

EVALUACIÓN DE LA INFLUENCIA DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LA HERPETOFAUNA BROMELÍCOLA EN EL PARQUE NACIONAL GUARAMACAL, ESTADO TRUJILLO, VENEZUELA

EVALUATION OF THE INFLUENCE OF CLIMATE CHANGE ON THE BROMELIC HERPETOFAUNA IN THE GUARAMACAL NATIONAL PARK, TRUJILLO STATE, VENEZUELA.

José A. Farreras-Pinto, Juan E. García-Pérez y Julián J. Bigott-Arcila
Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales “Ezequiel Zamora”,
Vicerrectorado de Producción Agrícola
(farreras3022@gmail.com;
jegarciap@gmail.com)

Recepción: 09/12/19
Aceptación: 03/05/20

RESUMEN

Con la finalidad de evaluar la influencia del cambio climático sobre la herpetofauna se realizó un estudio comparativo de la abundancia y distribución altitudinal de las ranas bromelícolas *Tachiramantis prolixodiscus*, en el Parque Nacional (P.N.) Guaramacal, con muestreos durante la época seca en los años 1995 y 2015. Se establecieron tres localidades en la vertiente norte (VN) y la vertiente sur (VS), a 1900(I), 2200(II) y 2400(III). Se revisaron 50 ejemplares de bromelias tanque *Guzmania* spp., por estación y año, para un total de 600; en cada una se contaron las ranas y nidadas. Durante este lapso de tiempo, en la VN se observó una disminución poblacional, además hubo un desplazamiento altitudinal en la abundancia de los individuos, desde la estación VNI hacia la estación VNII. En VS, no se observó tal desplazamiento, pero hubo mayor abundancia en 2015. Las nidadas fueron más abundantes en VN. Los cambios altitudinales de la abundancia hacia pisos superiores en VN, pueden ser un reflejo de la menor humedad y mayores cambios térmicos que en VS. La velocidad del desplazamiento vertical de los individuos, permitiría predecir extinciones locales en VN para los próximos 40 años, pues su hábitat, bromelias epífitas, se desplazarían con un retardo de unos 100 años. Sin embargo, parece que en la VN ya existe un límite superior a la distribución en alturas de 2300-2400 msnm. Aplicando el principio precautelativo, se debe reubicar esta especie a la categoría UICN de Vulnerable (VU).

Palabras Clave: Andes venezolanos, Cambio Climático, Comensalismo, Declinación de anfibios. Desplazamiento vertical de Zonas de Vida, Especies.

ABSTRACT

In order to evaluate the influence of climate change on the herpetofauna a comparative study of the abundance and altitudinal distribution of the bromeliad dwelling frog *Tachiramantis prolixodiscus*, in Parque Nacional (P.N.) Guaramacal, in the years 1995 and 2015, in the dry season, was made. Three searching places in the northern slope (VN) and three in the

southern slope (VS) of the Macizo de Guaramacal were settled. The searching places were located at 1900 (I), 2200 (II), and 2400 (III) masl, respectively in both slopes. Fifty tank bromeliad *Guzmania* spp., in each place, were revised, for a total number of 600 (300/year). All frogs and nests were counted and pictured, then released in the same bromeliad and place. In VN a population decline was observed, besides an altitudinal change of abundance since VNI towards the VNII did occurred. In VS, such displacement did not occurred, but the abundance was greater in 2015. Nest abundances were similar in both years, but nests were most abundant in VN. The upwards distributional changes of abundance in VN, may be product of lesser humidity and greater thermal changes than VS. The vertical displacement rate of individuals, permits predict local extinctions in VN for the next 30 years, because their habitat, epiphytic bromeliads, will be moved to 100 years. However seems altitudinal distribution boundary is occurring in the VN at the 2300-2400 masl. Applying the precautionary principle, this species will be located in the IUCN category of Vulnerable (VU).

Key words: Life Zones Vertical Displacement, Global Warming, Venezuelan Andes, Amphibian Declines, Commensalism, Key Species.

INTRODUCCIÓN

El calentamiento global es una amenaza cada vez más invocada, que actúa sobre la biodiversidad (Keith et al. 2014), que paulatinamente está pasando a ser la causa primaria de extinciones de anfibios (Corn 2005) que constituye, quizás, la más generalizada de las diversas amenazas a la biodiversidad del planeta, dada su potencial de afectar las áreas incluso lejos de la acción humana directa (Malcolm, et al., 2006; Cahill, et al., 2013).

Se ha determinado un aumento en la temperatura promedio de la tierra de 0.74 °C a lo largo del siglo pasado, en el espacio de 100 años entre 1905 y 2006 (Pachauri, 2008) y con proyecciones estimadas de aumento, para el 2100, de 1.1 hasta 6.4 °C, en los mejores y peores escenarios respectivamente (Schneider, 2008).

Recientemente el ámbito de la variabilidad climática natural en los Andes Tropicales ha comenzado a exceder los umbrales históricamente documentados, siendo preocupante la tendencia del calentamiento global y su impacto sobre la integridad de los ecosistemas naturales y las poblaciones humanas (Anderson et al. 2011).

En el transcurso del Pleistoceno, hubo cambios climáticos, que se reflejaron muy bien en las montañas andinas, donde se modificaron las condiciones ecológicas y se produjeron desplazamientos verticales de las biotas (Van der Hammen, 1972, 1974, 1982; Salgado-Labouriau, 1980, 1982, 1986).

Está dinámica orogénico-climática, al parecer, afectó los procesos de especiación y distribución de la mayoría de los organismos que ahora habitan en las distintas sierras y cordilleras de los Andes del norte de la América del Sur (Vuilleumier, 1969, 1986; Simpson-Vuilleumier, 1971, 1979; Van der Hammen & Cleef, 1986; Duellman, 1979, 1980, 1994)

El Neotrópico es hogar de cerca de la mitad de las especies de anfibios del mundo (Chanson, et al., 2008). Las selvas montanas neotropicales albergan alrededor de 1500 especies de anfibios (Bolaños, et al., 2008). Los Andes Tropicales son el hábitat de muchas especies de anfibios (Chanson, et al., 2008), que ocupan una diversidad de microhábitats y, además, estas especies muestran muchos modos reproductivos (Duellman y Trueb, 1994). Entre ellas, se encuentran especies arborícolas con desarrollo directo, con preferencias especiales para vivir y reproducirse dentro de bromelias epífitas, un microhábitat muy abundante en ambientes montanos (Benzing, 1998, Zotz y Bader, 2009) (Figura 1).



Figura 1. Vista general de las bromelias epífitas en el bosque neotropical, en la Vertiente.

Sur del P.N. Guaramacal, 2300 msnm.

Entre estos organismos especialistas se encuentra la especie *Tachiramantis prolixodiscus* (Figura 2), la cual está distribuida en la Cordillera Oriental de Colombia (Lynch, 1978) y en la Cordillera de Mérida (Rivero, 1982, 1989, García-Pérez, 1997, Lynch, 2003) entre los 1600 y 2700 msnm (La Marca et al., 2004), y que pertenece a un linaje bien diferenciado de *Pristimantis*, género al cual estaba adscrita (Heinecke, et al., 2015).



Figura 2. Ejemplar de la rana bromelicola *Tachiramantis prolixodiscus*.

Aunque el Neotrópico es el epicentro global de las declinaciones catastróficas de poblaciones de anfibios, con alrededor de 100 especies amenazadas por destrucción de hábitat y otras 200 con declinaciones enigmáticas, que son atribuidas a enfermedades actuando en sinergia con el cambio climático (Bolaños, et al., 2008; Chanson, et al., 2008), esta especie es considerada muy abundante y catalogada en la categoría de Preocupación Menor (La Marca et al., 2004, Stuart, et al., 2008).

El objetivo del presente estudio fue determinar si existen cambios en las poblacionales y en la distribución altitudinal de *Tachiramantis prolixodiscus*, en un lapso de 20 años, entre 1995 y 2015, que sean atribuibles al Calentamiento Global o cambio climático, en el Macizo de Guaramacal, perteneciente a la Cordillera de Mérida, donde está ubicada un área protegida, a partir de los 1800 msnm, denominada Parque Nacional General Cruz Carrillo, también conocida como Parque Nacional Guaramacal (Figura 3).

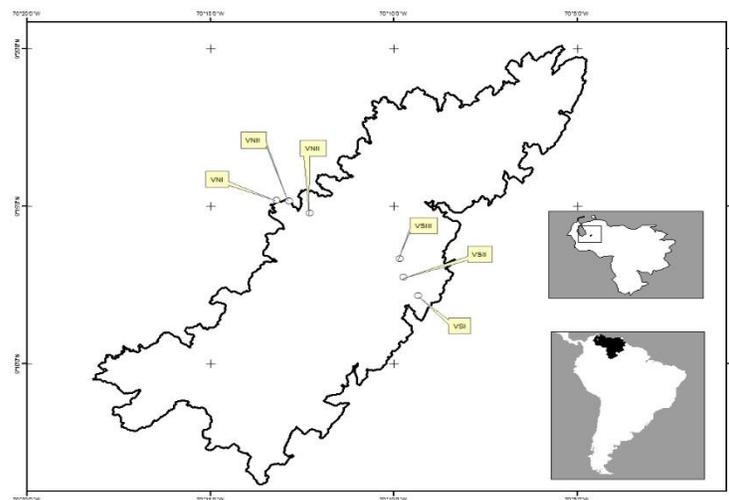


Figura 3. Ubicación nacional y relativa del área de estudio.

MATERIALES Y METODOS

El diseño de investigación para cumplir con los objetivos propuestos, es de tipo no experimental, de campo y explicativa; el cual consiste de acuerdo con Hurtado (2008), es aquel que se realiza sin manipular en forma deliberada ninguna variable. Mientras que el tipo de investigación es Descriptiva, según Chávez (2007), este tipo de investigación recolecta información relacionadas con el estado real de las personas, objetos, situaciones o fenómenos, sin realizar interferencias ni hipótesis.

Se tomó como referencia, para la metodología y comparación de resultados, así como datos de la distribución altitudinal de las ranas arborícolas *Tachiramantis prolixodiscus*, en el Parque Nacional Guaramacal, el trabajo realizado por Farreras (1995), a través de muestreos realizados en la época seca y húmeda en 1995 y 2015. Se establecieron seis estaciones permanentes de muestreo (Figura 2), tres en la vertiente norte (VN), la cual tiene un promedio de precipitaciones anuales de 1670 mm aproximadamente, y tres en la vertiente sur (VS), con 3750 mm (Cuello y Barbera, 1999), las estaciones fueron ubicadas a 1900 msnm (I), 2200 msnm (II) y 2400 msnm (III) (Tabla 1).

Entre las unidades de vegetación, según Cuello (1999), en la VN, por debajo de 1800 msnm, se encuentra la vegetación intervenida (BPR), las unidades naturales son Bosque Subandino (BSA), entre 1800 y 2350 msnm., Bosque Andino (BAN) entre 2400 y 2600 msnm., Bosque o Arbustal Enano (ARE), entre 2600 y 2750 msnm, y de allí en adelante comienza el Páramo (PAR), hasta los 3200 msnm, punto más alto de esta montaña, para la VS, el BSA, aparece desde los 1400 msnm, posiblemente un reflejo de una mayor humedad en esta vertiente (Figura 4 y 5),

Tabla 1. Localización cartográfica y altitudinal de las estaciones de muestreo.

Estación	Altitud (msnm)	Latitud (N)	Longitud (W)
VNI	1900	9° 14' 23.2"	70° 13' 14.8"
VNII	2200	9° 14' 37.2"	70° 12' 36.9"
VNIII	2400	9° 14' 53.9"	70° 12' 20.8"
VSI	1900	9° 12' 33.0"	70° 09' 45.1"

VSII	2200	9° 13' 07.4"	70° 09' 48.0"
VSIII	2400	9° 13' 26.0"	70° 09' 54.1"

Fuente: Elaboración propia, 2021.



Figura 4. Representación esquemática de la ubicación de las estaciones de muestreo y los tipos de vegetación presentes en el P.N. Guaramacal, según Cuello (1999). Abreviaciones están en el texto.

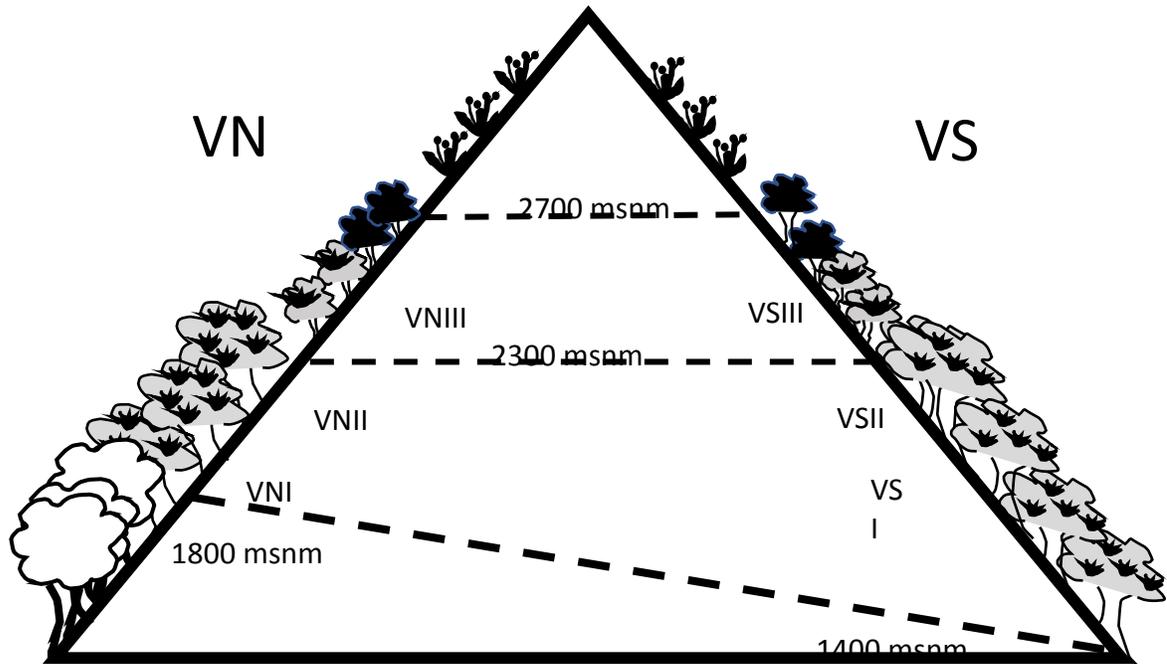


Figura 5. Ubicación gráfica de las estaciones de muestreo.

Se tomaron datos de las temperaturas máximas y mínimas, de octubre a marzo, por ser los meses más secos y donde se produce la época reproductiva de *T. prolixodiscus* entre 1991 y 1996, para relacionar con las observaciones de 1995, y de 1997 a 2003, para las observaciones de 2015 de la estación Meteorológica Boconó-Aeropuerto (9° 14' 58.9" N, 70° 16' 30.5" W, 1200 msnm), la cual era la más cercana geográficamente, se usaron estos datos

hasta 2003, porque no había disponibilidad de datos desde 2004 en adelante, pues la estación fue desactivada.

Muestras

Por cada estación se revisaron minuciosamente 50 ejemplares de bromelias fitotelmata *Guzmania* spp., que estaban ubicadas entre 2 y 9 metros de altura, sobre los troncos y ramas de árboles, para un total de 600. Allí, se contaron y fotografiaron las ranas y sus nidadas encontradas en ellas, y posteriormente fueron nuevamente colocadas las ranas en el sitio donde fueron encontradas, las nidadas no fueron manipuladas.

Procesamiento de Datos

Los datos fueron procesados con los paquetes estadísticos BioEstat 5 y MiniTab14® para los datos de temperaturas, como eran muy pocos registros, se aplicó la prueba de Anderson-Darling, para determinar si la distribución de los datos seguía una distribución Normal, y aplicar la prueba “t” para dos muestras independientes. Para apoyar estos resultados de manera independiente, se aplicó la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney a los mismos datos. Los datos de los individuos y nidadas, fueron procesados a través de pruebas de Bondad de Ajuste y Exacta de Fisher para pares seleccionados.

Se realizó una estimación de cinco situaciones que pudieran esperarse entre las estaciones VNII y VNIII, tomando en consideración los resultados obtenidos en VN, para el año 1995 (Farreras 1995). Si está ocurriendo un desplazamiento vertical hacia altitudes superiores, entonces los valores obtenidos para las estaciones VNI y VNII en 1995, servirían para estimar los valores esperados para 2015, en las estaciones VNII y VNIII. Estos resultados observados y esperados, o estimados, fueron contrastados con la prueba Exacta de Fisher.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Aun cuando los datos meteorológicos están incompletos, se pudo detectar un aumento de la temperatura mínima mensual de más de 1°C, para noviembre, diciembre, enero y febrero, entre 1995 y 2003, cuyas diferencias fueron estadísticamente significativas, mientras las temperaturas máximas se mantuvieron sin variaciones mayores (Tabla 2). En cuanto a las

precipitaciones, no se tuvo acceso a datos confiables desde los aportados por Cuello y Barbera (1999). Sin embargo, es de hacer notar que los meses más secos van desde octubre hasta marzo, que se corresponden con los períodos de mayor actividad y reproducción de *T. prolixodiscus*.

Tabla 2. Temperaturas máximas y mínimas, de los meses más secos, tomadas en la estación meteorológica Boconó-Aeropuerto, lo más cercanas en el tiempo a los dos períodos muestreados.

Temperaturas mínimas (°C)	1991-1996		1997-2003		t	U Mann-Whitney
	Media	Mediana	Media	Mediana		
Octubre	12.76	13.40	13.98	14.10	0.106	0.148
Noviembre	12.06	13.00	13.84	13.70	0.038*	0.008*
Diciembre	11.48	11.40	12.70	12.90	0.037*	0.038*
Enero	10.03	10.35	11.83	11.75	0.005*	0.007*
Febrero	11.47	11.35	12.77	12.70	0.012*	0.026*
Marzo	13.33	13.55	13.47	13.70	0.445	0.449
Temperaturas máximas (°C)						
Octubre	25.94	25.10	24.46	24.50	0.102	0.095
Noviembre	24.92	24.80	24.52	24.70	0.168	0.347
Diciembre	24.86	24.90	23.96	23.70	0.081	0.111
Enero	25.42	25.50	25.18	25.25	0.644	0.713
Febrero	25.82	25.80	24.80	24.80	0.120	0.066
Marzo	24.97	25.20	25.28	25.30	0.360	0.416

Fuente: Ministerio del Poder Popular para Ecosocialismo y aguas. Periodos 1991-1996, 1997-2003. Estación Boconó-Aeropuerto.

Los datos obtenidos de número de individuos y nidadas, para cada estación y año, están resumidos en la Tabla 3, y los cálculos comparativos se muestran en la Tabla 4.

Tabla 3. Cantidad de ejemplares y nidadas de *Tachiramantis prolixodiscus* encontrados en 50 bromelias arborícolas para cada una de las estaciones de muestreo, en los dos años analizados.

ESTACIÓN/AÑO	VNI	VNII	VNIII	VSI	VSII	VSIII	TOTAL
	Número de Individuos						
1995	15	12	3	3	1	1	35
2015	1	11	0	11	0	0	23
Total	16	23	3	14	1	1	58
	Numero de Nidadas						
1995	4	3	0	0	0	0	7
2015	0	3	0	0	0	4	7
TOTAL	4	6	0	0	0	4	14

Fuente: Elaboración propia, 2021.

En total se detectaron 58 individuos, 35 en 1995 y 23 en 2015 sin diferencias significativas entre los dos años ($X^2 = 2.48$, $p > 0.05$). En la VN se encontraron, en 1995, 15 individuos en VNI y 12 en VNII y en 2015, 1 en VNI y 11 en VNII, respectivamente, con un aparente desplazamiento de la abundancia de los individuos, en 2015, hacia VNII (Exacta de Fisher, $p = 0.0059$), y una disminución en el número de individuos en la vertiente norte entre 1995 y 2015 ($X^2 = 5.77$, $0.005 < p < 0.01$). En VS, no ocurrió tal desplazamiento, ni se colectaron individuos en VSII, pero los individuos en VSI, fueron más abundantes en 2015 que en 1995 ($X^2 = 6.23$, $0.01 < p < 0.05$).

Según los cálculos presentados en la Tabla 4, se tiene que hay una disminución en el número de ejemplares en la VN, entre 1995 y 2015 ($0.005 < p < 0.01$), lo cual no ocurre en la VS ($p > 0.05$), que incluso aparecieron más ejemplares en 2015, 11 vs 5, y todos los del 2015 se observaron en VSI, se asume que están ascendiendo, siguiendo su piso climático, los datos de VSII y VSIII, son muy poco representativos, un ejemplar para cada piso altitudinal en 1995, y ningún ejemplar para 2015 (Tabla 3).

Tabla 4. Comparación de sectores y estaciones de muestreo, equivalentes, por año y entre años, y su significancia estadística, para los datos de individuos y nidadas mostrados en la Tabla 3.

Comparación por sectores y estaciones de muestreo	Prueba estadística	Significancia
Número de Individuos		
VN vs VS (1995)	Bondad de Ajuste	$p < 0.001$
VN vs VS (2015)	Bondad de Ajuste	$p > 0.05$, n.s.
VN (1995) vs VN (2015)	Bondad de Ajuste	$0.01 < p < 0.005$
VS (1995) vs VS (2015)	Bondad de Ajuste	$p > 0.05$, n.s.
VNI (1995) vs VNI (2015)	Bondad de Ajuste	$p < 0.001$
VNII (1995) vs VNII (2015)	Bondad de Ajuste	$p > 0.05$, n.s.
VNIII (1995) vs VNIII (2015)	Bondad de Ajuste	$p > 0.05$, n.s.
VNI vs VSI (1995, 2015)	Exacta de Fisher	$p = 0.000$
VNI vs VNII (1995, 2015)	Exacta de Fisher	$p = 0.006$
VNII vs VNIII (1995, 2015)	Exacta de Fisher	$p = 0.24$, n.s.
Numero de Nidadas		
VN vs VS (1995, 2015)	Exacta de Fisher	$p = 0.035$
VNI vs VNII (1995, 2015)	Exacta de Fisher	$p = 0.17$, n.s.

Fuente: Elaboración propia, 2021.

No se encontraron diferencias significativas en el número de nidadas, para la vertiente norte entre los dos períodos (Exacta de Fisher $p = 0.16$) y, en cambio, si se encontraron diferencias significativas entre VN1 y VS1 para los períodos estudiados (Exacta de Fisher $p = 0.014$). Para los pisos inferiores VN1 y VS1 entre 1995 y 2015, hubo diferencias altamente significativas (Tabla 4).

Se generaron cinco situaciones (Tabla 5) para determinar si los datos observados para 2015 en las estaciones VNII y VNIII, siguen un patrón congruente de desplazamientos altitudinales, es decir, de las cinco situaciones esperadas, para determinar si existe una asíntota vertical en la distribución altitudinal de *T. prolixodiscus*. Para las primeras cuatro situaciones, A-D, se tomó en consideración como valor total para VNII y VNIII, la suma de los dos valores, y los valores esperados están en función de las proporciones encontradas en

VNI y VNII, para el año 1995, y los valores presentan las cuatro configuraciones más probables que puedan aparecer. Para la situación E, es considerada como el valor esperado para VNII, su valor observado, y para VNIII el valor esperado en función de las fracciones para VNII en 1995.

Tabla 5. Significancia estadística, usando la prueba Exacta de Fisher, para situaciones observadas y esperadas en las estaciones VNII y VNIII, para el año 2015.

Estimación	VNII (2015) observado	VNIII (2015) observado	VNII (2015) esperado	VNIII (2015) esperado	Significancia
A	11	0	6	5	p = 0.018
B	11	0	5	5	p = 0.012
C	11	0	6	4	p = 0.035
D	11	0	5	4	p = 0.026
E	11	0	11	9	p = 0.008

Fuente: Elaboración propia, 2021.

De acuerdo con la Tabla 3, en 1995 se encontraron 30 individuos en la VN, discriminados en 15 en VNI, 12 en VNII, y 3 en VNIII, cuyas proporciones del total serían 0.5 para VNI, 0.4 para VNII y 0.1 para VNIII, si, se asume un desplazamiento de 300 msnm hacia niveles superiores de estas distribuciones, se esperaría que la proporción de VNI de 1995, sería igual a la proporción de VNII en 2015 o sea 0.5, 0.4, sería la proporción para VNIII en 2015. Se observaron para 2015, 11 individuos en VNII y ninguno en VNIII, para un total de 11 individuos. Aplicando las proporciones se obtienen los valores esperados para las situaciones A, B, C, y D, y tomando en consideración que se trabajó con números enteros, de allí salen las cuatro situaciones, con los enteros más probables, pues ninguna fracción del número 11 resultó en números enteros estas cuatro situaciones, todas ellas estadísticamente significativas.

Para La situación E, se tomó como valor esperado, los 11 individuos observados, o sea que esos serían la fracción de 0.5, entonces el valor esperado para VNIII, sería la fracción de 0.4, estimada en 9 individuos, ese fue el valor con mayor nivel de significancia (Tabla 5),

lo cual permite inferir que la distribución altitudinal de estos organismos está siendo limitada en la cota de los 2400 msnm.

Los cambios en la distribución altitudinal de *T. prolixodiscus* en VN, no pueden atribuirse a destrucción de hábitat, pues se encuentran dentro de un parque nacional y no existe deforestación. Se pueden atribuir al cambio climático, al menos un aumento de las temperaturas mínimas de algo más de 1oC, en los meses más fríos y secos, para le VN. Entonces las diferencias encontradas en las abundancias y desplazamientos de individuos en VN, pueden ser un reflejo de mayores cambios térmicos que en VS, producto de su menor humedad. La mayor humedad en VS podría explicar cambios climáticos más moderados y de allí la asimetría en cambios en la distribución altitudinal de estos anfibios, que acá se mostraron como indicadores de cambio climático en ausencia de datos meteorológicos seguros y confiables.

Thomas et al. (2004) realizaron proyecciones, bajo tres escenarios de cambio climático, para 2050 y establecieron estimaciones de extinciones a partir del nicho climático de las especies. Sin embargo, en algunos organismos dichas estimaciones pudieran subestimar el riesgo de extinción para algunas especies cuyo alto grado de especialización las lleva a depender de otras especies.

Se ha señalado que estas especies con adaptaciones para vivir en bromelias, son particularmente sensibles a la destrucción de hábitat (Chanson, et al., 2008). Este es el caso de *T. prolixodiscus*, cuyas características particulares, como nidadas de pocos huevos, cuerpo aplanado y tamaño pequeño (Figura 6), se reproducen de manera convergente a las de especies bromelícolas de *Eleutherodactylus* de Puerto Rico (Wells 2007).



Figura 6. Macho de Tachiramantis prolixodiscus, cuidando su nidada

Acá se puede predecir que el nicho climático se moverá más rápido que el hábitat, así, en los árboles de selva nublada, donde se desarrollan las bromelias, la tasa de crecimiento promedio es muy baja (Tanner, et al., 1992) y existe un retardo en la sustitución de especies, por aquellas mejor adaptadas a temperaturas más altas. Estos cambios en la composición florística, pueden ser observados en un mínimo de 100 años (Davis y Bodkin, 1985; Overpeck, et al., 1990; Kelsey, et al., 2017).

Por otra parte, el desarrollo de una especie de bromelias de bosques de tierras bajas, en una selva tropical en Panamá, para pasar desde la fase atmosférica hasta la fase tanque o fitotelmata, dura en promedio de cinco a siete años, con un crecimiento vertical de 40 mm (Zotz, 2004). Entonces, el crecimiento de las bromelias en selva nublada tropical, que es muy lento (Lasso y Ackerman, 2013), debe ser aún más lento que el de las bromelias de selvas tropicales de tierras bajas.

El desplazamiento del hábitat para esta especie de anfibio, comensal obligatorio de *Guzmania mitis*, que también es comensal obligatoria de hábitat, en su caso de los árboles que le proporcionan el sustrato y sombra, pues, además, tiene morfología de las bromelias de sombra (Benzing, 1998), sufriría un doble retardo con respecto al envoltorio climático (Thomas, et al., 2004) de estos anfibios.

Es de considerar que, en el Macizo de Guaramacal, cerca de los 2700 msnm, comienza el arbustal enano y en altitudes mayores de 2800 msnm, el páramo abierto (Cuello, 1999). Como hubo un desplazamiento de 300 msnm, en un período de dos décadas, de la mayor abundancia de *T. prolixodiscus* en la vertiente norte, ahora es más abundante a 2200 msnm, y mucho menos a 1900, en 2015, con una velocidad de desplazamiento de 15 m/año, buscando sus condiciones climáticas óptimas.

Se esperaría que, si esta tendencia se mantiene, en los próximos 40 años, las condiciones climáticas óptimas (Nicho Grinneliano) para *T. prolixodiscus* se ubicarían a 2800 msnm, si, como se dijo antes, la respuesta de los árboles sufre un retardo de 100 años, su planta hospedera *G. mitis*, no tendría sustrato arbóreo donde posarse, y si lo hacen en el arbustal enano, quedarían expuestas al sol, con lo cual sus condiciones de hábitat no serían las mejores. Pero si logra establecerse en estas condiciones soleadas y menos protegidas del viento la bromelia *G. mitis*, su especie comensal *T. prolixodiscus* no podría sobrevivir, pues sus huevos sin pigmentación (Figura 7), no estarían adaptados para soportar los rayos ultravioletas (Duellman y Trueb, 1994, Blaunstein y Belden, 2003) y los embriones morirían antes de desarrollarse y eclosionar. Además, como es un hábitat abierto, con fuertes corrientes de vientos, sería poco probable que los huevos y los individuos eclosionados no corran el riesgo de morir por desecación.

Este caso es particularmente interesante, puesto que se muestra cómo se pueden desfasar temporalmente las dimensiones climático-ambientales (Nicho Grinneliano) de la dimensión física del hábitat, por una parte, y por la otra ocurriría un efecto sinérgico con las condiciones de hábitat abierto, mientras se produce la respuesta de los otros dos componentes del hábitat físico de esta especie de anuro, actualmente abundante.



Figura 7. Nidada de *Tachiramantis prolixodiscus*, con los embriones desarrollados.

Sin embargo, sorpresivamente, estos anfibios parecen estar comenzando a declinar mucho antes de lo previsto, se sabe que los individuos se han desplazado altitudinalmente hacia pisos superiores en la montaña, y sus números han disminuido significativamente entre los años de los muestreos, pero, además, parecen haber encontrado su límite altitudinal superior en la cota de los 2400 msnm. Así, todas las comparaciones estadísticas, usando la prueba exacta de Fisher para cinco diferentes escenarios de un desplazamiento altitudinal esperado por calentamiento global, y manteniendo el patrón observado en 1995, son significativamente diferentes al patrón observado (Tabla 5), donde, al parecer, algún factor

está impidiendo el establecimiento de un alto número de individuos, en este caso ningún individuo, en el piso superior.

En la Figura 5, vemos que, a 2400 msnm, en las estaciones VNIII y VSIII, se encuentra el piso del bosque andino (Cuello, 1999). Aquí pudieran existir dos posibles explicaciones, como son la existencia de una epidemia de Chytridiomicosis que, se demostró, está infectando a especies bromelícolas, (Ruano-Fajardo, et al., 2016), sin embargo, en caso de existir esta epidemia, no está afectando a los individuos del piso inferior.

Otra explicación tendría que ver con las condiciones microclimáticas que pueden ser muy diferentes a los 2400 msnm, comparada con las condiciones a 2200 msnm, por ejemplo, un dosel más bajo, árboles con hojas más pequeñas, menor densidad y cobertura del estrato medio, pueden estar afectando la distribución, densidad y tamaño de las bromelias, y las condiciones de menor cobertura arbórea, también puede permitir la entrada de una mayor radiación ultravioleta y dañar las nidadas.

Hay que recordar que estas condiciones ambientales especiales dependen de la presencia de bromelias, y estas dependen de la sombra y el sustrato de los árboles, cuya respuesta esperada al calentamiento global, un desplazamiento hacia pisos más elevados de su distribución altitudinal, sufre un retardo de, al menos, 100 años, sin embargo, ya se están presentando las extinciones locales actualmente.

Un atributo importante para estimar riesgos de extinción, es la longevidad y tiempo generacional (IUCN, 2011); al respecto, Sinsch y Dehling (2017) señalan la falta de conocimiento sobre la longevidad de anuros tropicales, ellos encontraron, aplicando mediciones esqueleto-cronológicas, una longevidad máxima entre ocho especies montañas de ranas del género *Hyperolius*, parecidas en tamaño a *T. prolixodiscus*, de Rwanda, África, de unos tres años. Se puede estimar una longevidad máxima para *T. prolixodiscus* de unos 10 años, pues una especie montana tropical, arborícola y equivalente en tamaño, *Eleutherodactylus coqui*, tiene una edad máxima calculada en el campo, de 6 años, pero el promedio parece ser menor a un año (Maiorana, 2006).

De ser cierta esta conjetura, los individuos adultos morirían antes de tener una reproducción exitosa, pues los dobles hospedadores se desplazarían con un retardo en el tiempo, mucho mayor que la longevidad máxima estimada para estos organismos. Es de considerar, que los números de individuos en VNIII son significativamente más bajos que lo

esperado, pues en un lapso de tiempo de 20 años han desaparecido, cuando se esperaba su presencia en números relativamente abundantes, alrededor del 20% de las bromelias ocupadas. La hipótesis de las nidadas fallidas, parece ser muy factible y la ausencia de individuos adultos revela su desaparición sin reproducción en los últimos 20 años, que no contradice la conjetura de una longevidad máxima de 10 años.

CONCLUSIONES

Puesto que este estudio se realizó en un área no perturbada, y las observaciones fueron significativamente diferentes a lo esperado, se sugiere reclasificar esta especie desde la categoría Preocupación Menor (La Marca, et al. 2004), para la categoría de Vulnerable (VU), pues en la Vertiente Norte, ha sufrido una disminución de más del 30% en 20 años (IUCN, 2001), y las causas parecen persistir en VNIII, aun cuando no son completamente entendidas, se infiere que el calentamiento global es responsable directa o indirectamente.

La disociación del nicho climático, con respecto al hábitat, de una especie móvil, que depende exclusivamente de una especie sésil y de lento crecimiento como *G. mitis*, que, a su vez, depende del sustrato de otras especies sésiles y de lento crecimiento como lo son los árboles, hace a *Tachiramantis prolixodiscus* una especie particularmente sensible a cambios ambientales. Por tanto, un modelaje de nicho climático puede subestimar el grado de amenaza de este tipo de especies.

REFERENCIAS

- Anderson, E. P., Marengo, J. A., Villalba, R., Halloy, S. R. P., Young, B. E., Cordero, D., Gast, F., Jaimes, E., Ruiz Carrascal, D. 2011. Consequences of Climate Change for Ecosystems and Ecosystem Services in the Tropical Andes. 1-22 pp. En S. K Herzog, R. Martínez, P. M. Jorgensen y H. Tiessen (Eds). Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes. Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) y Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE)..
- Benzing, D. H. 1998. Vulnerabilities of tropical forests to Climate Change: The significance of Resident Epiphytes. *Climatic Change* 39: 519–540.

- Blaustein, A. R. y Belden, L. K. 2003. Amphibian defenses against ultraviolet-B radiation. *Evolution & Development*, 5: 89-97.
- Bolaños, F., Castro, F., Cortez, C., De la Riva, I., Grant, T., Hedges, B., Heyer, R., Ibáñez, R., La Marca, E., Lavilla, E., Silvano, D. L., Lötters, S., Parra Olea, G., Reichle, S., Reynolds, R., Rodríguez, L., Santos Barrera, G., Scott, N., Ubeda, C., Veloso, A., Wilkinson, M., Young, B.. 2008. Amphibians of the Neotropical Realm. En Stuart, S.N., Hoffmann, M., Chanson, J.S., Cox, N.A., Berridge, R.J., Ramani, P., Young, B.E. (Eds.). *Threatened Amphibians of the World*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain; IUCN, Gland, Switzerland; and Conservation International, Arlington, Virginia, USA.
- Cahill, A. E., Aiello-Lammens, M. E., Fisher-Reid, M. C., Hua, X., Karanewsky, C.J., Yeong Ryu, H., Sbeglia, G. C., Spagnolo, F., Waldron, J. B., Warsi, O., Wiens, J.J. 2013. How does climate change cause extinction? *Proceedings of The Royal Society Biology* 280: 1-9.
- Chanson, J., Hoffmann, M., Cox, N., Stuart, S. N. 2008. Chapter 4. The State of the World's Amphibians. En Stuart, S.N., Hoffmann, M., Chanson, J.S., Cox, N.A., Berridge, R.J., Ramani, P., and Young, B.E. (Eds.). *Threatened Amphibians of the World*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain; IUCN, Gland, Switzerland; and Conservation International, Arlington, Virginia, USA.
- Chávez, N. 2007. *Introducción a la Investigación Educativa*. 4ta. Edic. Editorial ARS Gráfica, Maracaibo, Venezuela. 355 p.
- Corn, P. S. 2005. Climate Change and Amphibians. *Animal Biodiversity and Conservation* 28: 59-67.
- Cuello, N. L. 1999. Observaciones sobre la Vegetación del Parque Nacional Guaramacal. Pp. 105-117. En: N. Cuello (Ed.). *Parque Nacional Guaramacal*. Fundación Polar. Caracas, Venezuela.
- Cuello, N. L., Barbera, O. 1999. Aspectos Climáticos del Parque Nacional Guaramacal. Pp. 47-49. En: N. Cuello (Ed.). *Parque Nacional Guaramacal*. Fundación Polar. Caracas, Venezuela.
- Davis, M. B. y D. B. Botkin. 1985. Sensitivity of Cool-Temperate Forests and Their Fossil Pollen Record to Rapid Temperature Change. *Quaternary Research* 23, 327-340.

- Duellman, W. E. 1979, The Herpetofauna of the Andes: patterns of distribution, origin, differentiation, and present communities. En Duellman W. E. (Ed.). The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution, and Dispersal. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Monog. 7:371-459.
- Duellman, W. E. 1980. Compresión climática cuaternaria en los Andes: Efectos sobre la especiación. 177-201 pp. En P. J. Salinas (Ed). Zoología Neotropical, Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Duellman, W. E. y Trueb, L. 1994. Biology of Amphibians. McGraw-Hill Book Company, New York.
- Farreras, J. 1995. Las bromelias fitotelmatas como microhábitats de herpetofauna en el Parque Nacional Guaramacal, estado Trujillo, Venezuela. Proyecto de Aplicación de conocimientos para optar al título de Ingenieron en RNR. UNELLEZ-Guanare. 205 pp.
- García-Pérez, J. E. 1999. Herpetofauna del Macizo de Guaramacal. Pp. 123-137. En: N. Cuello (Ed.). Parque Nacional Guaramacal. Fundación Polar. Caracas, Venezuela.
- Heinecke, M. P., Barrio-Amorós, C. L., Hedges, S. B. 2015. Molecular and morphological data support recognition of a new genus of New World direct-developing frog (Anura: Terrarana) from an under-sampled region of South America. Zootaxa 3986 (2): 151–172.
- Hurtado, J. 2008. El proyecto de investigación. Ediciones Girón. Cuarta edición. Venezuela.
- Keith, D. A., Mahony, M., Hines, H., Elith, J., Regan, T. J., Baumgartner, J. B., Hunter, D., Heard, G. W., Mitchell, N. J., Parris, K. M., Penman, T., Scheele, B., Simpson, C. C., Tingley, R., Tracy, C. R., West, M., Akçakaya, H. R. 2014. Detecting Extinction Risk from Climate Change by IUCN Red List Criteria. Conservation Biology, 28: 810-819
- Kelsey, K. C., M. D. Redmond, N. N. Barger y J. C. Neff. 2017. Species, Climate and Landscape Physiography drive Variable Growth Trends in Subalpine Forests. Ecosystems,(En Prensa) DOI: 10.1007/s10021-017-0139-7.
- La Marca, E., Ramirez Pinilla, M. P., Ardila-Robayo, M. C., Rueda, J. V. 2004. *Pristimantis prolixodiscus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004:

- Lasso, E., Ackerman, J. 2013. Nutrient limitation restricts growth and reproductive output in a tropical montane cloud forest bromeliad: Findings from a long-term forest fertilization experiment. *Oecologia* 171: 165-174.
- Lynch, J.D. 1978. A new Eleutherodactylinae frog from the Andes of Northern Colombia. *Copeia*: 17-21.
- Lynch, J.D. 2003. New species of frogs (Eleutherodactylus: Leptodactylidae) from the Cordillera Oriental of Norte de Santander and Santander, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*: 449-460.
- Maiorana, K. 2006. "Eleutherodactylus coqui" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed May 31, 2017 at http://animaldiversity.org/accounts/Eleutherodactylus_coqui/
- Malcolm, J.R., Liu C., Neilson R. P., Hansen L., Hannah, L. 2006. Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology*, 20: 538-548.
- Overpeck, J.T., Rind, D. y Goldberg, R. 1990. Climate-induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature*, 343, 51-53.
- Pachauri, R. K. 2008. The IPCC: Establishing the Evidence 13-19 pp. En E. Zedillo(ed). *Global warming: looking beyond Kyoto*. Center for the Study of Globalization, Yale University. x+239 p.
- Rivero, J.A. 1982. Los Eleutherodactylus (Amphibia, Leptodactylidae) de los Andes Venezolanos. II, Las Especies Subparameras. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*. 42: 57-132.
- Rivero, J. A. 1989. Two Beautiful Bromeliad Frogs from the Andes of Venezuela. *Journal of the Bromeliad Society*. 39: 26-27.
- Ruano-Fajardo, G., Toledo, L.F., Mott, T. 2016. Jumping into a trap: high prevalence of chytrid fungus in the preferred microhabitats of a bromeliad-specialist frog. *Diseases of Aquatic Organisms*, 121: 223–232.
- Salgado-Labouriau, M. L. 1980. Paleoecología de los Páramos Venezolanos. 159-169 pp. En M. Monasterio (Ed.) *Estudios Ecológicos de los Páramos Andinos*, Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

- Salgado – Labouriau, M. L. 1982. Climatic change at the Pleistocene-Holocene boundary. 74-77 pp. En G. T. Prance (Ed.), *Biological Diversification in the Tropics*, Columbia Univ. Press, New York.
- Salgado-Labouriau, M. L. 1986. Late Quaternary paleoecology of Venezuelan high mountains. 202-217. En F. Vuilleumeir & M. Monasterio (Eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford Univ. Press, New York.
- Schneider, S. H. 2008. “Dangerous” Climate Change: Key Vulnerabilities 57-80 pp. En E. Zedillo(ed). *Global warming: looking beyond Kyoto*. Center for the Study of Globalization, Yale University. x+239 p.
- Simpson-Vuilleumeir, B. B. 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science*, 173: 771-78Ú.
- Simpson, B. B. 1979. Quaternary Biogeography of the high montane regions of South America. 157-188 pp. En Duellman W. E. (Ed.). *The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution, and Dispersal*. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., Monog. 7.
- Sinsch U., Dehling J.M. 2017. Tropical anurans mature early and die young: Evidence from eight Afromontane *Hyperolius* species and a meta-analysis. *PLoS ONE* 12(2): e0171666.doi:10.1371/journal.pone.0171666.
- Stuart, S.N., Hoffmann, M., Chanson, J.S., Cox, N.A., Berridge, R.J., Ramani, P., and Young, B.E. (eds.) 2008. *Threatened Amphibians of the World*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain; IUCN, Gland, Switzerland; and Conservation International, Arlington, Virginia, USA.
- Tanner, E. V. J., V. Kapos y W. Franco. 1992. Nitrogen and phosphorus fertilization effects on Venezuelan montane forest trunk growth and litterfall. *Ecology* 73: 78–86.
- UICN. 2001. *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1*. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN. UICN, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido. ii + 33 pp.
- Thomas, C., Cameron, A. Green, R., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C. , Erasmus, B. F. N., Ferreira de Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles. L., Ortega-Huerta, M. A., Peterson, A. T., Phillips, O. L., Williams, S. E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, 427: 145-148.

- Van der Hammen, T. 1972. Historia de la vegetación y el medio ambiente del norte sudamericano. En actas del 1 Congreso Latinoamericano de Botánica, Soc. Botánica de México (Ed). México, 119-134 pp.
- Van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, 1: 3-26.
- Van der Hammen, T. 1982. Paleoecology of tropical South America, 60-66 pp. En G. T. Prance (Ed.), *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia Univ. Press, New York.
- Van der Hammen, T. & A. M. Cleef. 1986, Development of the high andean paramo flora and vegetation, 153-201 pp, En F. Vuilleumeir & M. Monasterio (Eds.), *High altitude tropical biogeography*. Oxford Univ. Press, New York.
- Vuilleumier, F. 1969. Pleistocene speciation on birds living in the High Andes. *Nature*, 223: 1179-1180.
- Vuilleumier, F. 1986, Origins of the tropical avifaunas of the high Andes, 586-622. En F. Vuilleumeir & M. Monasterio (Eds.), *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford Univ. Press, New York.
- Wells, K. D. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. University of Chicago Press, Chicago.
- Zotz, G. 2004. Growth and survival of the early stages of Heteroblastic Bromeliad *Vriesea sanguinolenta*. *Ecotropica* 10: 51–57, 2004.
- Zotz, G. and Bader, M.Y. 2009. Epiphytic Plants in a Changing World-Global: Change Effects on Vascular and Non-Vascular Epiphytes. 147-170 pp. En Lüttge, U., Büdel, B., Beyschlag, W., Francis, D.(Eds.) *Progress in Botany 70*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.