidad a largo plazo de la población y de la especie, sino también permitirá comprender su capacidad de adaptación a condiciones ambientales variables y soportar en alguna medida los rasgos ecológicos propios que respalden su eventual reconocimiento taxonómico, contribuyendo a clarificar su posición dentro del género *Hyloxalus* en el contexto biogeográfico de los Andes orientales.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Área de estudio:** Nuestra área de estudio fue el complejo de páramos Tota-Bijagual-Mamapacha ( $5^{\circ}42'10.5''$  N &  $72^{\circ}47'21.82''$  W), Datum Magna Sirgas, 3 600 m.s.n.m (Fig. 1), municipio de Mongua, departamento de Boyacá, cordillera Oriental de los Andes de Colombia. La flora del área de estudio está dominada por frailejones, como *Espeletia grandiflora*, *Espeletia boyacensis*, *Espeletia santanderensis*, *Espeletia pachyphylla*, *Espeletia*



**Fig. 1.** Área de estudio: Páramo de Ocetá, Mongua, Boyacá, Colombia. Imagen inferior izquierda, las áreas anaranjadas representan los complejos de páramos en el departamento de Boyacá. Los puntos puntos anaranjados en la imagen derecha son las 65 unidades de muestreo. / **Fig. 1.** Study area: Ocetá Páramo, Mongua, Boyacá, Colombia. In the upper left image, the orange areas represent the páramo complexes in the department of Boyacá. The yellow dots in the lower left image are the 65 sampling units.

*pescana*, *Espeletia lopezii* y *Espeletia osetana*; gramíneas como *Calamagrostis effusa* y musgos y vegetación rasante que almacenan grandes cantidades de agua que forman hábitats para la fauna de anfibios de alta montaña (Becerra & Mavárez, 2021; Bocarejo et al., 2014; Rangel et al., 1997). Los suelos son generalmente ácidos, retienen grandes cantidades de agua y poseen gran cantidad de materia orgánica, que permite la formación de turberas, esenciales para el almacenamiento de carbono y la regulación hídrica (Alvarado-Amezquita, 2022; Mendoza Aguilar, 2022). El clima es frío y húmedo, con temperaturas que oscilan entre los 0 y 11 °C, los meses de menor precipitación son enero y febrero con promedio de 21 y 24 mm/año respectivamente y los de mayor precipitación son julio y agosto con 111 y 94 mm/año (Alvarado-Amezquita, 2022).

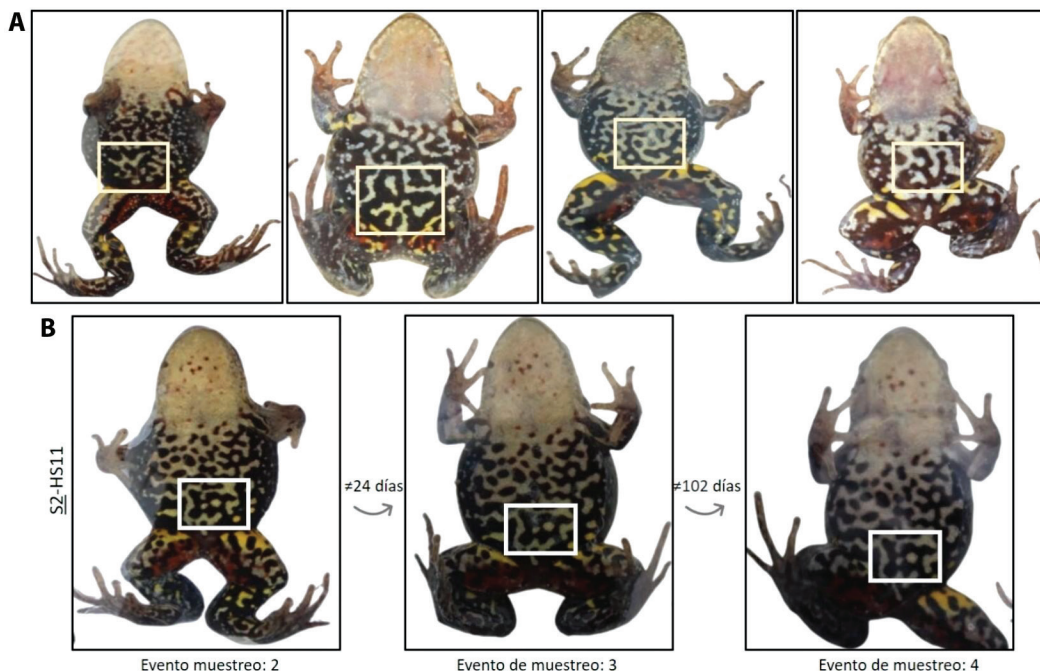
**Diseño de muestreo:** Dado el rango de dispersión local de las especies del género *Hyloxalus* y la relativa homogeneidad de la vegetación del páramo, delimitamos un área de tres hectáreas para establecer las unidades de muestreo. Seleccionamos aleatoriamente 65 unidades de muestreo (UM) con ayuda de una secuencia de números aleatorios generada en R. Cada UM tuvo dimensiones de 3 × 3 m, lo que permitió registrar variación ambiental y microestructural relevante, además de la independencia espacial, considerando el alto grado de territorialidad de las especies del género *Hyloxalus* (Brown et al., 2011; Lüddecke, 2002; Wells, 2007) y home range que, según datos disponibles de especies de la familia, no son mayores a los 70 m<sup>2</sup> (Garrido-Priego et al., 2024; Paşukonis et al., 2014).

Realizamos cinco jornadas de muestreo entre septiembre de 2022 y marzo de 2023 empleando el método de búsqueda libre por encuentro visual (Heyer et al., 1994), con muestreos entre las 09:00 y las 16:00. En cada UM realizamos una inspección minuciosa de los microhábitats disponibles. A cada ejemplar de *H. subpunctatus* le tomamos medidas morfológicas como la longitud rostro-cloaca o LRC (mm), ancho de la comisura (mm), longitud

del fémur (mm) y longitud de la tibia (mm), las cuales y junto con características de coloración de la región gular, permitieron determinar el sexo en campo siguiendo los criterios de dimorfismo sexual descritos por Cochran & Goin (1970): los machos presentan una LRC entre 16.7 y 21.7 mm y una coloración gular café a negra con puntos oscuros, mientras que las hembras presentan una LRC entre 18.7 y 26.5 mm y una gula crema con manchas o puntos oscuros. Con esta información calculamos la proporción sexual (macho:hembra) para cada evento de muestreo, entendido como cada una de las salidas de campo realizadas.

Para cuantificar el tamaño poblacional, utilizamos un sistema de marca y recaptura de los individuos (Schwarz & Arnason, 2009). Para esto, tomamos registros fotográficos de la superficie ventral, especialmente de la región abdominal (Fig. 2A), ya que las manchas ventrales son únicas de los individuos y funcionan como un patrón natural comparable a las huellas dactilares (Heyer, et al., 1994) y representa una técnica no invasiva para estudios con anfibios (Díaz-Ricaurte et al., 2019; Elgue et al., 2014; Ospina-L et al., 2017; Sannolo et al., 2016). Tras cada evento de marca recaptura, nosotros cotejamos las series fotográficas de cada individuo de forma visual para identificar patrones específicos de manchas y tener certezas de las recapturas (Fig. 2B).

Para los modelos jerárquicos, utilizamos tres covariables de observación (detección): 1. Tipo de microhábitat con cinco categorías: a. Agua de pozo (ADP), cuando los individuos se encontraban total o parcialmente sumergidos, b. Borde de pozo (BDP), cuando estaban situados en el límite entre el agua y el sustrato, c. Turbera (TUR), cuando los individuos se registraron en fango producto de la descomposición de materia orgánica (Rangel et al., 1997), d. Interior de musgo o pajonal (IMP), cuando los ejemplares permanecían ocultos dentro de la vegetación, y e. Superficie de musgo o pajonal (SMP), cuando eran visibles sobre la vegetación. 2. Hora de observación, con tres horarios: Rango 1 (9:00-11:35), Rango 2 (11:36-13:59) y



**Fig. 2.** Fotoidentificación de individuos de *Hyloxalus subpunctatus*. **A.** La identificación de manchas reconocibles es eficiente cuando se asocian algunas de estas con elementos conocidos, tales como coronas, máscaras. **B.** Ejemplo de recaptura del individuo S2-HS11, capturado por primera vez en la segunda salida de campo y recapturado en la tercera y quinta salida de campo, con una diferencia de 24 y 102 días, respectivamente. / **Fig. 2.** Photo-identification of *Hyloxalus subpunctatus* individuals. **A.** The identification of recognizable spots is efficient when some of these are associated with known elements, such as crowns or masks. **B.** Example of recapture of individual S2-HS11, captured for the first time on the second field trip and recaptured on the third and fifth field trips, with a difference of 24 and 102 days, respectively.

Rango 3 (14:00-16:35). 3. Sexo del individuo, con las categorías hembra o macho.

Para la ocupación, consideramos seis covariables: 1. Tipo de microhábitat; 2. Temperatura del aire (°C), 3. Temperatura del agua (°C) medidas con un termómetro digital y evitando el contacto con el sustrato para asegurar mayor precisión, 4. Humedad relativa (%) se obtuvo con un termohigrómetro, 5. Profundidad del pozo (cm) y 6. Diámetro del pozo (cm), medidas con una regla plástica. Estas dos últimas variables se consideraron relevantes debido a su potencial relación con procesos ecológicos como la termorregulación, la disponibilidad de refugios y la selección de microhábitats para especies del género *Hyloxalus* (Lüddecke et al., 1998; Navas, 1996a).

### Análisis de datos

**Tamaño y estructura poblacional.** Se estimó el tamaño poblacional mediante modelos de captura-marca-recaptura con la parametrización POPAN, una extensión del modelo abierto de Jolly-Seber (Schwarz & Arnason, 2009) en el programa MARK versión 10.x.1 (White & Burnham, 1999). Este enfoque permite estimar poblaciones abiertas bajo los supuestos de: (1) igual probabilidad de captura entre individuos marcados y no marcados; (2) permanencia de las marcas durante todo el periodo de muestreo; (3) identificación correcta de los individuos marcados; (4) homogeneidad en las probabilidades de supervivencia y captura; y (5) constancia del área de estudio. El

modelo POPAN estima cuatro parámetros: la probabilidad de detección ( $p_t$ ), la supervivencia aparente entre eventos de muestreo ( $\phi_t$ ), el tamaño poblacional ( $N_t$ ) y la probabilidad de ingreso de nuevos individuos a la población ( $b_t$ ). Para la formulación de los modelos (Tabla 1) empleamos el historial de captura de cada individuo e incluimos como covariables: dos grupos por sexo (g: macho y hembra), el tiempo transcurrido entre eventos de muestreo (t, en días) y su posible efecto combinado ( $g \times t$ ), finalmente, seleccionamos el modelo con el menor valor de AIC.

**Uso y ocupación de microhábitat:** Realizamos modelos de ocupación estática de única temporada para analizar el uso y ocupación de microhábitats con el paquete Unmarked (Fiske & Chandler, 2011) en el programa estadístico RStudio v.4.3.2 (Posit team, 2025). Debido a que la detección de los anfibios suele ser menor a 1, este tipo de modelos resulta adecuado para la especie estudiada (MacKenzie et al., 2002). Inicialmente las covariables empleadas para la modelación fueron estandarizadas (media = 0, desviación estándar = 1), por presentar escalas y rangos distintos; posteriormente evaluamos la correlación entre ellas mediante el coeficiente de Spearman. Producto de este análisis excluimos la humedad relativa por su alta correlación negativa alta ( $r = -0.8$ ), con la temperatura ambiental.

El modelamiento se desarrolló bajo la estrategia de conjunto de modelos candidatos secundarios, que consiste en seleccionar de forma independiente los modelos para los procesos ecológico y observacional

(Andrade-Ponce et al., 2021). En el primer paso, se modeló el proceso ecológico ( $\Psi$ ) con las covariables de ocupación y una detección constante ( $p = 1$ ). En el segundo paso, se modeló el proceso observacional con sus covariables y mantuvimos constante el parámetro ecológico ( $\Psi = 1$ ). Para ambos procesos se tuvieron en cuenta los submodelos cuyo  $\Delta AIC$  fue mayor a dos ( $\Delta AIC > 2$ , Morin et al., 2020). A partir de esta selección identificamos como covariables influyentes la profundidad del pozo para la ocupación y el sexo, el tipo de microhábitat y la hora para la detección. Con estas variables construimos el conjunto final de modelos, a partir de todas las combinaciones posibles y el modelo con el menor AIC y un  $\Delta AIC > 2$  fue seleccionado como el modelo final (Weir et al., 2005). Finalmente, evaluamos la bondad de ajuste con un análisis de Bootstrap paramétrico ( $p > 0.05$ ).

## RESULTADOS

**Tamaño y estructura poblacional:** Registramos 40 individuos, 34 adultos (24 machos y 10 hembras) y seis juveniles; con siete recapturas con un intervalo de tiempo de aproximadamente 40 días entre eventos de muestreo, no observamos posturas ni renacuajos. La proporción de sexos (macho:hembra) fue de 2:1.

El mejor modelo POPAN (Tabla 2), mostró que el parámetro de detección varió entre sexos, de un 28.5 en machos y 15.2 % para las hembras. Por su parte, la supervivencia entre eventos de captura fue de 0.6 para los machos y de 0.5 para las hembras. La probabilidad de ingreso de nuevos individuos fue del 18 % en

**Tabla 1**

Conjunto de modelos para determinar el tamaño poblacional. / **Table 1.** Set of models for determining population size.

| Modelo                          | AICc     | Peso AICc | Probabilidad del modelo | No. Par | Desviación |
|---------------------------------|----------|-----------|-------------------------|---------|------------|
| $\{p(g_t), \phi(g_t), b(g_t)\}$ | 126.54   | 0.596     | 1.00                    | 15      | 86.75      |
| $\{p(g_t), \phi(g_t), b(g_t)\}$ | 127.73   | 0.329     | 0.551                   | 12      | 97.73      |
| $\{p(t), \phi(t), b(t)\}$       | 131.19   | 0.058     | 0.097                   | 13      | 98.06      |
| $\{p(g_t), \phi(t), b(t)\}$     | 133.69   | 0.017     | 0.028                   | 15      | 93.90      |
| $\{p(g_t), \phi(t), b(g_t)\}$   | 8 454.92 | 0.000     | 0.000                   | 6       | 8 441.48   |

**Tabla 2**  
Estimación de los parámetros del mejor modelo seleccionado del conjunto general de modelos, a partir del menor AIC. / **Table 2.** Estimation of the parameters of the best selected model from the general set of models, based on the lowest AIC.

| Estimación de los parámetros del mejor modelo: $\{p(\varphi), \varphi(\varphi), b(\varphi)\}$ |   |          |                |        |         |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------|---|----------|----------------|--------|---------|
| Parámetro                                                                                     |   | Estimado | Error estándar | Mínimo | Máximo  |
| $p$                                                                                           | ♂ | 0.285    | 0.211          | 0.049  | 0.753   |
|                                                                                               | ♀ | 0.152    | 0.073          | 0.056  | 0.353   |
| $\varphi$                                                                                     | ♂ | 0.592    | 0.350          | 0.078  | 0.961   |
|                                                                                               | ♀ | 0.534    | 0.166          | 0.236  | 0.809   |
| $b$                                                                                           |   | 0.185    | 0.043          | 0.115  | 0.284   |
| $N$                                                                                           | ♂ | 139      | 45.335         | 68.004 | 253.471 |
|                                                                                               | ♀ | 119      | 43.000         | 68.964 | 254.327 |

cada evento de captura. El número estimado de individuos no marcados en la población de *H. subpunctatus*, fue de 258 individuos, para un tamaño poblacional calculado de 298 individuos (Total = Individuos marcados + individuos no marcados de la población).

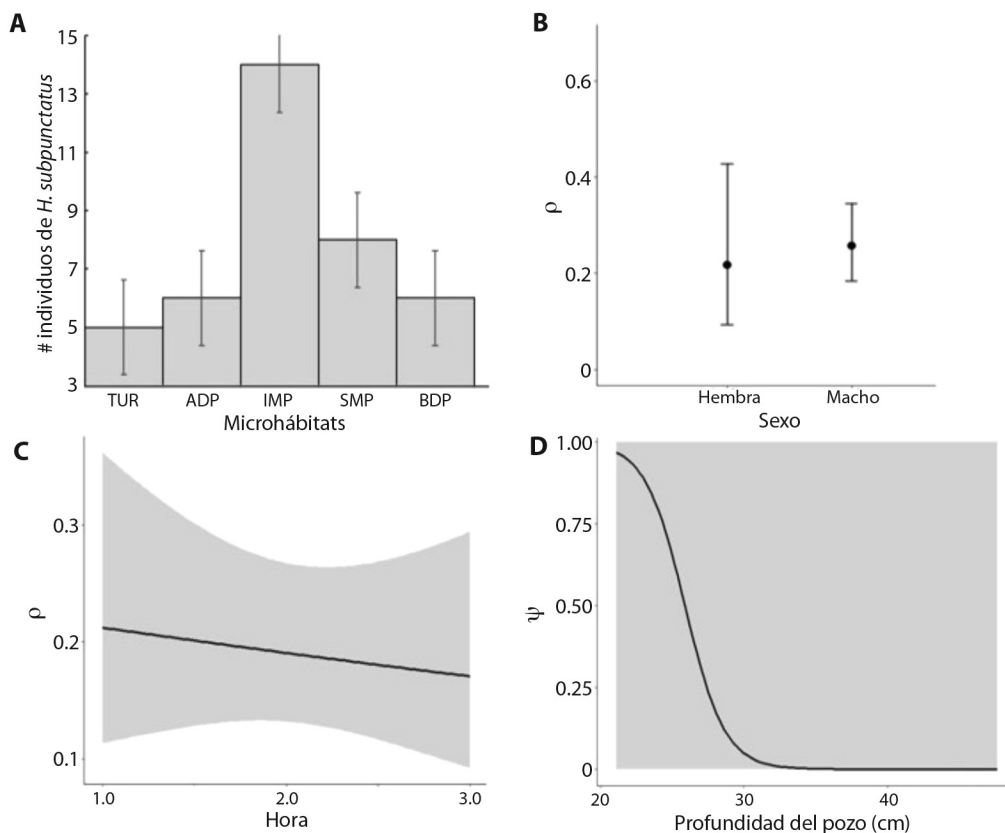
**Uso y ocupación de microhábitats:** Se detectó a *H. subpunctatus* en 39 de las 65 UM's, en sitios con predominancia de musgos y pajonal, donde la especie usó en mayor frecuencia el interior del musgo o pajonal (35.90 %) y la superficie del mismo (20.51 %) y en menor medida usó la turbera (12.83 %) (Fig. 3A).

Se obtuvieron un total de 29 modelos (Tabla 3). Para la selección del mejor modelo se consideraron tanto la prueba de bondad de ajuste como el soporte estadístico y la relevancia ecológica de las covariables. Los dos modelos con menor delta AIC resultaron estadísticamente indistinguibles ( $\Delta AIC = 1.85$ ), lo cual indica que ninguno es mejor al otro únicamente por criterio de información. Dado este escenario e incluyendo la interpretabilidad ecológica, seleccionamos como modelo principal el segundo submodelo ( $AIC = 221.33$ ;  $p = 0.44 > 0.05$ ), el cual incorpora la variación diurna de la detectabilidad, que resulta importante en

**Tabla 3**  
Modelos de detección y ocupación de sitios de *Hyloxalus subpunctatus*. / **Table 3.** Models for the detection and occupation of *Hyloxalus subpunctatus* sites.

| Modelo                                          | nPar | AIC    | $\Delta AIC$ | AIC wt  |
|-------------------------------------------------|------|--------|--------------|---------|
| p(sexo) $\Psi$ (prof_pozo)                      | 6    | 219.48 | 0.00         | 0.63    |
| p(sexo + hora) $\Psi$ (prof_pozo)               | 7    | 221.33 | 1.85         | 0.25    |
| p(sexo+microhabitat) $\Psi$ (prof_pozo)         | 10   | 224.88 | 5.40         | 0.042   |
| p(sexo) $\Psi$ (microhabitat)                   | 9    | 225.48 | 6.00         | 0.031   |
| p(sexo+microhabitat+hora) $\Psi$ (prof_pozo)    | 11   | 226.70 | 7.22         | 0.017   |
| p(sexo) $\Psi$ (microhabitat + prof_pozo)       | 10   | 227.19 | 7.71         | 0.013   |
| p(sexo+hora) $\Psi$ (microhábitat)              | 10   | 227.33 | 7.85         | 0.012   |
| p(sexo+hora) $\Psi$ (microhábitat + prof_pozo)  | 11   | 229.33 | 9.85         | 0.0046  |
| p(sexo+microhabitat) $\Psi$ (microhábitat)      | 13   | 230.88 | 11.40        | 0.0021  |
| p(sexo+microhabitat+hora) $\Psi$ (microhábitat) | 14   | 232.69 | 13.21        | 0.00085 |

p: probabilidad de detección,  $\psi$ : probabilidad de selección y ocupación, nPar: número de parámetros, AIC: criterio de información de Akaike,  $\Delta AIC$ : Diferencia respecto al mejor modelo, wAIC: Ponderación AIC.



**Fig. 3.** Efecto de las covariables en la detección y la ocupación de microhábitats de *Hyloxalus subpunctatus* en el páramo de Ocetá, Boyacá, Colombia, durante el periodo de muestreo comprendido entre septiembre 2022 y marzo 2023. **A.** Número de individuos registrados por tipo de microhábitat. **B.** Probabilidad de detección ( $p$ ) según el sexo (hembras y machos). **C.** Efecto de la hora del día sobre la detectabilidad de la especie. **D.** Probabilidad de ocupación ( $\Psi$ ) en función de la profundidad del pozo (cm). Las bandas sombreadas en C y la curva en D representan los intervalos de confianza estimados por el modelo.

**Fig. 3.** Effect of covariates on the detection and occupancy of microhabitats of *Hyloxalus subpunctatus* in the Ocetá páramo, Boyacá, Colombia, during the sampling period between September 2022 and March 2023. **A.** Number of individuals recorded per microhabitat type. **B.** Probability of detection ( $p$ ) according to sex (females and males). **C.** Effect of time of day on the detectability of the species. **D.** Probability of occupancy ( $\Psi$ ) as a function of pit depth (cm). The shaded bands in C and the curve in D represent the confidence intervals estimated by the model.

especies estrictamente diurnas como *H. subpunctatus*, y las covariables de sexo y hora. Este modelo también indicó que la profundidad del pozo influyó en la ocupación de los sitios. Los demás submodelos resaltaron adicionalmente la importancia del microhábitat y la hora como factores que pueden modular la detección y el uso del espacio.

En el proceso observacional los machos de *H. subpunctatus* tuvieron mayor probabilidad de detección que las hembras (Fig. 3B) y la detección se vio afectada por la hora del día

(Fig. 3C). En el proceso ecológico, la profundidad del pozo tuvo un efecto negativo en la ocupación, es decir que a medida que los pozos tenían mayor profundidad la probabilidad de ocupación por parte de *H. subpunctatus* disminuyó condicionalmente (Fig. 3D).

## DISCUSIÓN

**Tamaño y estructura poblacional:** La población de *H. subpunctatus* registrada en el área de estudio está compuesta por



aproximadamente 298 individuos. Este valor constituye un primer indicador sobre el desempeño de la especie en ecosistemas de alta montaña. Aunque este tamaño puede considerarse moderado si se compara con poblaciones de especies afines del mismo género o familia, resulta relevante dentro del contexto ecológico del páramo, donde varias especies de anuros presentan poblaciones naturalmente pequeñas. Este patrón ha sido documentado tanto en especies de *Colostethus*, cuyos tamaños poblacionales pueden ser inferiores a 100 individuos (Molina-Zuluaga et al., 2014; Mónaco-Biavati, 2006), o de *Hyloxalus*, donde se han registrado un tamaño poblacional de cerca de 330 individuos para *Hyloxalus delatorrae* (Yáñez-Muñoz et al., 2010), 183 y 187 individuos para *Hyloxalus toachi* y *Hyloxalus infraguttatus* respectivamente (Pincay-Bacilio, 2022). En conjunto, estos datos sugieren que las poblaciones del género suelen estar conformadas por cientos de individuos, posiblemente como respuesta a la disponibilidad limitada de microhábitats, la heterogeneidad climática y las restricciones ecológicas propias de los ecosistemas montañosos.

La proporción de sexos (2:1 a favor de los machos) coincide con patrones observados en otras especies donde los machos son detectados con mayor facilidad debido a su comportamiento vocal, a la defensa de territorios de cría o a la exposición diferencial durante la temporada reproductiva (Crumpp et al., 2017; Staufer et al., 2023). Esta sobrerepresentación de machos puede generar una subestimación del número real de hembras, quienes permanecen ocultas entre musgos y vegetación baja, donde encuentran mejores condiciones para la oviposición y menor exposición a la radiación solar. Así mismo, la presencia de juveniles indica que el reclutamiento poblacional se mantiene, aunque su detección haya sido esporádica. Este patrón es consistente con ciclos reproductivos estacionales ligados a la precipitación, ampliamente documentados en *Hyloxalus* y otros dendrobátidos (Bernal & Lynch, 2008). La ausencia de posturas o renacuajos podría relacionarse con el comportamiento críptico de las hembras y la

naturaleza temporal y variable de los cuerpos de agua en el páramo (Oh et al., 2024). Estos elementos resaltan la diversidad de estrategias reproductivas que exhiben los anuros bajo condiciones ambientales restrictivas.

**Uso y ocupación de microhábitats:** El segundo modelo mostró un  $\Delta AIC$  de 1.85, valor que indica soporte estadístico comparable entre ambos (Morin et al., 2020; White & Burnham, 1999). Esta proximidad sugiere que la elección de un único modelo debe interpretarse con cautela, ya que ninguno supera de manera concluyente al otro según el criterio estrictamente numérico del AIC o del delta AIC. No obstante, optamos por priorizar con ayuda de un análisis ecológico, el modelo que incluye la hora del día como covariable de detectabilidad debido a su relevancia biológica para *H. subpunctatus*, una especie estrictamente diurna cuya actividad y detectabilidad varían en función de la disponibilidad de luz y la temperatura superficial del microhábitat (Navas, 1996a). Al considerar estas características ecológicas, el modelo seleccionado ofrece una interpretación más coherente con los procesos que probablemente estructuran la presencia y detectabilidad de la especie en el páramo. Reconocemos, sin embargo, que la incertidumbre en la selección de modelos puede influir en la magnitud de los estimadores, por lo que nuestros resultados deben entenderse como la mejor aproximación posible dentro de un conjunto de modelos con soporte similar.

Así, el análisis de ocupación y uso mostró una marcada preferencia por microhábitats dominados por musgo, tanto en superficie como en el interior del mismo. Este sustrato ofrece condiciones adecuadas para la actividad diurna de la especie, incluidas temperaturas moderadas, humedad estable y protección frente a la exposición solar (Scheffers et al., 2014). Para juveniles y adultos, el interior del musgo proporciona refugio ante depredadores y condiciones ambientales más estables y se ha documentado como un microhábitat fundamental para anfibios de zonas altas (Scheffers et al., 2014; Varner & Dearing, 2014).

La detección varió según la hora del día, con un incremento durante las primeras horas de la mañana. Este patrón coincide con la actividad diurna de la especie y con condiciones ambientales más favorables, como menor radiación solar y temperaturas intermedias. Observaciones similares han sido reportadas en otras especies de anuros en las que la estructura del hábitat, la disponibilidad de refugios y la estacionalidad influyen en los patrones de actividad (Crump et al., 2017; Eterovick & Sazima, 2000; Lüddecke, 1999; Navas, 1996b).

En el proceso ecológico, la profundidad del pozo fue la variable con mayor influencia sobre la ocupación. Los pozos menos profundos tuvieron mayor probabilidad de ser utilizados. Esto puede relacionarse con la accesibilidad, los requerimientos fisiológicos y el transporte de renacuajos, actividad realizada por los machos. Pozos someros suelen ser más seguros frente a la depredación, facilitan la termorregulación y reducen la competencia intraespecífica (Megaños et al., 2019; Silla et al., 2021).

**Carácter elusivo o rareza taxonómica de la población:** Los resultados obtenidos permiten interpretar a *H. subpunctatus* como una especie elusiva, siguiendo los criterios propuestos por Thompson (2013). La baja detección de las hembras, su comportamiento críptico y la selección de microhábitats cerrados contribuyen a esta condición. Este patrón es comparable al observado en otros anuros de comportamiento reservado, como diversas especies de Centrolenidae, cuya detección se dificulta por hábitos especializados y nichos restringidos (Mendoza & Arita, 2014). Respecto a la rareza, los criterios de Rabinowitz (1981) y Toledo et al. (2014) consideran factores como la distribución geográfica limitada, la especificidad del microhábitat y la baja abundancia local. Aunque *H. subpunctatus* muestra una marcada especialización por ciertos microhábitats, su abundancia poblacional no es baja y su distribución incluye varios departamentos andinos (Acosta-Galvis, 2024). No obstante, la población evaluada pertenece a la subespecie *H. s. walesi*, la cual presenta patrones de coloración

dorsoventral distintivos frente a otras poblaciones del complejo.

Estos elementos sustentan la necesidad de una reevaluación taxonómica, dado que las diferencias en marcajes, hábitos ecológicos y características poblacionales podrían respaldar el reconocimiento de una entidad taxonómica distinta. En un género con alta especialización ecológica y rasgos diagnósticos definidos (Grant et al., 2017), la integración de estos atributos resulta esencial para comprender la diversidad real dentro del grupo. Nuestros resultados, por tanto, no solo sugieren que la población de *H. s. walesi* podría corresponder a una unidad taxonómica independiente, sino que evidencian la importancia de profundizar en estudios que integren ecología, comportamiento y morfología.

En síntesis, este estudio aporta información fundamental sobre la historia natural de *H. subpunctatus* en ecosistemas de páramo, un grupo y un ambiente donde persisten vacíos significativos de conocimiento. La estimación del tamaño poblacional, la estructura por sexos y el reclutamiento, junto con la identificación de patrones claros de uso y ocupación de microhábitats, revelan un conjunto de rasgos ecológicos que permiten comprender mejor el desempeño de la especie bajo condiciones ambientales restrictivas. Estos hallazgos constituyen una base sólida para orientar acciones de conservación y para refinar futuros muestreos, especialmente en lo relacionado con la detección diferencial entre sexos y la temporalidad reproductiva. Además, las particularidades observadas en esta población, incluidos los patrones morfológicos distintivos y la especificidad microhábitat, resaltan la necesidad de estudios integrativos que aborden aspectos taxonómicos, ecofisiológicos y comportamentales. Profundizar en estas líneas permitirá esclarecer la diversidad real dentro del género *Hyloxalus* y comprender mejor las estrategias que posibilitan la persistencia de las especies en ecosistemas de alta montaña.

**Declaración de ética:** Los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación



y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

## AGRADECIMIENTOS

Esta investigación hace parte del proyecto Ecología poblacional y aspectos del comportamiento reproductivo de la rana nodriza *H. subpunctatus* (Anura: Dendrobatidae) en el páramo de Ocetá, Colombia; financiado por el Museo de Historia Natural Luis Gonzalo Andrade y el grupo de Investigación Biodiversidad y Conservación financiaron esta investigación. Diego Escamilla, Diego Pérez y Raúl Ruiz, participaron en las jornadas de obtención de datos en campo. Juan Carlos Tafur, Paola Hernández, Óscar Morales y Gabriel Andrade, brindaron apoyo y valiosos comentarios a los modelos jerárquicos de la investigación. Los pobladores locales del Páramo de Ocetá brindaron apoyo logístico y acompañamiento durante la fase de campo de la investigación.

## REFERENCIAS

- Acosta-Galvis, A. R. (2023). *Lista de los anfibios de Colombia*. <http://batrachia.com>
- Acosta-Galvis, A. R. (2024). *Hyloxalus subpunctatus* (Cope, 1899). En *Lista de los anfibios de Colombia: referencia en línea V.11.2021*. <http://www.batrachia.com>
- Alvarado-Amezquita, S. F. (2022). *Recarga de sistemas léntricos en zonas de páramo: Caso de estudio del sistema Laguna Negra, localizada en el Páramo de Ocetá, a partir de la elaboración de un modelo hidrogeológico conceptual* [Tesis de grado, Universidad Antonio Nariño].
- Alvarado-Díaz, J., Benítez-Malvido, J., Marroquín-Páramo, J., Siliceo, H., Soto, Y., & Suazo-Ortuño, I. (2018). Resilience and vulnerability of herpetofaunal functional groups to natural and human disturbances in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 426, 145–157. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.041>
- Andrade-Ponce, G., Cepeda-Duque, J. C., Mandujano, S., Velásquez-C., K. L., Gómez-Valencia, B., & Lizcano, D. J. (2021). Modelos de ocupación para datos de cámaras trampa: De los conceptos a la interpretación. *Mammalogy Notes*, 7(1), 1–23.
- Barrantes-Madrigal, J., Parallada, M. S., Alvarado, G., & Acosta-Chaves, V. J. (2022). Occupancy and probability of detection of the introduced population of *Eleutherodactylus coqui* in Turrialba, Costa Rica. *Acta Herpetológica*, 17(2), 177–186. [https://doi.org/10.36253/a\\_h-13209](https://doi.org/10.36253/a_h-13209)
- Becerra, M., & Mavárez, J. (2021). *Espeletia ocetana* (Mille-riaceae, Asteraceae), a new tall caulirosula from Colombia. *Systematic Botany*, 46(4), 1095–1106.
- Beebee, T. J. C., & Griffiths, R. A. (2005). The amphibian decline crisis: A watershed for conservation biology? *Biological Conservation*, 125, 281–285.
- Bernal, M. H., & Lynch, J. D. (2008). Review and analysis of altitudinal distribution of the Andean anurans in Colombia. *Zootaxa*, 1826, 1–25. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1826.1.1>
- Bhagarathi, L. K., Da Silva, P. N., Pestano, F., & Cossiah, C. (2024). Impact of climate change on the reproduction, distribution and abundance of herpetofauna: A review of literature. *GSC Advanced Research and Reviews*, 18(1), 266–282. <https://doi.org/10.30574/gscarr.2024.18.1.0027>
- Blaustein, A. R., & Wake, D. B. (1995). The puzzle of declining amphibian populations. *Scientific American*, 272(4), 56–61. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican0495-52>
- Bocarejo, D., Del Cairo, C., & Ojeda, D. (2014). *Caracterización socioeconómica y cultural del complejo de páramos Tota-Bijagual-Mamapacha* [Informe técnico]. CEEP.
- Brown, J. L., Twomey, E., Morales, V., & Summers, K. (2011). Spatial and environmental predictors of population variation in a widespread Neotropical frog. *Journal of Biogeography*, 38(8), 1716–1730.
- Campbell Grant, E., Amburgey, S. M., Gratwicke, B., Acosta-Chaves, V., Belasen, A. M., Bickford, D., Brühl, C. A., Calatayud, N. E., Clemann, N., Clulow, S., Crnobrnja-Isailovic, J., Dawson, J., De Angelis, D. A., Dodd, K. C., Evans, A., Ficetola, G. F., Falaschi, M., González-Mollinedo, S., Green, D. M., ... Muths, E. (2023). Priority research needs to inform amphibian conservation in the Anthropocene. *Conservation Science and Practice*, 1–20. <https://doi.org/10.1111/csp2.12988>
- Catenazzi, A. (2019). Frogs as integrators of environmental change: Insights from long-term population studies in tropical mountains. *Biological Conservation*, 236, 81–89.

- Catenazzi, A. (2020). Ecological implications of amphibian declines: Consequences for ecosystem services and beyond. *Biological Reviews*, 95(4), 1029–1046.
- Cochran, D. M., & Goin, C. J. (1970). Frogs of Colombia. *Bulletin of the United States National Museum*, 288, 1–655. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.6346>
- Crump, P., Berven, K., Youker-Smith, T. E., Skelly, D., Thomas, S., & Houlahan, J. (2017). Predicting anuran abundance using an automated acoustics approach. *Journal of Herpetology*, 51(4), 582–589. <https://doi.org/10.1670/16-174>
- D'Amen, M., & Bombi, P. (2009). Global warming and biodiversity: Evidence of climate-linked amphibian declines in Italy. *Biological Conservation*, 142, 3060–3067.
- Davis, M. A., & Slobodkin, L. B. (2021). The importance of small populations and rare species in ecological systems. *Ecological Applications*, 31(3).
- Díaz, A., Péfaur, J., & Durant, P. (1997). Ecology of South American páramos with emphasis on the fauna of the Venezuelan páramos. En F. E. Wielgolaski (Ed.), *Ecosystems of the World* (Vol. 3, pp. 263–310). Elsevier.
- Díaz-Ricaurte, J. C., Guevara-Molina, E. C., & Serrano, F. (2019). Oviposition site preference and reproductive ecology of *Teratohyla midas* (Anura: Centrolenidae) in the Colombian Amazon. *Journal of Natural History*, 53(29–30), 1811–1822. <https://doi.org/10.1080/00222933.2019.1668490>
- Elgue, E., Pereira, G., Achaval-Coppes, F., & Maneyro, R. (2014). Validity of photo-identification technique to analyze natural markings in *Melanophryniscus montevidensis* (Anura: Bufonidae). *Phyllomedusa*, 13(1), 59–66. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v13i1p59-66>
- Eterovick, P. C., & Sazima, I. (2000). Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: Effects of seasonality, habitat, and predation. *Amphibia-Reptilia*, 21(4), 439–461. <https://doi.org/10.1163/156853800300059331>
- Etter, A., Andrade, A., Saavedra, K., & Cortés, J. (2018). Actualización de la lista roja de los ecosistemas terrestres de Colombia: Herramienta para la gestión de los ecosistemas. En L. Moreno, C. Rueda, & G. Andrade (Eds.), *Biodiversidad 2017: Estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia* (p. 204). Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Fiske, I. J., & Chandler, R. B. (2011). unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software*, 43(10).
- Frost, D. R. (2024). *Amphibian species of the world*. American Museum of Natural History. <https://doi.org/10.5531/db.vz.0001>
- Garrido-Priego, M., Monge-Velázquez, M., Whitworth, A., & Gómez-Mestre, I. (2024). Home range and notes about social interactions in the poison frog *Phylllobates vittatus* (Anura: Dendrobatidae). *Evolutionary Ecology*, 38(1), 193–204. <https://doi.org/10.1007/s10682-023-10284-y>
- Grant, E. H. C., Muths, E., Schmidt, B. R., & Petrovan, S. O. (2019). Amphibian conservation in the Anthropocene. *Biological Conservation*, 236, 543–547.
- Grant, T., Rada, M., Anganoy-Criollo, M., Batista, A., Dias, P. H., Jeckel, A. M., Machado, D. J., & Rueda-Almonacid, J. V. (2017). Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives revisited (Anura: Dendrobatoidea). *South American Journal of Herpetology*, 12, 1–93. <https://doi.org/10.2994/SAJH-D-17-00017.1>
- Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiarmid, R. W., Hayek, L. A. C., & Foster, M. S. (1994). *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press.
- Hocking, D. J., & Babbitt, K. J. (2014). Amphibian contributions to ecosystem services. *Herpetological Conservation and Biology*, 9, 1–17.
- IUCN. (2024). *The IUCN Red List of Threatened Species*. <https://www.iucnredlist.org>
- Kéry, M., & Royle, J. A. (2016). *Applied hierarchical modeling in ecology: Analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS* (Vol. 1: Prelude and static models). Academic Press.
- Lüddecke, H. (1999). Behavioral aspects of the reproductive biology of the Andean frog *Colostethus palmatus* (Amphibia: Dendrobatidae). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23, 303–316.
- Lüddecke, H. (2002). Male and female responses to call playback in the Andean frog *Colostethus subpunctatus*. *Amphibia-Reptilia*, 23(2), 141–150. <https://doi.org/10.1163/156853802760061787>
- Lüddecke, H., Amézquita, A., Guzmán, F., Bernal, X., & Agudelo, L. (1998). Comparison of environmental conditions and their effects on call characteristics of five frog species in a Colombian highland community. En C. Miaud & R. Guyétant (Eds.), *Le Bourget du Lac, France: SEH 1998* (pp. 285–294). Société Herpétologique de France.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle, J. A., & Langtimm, C. A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83(8), 2248–2255. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2248:ESORWD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2248:ESORWD]2.0.CO;2)
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L., & Hines, J. E. (2017). *Occupancy*



- estimation and modeling: Inferring patterns and dynamics of species occurrence (2nd ed.). Elsevier.
- Megalos, M., Braswell, A., Moorman, C., & Bowen, L. (2019). *Pools for amphibians*. NC State Extension Publications. <https://content.ces.ncsu.edu/pools-for-amphibians>
- Mendoza, A. M., & Arita, H. T. (2014). Priority setting by sites and by species using rarity, richness and phylogenetic diversity: The case of neotropical glassfrogs (Anura: Centrolenidae). *Biodiversity and Conservation*, 23, 909–926.
- Mendoza Aguilar, L. (2022). *Análisis del cambio de cobertura vegetal del Parque Natural Regional Siscunsi-Ocetá (Boyacá), entre los años 1986 y 2021 a través de imágenes satelitales* [Tesis de grado, Universidad Militar Nueva Granada]. <https://hdl.handle.net/10654/43692>
- Molina-Zuluaga, C., Restrepo, A., Flechas, S. V., & Daza, J. M. (2014). Short-term population dynamics of three frog species in the northern Andes, Colombia. *South American Journal of Herpetology*, 9(3), 200–206. <https://doi.org/10.2994/SAJH-D-14-00009.1>
- Mónaco-Biavati, G. (2006). *Aspectos da biologia e da dinâmica populacional em cinco espécies de dendrobatídeos (Amphibia: Anura) na Amazônia Central*. INPA.
- Morin, D. J., Yackulic, C. B., Diffendorfer, J. E., Lesmeister, D. B., Nielsen, C. K., Reid, J., & Schaubert, E. M. (2020). Is your ad hoc model selection strategy affecting your multimodel inference? *Ecosphere*, 11(1). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2997>
- Navas, C. A. (1996a). Implications of microhabitat selection and patterns of activity on the thermal ecology of high elevation neotropical anurans. *Oecologia*, 108(4), 617–626. <https://doi.org/10.1007/BF00329034>
- Navas, C. A. (1996b). The effect of temperature on the vocal activity of tropical anurans: A comparison of high and low-elevation species. *Journal of Herpetology*, 30(4), 488–497.
- Oh, D., Kang, J., Song, U., Ahn, J., & Kang, C. (2024). Oviposition strategies of amphibians in ephemeral streams: A multi-species perspective. *Research Square*. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-4019240/v1>
- Ospina-L., A. M., Ríos-Soto, J. A., & Vargas-Salinas, F. (2017). Size, endurance, or parental care performance? Male-male competition, female choice, and non-random mating pattern in the glassfrog *Centrolene savagei*. *Copeia*, 105(3), 575–583. <https://doi.org/10.1643/CE-17-591>
- Pašukonis, A., Loretto, M., Landler, L., Ringler, M., & Hödl, W. (2014). Homing trajectories and initial orientation in a Neotropical territorial frog, *Allobates femoralis* (Dendrobatidae). *Frontiers in Zoology*, 11(1), 11–29. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-11-29>
- Pincay-Bacilio, L. G. (2022). *Diversidad y abundancia de anuros en el bosque en conservación Comuna Loma Alta y Dos Mangas de la cordillera Chongón Colonche - Santa Elena* [Tesis de grado, Universidad Estatal Península de Santa Elena]. <https://repositorio.upse.edu.ec/bitstream/46000/8828/1/UPSE-TBI-2022-0051.pdf>
- Pittman, S. E., Osbourn, M. S., & Semlitsch, R. D. (2014). Movement ecology of amphibians: A missing component for understanding population declines. *Biological Conservation*, 169, 44–53.
- Posit team (2025). *RStudio: Integrated Development Environment for R*. Posit Software, PBC, Boston, MA. URL <http://www.posit.co/>.
- Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A., Consuegra, J. A., Fogden, M. P. L., Foster, P. N., La Marca, E., Masters, K. L., Merino-Viteri, A., Puschendorf, R., Ron, S. R., Sánchez-Azofeifa, G. A., Still, C. J., & Young, B. E. (2006). Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439, 161–167.
- Rabinowitz, D. (1981). Seven forms of rarity. En H. Synge (Ed.), *The biological aspects of rare plant conservation* (pp. 205–217). John Wiley & Sons.
- Rangel, O., Lowy, P., & Aguilar, M. (1997). *Colombia diversidad biótica II: Tipos de vegetación en Colombia*. Universidad Nacional de Colombia.
- Saboyá Acosta, L. P., & Urbina-Cardona, J. N. (2023). Current state of knowledge of páramo amphibians in Colombia: Spatio-temporal trends and information gaps to be strengthened for effective conservation. *Tropical Conservation Science*, 16, 1–23. <https://doi.org/10.1177/19400829231169984>
- Sannolo, M., Gatti, F., Mangiacotti, M., Scali, S., & Sacchi, R. (2016). Photo-identification in amphibian studies: A test of I3S Pattern. *Acta Herpetologica*, 11(1), 63–68.
- Scheffers, B. R., Edwards, D. P., Diesmos, A., Williams, S. E., & Evans, T. A. (2014). Microhabitats reduce animals' exposure to climate extremes. *Global Change Biology*, 20(2), 495–503.
- Schwarz, C. J., & Arnason, A. N. (2009). Jolly-Seber models in MARK. En E. Cooch & G. White (Eds.), *Program MARK: A Gentle Introduction* (8th ed.). <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>
- Shoo, L. P., Olson, D. H., McMenamin, S. K., Murray, K. A., Van Sluys, M., Donnelly, M. A., Stratford, D., Terhivuo, J., Merino-Viteri, A., Herbert, S. M., Bishop, P. J., Corn, P. S., Dovey, L., Griffiths, R. A., Lowe, K., Mahony, M., McCallum, H., Shuker, J. D., Simpkins, C., ... Hero, J. M. (2011). Engineering a future for amphibians under climate change. *Journal of Applied Ecology*, 48(2), 487–492. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01942.x>

- Silla, A. J., Calatayud, N. E., & Trudeau, V. L. (2021). Amphibian reproductive technologies: Approaches and welfare considerations. *Conservation Physiology*, 9(1), 1–23. <https://doi.org/10.1093/conphys/coab011>
- Stauffer, M., Burgstaller, S., Horvath, A., & Landler, L. (2023). Temporal and spatial variations in local sex ratios in a suburban population of the European green toad *Bufo viridis*. *BMC Ecology and Evolution*, 23(1), 1–9. <https://doi.org/10.1186/s12862-023-02106-0>
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S. L., Fischman, D. L., & Waller, R. W. (2004). Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science*, 306, 1783–1786. <https://doi.org/10.1126/science.1103538>
- Thompson, W. L. (2013). *Sampling rare or elusive species: Concepts, designs, and techniques for estimating population parameters*. Island Press.
- Toledo, L. F., Becker, C. G., Haddad, C. F. B., & Zamudio, K. R. (2014). Rarity as an indicator of endangerment in neotropical frogs. *Biological Conservation*, 179, 54–62. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.08.012>
- Valencia-Aguilar, A., Cortés-Gómez, A. M., & Ruiz-Agudelo, C. A. (2013). Ecosystem services provided by amphibians and reptiles in Neotropical ecosystems. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services and Management*, 9(3), 257–272. <https://doi.org/10.1080/21513732.2013.821168>
- Varner, J., & Dearing, M. D. (2014). The importance of biologically relevant microclimates in habitat suitability assessments. *PLoS ONE*, 9(8), e104648. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104648>
- Wake, D. B., & Vredenburg, V. T. (2008). Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 11466–11473.
- Weir, I. A., Royle, J. A., Nanjappa, J. A., & Jung, R. E. (2005). Modeling anuran detection and site occupancy on North American Amphibian Monitoring Program routes in Maryland. *Journal of Herpetology*, 39, 627–630.
- Wells, K. D. (2007). *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226893334.001.0001>
- Whiles, M. R., Lips, K. R., Pringle, C. M., Kilham, S. S., Bixby, R. J., Brenes, R., Connelly, S., Colon-Gaud, J. C., Hunte-Brown, M., Huryn, A. D., Montgomery, C., & Peterson, S. (2006). The effects of amphibian population declines on the structure and function of neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(1), 27–34. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0027:TEOAPD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0027:TEOAPD]2.0.CO;2)
- White, G. C., & Burnham, K. P. (1999). Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46(Suppl.), 120–138.
- Wiens, J. J. (2011). The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2336–2350. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0059>
- Yáñez-Muñoz, M., Meza-Ramos, P., Altamirano, M., & Castro, C. (2010). Estado poblacional de una rana nodriza (Anura: Dendrobatidae: *Hyloxalus delatorrae*), críticamente amenazada, en los Andes norte de Ecuador. *Serie Zoológica*, 6, 38–64.
- Yáñez, J. (2021). Amphibian extinctions in the face of climate change in the Colombian Andes. *Global Change Biology*, 27(9), 2095–2105.