

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

**Anfibios en el Tiempo: Cambios en la Distribución y Composición
de Comunidades en los Andes noroccidentales de Ecuador**

Alanis Valentina García Zambrano

Biología

Trabajo de fin de carrera presentado como requisito
para la obtención del título de
Bióloga

Quito, 7 de mayo de 2025

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

HOJA DE CALIFICACIÓN DE TRABAJO DE FIN DE CARRERA

**Anfibios en el Tiempo: Cambios en la Distribución y Composición de
Comunidades en los Andes noroccidentales de Ecuador**

Alanis Valentina García Zambrano

Nombre del profesor, Título académico

Juan Manuel Guayasamín, PhD-

Quito, 7 de mayo de 2025

© DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído todas las Políticas y Manuales de la Universidad San Francisco de Quito USFQ, incluyendo la Política de Propiedad Intelectual USFQ, y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo quedan sujetos a lo dispuesto en esas Políticas.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en la Ley Orgánica de Educación Superior del Ecuador.

Nombres y apellidos: Alanis Valentina García Zambrano

Código: 00211019

Cédula de identidad: 1312867516

Lugar y fecha: Quito, 7 de mayo de 2025

ACLARACIÓN PARA PUBLICACIÓN

Nota: El presente trabajo, en su totalidad o cualquiera de sus partes, no debe ser considerado como una publicación, incluso a pesar de estar disponible sin restricciones a través de un repositorio institucional. Esta declaración se alinea con las prácticas y recomendaciones presentadas por el Committee on Publication Ethics COPE descritas por Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing, disponible en <http://bit.ly/COPETheses>.

UNPUBLISHED DOCUMENT

Note: The following capstone project is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this project – in whole or in part – should not be considered a publication. This statement follows the recommendations presented by the Committee on Publication Ethics COPE described by Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing available on <http://bit.ly/COPETheses>.

RESUMEN

Los Andes del noroccidente del Ecuador, con sus ecosistemas de bosque nublado y páramo, albergan una gran cantidad de especies de anfibios que se encuentran amenazadas, por ello, este estudio analiza los cambios temporales en la distribución y composición de comunidades de anfibios en las parroquias de Mindo, Nono y Nanegalito, dentro de la Reserva de Biósfera Chocó Andino, Ecuador. Mediante el análisis de datos provenientes de cinco bases de datos, que abarcan desde 1905 hasta 2024, esta investigación ofrece información sobre la riqueza de especies y los patrones de distribución a lo largo de cuatro períodos definidos: 1905–1959, 1960–1989, 1990–2009 y 2010–2024. Los resultados muestran un aumento notable en la riqueza de especies de anfibios a partir de mediados de la década de 1970, con un incremento sostenido en las últimas décadas, probablemente influenciado por los avances en la investigación, la tecnología y el acceso a áreas previamente inexploradas.

Por medio de pruebas binomiales entre periodos se identificó una tendencia en el desplazamiento de los anfibios hacia altitudes mayores, lo que sugiere una respuesta a diferentes variables que se hipotetiza son el cambio climático, fragmentación del hábitat o enfermedades emergentes. Además, se resalta la ausencia de registros recientes de 14 especies catalogadas en categoría de peligro crítico. Los hallazgos subrayan la necesidad de realizar más estudios sobre la medida de afectación de las variables propuestas y la capacidad innata de dispersión de los anfibios en un ecosistema de montaña como los Andes del noroccidente de Pichincha, Ecuador. Este trabajo establece una base crucial para futuras evaluaciones de biodiversidad y la planificación de la conservación en una de las regiones más biodiversas del mundo.

Palabras clave: especies amenazadas, bosque nublado, páramo, biodiversidad, Reserva de Biósfera Chocó Andino.

ABSTRACT

The northwestern Andes of Ecuador, with their cloud forest and páramo ecosystems, are home to a large number of amphibian species that are currently threatened. This study analyzes the temporal changes in the distribution and composition of amphibian communities in the parishes of Mindo, Nono, and Nanegalito, within the Chocó Andino Biosphere Reserve, Ecuador. By analyzing data from five databases spanning from 1905 to 2024, this research provides information on species richness and distribution patterns over four defined periods: 1905–1959, 1960–1989, 1990–2009, and 2010–2024. The results show a significant increase in amphibian species richness starting in the mid-1970s, with a steady rise in the last few decades, likely influenced by advancements in research, technology, and access to previously unexplored areas.

Through binomial tests between periods, a trend of amphibians shifting to higher altitudes was identified, suggesting a response to various variables, which are hypothesized to include climate change, habitat fragmentation, or emerging diseases. Furthermore, the absence of recent records of 14 species listed as critically endangered is highlighted. The findings emphasize the need for further studies on the impact of the proposed variables and the innate dispersal capacity of amphibians in a mountain ecosystem such as the northwestern Andes of Pichincha, Ecuador. This work establishes a crucial foundation for future biodiversity assessments and conservation planning in one of the most biodiverse regions in the world.

Keywords: threatened species, cloud forest, páramo, biodiversity, Chocó Andino Biosphere Reserve.

TABLA DE CONTENIDO

Introducción	10
Metodología	14
Área de Estudio	14
Fuente de datos históricos.....	15
Definición de periodos para análisis.....	15
Análisis de Datos	16
Análisis de cambios en la comunidad de anfibios en el área de estudio.....	16
Análisis de cambio en la distribución de especies de anfibios en el área de estudio.....	17
Especies sin registros recientes	17
Resultados	17
Cambios en la composición	18
Cambios en la distribución altitudinal	8
Desaparición de especies.....	11
Discusión.....	13
Composición de anfibios	13
Especies comunes	15
Cambios temporales en la distribución altitudinal	17
Especies con declinaciones en el tiempo	18
Conclusiones.....	20
Referencias Bibliográficas	21

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa del área de estudio en las parroquias de Mindo, Nono y Nanegalito, provincia de Pichincha, Ecuador.....	14
Figura 2. Riqueza de especies de anfibios por año en el noroccidente de Pichincha, Ecuador (registros disponibles entre 1905 y 2024).....	18
Figura 3.- Proporción de órdenes de la clase Amphibia a lo largo del tiempo en el noroccidente de Pichincha	19
Figura 4.- Representación de las familias de anuros por periodo a lo largo del tiempo en el área de estudio en el noroccidente de Pichincha.....	20
Figura 5. Número de especies de anfibios registradas en tres parroquias al noroccidente de Pichincha, con registros entre 1905 y 2024.	21
Figura 6. Número de registros por especies de anfibios en la parroquia de Mindo (1905-2024)	4
Figura 7. Número de registros por especies de anfibios en la parroquia de Nono (1904-2024)4	
Figura 8. Número de registros por especies de anfibios en la localidad de Nanegalito (1905-2024)	5
Figura 9. Frecuencia de las 10 especies de anfibios más comunes reportadas en Mindo, Nono y Nanegalito entre 1905 y 2024.....	6
Figura 10. Curvas de rarefacción y extrapolación de la diversidad de especies de anfibios en Mindo, Nanegalito y Nono.	7
Figura 11. Número de especies nuevas de anfibios que aparecen en cada periodo en el área de estudio.....	8
Figura 12. Distribución de altitudes por especie en los diferentes periodos en el área de estudio al noroccidente de Pichincha.....	10

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Resultados de la Prueba Binomial para el Cambio de Altitud de Especies en Diferentes Periodos.....	9
Tabla 2. Especies en categoría de Peligro Crítico y Posiblemente Extinta con su último año de registro en las parroquias de Mindo, Nono y Nanegalito.	11
Tabla 3. Especies en categoría de Peligro Crítico con su último año de registro en las parroquias de Mindo, Nono y Nanegalito.....	12

INTRODUCCIÓN

La biodiversidad global enfrenta una crisis sin precedentes debido a la pérdida de hábitat, la introducción de especies exóticas, enfermedades emergentes, la sobreexplotación de recursos, la contaminación y el cambio climático (Daszak et al., 2001; Pérez-García, 2020). Se estima que hasta un millón de especies están en riesgo de extinción (Tollefson, 2019); entre los grupos más vulnerables se encuentran los anfibios, con un 41% de sus especies amenazadas (Luedtke et al., 2023).

Los anfibios, al tener una estrecha relación con ambientes terrestres y acuáticos, son particularmente vulnerables a alteraciones del hábitat, pero también a nuevas amenazas como las enfermedades emergentes, introducción de especies invasivas y al cambio climático (Lips, 2016). Las causas del declive de los anfibios son diversas. Una de las principales es la transformación y fragmentación de sus hábitats (Catenazzi, 2015; Hamer et al., 2021; Zaffaroni-Caorsi et al., 2023). Estos cambios interrumpen procesos ecológicos claves, como la dispersión, el flujo genético y la supervivencia de las especies (Matos et al., 2019; Tan et al., 2023; Watts et al., 2015). A nivel global, entre 2000 y 2015 se perdió una cantidad significativa de bosques nativos, afectando gravemente a especies con rangos de distribución restringidos (Bonetti & Wiens, 2014; Kearney et al., 2018; Pardini et al., 2018). En el Neotrópico, esta pérdida de hábitat está impulsada por la agricultura, la ganadería, la minería, la explotación forestal y otras actividades extractivas, que a menudo están asociadas con la accesibilidad a estos ecosistemas, por medio de la presencia de carreteras o cuerpos de agua (Fagua et al., 2019; Lessmann et al., 2019).

Dentro de la degradación del hábitat, la reducción de la cobertura vegetal altera las condiciones micro climáticas esenciales para los anfibios. La vegetación no solo proporciona refugio y sitios de reproducción, sino que también regula la humedad y la temperatura del

suelo, factores críticos para la supervivencia de estos organismos debido a su piel altamente permeable y su dependencia de ambientes húmedos (Akat Çömden et al., 2023; Burrow & Maerz, 2022; Haggerty et al., 2019; Pilliod et al., 2022). Además, la disminución de la cobertura vegetal puede aumentar la exposición de los anfibios a depredadores y enfermedades (C. G. Becker & Zamudio, 2011; Holgerson et al., 2019), que, en conjunto con los cambios en la precipitación y la temperatura, comprometen sus tasas de supervivencia y éxito reproductivo (Almeida-Gomes & Rocha, 2015; Anunciação et al., 2023; Zheng et al., 2021).

Las enfermedades emergentes representan otra de las principales amenazas para los anfibios, con la quitridiomycosis destacándose por su alto impacto y amplia distribución (Li et al., 2021). Esta enfermedad es causada por el hongo patógeno *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd), que depende de ambientes acuáticos para su desarrollo y afecta la piel de los anfibios, comprometiendo su supervivencia (Berger et al., 1998). Bd ha sido responsable del declive de más de 500 especies en todo el mundo, siendo responsable de extinciones y declives poblacionales catastróficos (La Marca et al., 2005; Lips et al., 2006; Scheele et al., 2019). A diferencia de otros factores relacionados a la crisis de la biodiversidad, las enfermedades pueden producir drásticas reducciones poblacionales e incluso extinciones en muy poco tiempo (Lips et al., 2006).

Relacionado a los brotes de enfermedades se encuentra el cambio climático (Alan Pounds et al., 2006). El aumento de las temperaturas, los cambios en los patrones de precipitación y los períodos prolongados de sequía pueden modificar las condiciones de los hábitats, haciendo que áreas previamente habitables para los anfibios dejen de serlo y provocando la reducción, el desplazamiento o la expansión de su rango de distribución (Schivo et al., 2019; Sopniewski et al., 2022). Asimismo, estos cambios pueden forzar a las especies a desplazarse hacia mayores altitudes o latitudes en busca de hábitats más favorables (Navas, 2006; Sillero, 2021; Tiberti et al., 2021). Estas variaciones en la distribución afectan la

estructura de las comunidades anfibias y comprometen su capacidad de adaptación, especialmente en especies con rangos geográficos limitados y baja capacidad de dispersión, lo que intensifica el riesgo de declive poblacional y, en algunos casos, de extinción (Inman et al., 2023; Pittman et al., 2014; Souza et al., 2023).

Los factores mencionados han tendido distintos efectos en las comunidades de anfibios. Algunos de las especies más afectadas se encuentran en sistemas montañosos (Bustamante et al., 2005; La Marca et al., 2005; Luedtke et al., 2023; Scheele et al., 2019; Vega-Yáñez et al., 2024), en donde, muchas veces, es difícil discernir cuales son las variables principales responsables de las declinaciones por la carencia de monitoreos y de análisis temporales dirigidos a estos ecosistemas.

Ecuador es el país con la mayor abundancia de especies de anfibios por unidad de área a nivel mundial, con 661 especies descritas (Frost, 2024). En este país, los anfibios enfrentan amenazas crecientes debido a los altos niveles de pérdida de hábitat y deforestación principalmente asociados a la extracción minera y petrolera, la expansión agrícola y la ganadería, así como también por el impacto de enfermedades como la quitridiomicosis (Agudelo-Hz et al., 2019; Ortega-Andrade et al., 2021; Riascos-Flores et al., 2024; Roy et al., 2018; Scheele et al., 2019). Desde la perspectiva de cuantificar el grado de cambio en las comunidades de Ecuador, se han realizado muy pocos estudios (Bustamante et al., 2005; Veintimilla et al., 2012; Yáñez-Muñoz et al., 2010) y únicamente se cuentan con información muy general en relación a especies que ahora están en peligro de extinción (Guayasamin et al., 2020; Ortega-Andrade et al., 2021).

Teniendo en cuenta la compleja interacción de factores que pueden influir en la distribución de los anfibios, es fundamental establecer una base de conocimiento sobre la composición de sus comunidades a lo largo del tiempo. En particular, los Andes Tropicales representan una región de alta importancia biológica debido a su complejidad topográfica, que

limitan la dispersión de las especies y, a su vez, favorecen una alta diversidad de anfibios (Cabrera et al., 2019; De Meyer et al., 2022; Graves, 1988; Guayasamin et al., 2020; Hutter et al., 2013; Lynch & Duellman, 1997a; Sun et al., 2021; Wilson & Rhemtulla, 2018).

Por ello, este estudio tiene como objetivo analizar los cambios en la composición y distribución altitudinal de especies de anfibios en los Andes. Entre las múltiples comunidades de anfibios a analizar, hemos seleccionado un área que ha sido visitada por científicos desde la década de 1905s, y que actualmente corresponden a las parroquias de Mindo, Nono y Nanegalito, en el noroccidente de Pichincha y dentro de la Reserva de Biósfera Chocó Andino. Este análisis de registros históricos permitirá sentar las bases sobre los cambios que han ocurrido en la zona, facilitando futuros estudios y proporcionando información clave para la toma de decisiones en conservación.

Fuente de datos históricos

Se realizó una búsqueda de información en cinco bases de datos oficiales en formato DarwinCore: el Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ), la Colección de Herpetología del Instituto Nacional de Biodiversidad (DHMECN-INABIO, antes Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales), el Global Biodiversity Information Facility (GBIF), el Museo de Zoología de la Universidad Tecnológica Indoamérica (MZUTI), y del Centro Jambatu de Investigación y Conservación de Anfibios (CJ). Se obtuvieron datos específicos del área de estudio mediante la búsqueda de registros de la clase Amphibia en la provincia de Pichincha.

Con el área de estudio delimitada en ArcGIS Pro 3.4, se filtraron los registros cuyas coordenadas estuvieran dentro de los límites establecidos. Posteriormente, se realizó una depuración de la base de datos unificada, actualizando la taxonomía con base en Frost, 2024 y eliminando registros duplicados, sin coordenadas o sin fecha de colección (Schivo et al., 2019).

Para los análisis de composición de especies, se utilizaron todos los registros. Sin embargo, para los análisis relacionados con periodos, solo se utilizaron los registros del orden Anura, debido a amplia disponibilidad de datos que se tenía para este orden. A todos los registros dentro del área de estudio se les estimó la altitud utilizando una capa de altitud y las coordenadas geográficas. Esto permitió asignar altitudes a 34 especies que no contaban con información de altura, pero sí disponían de las coordenadas.

Definición de periodos para análisis

Para evaluar los cambios en la comunidad a lo largo del tiempo y los cambios altitudinales de las especies, los registros de presencia fueron organizados en periodos siguiendo los criterios establecidos por (Palacio et al., 2020; Pearson et al., 2010) lo que permitió definir cuatro periodos: (1) 1905–1959, que establece la base de los primeros

registros; (2) 1960–1989; (3) 1990–2009, que se caracterizan por la apertura de carreteras en el área de estudio; y (4) 2010–2024, que delimita el periodo actual. Esta clasificación temporal permite analizar tendencias en la composición de especies y busca reducir el sesgo derivado de variaciones en el esfuerzo de muestreo.

Análisis de Datos

Para todos los análisis bioestadísticos se utilizó el software R (RStudio 2024.12.1+563 para Windows)

Análisis de cambios en la comunidad de anfibios en el área de estudio

Para determinar la riqueza de especies a lo largo de los años y analizar la distribución de familias por orden de la clase Amphibia, así como el número de especies por parroquia y por periodo, se utilizaron los paquetes dplyr (Wickham et al., 2019) y tidyr (Wickham et al., 2019) para la manipulación de datos, y ggplot2 (Wickham, 2016) para la visualización. Para calcular la cantidad de especies por periodo, se extrajo el año de la fecha de colección y se asignó cada especie a su intervalo correspondiente, considerando solo su primera aparición para evitar duplicados en periodos posteriores.

Para los cálculos de rarefacción y extrapolación de la riqueza de especies en las localidades de Mindo, Nono y Nanegalito, se emplearon los paquetes tidyverse (Wickham et al., 2019) para la manipulación de datos, writexl (Ooms, 2017) para la exportación de archivos, iNEXT (Hsieh et al., 2016) para la estimación de la riqueza y ggplot2 (Wickham, 2016) para la visualización de resultados.

Los datos se organizaron como vectores de abundancia por especie para cada una de las parroquias (Mindo, Nono y Nanegalito), a partir de un conteo total de individuos registrados por especie. Se realizaron análisis de rarefacción e interpolación/extrapolación con el parámetro de diversidad $q = 0$, correspondiente a la riqueza de especies sin ponderar por

abundancia relativa, estimando así la riqueza acumulada en función del número de individuos muestreados, y generando curvas de acumulación comparables entre sitios. El análisis se realizó sin establecer un límite fijo de extrapolación (endpoint), permitiendo que el modelo estime automáticamente basado en el tamaño de muestra observado.

Análisis de cambio en la distribución de especies de anfibios en el área de estudio

Se aplicó una prueba binomial para evaluar los cambios en la altitud de distribución de las especies, siguiendo la metodología de (Bustamante et al., 2005), haciendo tres pruebas comparando el periodo actual (2010-2024) con los otros 3 periodos, hipotetizando que las especies de anfibios estaban cambiando su distribución a mayores altitudes. Se excluyeron los registros sin datos de altitud o fecha de colección, conforme a criterios de depuración previamente definidos.

Para cada comparativa entre periodos, se aplicó la prueba binomial con un nivel de significancia de 0.05. El análisis fue realizado utilizando el software R (RStudio 2024.12.1+563 para Windows) con el paquete stats (R Core Team, 2025). Para ver el patrón presentado en las pruebas binomiales, las especies con registros en los cuatro periodos fueron analizadas para ver sus cambios altitudinales en cada periodo, visualizando su patrón de distribución altitudinal mediante gráficos de barras utilizando el paquete ggplot2 (Wickham, 2016).

Especies sin registros recientes

De la base de datos y por medio de R de base (R Core Team, 2025) se extrajo el año donde se dio el último registro de cada especie, y se le asignaron a todas las especies la categoría de amenaza a la que pertenecía (IUCN, 2025; Ortega-Andrade et al., 2021).

RESULTADOS

En total, se registraron 3081 individuos de anfibios pertenecientes a 12 familias y 104 especies en el área de estudio. Los datos fueron analizados en función de la composición de especies y distribución altitudinal. Para los análisis por períodos, tres especies no contaban con registro de fecha, por lo que en estos análisis se incluyeron 101 especies.

Cambios en la composición

La riqueza de especies de anfibios en el área de estudio presentó variaciones a lo largo del tiempo (Figura 2). Antes de 1975, los registros fueron esporádicos y con baja riqueza, generalmente por debajo de 10 especies por año. Sin embargo, en 1975 se observó un pico de 30 especies, seguido por una reducción en los años siguientes. A partir de 1990, los registros comenzaron a aumentar progresivamente, con valores relativamente altos (≥ 20 especies por año) registrados a partir de 2006. El valor máximo se alcanzó en 2011, con 37 especies, seguido de fluctuaciones entre 11 y 33 especies por año hasta 2024.

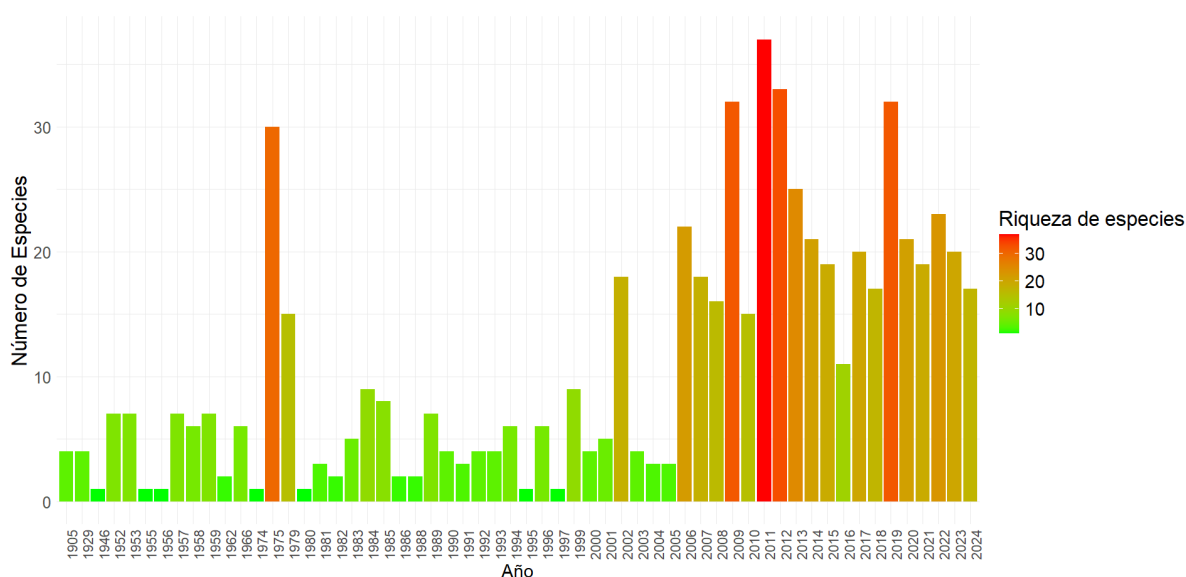


Figura 2. Riqueza de especies de anfibios por año en el noroccidente de Pichincha, Ecuador (registros disponibles entre 1905 y 2024)

La distribución de las especies dentro de los tres órdenes de la clase Amphibia muestra una clara predominancia del orden Anura, con un total de 96 especies registradas. En contraste, los órdenes Gymnophiona y Caudata están representados por una menor cantidad de especies, con solo cuatro y una especie respectivamente, destacando una marcada diferencia en la diversidad de estos grupos dentro del área de estudio (Figura 3).

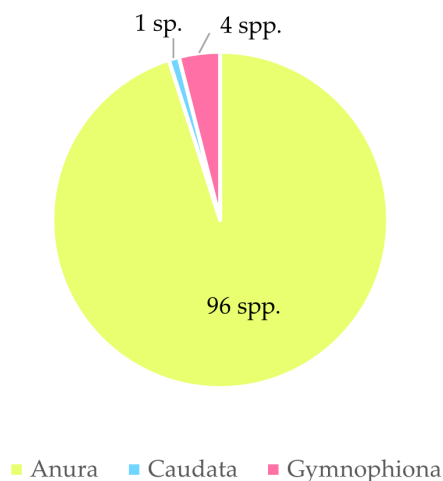


Figura 3.- Proporción de órdenes de la clase Amphibia a lo largo del tiempo en el noroccidente de Pichincha

La representación de las diferentes familias dentro del orden Anura muestra variaciones a lo largo del tiempo (Figura 4). A medida que avanzan los periodos, las familias Strabomantidae, Centrolenidae, Hylidae y Craugastoridae experimentan un aumento en su número de especies, destacando Strabomantidae como la familia más representativa en términos de diversidad. Por otro lado, las familias Dendrobatidae, Leptodactylidae y Ranidae mantienen una representación relativamente constante. En contraste, las familias Hemiphractidae y Bufonidae presentan una disminución en su número de especies a lo largo del tiempo. Este patrón refleja cambios en la composición y diversidad de las familias de anuros en la región de estudio.

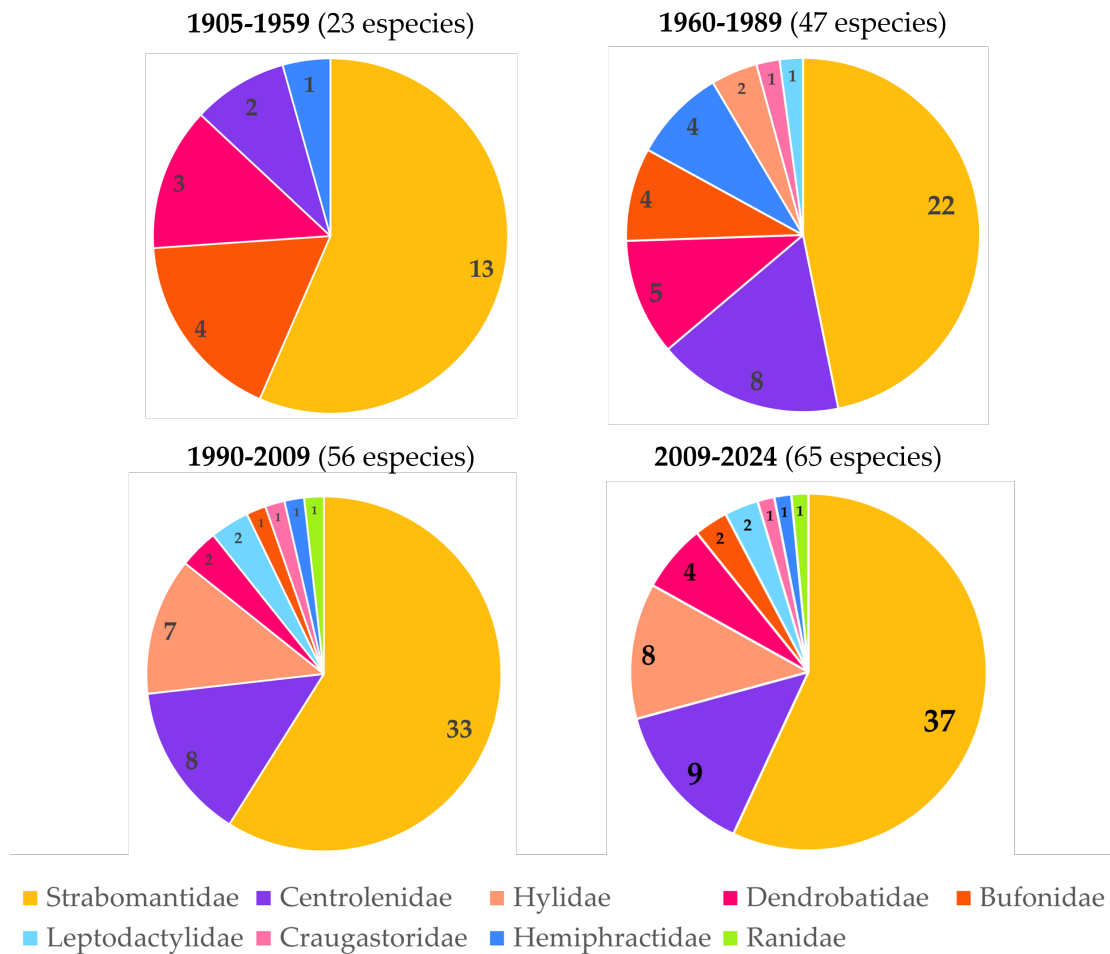


Figura 4.- Representación de las familias de anuros por periodo a lo largo del tiempo en el área de estudio en el noroccidente de Pichincha

En cuanto a la riqueza de especies, esta varió entre las tres localidades estudiadas (Figura 5). Mindo presentó el mayor número de especies registradas que fue 86 especies, seguido de Nono con 47 especies, mientras que Nanegalito tuvo la menor riqueza con 43 especies.

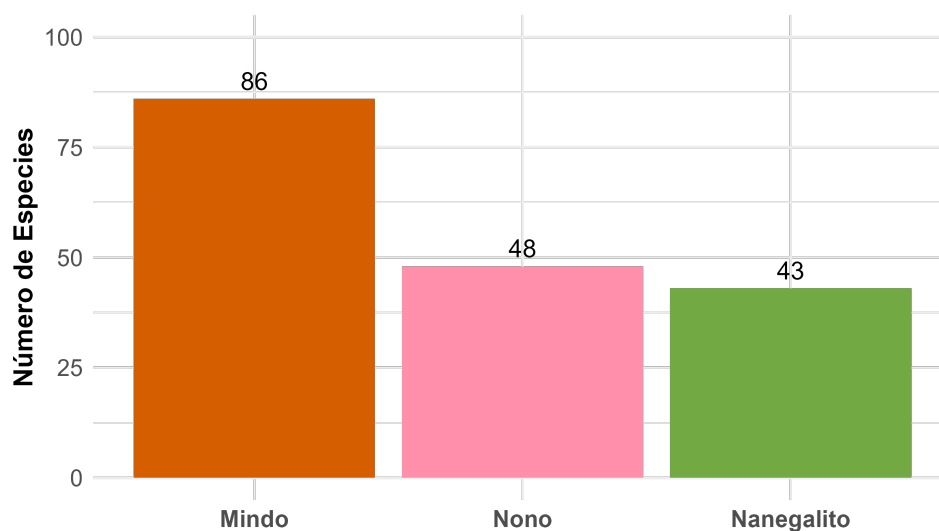


Figura 5. Número de especies de anfibios registradas en tres parroquias al noroccidente de Pichincha, con registros entre 1905 y 2024.

Como se mostró en la Figura 5, Mindo es la localidad con mayor riqueza de especies de anfibios. Sin embargo, la frecuencia con la que cada especie ha sido documentada varía considerablemente dentro de la localidad (Figura 6).

En Mindo, las especies con mayor número de registros incluyen *Prisitimantis achatinus*, *Dendropsophus carnifex*, *Epipedobates espinosai*, *Boana pellucens* y *Pristimantis w-nigrum*, todas con más de 100 registros. En contraste, varias especies han sido registradas solo una o pocas veces, lo que podría estar relacionado con su endemismo, rareza, o con un menor esfuerzo de muestreo en hábitats específicos.

La distribución de registros sugiere que, si bien algunas especies son dominantes en los muestreos, la comunidad de anfibios en Mindo está compuesta por una gran cantidad de especies.

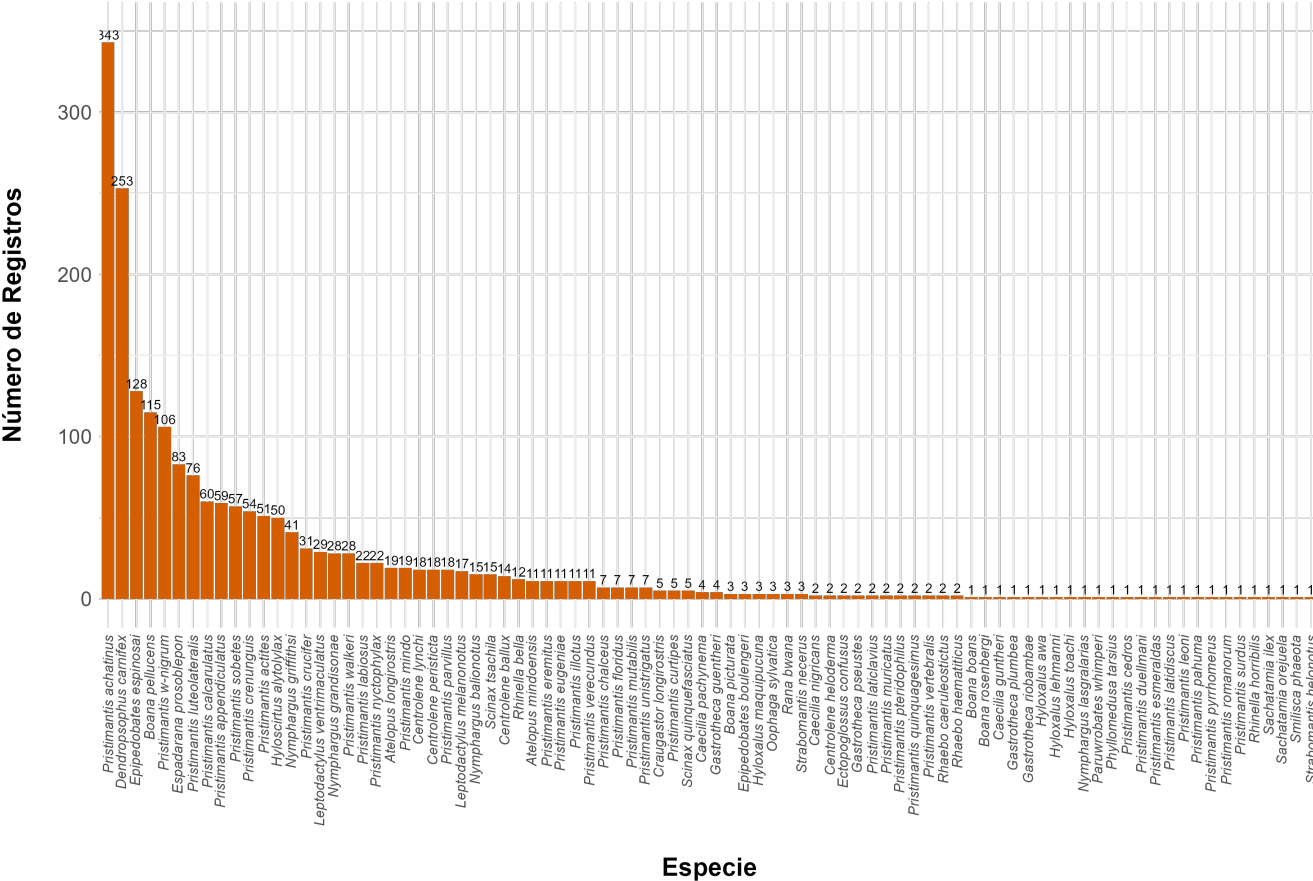


Figura 6. Número de registros por especies de anfibios en la parroquia de Mindo (1905-2024)

Con 48 especies, situándose entre Mindo y Nanegalito en términos de diversidad de anfibios, la frecuencia con la que cada especie ha sido registrada en Nono presenta variaciones dentro de la localidad (Figura 7).

Las especies con mayor número de registros en Nono incluyen *Pristimantis w-nigrum* con 155 registros, *Pristimantis leoni* con 71 registros y *Pristimantis calcarulatus* con 68 registros. En contraste, 11 especies han sido registradas solo una vez, lo que podría estar relacionado con su rareza o con un menor esfuerzo de muestreo en hábitats específicos.

Siguiendo un patrón similar al observado en Mindo, con unas pocas especies dominantes en los muestreos, Nono presenta 34 especies tienen menos de 10 registros, lo que indica una alta proporción de especies con baja frecuencia de observación.

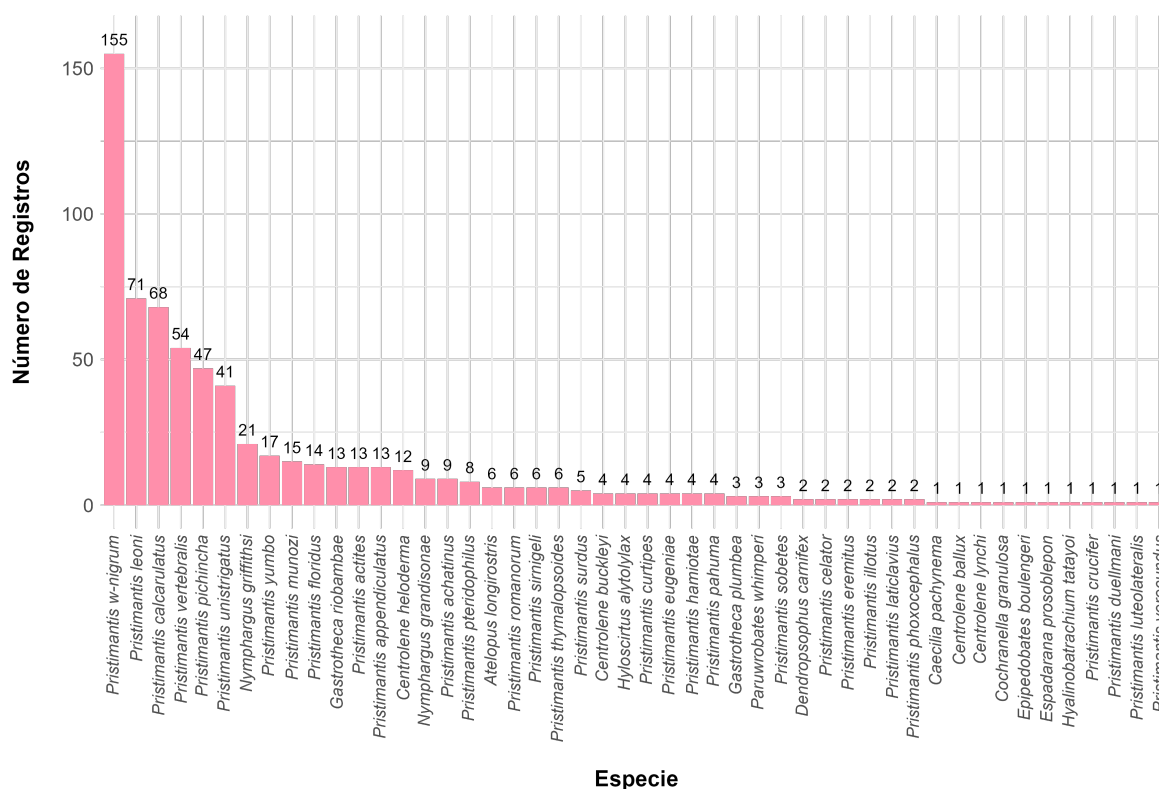


Figura 7. Número de registros por especies de anfibios en la parroquia de Nono (1904-2024)

Con 43 especies, Nanegalito es la parroquia con la menor riqueza de especies de anfibios registradas. Sin embargo, al igual que en Mindo, la frecuencia con la que cada especie ha sido documentada varía dentro de la localidad (Figura 8).

En Nanegalito, algunas especies presentan un alto número de registros, mientras que otras han sido documentadas solo en unas pocas ocasiones. Las especies con mayor número de registros incluyen *Nymphargus griffithsi* con 62 registros, *Pristimantis calcarulatus* con 60 registros y *Pristimantis w-nigrum* con 59 registros. En contraste, 34 especies de las 43 (Figura 8) tienen menos de 10 registros.

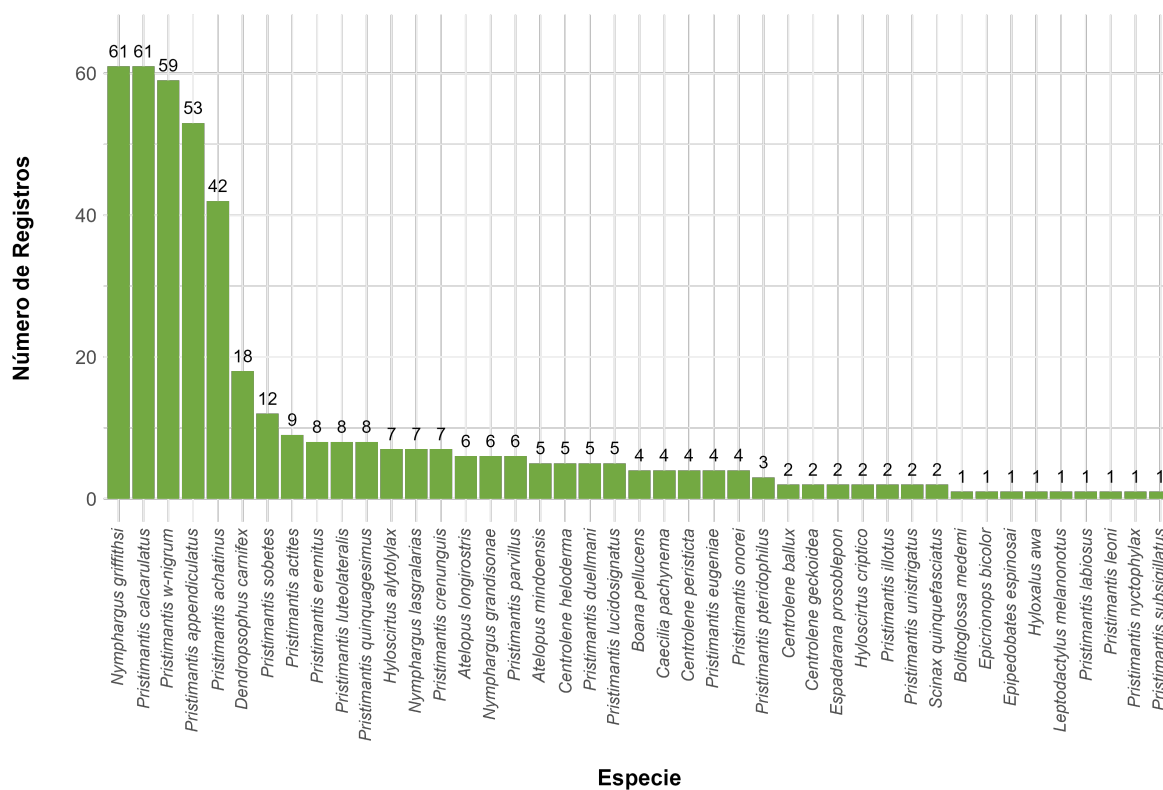


Figura 8. Número de registros por especies de anfibios en la localidad de Nanegalito (1905-2024)

Dentro del conjunto de datos que abarca Mindo, Nono y Nanegalito, se identificaron 10 especies con el mayor número de registros, lo que indica que son las más comúnmente detectadas en el área de estudio (Figura 9). La especie más registrada fue *Pristimantis*

achatinus con 394 registros, seguida de *Pristimantis w-nigrum* con 320 registros y *Dendropsophus carnifex* con 273 registros.

Otras especies como *Espadarana prosoblepon* (86 registros) y *Pristimantis luteolateralis* (85 registros) también estuvieron entre las más registradas, aunque con menor frecuencia en comparación con las primeras.

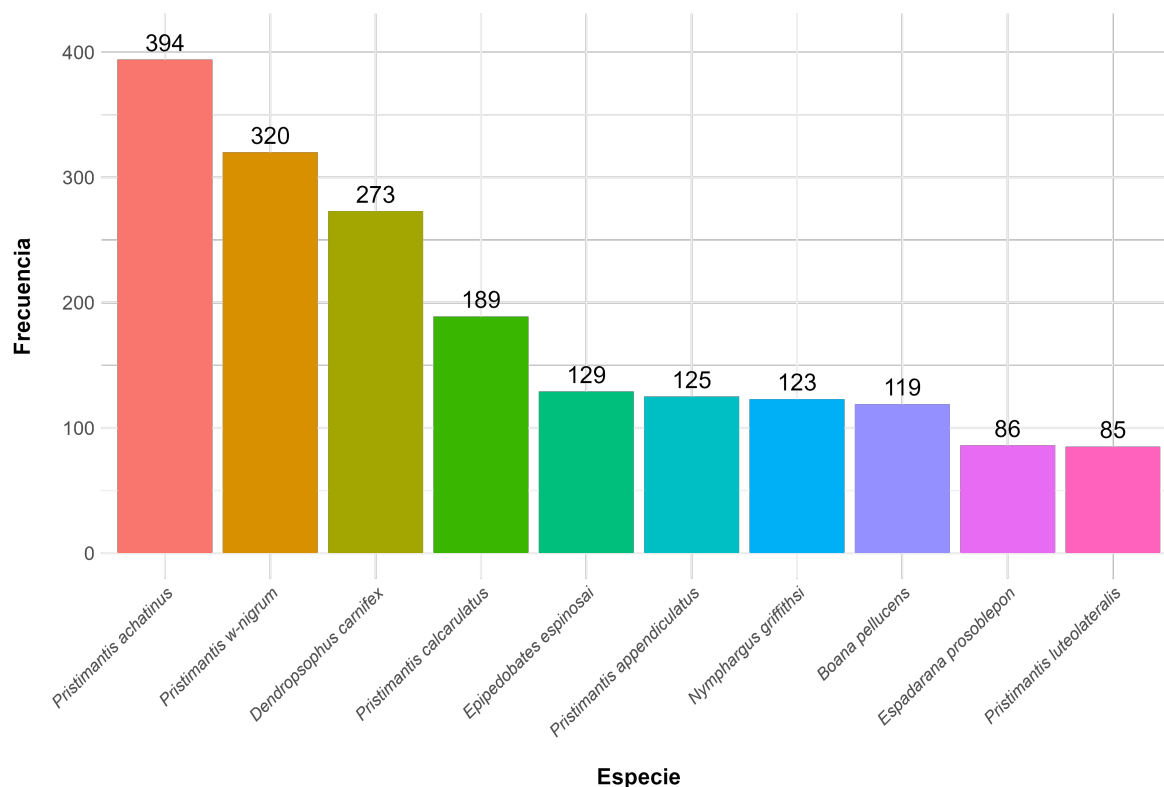


Figura 9. Frecuencia de las 10 especies de anfibios más comunes reportadas en Mindo, Nono y Nanegalito entre 1905 y 2024.

Las curvas de rarefacción y extrapolación muestran diferencias en la riqueza de anfibios entre las localidades estudiadas (Figura 10). Mindo presenta la mayor riqueza de especies, seguida de Nono, mientras que Nanegalito muestra la menor riqueza. A medida que aumenta el número de individuos muestreados, las curvas sugieren que la riqueza de especies aún no ha alcanzado una asíntota, lo que indica que a un mayor esfuerzo de muestreo se podría registrar más especies en todas las localidades.

La extrapolación predice que, si el esfuerzo de muestreo continuara, Mindo seguiría teniendo la mayor riqueza de especies, con una estimación superior a 90 especies de anfibios. Nanegalito y Nono también muestran una tendencia de incremento, pero con menor riqueza en comparación con Mindo.

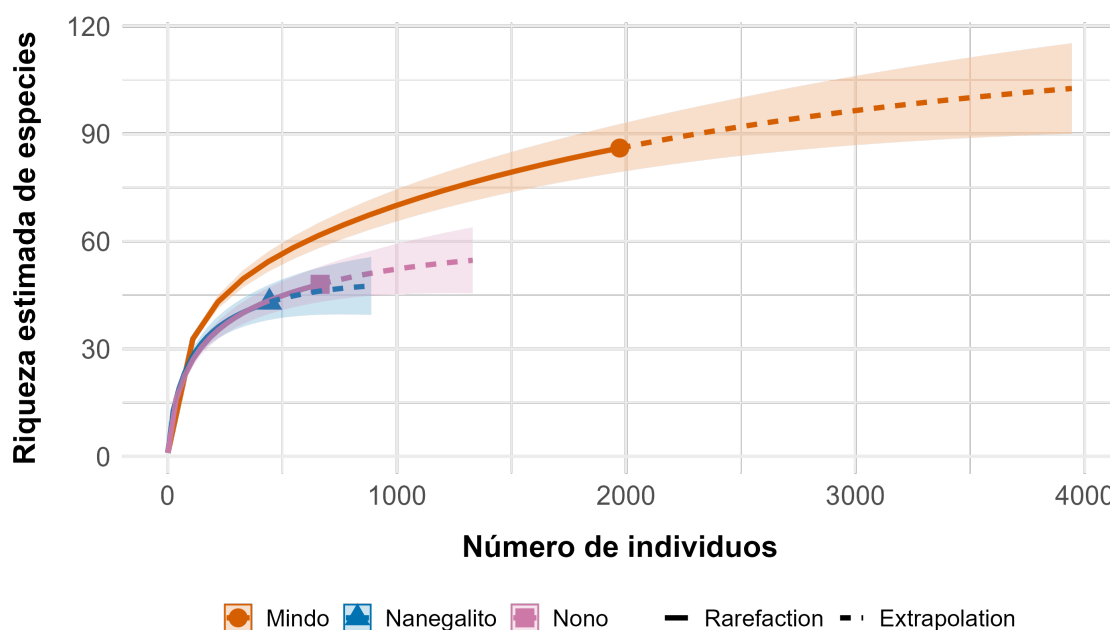


Figura 10. Curvas de rarefacción y extrapolación de la diversidad de especies de anfibios en Mindo, Nanegalito y Nono.

El número de especies nuevas registradas varió a lo largo del tiempo, mostrando un patrón fluctuante entre los diferentes periodos analizados (Figura 11). El intervalo con mayor cantidad de especies nuevas documentadas fue 1960-1989, con 33 especies registradas. En el periodo anterior (1905-1959), se reportaron 23 especies nuevas, mientras que entre 1990-2009 se identificaron 28 especies.

En el intervalo más reciente (2010-2024), se observa una disminución en el número de especies nuevas registradas, con 17 especies documentadas.

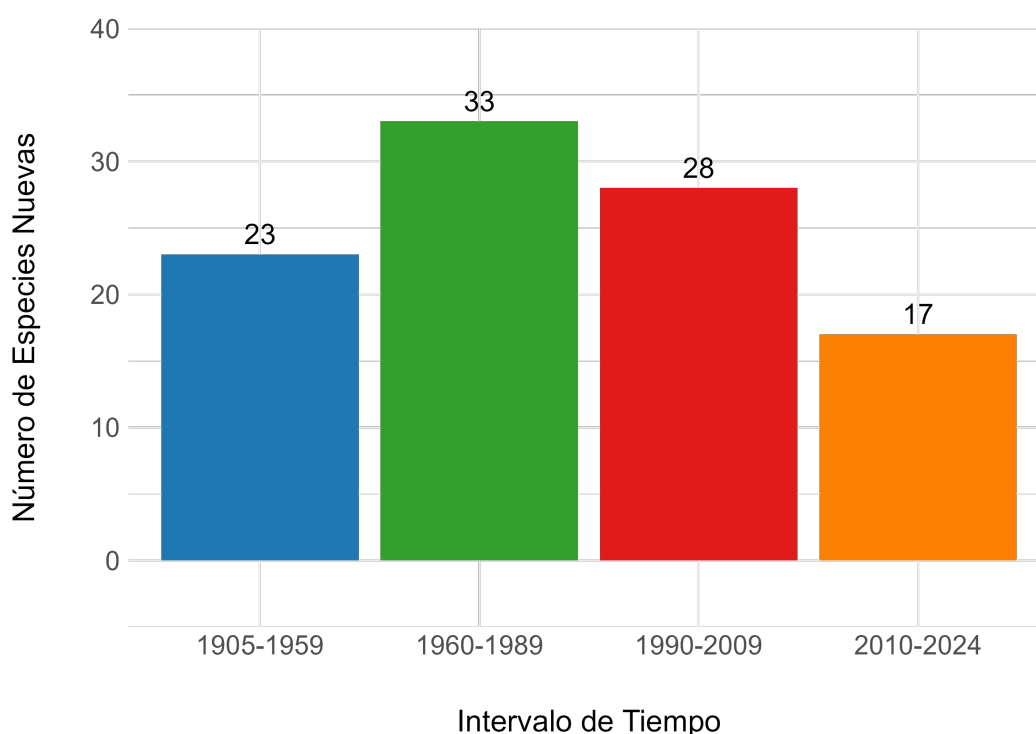


Figura 11. Número de especies nuevas de anfibios que aparecen en cada periodo en el área de estudio.

Cambios en la distribución altitudinal

Se realizó una prueba binomial entre periodos para evaluar si las especies han cambiado significativamente su altitud entre los períodos definidos (Tabla 1). En la comparación entre 1905-1959 y 1960-1989, 11 de 16 especies aumentaron su altitud media (68.75%). En la segunda comparación (1960-1989 vs. 1990-2009), 17 de 27 especies mostraron un aumento (62.96%). En la comparación de los periodos 1990-2009 vs. 2010-2024, 38 de 49 especies aumentaron su altitud (57.14%). Estos resultados sugieren que hay una tendencia general al aumento de altitud. Finalmente se hizo una prueba binomial para comparar el primer período (1905-1959) y el tercer período (1990-2009), en la que se analizó un total de 13 especies. De estas, 11 especies mostraron un incremento en su distribución altitudinal.

Tabla 1. Resultados de la Prueba Binomial para el Cambio de Altitud de Especies en Diferentes Periodos

<i>Periodos comparados</i>	<i>Subieron</i>	<i>Total</i>	<i>% Subieron</i>	<i>Valor p</i>
P1 VS P4	13	14	92.86%	0.0009
P2 VS P4	24	27	88.89%	0.000025
P3 VS P4	34	49	69.39%	0.0047

Los resultados de las pruebas binomiales (Tabla 1) indican que, en todos los periodos comparados, el valor p es significativamente bajo, lo que sugiere que los cambios observados en la distribución altitudinal de las especies en los Andes del noroccidente de Pichincha son estadísticamente relevantes. Estos resultados refuerzan la hipótesis de que, a lo largo del tiempo, las especies tienden a desplazarse hacia altitudes superiores, lo que podría estar relacionado con algunos factores que pueden estar influenciando este patrón.

Esta tendencia es visualmente evidenciada en la Figura 12, donde cada línea representa un color y un punto representa que la altura máxima y mínima registrada para ese periodo es la misma. Se observa cómo las especies, a lo largo de los diferentes periodos, tienden a registrar mayores elevaciones en comparación con las observadas en los periodos anteriores

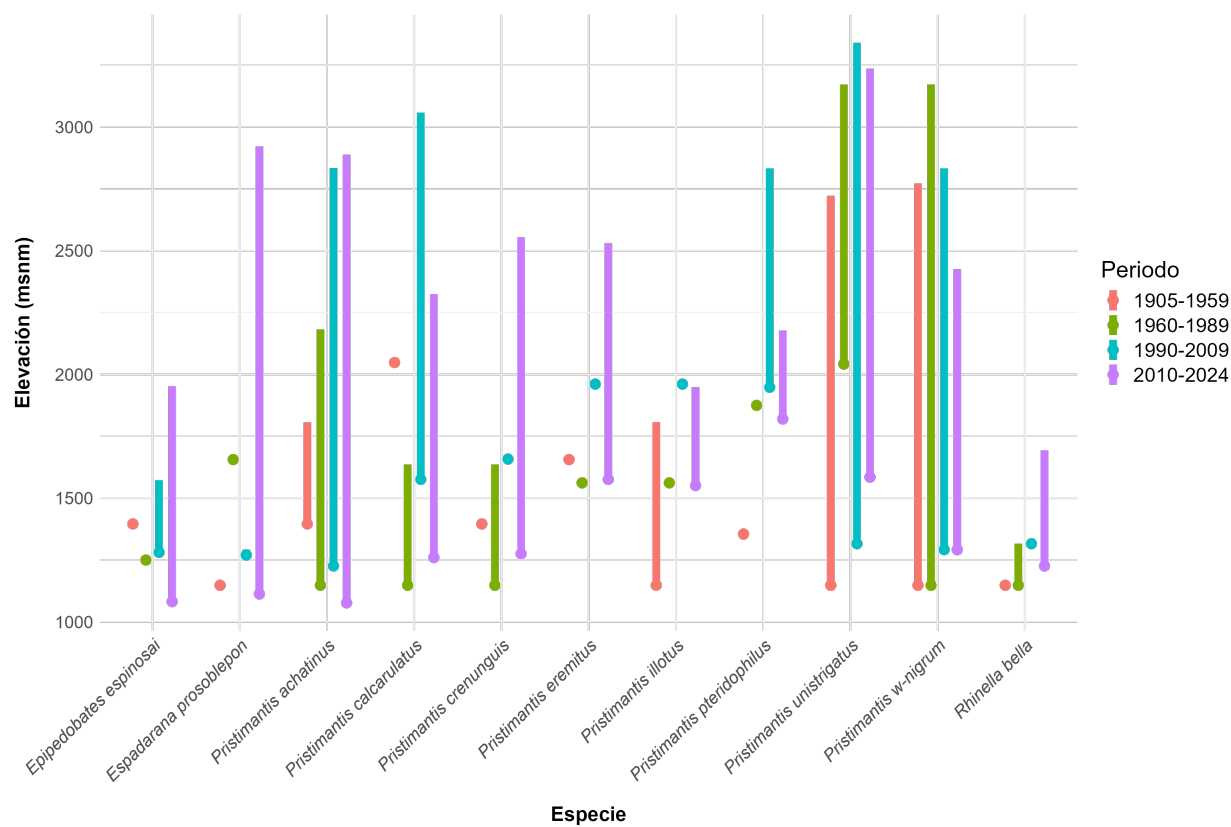


Figura 12. Distribución de altitudes por especie en los diferentes periodos en el área de estudio al noroccidente de Pichincha

Desaparición de especies

Tabla 2. Especies en categoría de Peligro Crítico y Posiblemente Extinta con su último año de registro en las parroquias de Mindo, Nono y Nanegalito.

Espece	Último Registro	Categoría IUCN
<i>Rhaebo caeruleostictus</i>	1985	CR (PE)
<i>Hyloxalus maquipucuna</i>	1984	CR (PE)
<i>Gastrotheca guentheri</i>	1979	CR (PE)
<i>Centrolene geckoidea</i>	1975	CR (PE)
<i>Ectopoglossus confusus</i>	1975	CR (PE)
<i>Paruwrobates whymperei</i>	1975	CR (PE)
<i>Strabomantis necerus</i>	1975	CR (PE)
<i>Strabomantis helonotus</i>	1959	CR (PE)
<i>Hyloxalus lehmanni</i>	1952	CR (PE)

Dentro de las 104 especies del conjunto de datos, 9 se encuentran en peligro crítico y se creen posiblemente extintas (Tabla 2). *Hyloxalus lehmanni* es la especie con el registro más antiguo, siendo este de 1952, mientras que *Rhaebo caeruleostictus* es la especie en esta categoría cuyo último registro, según la base de datos utilizada en este estudio, data de 1985.

Tabla 3. Especies en categoría de Peligro Crítico con su último año de registro en las parroquias de Mindo, Nono y Nanegalito.

Especie	Último Registro	Categoría IUCN
<i>Atelopus mindoensis</i>	1989	CR
<i>Atelopus longirostris</i>	1984	CR
<i>Centrolene buckleyi</i>	1979	CR
<i>Pristimantis hamiotae</i>	1979	CR
<i>Pristimantis phoxocephalus</i>	1975	CR

En la Tabla 3 se presentan las especies en categoría de Peligro Crítico (CR) en las parroquias de Mindo, Nono y Nanegalito, junto con su último año de registro. Un total de cinco especies están clasificadas en esta categoría de amenaza, todas con registros antiguos entre mediados de los 70 y finales de los 80. De estas especies, *Pristimantis phoxocephalus* tiene el registro más antiguo, con una última observación en 1975, y el más reciente corresponde a 1989 con *Atelopus mindoensis*.

DISCUSIÓN

Este estudio ofrece una visión temporal sobre la composición de especies de anfibios en los Andes noroccidentales de Ecuador (provincia de Pichincha; las parroquias de Mindo, Nono y Nanegalito), revelando cambios tanto en la riqueza como en la distribución altitudinal de las especies.

Composición de anfibios

En la zona de estudio, un patrón destacado en los registros de riqueza es el marcado incremento de especies desde mediados de los 1970s, seguido por un aumento sostenido en años recientes (Figura 2). Este último se lo puede relacionar con el importante incremento de científicos interesados en los anfibios, la disponibilidad de nuevas tecnologías de monitoreo, y el acceso a áreas que anteriormente no eran explorables (Henle et al., 2025; Ocaña Zambrano et al., 2021; Spear et al., 2017). En cuanto al pico observado en 1975, este coincide con los estudios de campo pioneros sobre comunidades de anfibios y reptiles andinos liderados por investigadores de la Universidad de Kansas (Duellman, 1971, 1978, 1979, 2015; Lynch & Duellman, 1973, 1980, 1997a; Lynch & Trueb, 1980; Pefaur & Duellman, 1980).

En Ecuador, el orden Anura es el más diverso, con 663 especies distribuidas en 15 familias, mientras que el orden Caudata incluye 10 especies en una sola familia, y Gymnophiona está representado por 27 especies distribuidas en 4 familias (Ron et al., 2024). Esta tendencia se refleja también en los análisis presentados para la zona de estudio (Figura 3), donde el orden Anura sobresale como el de mayor diversidad. Sin embargo, la limitada representación de los órdenes Caudata y Gymnophiona puede atribuirse no solo a la cantidad de especies registradas en el Ecuador, sino también a las dificultades inherentes a la captura y registro de individuos de estos taxones (Lynch & Suárez-Mayorga, 2004; Wei et al., 2025).

En el orden Anura, se observan cambios importantes en la composición de las familias de anuros a lo largo del tiempo, como se ilustra en la Figura 4. Un fenómeno destacable es la creciente representación de familias como Strabomantidae, Centrolenidae, Hylidae y Craugastoridae, lo que podría atribuirse a varios factores, entre ellos la mayor descripción de especies dentro de estas familias, lo que se ve amplificado por su alta diversidad interna. Esto es particularmente evidente en la radiación adaptativa de grupos como Centrolenidae y Strabomantidae en los Andes, lo que ha fortalecido su presencia y, por consiguiente, su representación en la región a lo largo del tiempo (Frost, 2024; Guayasamin et al., 2020; Reyes-Puig et al., 2023).

Por otro lado, algunas familias, como Dendrobatidae, Leptodactylidae y Ranidae, han mantenido su presencia en la composición a lo largo del tiempo. Se hipotetiza que este patrón se explica ya que especies de estas familias tienen una mayor diversidad en otras regiones, como la Amazonía ecuatoriana o la parte oriental de la cordillera de los Andes, áreas que presentan características ecológicas distintas a las del noroccidente andino (Heyer & Melinda S. Bellin, 1973; Yanez-Moreta et al., 2025), por lo que la descripción de nuevas especies es limitada en comparación con aquellas especies innatamente diversas de los ecosistemas de bosque nublado y páramo.

Es interesante señalar la disminución observada en la representación de familias como Bufonidae y Hemiphractidae. En particular, para *Bufonidae*, se ha documentado que el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd), responsable de la quitridiomicosis, ha tenido un impacto devastador en muchas especies de anfibios de esta familia, lo que podría ser una de las principales causas de su disminución en la región (Riascos-Flores et al., 2024).

Especies comunes

Entre las especies más abundantes en las parroquias de Mindo, Nono y Nanegalito, *Pristimantis calcarulatus* destaca por su amplia representación. Esta especie habita preferentemente en bosques primarios y secundarios maduros sin disturbios (Hutter & Guayasamin, 2015) lo que la convierte en un indicador de hábitats bien conservados. De forma similar, *Pristimantis w-nigrum* está presente en las tres parroquias y se distribuye ampliamente en bosques nublados, tanto primarios como secundarios (Guayasamin & Funk, 2009; Kieswetter & Schneider, 2013).

Pristimantis achatinus, otra de las especies más representadas, muestra una mayor tolerancia a la alteración del hábitat. Es común encontrarla en áreas deforestadas, bordes de carretera y otros ambientes perturbados (Díaz-García et al., 2017). Esta adaptabilidad podría explicar su alta abundancia en la zona. Además, su relevancia ecológica va más allá de su distribución, ya que estudios recientes han relacionado a *P. achatinus* con la presencia del hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd), agente causante del declive global de anfibios. Su aparente resistencia a este patógeno sugiere que podría actuar como reservorio, contribuyendo potencialmente a su dispersión entre otras especies (Perkins, 2022).

Este patrón de éxito en hábitats alterados también se observa en otras especies registradas en las tres parroquias, como *Dendropsophus carnifex*, que ha sido documentada utilizando zonas perturbadas como sitios de reproducción. De manera similar, *Boana pellucens*, otra especie común en el área, también se asocia con ambientes intervenidos (Duellman, 1969; IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2018).

Es importante destacar que la ausencia o baja representación de ciertas especies en alguna localidad puede estar estrechamente relacionada con su ecología y requerimientos específicos de hábitat, y no necesariamente con un declive en esa zona. Por ejemplo, *Pristimantis leoni* es una de las especies más registradas en Nono, pero tiene una presencia

mucho menor en Nanegalito y Mindo. Esta distribución responde a las condiciones geográficas particulares de Nono, donde el ecosistema de páramo está presente y que es un ambiente típicamente asociado a esta especie (IUCN, 2021; Lynch & Duellman, 1997).

Aunque en todas las parroquias del área de estudio se registra la presencia de especies asociadas a ambientes fragmentados, también se encuentran aquellas que dependen de ecosistemas conservados. Este contraste refleja la complejidad ecológica de la región, en donde coexisten dinámicas de degradación y recuperación del hábitat. A lo largo del tiempo, actividades como la minería, la deforestación, la ganadería, la agricultura y la expansión de infraestructura vial han generado procesos de fragmentación y degradación del paisaje (López et al., 2010; Morabowen et al., 2019; Ocaña Zambrano et al., 2021; Roy et al., 2018; Welford & Yarbrough, 2015). No obstante, es fundamental considerar las transformaciones positivas que también han ocurrido en la región. Desde la década de 1980, procesos de regeneración natural han comenzado a tomar fuerza, impulsados en parte por el abandono de tierras producto de la migración y modificaciones en los polos de desarrollo (Welford, 2000; Welford & Defalco, 2003). Estos cambios han dado lugar a la formación de pequeñas islas de vegetación en distintos estados de recuperación, que, a pesar de ubicarse en paisajes con un alto nivel de disturbio, estos espacios regenerados pueden atraer una notable riqueza de especies, incluyendo algunas consideradas raras, lo cual destaca su potencial valor para la conservación (C. D. Becker et al., 2008; Welford, 2000).

La diversidad ecológica que presentan las especies más registradas en el área de estudio, incluye aquellas con presencia en hábitats alterados y en bosques primarios o secundarios maduros. Además, se observan distintos tipos de reproducción, desde especies con ciclos acuáticos hasta aquellas con desarrollo directo. Esto sugiere que no todas las especies más abundantes comparten un mismo perfil ecológico, lo que refuerza la idea de que la heterogeneidad ambiental puede favorecer una mayor biodiversidad de anfibios, siempre que

exista una base mínima de recursos clave, como la disponibilidad de agua y cobertura vegetal, haciendo énfasis en que los paisajes diversos pueden sostener conjuntos de especies con distintos requerimientos ecológicos (Demartín et al., 2024; Falcón-Espitia et al., 2025; Rosas-Espinoza et al., 2022).

Cambios temporales en la distribución altitudinal

Los resultados de las pruebas binomiales sugieren un patrón de desplazamiento altitudinal de las especies de anuros a lo largo del tiempo en los Andes del noroccidente de Pichincha, patrón que ha sido reportado previamente en otras regiones de los Andes ecuatorianos (Bustamante et al., 2005).

Este cambio podría reflejar una respuesta ecológica frente a distintas presiones ambientales que están reconfigurando la distribución de los anfibios en la región. En los trópicos montañosos, debido a su composición heterogénea de ambientes y del clima, muchas especies presentan una alta especialización a nichos ecológicos específicos y rangos de distribución restringidos (Forero-Medina et al., 2011; Larsen et al., 2011; Tobar-Suárez et al., 2022). Esta adaptación a nichos específicos en los Andes suele conservarse en tiempos evolutivos (Hutter et al., 2013). Entre los factores que pueden estar impulsando este desplazamiento, el cambio climático destaca por su influencia directa, ya que el aumento de las temperaturas permite que algunas especies asciendan en busca de condiciones climáticas más estables. Este factor ha sido señalado como responsable de la pérdida de entre el 63,4 % y el 79,4 % del hábitat disponible en un sistema similar como lo son los Andes Colombianos (Agudelo-Hz et al., 2019). Es importante resaltar que no se han realizado estudios enfocados en la capacidad de dispersión de las especies de anfibios en los Andes ecuatorianos (Barragán Altamirano, 2015) y la falta de esta información limita el entendimiento de la ecología del

movimiento de estas especies y, en consecuencia, también dificulta comprender el grado de afectación que tienen los factores previamente mencionados sobre sus poblaciones.

Especies con declinaciones en el tiempo

Los anfibios con distribución en los bosques montanos y páramos de los Andes Ecuatorianos son los más amenazados (Ortega-Andrade et al., 2021), sobre todo por el efecto que la quitridiomycosis ha tenido en estas zonas (Scheele et al., 2019). En el área foco de estudio 14 especies han declinado en sus poblaciones o carecen de registros recientes; todas estas especies se encuentran en alguna categoría de amenaza (Tabla 2 y Tabla 3).

En el área de estudio, se ha presentado un redescubrimiento, que le corresponde a *Atelopus mindoensis*, especie que pertenece al grupo de las ranas arlequín (Bufonidae: *Atelopus*), que ha sido fuertemente afectado por el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis*, uno de los principales impulsores de las declinaciones de sus poblaciones. Sin embargo, en los últimos años este grupo ha registrado 32 redescubrimientos, aunque los patrones ecológicos detrás de estos eventos aún no se comprenden completamente (Barrio Amorós et al., 2020; Jaynes et al., 2022).

Para otras especies sin registros contemporáneos, no puede asumirse su extinción de manera definitiva basado solo en su falta de registros. En muchos casos, se trata de especies naturalmente raras, con poblaciones pequeñas o distribuciones muy limitadas, conocidas solo por una localidad específica, como *Hyloxalus maquicupuna*, *Strabomantis helonotus*, y *Hyloxalus lehmanni*. En otras, como *Rhaebo caeruleostictus*, aún no se comprenden del todo las causas de su marcado declive poblacional. También existen especies que históricamente estuvieron presentes en ciertas localidades, pero que no han sido detectadas en muestreos recientes, reducción de sus poblaciones y con ello a cambios en la detectabilidad; tal es el caso

de *Gastrotheca guentheri* y *Centrolene geckoidea* (Arteaga & Guayasamin, 2013; Coloma & Duellman, 2025; De La Riva, et al., 2020; Yáñez-Muñoz et al., 2015).

Por otro lado, la ausencia de registros recientes en algunas especies puede ofrecer información valiosa sobre el estado actual de sus ecosistemas. Por ejemplo, *Centrolene buckleyi*, antes muy abundante en su ecosistema, muestra actualmente una disminución significativa en sus poblaciones. Este cambio ha sido asociado al avance de la agricultura y el pastoreo, actividades que han transformado sus hábitats y dificultado su detección durante los muestreos (Guayasamin et al., 2020; Hernández Gaón, 2012).

CONCLUSIONES

Este estudio constituye una línea base para la documentación de la composición de comunidades de anfibios y los cambios en su distribución altitudinal en el noroccidente de Pichincha, específicamente en las parroquias de Mindo, Nono y Nanegalito, dentro de la Reserva de Biósfera del Chocó Andino. Se presentó la composición taxonómica de cada parroquia, así como la presencia de especies compartidas entre localidades, con una notable variedad de preferencias de hábitat. Esta diversidad refleja la complejidad ecológica de los Andes noroccidentales y resalta la importancia de conservar mosaicos de hábitats.

A lo largo del estudio se identificaron múltiples factores que se hipotetizan pueden explicar los cambios observados, tanto de origen antrópico como biológico. Entre ellos destacan actividades como la minería, la deforestación, la ganadería, la agricultura y la expansión de infraestructura vial, las cuales han contribuido a la fragmentación y degradación de los ecosistemas. A esto se suma la presencia del hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Bd), reconocido por su impacto en la disminución de poblaciones de anfibios a nivel global y particularmente en zonas de alta biodiversidad como los Andes.

El desplazamiento observado hacia altitudes mayores en los anfibios de la zona subraya la importancia de cuantificar las variables involucradas y evaluar de qué manera influyen en la tasa de migración y en la capacidad de dispersión de estas especies en los Andes ecuatorianos. En este sentido, es fundamental continuar profundizando en este tipo de estudios para comprender mejor la ecología del movimiento de los anfibios, ampliar el conocimiento sobre sus comportamientos y características, y, de este modo, fortalecer los planes de conservación dirigidos a la protección de estas altamente diversas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agudelo-Hz, W. J., Urbina-Cardona, N., & Armenteras-Pascual, D. (2019). Critical shifts on spatial traits and the risk of extinction of Andean anurans: An assessment of the combined effects of climate and land-use change in Colombia. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 17(4), 206-219. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2019.11.002>
- Akat Çömnden, E., Yenmiş, M., & Çakır, B. (2023). The Complex Bridge between Aquatic and Terrestrial Life: Skin Changes during Development of Amphibians. *Journal of Developmental Biology*, 11(1), 6. <https://doi.org/10.3390/jdb11010006>
- Alan Pounds, J., 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(7073), 161-167. <https://doi.org/10.1038/nature04246>
- Almeida-Gomes, M., & Rocha, C. F. D. (2015). Habitat Loss Reduces the Diversity of Frog Reproductive Modes in an Atlantic Forest Fragmented Landscape. *Biotropica*, 47(1), 113-118. <https://doi.org/10.1111/btp.12168>
- Anunciação, P. R., Ernst, R., Martello, F., Vancine, M. H., Carvalho, L. M. T. D., & Ribeiro, M. C. (2023). Climate-driven loss of taxonomic and functional richness in Brazilian Atlantic Forest anurans. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 21(4), 274-285. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2023.09.001>
- Arteaga, A., & Guayasamin, J. M. (2013). *The Amphibians and Reptiles of Mindo: Life in the cloudforest*. Universidad Tecnológica Indoamérica.
- Barragán Altamirano, D. G. (2015). *Effects of future climate change and habitat loss in the distribution of frog species in the Ecuadorian Andes* [Pontificia Universidad Católica

- del Ecuador]. <https://repositorio.puce.edu.ec/server/api/core/bitstreams/efbe9abf-03d5-4ad7-b5cf-db06c248ff7b/content>
- Barrio Amorós, C. L., Costales, M., Vieira, J., Osterman, E., Kaiser, H., & Arteaga, A. (2020). *Back from extinction: Rediscovery of the harlequin toad Atelopus mindoensis Peters, 1973 in Ecuador. 13.*
- Becker, C. D., Loughin, T. M., & Santander, T. (2008). Identifying forest-obligate birds in tropical moist cloud forest of Andean Ecuador. *Journal of Field Ornithology*, 79(3), 229-244. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2008.00184.x>
- Becker, C. G., & Zamudio, K. R. (2011). Tropical amphibian populations experience higher disease risk in natural habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(24), 9893-9898. <https://doi.org/10.1073/pnas.1014497108>
- Berger, L., Speare, R., Daszak, P., Green, D. E., Cunningham, A. A., Goggin, C. L., Slocombe, R., Ragan, M. A., Hyatt, A. D., McDonald, K. R., Hines, H. B., Lips, K. R., Marantelli, G., & Parkes, H. (1998). Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(15), 9031-9036. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.15.9031>
- Bonetti, M. F., & Wiens, J. J. (2014). Evolution of climatic niche specialization: A phylogenetic analysis in amphibians. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1795), 20133229. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.3229>
- Burrow, A., & Maerz, J. (2022). How plants affect amphibian populations. *Biological Reviews*, 97(5), 1749-1767. <https://doi.org/10.1111/brv.12861>
- Bustamante, M. R., Ron, S. R., & Coloma, L. A. (2005). Cambios en la Diversidad en Siete Comunidades de Anuros en los Andes de Ecuador¹. *Biotropica*, 37(2), 180-189. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00025.x>

- Cabrera, O., Benítez, Á., Cumbicus, N., Naranjo, C., Ramón, P., Tinitana, F., & Escudero, A. (2019). Geomorphology and Altitude Effects on the Diversity and Structure of the Vanishing Montane Forest of Southern Ecuador. *Diversity*, 11(3), 32. <https://doi.org/10.3390/d11030032>
- Catenazzi, A. (2015). State of the World's Amphibians. *Annual Review of Environment and Resources*, 40(1), 91-119. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-102014-021358>
- Coloma, L. A., & Duellman, W. E. (2025). *Amphibians of Ecuador* (1-4).
- Daszak, P., Cunningham, A. A., & Hyatt, A. D. (2001). Anthropogenic environmental change and the emergence of infectious diseases in wildlife. *Acta Tropica*, 78(2), 103-116. [https://doi.org/10.1016/S0001-706X\(00\)00179-0](https://doi.org/10.1016/S0001-706X(00)00179-0)
- De La Riva, I., Lansac, C., Cepeda, B., Cantillo, G., De Luca, J., González, L., Márquez, R., & Burrowes, P. (2020). *Forensic bioacoustics? The advertisement calls of two locally extinct frogs from Colombia*. 14(3), 177-188.
- De Meyer, A. P. R. R., Ortega-Andrade, H. M., & Moulatlet, G. M. (2022). Assessing the conservation of eastern Ecuadorian cloud forests in climate change scenarios. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 20(2), 159-167. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2022.01.001>
- Demartín, R. P., Ghirardi, R., & López, J. A. (2024). High amphibian diversity throughout urban environmental heterogeneity. *Urban Ecosystems*, 27(6), 2061-2072. <https://doi.org/10.1007/s11252-024-01574-6>
- Díaz-García, J. M., Pineda, E., López-Barrera, F., & Moreno, C. E. (2017). Amphibian species and functional diversity as indicators of restoration success in tropical montane forest. *Biodiversity and Conservation*, 26(11), 2569-2589. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1372-2>

- Duellman, W. E. (1969). *A New Species of Frog in the Hyla parviceps Group from Ecuador*. 25(4), 241-247.
- Duellman, W. E. (1971). *The Identities of Some Ecuadorian Hylid Frogs*. 27(2), 212-227.
- Duellman, W. E. (1978). *The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador*. 65, 1-352.
- Duellman, W. E. (1979). *The South American Herpetofauna: Its Origin evolution and Dispersal*. 7, 1-485.
- Duellman, W. E. (2015). *Marsupial frogs: Gastrotheca and allied Genera*. Johns Hopkins university press.
- Dykes, A. P., & Welford, M. R. (2007). Landslides in the Tandayapa Valley, northern Andes, Ecuador: Implications for landform development in humid and tectonically active mountain ranges. *Landslides*, 4(2), 177-187. <https://doi.org/10.1007/s10346-006-0076-6>
- Fagua, J. C., Baggio, J. A., & Ramsey, R. D. (2019). Drivers of forest cover changes in the Chocó-Darien Global Ecoregion of South America. *Ecosphere*, 10(3), e02648. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2648>
- Falcón-Espitia, N., Ríos-Orjuela, J. C., Perez-Rojas, S., Plazas-Cardona, D., & Arias-Escobar, A. (2025). *Impacts of Habitat Transformation on Amphibian and Reptile Communities in a Heterogeneous Andean Landscape*. <https://doi.org/10.1101/2025.01.10.632384>
- Forero-Medina, G., Joppa, L., & Pimm, S. L. (2011). Constraints to Species' Elevational Range Shifts as Climate Changes: Constraints to Elevational Range Shifts. *Conservation Biology*, 25(1), 163-171. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01572.x>
- Frost, D. R. (2024). *Amphibian Species of the World: An Online Reference [Dataset]*.

- Graves, G. R. (1988). Linearity of Geographic Range and Its Possible Effect on the Population Structure of Andean Birds. *The Auk*, 105(1), 47-52.
<https://doi.org/10.1093/auk/105.1.47>
- Guayasamin, J. M., Cisneros-Heredia, D. F., McDiarmid, R. W., Peña, P., & Hutter, C. R. (2020). Glassfrogs of Ecuador: Diversity, Evolution, and Conservation. *Diversity*, 12(6), 222. <https://doi.org/10.3390/d12060222>
- Guayasamin, J. M., & Funk, C. (2009). *The amphibian community at Yanayacu Biological Station, Ecuador, with a comparison of vertical microhabitat use among Pristimantis species and the description of a new species of the Pristimantis myersi group*. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.190060>
- Haggerty, C. J. E., Crisman, T. L., & Rohr, J. R. (2019). Effects of forestry-driven changes to groundcover and soil moisture on amphibian desiccation, dispersal, and survival. *Ecological Applications*, 29(3), e01870. <https://doi.org/10.1002/eap.1870>
- Hamer, A. J., Barta, B., Bohus, A., Gál, B., & Schmera, D. (2021). Roads reduce amphibian abundance in ponds across a fragmented landscape. *Global Ecology and Conservation*, 28, e01663. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01663>
- Henle, K., Klenke, R. A., Barth, M. B., Grimm-Seyfarth, A., & Bowler, D. E. (2025). Challenges and opportunities for assessing trends of amphibians with heterogeneous data – a call for better metadata reporting. *Nature Conservation*, 58, 31-60. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.58.137848>
- Hernández Gaón, S. R. (2012). *Estructura y Estado de Conservación de las ranas Pristimantis (Anura: Craugastoridae) en el Bosque Protector Mirador de las Golondrinas, Provincia del Carchi, Ecuador* [Universidad Central del Ecuador]. https://core.ac.uk/download/pdf/71898033.pdf?utm_source=chatgpt.com

- Heyer, W. R. & Melinda S. Bellin. (1973). Ecological Notes on Five Sympatric Leptodactylus (Amphibia, Leptodactylidae) from Ecuador. *Herpetologica*, 29(1), 66-72. JSTOR.
- Holgerson, M. A., Duarte, A., Hayes, M. P., Adams, M. J., Tyson, J. A., Douville, K. A., & Strecker, A. L. (2019). Floodplains provide important amphibian habitat despite multiple ecological threats. *Ecosphere*, 10(9), e02853. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2853>
- Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: An R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Hutter, C. R., & Guayasamin, J. M. (2015). Cryptic diversity concealed in the Andean cloud forests: Two new species of rainfrogs (*Pristimantis*) uncovered by molecular and bioacoustic data. *Neotropical Biodiversity*, 1(1), 36-59. <https://doi.org/10.1080/23766808.2015.1100376>
- Hutter, C. R., Guayasamin, J. M., & Wiens, J. J. (2013). Explaining Andean megadiversity: The evolutionary and ecological causes of glassfrog elevational richness patterns. *Ecology Letters*, 16(9), 1135-1144. <https://doi.org/10.1111/ele.12148>
- Inman, R. D., Esque, T. C., & Nussear, K. E. (2023). Dispersal limitations increase vulnerability under climate change for reptiles and amphibians in the southwestern United States. *The Journal of Wildlife Management*, 87(1), e22317. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22317>
- IUCN. (2021). *Pristimantis leoni*: IUCN SSC Amphibian Specialist Group: The IUCN Red List of Threatened Species 2023: e.T56713A61411290 [Dataset]. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2023-1.RLTS.T56713A61411290.en>
- IUCN. (2025). *The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2025-1*. <https://www.iucnredlist.org>

- IUCN SSC Amphibian Specialist Group. (2018). *Boana pellucens* [The IUCN Red List of Threatened Species]. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T55593A61401130.en>
- Jaynes, K. E., Páez-Vacas, M. I., Salazar-Valenzuela, D., Guayasamin, J. M., Terán-Valdez, A., Siavichay, F. R., Fitzpatrick, S. W., & Coloma, L. A. (2022). Harlequin frog rediscoveries provide insights into species persistence in the face of drastic amphibian declines. *Biological Conservation*, 276, 109784. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109784>
- Jongsma, G. F. M., Hedley, R. W., Durães, R., & Karubian, J. (2014). Amphibian Diversity and Species Composition in Relation to Habitat Type and Alteration in the Mache-Chindul Reserve, Northwest Ecuador. *Herpetologica*, 70(1), 34. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-12-00068>
- Kearney, M. R., Munns, S. L., Moore, D., Malishev, M., & Bull, C. M. (2018). Field tests of a general ectotherm niche model show how water can limit lizard activity and distribution. *Ecological Monographs*, 88(4), 672-693. <https://doi.org/10.1002/ecm.1326>
- Kieswetter, C. M., & Schneider, C. J. (2013). Phylogeography in the northern Andes: Complex history and cryptic diversity in a cloud forest frog, *Pristimantis w-nigrum* (Craugastoridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 69(3), 417-429. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.08.007>
- La Marca, E., Lips, K. R., Lötters, S., Puschendorf, R., Ibáñez, R., Rueda-Almonacid, J. V., Schulte, R., Marty, C., Castro, F., Manzanilla-Puppo, J., García-Pérez, J. E., Bolaños, F., Chaves, G., Pounds, J. A., Toral, E., & Young, B. E. (2005). Catastrophic Population Declines and Extinctions in Neotropical Harlequin Frogs (Bufonidae: *Atelopus*)¹. *Biotropica*, 37(2), 190-201. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00026.x>

- Larsen, T., Brehm G, Navarrete H, P, F., Gomez H, JL, M., Morales V, Argollo J, Blacutt K, & Canhos V. (2011). *Range Shifts and Extinctions Driven by Climate Change in the Tropical Andes: Synthesis and Directions*. Unpublished.
<https://doi.org/10.13140/2.1.4009.3128>
- Lessmann, J., Troya, M. J., Flecker, A. S., Funk, W. C., Guayasamin, J. M., Ochoa-Herrera, V., Poff, N. L., Suárez, E., & Encalada, A. C. (2019). Validating anthropogenic threat maps as a tool for assessing river ecological integrity in Andean–Amazon basins. *PeerJ*, 7, e8060. <https://doi.org/10.7717/peerj.8060>
- Li, Z., Wang, Q., Sun, K., & Feng, J. (2021). Prevalence of Batrachochytrium dendrobatidis in Amphibians From 2000 to 2021: A Global Systematic Review and Meta-Analysis. *Frontiers in Veterinary Science*, 8, 791237. <https://doi.org/10.3389/fvets.2021.791237>
- Lips, K. R. (2016). Overview of chytrid emergence and impacts on amphibians. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1709), 20150465. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0465>
- Lips, K. R., Brem, F., Brenes, R., Reeve, J. D., Alford, R. A., Voyles, J., Carey, C., Livo, L., Pessier, A. P., & Collins, J. P. (2006). Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a Neotropical amphibian community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(9), 3165-3170. <https://doi.org/10.1073/pnas.0506889103>
- López, S., Sierra, R., & Tirado, M. (2010). *Tropical Deforestation in the Ecuadorian Chocó: Logging Practices and Socio-spatial Relationships*. 51.
- Luedtke, J. A., Chanson, J., Neam, K., Hobin, L., Maciel, A. O., Catenazzi, A., Borzée, A., Hamidy, A., Aowphol, A., Jean, A., Sosa-Bartuano, Á., Fong G., A., De Silva, A., Fouquet, A., Angulo, A., Kidov, A. A., Muñoz Saravia, A., Diesmos, A. C., Tominaga, A., ... Stuart, S. N. (2023). Ongoing declines for the world's amphibians in the face of

- emerging threats. *Nature*, 622(7982), 308-314. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06578-4>
- Lynch, J. D., & Duellman, W. E. (1973). *A Review of the Centrolenid Frogs of Ecuador: With Descriptions of New Species*. 16, 1-66.
- Lynch, J. D., & Duellman, W. E. (1980). *The Eleutherodactylus of the Amazonian slopes of the Ecuadorian Andes (Anura: Leptodactylidae)*. 69, 1-86.
- Lynch, J. D., & Duellman, W. E. (1997a). *Frogs of the genus Eleutherodactylus (Leptodactylidae) in western Ecuador: Systematics, ecology, and biogeography*. Natural History Museum, University of Kansas. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.7951>
- Lynch, J. D., & Duellman, W. E. (1997b). *Frogs of the genus Eleutherodactylus (Leptodactylidae) in western Ecuador: Systematics, ecology, and biogeography*. Natural History Museum, University of Kansas. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.7951>
- Lynch, J. D., & Suárez-Mayorga, A. (2004). Anfíbios del Chocó Biogeográfico. En *Colombia Diversidad Biótica IV: El Chocó Biogeográfico/Costa Pacífica*.
- Lynch, J. D., & Trueb, L. (1980). A New Species of *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) from the Cloud Forests of Western Ecuador. *Copeia*, 1980(3), 392. <https://doi.org/10.2307/1444513>
- Matos, C., Petrovan, S. O., Wheeler, P. M., & Ward, A. I. (2019). Landscape connectivity and spatial prioritization in an urbanising world: A network analysis approach for a threatened amphibian. *Biological Conservation*, 237, 238-247. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.06.035>
- Morabowen, A., Crespo-Pérez, V., & Ríos-Touma, B. (2019). Effects of agricultural landscapes and land uses in highly biodiverse tropical streams of the Ecuadorian Choco. *Inland Waters*, 9(3), 289-300. <https://doi.org/10.1080/20442041.2018.1527597>

- Navas, C. A. (2006). Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: Insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. *Integrative and Comparative Biology*, 46(1), 82-91. <https://doi.org/10.1093/icb/icj001>
- Ocaña Zambrano, W. O., Carrillo Flores, R. E., & Guerra Luzuriaga, G. P. (2021). *Hacia un Turismo Sostenible, Consciente y Regenerativo en la Reserva de la Biósfera del Chocó Andino de Pichincha*. 14(1), 71-92.
- Ooms, J. (2017). *writexl: Export Data Frames to Excel «xlsx» Format* (p. 1.5.2) [Dataset]. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.writexl>
- Ortega-Andrade, H. M., Rodes Blanco, M., Cisneros-Heredia, D. F., Guerra Arévalo, N., López De Vargas-Machuca, K. G., Sánchez-Nivicela, J. C., Armijos-Ojeda, D., Cáceres Andrade, J. F., Reyes-Puig, C., Quezada Riera, A. B., Székely, P., Rojas Soto, O. R., Székely, D., Guayasamin, J. M., Siavichay Pesántez, F. R., Amador, L., Betancourt, R., Ramírez-Jaramillo, S. M., Timbe-Borja, B., ... Yáñez Muñoz, M. H. (2021). Red List assessment of amphibian species of Ecuador: A multidimensional approach for their conservation. *PLOS ONE*, 16(5), e0251027. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0251027>
- Palacio, R. D., Kattan, G. H., & Pimm, S. L. (2020). Bird extirpations and community dynamics in an Andean cloud forest over 100 years of land-use change. *Conservation Biology*, 34(3), 677-687. <https://doi.org/10.1111/cobi.13423>
- Pardini, R., Nichols, E., & Püttker, T. (2018). Biodiversity Response to Habitat Loss and Fragmentation. En *Encyclopedia of the Anthropocene* (pp. 229-239). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809665-9.09824-4>
- Pearson, D. L., Anderson, C. D., Mitchell, B. R., Rosenberg, M. S., Navarrete, R., & Coopmans, P. (2010). Testing Hypotheses of Bird Extinctions at Rio Palenque,

- Ecuador, with Informal Species Lists. *Conservation Biology*, 24(2), 500-510.
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01383.x>
- Pefaur, J. E., & Duellman, W. E. (1980). Community Structure in High Andean Herpetofaunas. *Transactions of the Kansas Academy of Science (1903-)*, 83(2), 45.
<https://doi.org/10.2307/3627715>
- Pérez-García, J. N. (2020). Causas de la pérdida global de biodiversidad. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas*, 183-198.
<https://doi.org/10.47499/revistaacsb.v1i32.219>
- Perkins, K. (2022). *Batrachochytrium dendrobatidis prevalence across different habitats in northwest Ecuador in the direct developing frog Pristimantis achatinus* [Masters Thesis, Tulane University]. <https://tieraprogram.com/wp-content/uploads/2025/01/Batrachochytrium-dendrobatidis-prevalence-across-different-habitats-in-northwest-Ecuador-in-the-direct-developing-frog-Pristimantis-achatinus.pdf>
- Pilliod, D. S., McCaffery, R. M., Arkle, R. S., Scherer, R. D., Cupples, J. B., Eby, L. A., Hossack, B. R., Lingo, H., Lohr, K. N., Maxell, B. A., McGuire, M. J., Mellison, C., Meyer, M. K., Munger, J. C., Slatauski, T., & Van Horne, R. (2022). Importance of local weather and environmental gradients on demography of a broadly distributed temperate frog. *Ecological Indicators*, 136, 108648.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108648>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.10.020>
- R Core Team. (2025). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. [R Foundation for Statistical Computing]. <https://www.R-project.org/>

- Reyes-Puig, J. P., Urgilés-Merchán, M., Franco-Mena, D., Guayasamin, J. M., Batallas, D., & Reyes-Puig, C. (2023). Two new species of terrestrial frogs of the *Pristimantis gladiator* complex (Anura, Strabomantidae) from the Ecuadorian Andes, with insights on their biogeography and skull morphology. *ZooKeys*, 1180, 257-293. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1180.107333>
- Riascos-Flores, L. R., Bonilla, J., Naranjo-Briceño, L., Apunte-Ramos, K., Reyes-Ortega, G. C., Cabrera, M., Cáceres-Andrade, J. F., Carrera-Gonzalez, A., Yáñez-Galarza, J. K., Siavichay Pesántez, F., Oyagata-Cachimuel, L. A., Goethals, P., Celi, J., Van Der Heyden, C., & Ortega-Andrade, H. M. (2024). Field-based molecular detection of *Batrachochytrium dendrobatidis* in critically endangered *Atelopus* toads and aquatic habitats in Ecuador. *PLOS ONE*, 19(3), e0299246. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0299246>
- Ron, S. R., Merino-Viteri, A., & Ortiz, D. (2024). *Anfibios del Ecuador. Version 2024.0*. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <https://bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb>
- Rosas-Espinoza, V. C., Peña-Joya, K. E., Álvarez-Grzybowska, E., Godoy-González, A. A., Santiago-Pérez, A. L., & Rodríguez-Zaragoza, F. A. (2022). Amphibian Taxonomic and Functional Diversity in a Heterogeneous Landscape of West-Central Mexico. *Diversity*, 14(9), 738. <https://doi.org/10.3390/d14090738>
- Roy, B. A., Zorrilla, M., Endara, L., Thomas, D. C., Vandegrift, R., Rubenstein, J. M., Policha, T., Ríos-Touma, B., & Read, M. (2018). New Mining Concessions Could Severely Decrease Biodiversity and Ecosystem Services in Ecuador. *Tropical Conservation Science*, 11, 1940082918780427. <https://doi.org/10.1177/1940082918780427>
- Scheele, B. C., Pasmans, F., Skerratt, L. F., Berger, L., Martel, A., Beukema, W., Acevedo, A. A., Burrowes, P. A., Carvalho, T., Catenazzi, A., De La Riva, I., Fisher, M. C., Flechas,

- S. V., Foster, C. N., Frías-Álvarez, P., Garner, T. W. J., Gratwicke, B., Guayasamin, J. M., Hirschfeld, M., ... Canessa, S. (2019). Amphibian fungal panzootic causes catastrophic and ongoing loss of biodiversity. *Science*, 363(6434), 1459-1463. <https://doi.org/10.1126/science.aav0379>
- Schivo, F., Bauni, V., Krug, P., & Quintana, R. D. (2019). Distribution and richness of amphibians under different climate change scenarios in a subtropical region of South America. *Applied Geography*, 103, 70-89. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2019.01.003>
- Sillero, N. (2021). Climate change in action: Local elevational shifts on Iberian amphibians and reptiles. *Regional Environmental Change*, 21(4), 101. <https://doi.org/10.1007/s10113-021-01831-w>
- Sopniewski, J., Scheele, B. C., & Cardillo, M. (2022). Predicting the distribution of Australian frogs and their overlap with *Batrachochytrium dendrobatidis* under climate change. *Diversity and Distributions*, 28(6), 1255-1268. <https://doi.org/10.1111/ddi.13533>
- Souza, K. S., Fortunato, D. S., Jardim, L., Terribile, L. C., Lima-Ribeiro, M. S., Mariano, C. Á., Pinto-Ledezma, J. N., Loyola, R., Dobrovolski, R., Rangel, T. F., Machado, I. F., Rocha, T., Batista, M. G., Lorini, M. L., Vale, M. M., Navas, C. A., Maciel, N. M., Villalobos, F., Olalla-Tarraga, M. Â., ... Diniz-Filho, J. A. F. (2023). Evolutionary rescue and geographic range shifts under climate change for global amphibians. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11, 1038018. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1038018>
- Spear, D. M., Pauly, G. B., & Kaiser, K. (2017). Citizen Science as a Tool for Augmenting Museum Collection Data from Urban Areas. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5, 86. <https://doi.org/10.3389/fevo.2017.00086>

- Sun, Z.-J., Zhu, W., Zhu, W.-B., Zhao, C.-L., Liao, C.-L., Zou, B., Xu, D., Fan, W.-B., Su, S.-Q., Jiang, J.-P., & Zhao, T. (2021). Spatiotemporal patterns of anuran functional diversity in temperate montane forests. *Zoological Research*, 42(4), 412-416. <https://doi.org/10.24272/j.issn.2095-8137.2020.341>
- Tan, W. C., Herrel, A., & Rödder, D. (2023). A global analysis of habitat fragmentation research in reptiles and amphibians: What have we done so far? *Biodiversity and Conservation*, 32(2), 439-468. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02530-6>
- Tiberti, R., Mangiacotti, M., & Bennati, R. (2021). The upward elevational shifts of pond breeding amphibians following climate warming. *Biological Conservation*, 253, 108911. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108911>
- Tobar-Suárez, C., Urbina-Cardona, N., Villalobos, F., & Pineda, E. (2022). Amphibian species richness and endemism in tropical montane cloud forests across the Neotropics. *Biodiversity and Conservation*, 31(1), 295-313. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02335-z>
- Tollefson, J. (2019). Humans are driving one million species to extinction. *Nature*, 569(7755), 171-171. <https://doi.org/10.1038/d41586-019-01448-4>
- Vega-Yáñez, M. A., Quezada-Riera, A. B., Rios-Touma, B., Vizcaino-Barba, M. D. C., Millingalli, W., Ganzino, O., Coloma, L. A., Tapia, E. E., Dupérré, N., Páez-Vacas, M., Parra-Puente, D., Franco-Mena, D., Gavilanes, G., Salazar-Valenzuela, D., Valle, C. A., & Guayasamin, J. M. (2024). Path for recovery: An ecological overview of the Jambato Harlequin Toad (Bufonidae: *Atelopus ignescens*) in its last known locality, Angamarca Valley, Ecuador. *PeerJ*, 12, e17344. <https://doi.org/10.7717/peerj.17344>
- Veintimilla, D., Salinas, K., & Aguirre, N. (2012). *Patrones de diversidad de Anuros en el ecosistema páramo del Parque Nacional Podocarpus*. 2(1). <https://revistas.unl.edu.ec/index.php/cedamaz/article/view/105>

- Watts, A. G., Schlichting, P. E., Billerman, S. M., Jesmer, B. R., Micheletti, S., Fortin, M.-J., Funk, W. C., Hapeman, P., Muths, E., & Murphy, M. A. (2015). How spatio-temporal habitat connectivity affects amphibian genetic structure. *Frontiers in Genetics*, 6. <https://doi.org/10.3389/fgene.2015.00275>
- Wei, P., Song, Y., Tian, R., Wang, Y., Chen, J., Yuan, Z., & Zhou, W. (2025). Caecilian Traits, an individual level trait database of Caecilians worldwide. *Scientific Data*, 12(1), 428. <https://doi.org/10.1038/s41597-025-04728-z>
- Welford, M. R. (2000). The importance of early successional habitats to rare, restricted-range, and endangered birds in the Ecuadorian Andes. *Bird Conservation International*, 10(4), 351-359. <https://doi.org/10.1017/S0959270900000307>
- Welford, M. R., & Defalco, S. (2003). *Early successional habitats and bird-related ecotourism in the Ecuadorian Andes*. 4(1), 97-102.
- Welford, M. R., & Yarbrough, R. A. (2015). Serendipitous conservation: Impacts of oil pipeline construction in rural northwestern Ecuador. *The Extractive Industries and Society*, 2(4), 766-774. <https://doi.org/10.1016/j.exis.2015.07.005>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis* (2nd ed. 2016). Springer International Publishing : Imprint: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T., Miller, E., Bache, S., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D., Spinu, V., ... Yutani, H. (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43), 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>

- Wilson, S. J., & Rhemtulla, J. M. (2018). Small montane cloud forest fragments are important for conserving tree diversity in the Ecuadorian Andes. *Biotropica*, 50(4), 586-597. <https://doi.org/10.1111/btp.12542>
- Yanez-Moreta, P., Gereda-García, J., Huaraca-Egas, A., Baldeón-Morales, M., & Quinteros-Sarmiento, D. (2025). Análisis multivariado de las provincias y áreas protegidas de Ecuador basado en la presencia de ranas dardo venenosas (Dendrobatidae) y consideraciones para su conservación. *La Granja*, 41(1), 33-52. <https://doi.org/10.17163/lgr.n41.2025.02>
- Yáñez-Muñoz, M. H., Meza-Ramos, P. A., Ortega-Andrade, M., Mueses-Cisneros, J., Reyes-Puig, M. M., Reyes-Puig, J. P., & Durán L., J. C. (2010). Nuevos datos de distribución de ranas de cristal (Amphibia: Centrolenidae) en el oriente de Ecuador, con comentarios sobre la diversidad en la región. *ACI Avances en Ciencias e Ingenierías*, 2(3). <https://doi.org/10.18272/aci.v2i3.42>
- Yáñez-Muñoz, M. H., Reyes-Puig, C. P., Bejarano-Muñoz, P., & Ron, S. R. (2015). Otra nueva especie de rana *Pristimantis* (Anura: Terrarana) de las estribaciones occidentales del Volcán Pichincha, Ecuador. *ACI Avances en Ciencias e Ingenierías*, 7(2). <https://doi.org/10.18272/aci.v7i2.257>
- Zaffaroni-Caorsi, V., Both, C., Márquez, R., Llusia, D., Narins, P., Debon, M., & Borges-Martins, M. (2023). Effects of anthropogenic noise on anuran amphibians. *Bioacoustics*, 32(1), 90-120. <https://doi.org/10.1080/09524622.2022.2070543>
- Zheng, X., Natuhara, Y., Li, J., Li, G., Du, Y., Jia, H., Dai, Z., Du, D., Zhong, S., & Qin, D. (2021). Effects of multiple stressors on amphibian oviposition: Landscape and local determinants in central Japan. *Ecological Indicators*, 128, 107824. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107824>