

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Estructura Filogenética de Comunidades de Ranas Arbóreas
(Anura: Hylidae) del Ecuador

Disertación previa a la obtención del Título de Licenciada en
Ciencias Biológicas

ANDREA VARELA JARAMILLO

Quito, 2013

Certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la candidata Andrea Varela Jaramillo ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Dr. Santiago R. Ron
Director de la Disertación
Diciembre, 2013

A mis padres...

AGRADECIMIENTOS

Primeramente agradezco a mi familia, sobre todo a mis padres, por el cariño, apoyo y confianza brindados en la realización de este proyecto.

Al Dr. Santiago Ron por ofrecerme la oportunidad de realizar este trabajo, su confianza, enseñanza y guía durante la realización del mismo.

Al SENESCYT, el cuál gracias a los proyectos “Inventario y Caracterización Genética y Morfológica de los Anfibios, Aves y Reptiles de los Andes del Ecuador” y “BioYas”, brindó el financiamiento para la realización de este proyecto, su fase de campo y laboratorio. A la Dirección General Académica de la PUCE que otorgó una becaría durante la escritura de este proyecto.

Al museo de Zoología QCAZ por brindarme información necesaria para esta investigación y al personal de Laboratorio de Biología Molecular por sus consejos y ayuda prestada durante la fase de experimentación en el laboratorio. A Andrés Merino por su ayuda con herramientas importantes para el proyecto. Y a Mario Yáñez-Muñoz por compartir información relevante para este estudio.

A Daniel Rivadeneira, Diana Pazmiño, Marcel Caminer, Liliana Jaramillo, Andrés Mármol, Javier Pinto, por su amistad y ayuda en los diferentes procedimientos de este estudio. Y a todos mis grandes amigos biólogos, con los cuales compartí grandes momentos durante la carrera y agradezco las experiencias vividas.

Finalmente, A la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, por la educación brindada en estos años y las instalaciones necesarias para realizar tanto la carrera universitaria como la tesis de licenciatura.

TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN.....	1
2. ABSTRACT.....	2
3. INTRODUCCIÓN.....	3
3.1 ECOLOGIA EVOLUTIVA.....	3
3.2 ESTRUCTURA FILOGENÉTICA DE LAS COMUNIDADES.....	4
3.2.1 ESTIMACIÓN DE LA ESTRUCTURA FILOGENÉTICA.....	6
3.3 DIVERSIDAD DE ANFIBIOS.....	7
3.4 FAMILIA HYLIDAE.....	8
3.5 OBJETIVOS.....	9
3.5.1 OBJETIVO GENERAL.....	9
3.5.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	9
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
4.1 COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES.....	10
4.2 ANÁLISIS FILOGENÉTICOS.....	11
4.2.1 EXTRACCIÓN, AMPLIFICACIÓN Y SECUENCIACIÓN DE ADN.....	11
4.2.2 EDICIÓN Y ENSAMBLE DE SECUENCIAS.....	12
4.2.3 ESTRATEGIAS DE PARTICIÓN Y MODELOS DE EVOLUCIÓN.....	13
4.2.4 CONSTRUCCIÓN DEL ÁRBOL FILOGENÉTICO.....	13
4.3 ESTRUCTURA FILOGENÉTICA.....	14
4.4 VARIABLES AMBIENTALES.....	16
5. RESULTADOS.....	18

5.1 RELACIONES FILOGENÉTICAS DE HYLIDAE.....	18
5.2 ESTRUCTURA FILOGENÉTICA.....	18
5.2.1 MODELO NULO DE ESPECIES AL AZAR.....	18
5.2.2 MODELO NULO POR INTERCAMBIO INDEPENDIENTE....	20
5.3 CORRELACIÓN ENTRE AMBIENTE Y	
ESTRUCTURA FILOGENETICA.....	20
6. DISCUSIÓN.....	22
6.1 RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LA FAMILIA HYLIDAE	
EN EL ECUADOR.....	22
6.2 ESTRUCTURA FILOGENÉTICA DE LAS COMUNIDADES.....	22
6.2.1 TEORÍA NEUTRAL.....	23
6.2.2 PROCESOS ECOLÓGICOS.....	23
6.2.3 PROCESOS HISTORICOS, BIOGEOGRÁFICOS	
Y EVOLUTIVOS.....	27
6.3 CORRELACIÓN AMBIENTAL.....	28
7. CONCLUSIONES.....	30
8. LITERATURA CITADA.....	31
10. FIGURAS.....	46
11. TABLAS.....	54
12. ANEXOS.....	87

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.	Regresión lineal entre el número de especies presentes en cada comunidad, por regiones, y su precipitación media anual.....	47
Figura 2.	Mapa de localidades ecuatorianas (Sierra et al., 1999; Ron et al., 2013).....	48
Figura 3.	Árbol ultramétrico resultante de secuencias de ADN mitocondrial (12S y ND1) de ranas arbóreas (Hylidae).	49
Figura 4.	Análisis de componentes principales resultante del análisis de los NRIs de todas las comunidades basado en variables ambientales (A) calculados bajo el modelo nulo de especies al azar y (B) (B) calculados bajo el modelo nulo por intercambio independiente.....	50
Figura 5.	Análisis de componentes principales resultante basado en variables ambientales junto con los NRIs de todas las comunidades obtenidos bajo el modelo nulo de especies al azar. (A) Cuenca pacífica y (B) cuenca amazónica.....	51
Figura 6.	Análisis de componentes principales resultante basado en variables ambientales junto con los NRIs de todas las comunidades obtenidos bajo el modelo nulo por intercambio independiente. (A) cuenca pacífica y (B) cuenca amazónica.....	52
Figura 7.	Regresión lineal entre los valores de NRI obtenidos con ambos modelos nulos. (A) cuenca pacífica, (B) cuenca amazónica.....	53

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.	Lista de localidades utilizadas en el estudio.....	55
Tabla 2.	Especímenes y secuencias del Genbank usados en el análisis filogenético	59
Tabla 3.	Regiones de ADN y cebadores utilizados en este estudio.....	63
Tabla 4.	Protocolos de amplificación de la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) de los genes 12S y ND1 (1era y 2da parte).....	64
Tabla 5.	Estructura filogenética de comunidades de Hylidae en Ecuador mediante el modelo nulo de especies al azar.....	65
Tabla 6.	Estructura filogenética de comunidades de Hylidae en Ecuador mediante el modelo nulo de especies al azar para la cuenca pacífica.....	69
Tabla 7.	Estructura filogenética de comunidades de Hylidae en Ecuador mediante el modelo nulo de especies al azar para la cuenca amazónica	71
Tabla 8.	Estructura filogenética de comunidades de Hylidae en Ecuador mediante el modelo nulo de intercambio independiente	73
Tabla 9.	Estructura filogenética de comunidades de Hylidae en Ecuador mediante el modelo nulo de intercambio independiente para la cuenca pacífica.....	77
Tabla 10.	Estructura filogenética de comunidades de Hylidae en Ecuador mediante el modelo nulo de intercambio independiente para la cuenca amazónica	79
Tabla 11.	Cargas de las variables, autovalores y porcentaje de variación del análisis de componentes principales de todas las comunidades.....	81

Tabla 12.	Cargas de las variables, autovalores y porcentaje de variación del análisis de componentes principales de las comunidades de la cuenca pacífica.....	82
Tabla 13.	Cargas de las variables, autovalores y porcentaje de variación del análisis de componentes principales de las comunidades de la cuenca pacífica.....	83
Tabla 14.	Resultados de la prueba de Spearman, realizado entre los componentes principales y los NRIs de todas las comunidades calculados bajo ambos modelos nulos.....	84
Tabla 15.	Resultados de la prueba de Spearman, realizado entre los componentes principales y los NRIs de ambas cuencas calculados bajo el modelo nulo de especies al azar.....	85
Tabla 16.	Resultados de la prueba de Spearman, realizado entre los componentes principales y los NRIs de ambas cuencas calculados bajo el modelo nulo por intercambio independiente.....	86

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1.	Gráfico tomado de Ron <i>et al.</i> (2013), donde se muestra la relación directa entre la riqueza de especies y la precipitación media anual de las distintas regiones naturales del Ecuador.....	91
Anexo 2.	Protocolo de extracción de ADN usando Tiocianato-Guanidina.....	92

1. RESUMEN

En los últimos años, las filogenias han sido usadas en ecología de comunidades para estudiar el ensamble de comunidades. El análisis de la estructura filogenética de comunidades se centra en estudiar qué tan relacionadas son las especies dentro de una comunidad e inferir los posibles procesos ecológicos, biogeográficos e históricos que ensamblan las comunidades. En este estudio, se analizaron 37 comunidades de especies de anfibios pertenecientes a la familia Hylidae, en el Ecuador. Secuencias de genes mitocondriales se utilizaron para construir un árbol filogenético de 70 especies. Se usó el árbol filogenético y la información de la composición de las comunidades para obtener medidas de estructura filogenética. El índice de relación neta y el índice del taxón filogenético más cercano mostraron una tendencia regional de agregación filogenética de las comunidades. Los análisis de componentes principales (ACP) indicaron ausencia de correlación entre las variables ambientales y la estructura filogenética de las comunidades, es decir, sitios similares ambientalmente no comparten el mismo patrón de estructura filogenética. Las posibles explicaciones para el patrón de agregación filogenética, incluyen el efecto de las barreras geográficas y limitaciones de dispersión de los anfibios. Basándome en mis resultados, puedo hipotetizar que el efecto barrera de los Andes ha causado divergencia de los clados, de forma que generen agrupación filogenética.

Palabras clave: Andes, dispersión, correlación ambiental, especiación, estructura filogenética, Hylidae, filtro ambiental, procesos ecológicos

2. ABSTRACT

In recent years, phylogenies have been used in community ecology to study the assembly of communities. The analysis of the phylogenetic structure of communities focuses on assessing how related are species within a community and infer potential ecological, biogeographic and historical community assembling processes. In this study, I analyzed 37 communities of amphibians belonging to the family Hylidae, in Ecuador. Mitochondrial gene sequences were used to construct a phylogenetic tree of 70 species. The phylogenetic tree and information on community composition were used to obtain metrics of community phylogenetic structure. Net Relatedness Index and Nearest Taxon Index showed a regional trend of phylogenetic clustering among communities. The principal component analysis (PCA) showed no correlation between environmental variables and the phylogenetic structure of communities, which means that environmentally similar sites do not share the same pattern of phylogenetic structure. Possible explanations for the pattern of phylogenetic clustering include the effect of geographic barriers and dispersal limitations of amphibians. Based on my results, I hypothesize that the barrier effect of the Andes have caused clade divergence that generated phylogenetic clustering.

Keywords: Andes, dispersion, ecological processes, environmental correlation, Hylidae, phylogenetic community structure

3. INTRODUCCIÓN

3.1 ECOLOGÍA EVOLUTIVA

El reciente incremento en la disponibilidad de información filogenética y herramientas informáticas, ha facilitado una rápida expansión de estudios que incorporan un componente filogenético en la ecología de comunidades (Webb *et al.*, 2002; Cavender-Bares *et al.*, 2009). Rama de la biología que busca razones y patrones referentes al ensamble y abundancia de especies en las comunidades.

El número de estudios que conectan ambos campos de la biología se ha incrementado en los últimos años, mostrando la importancia de incluir a la evolución en los procesos de ensamble de comunidades y gracias a esto, ahora se pueden hacer comparaciones entre los diferentes métodos utilizados e inclusive se pueden detectar patrones emergentes en la organización de las comunidades (Vamosi *et al.*, 2009).

En ecología, las filogenias añaden el componente histórico detrás de las especies que conforman una comunidad, y esto gracias a información sobre procesos evolutivos como la especiación, adaptación y extinción (Webb, 2000; Webb *et al.*, 2002; Cavender-Bares *et al.*, 2009). Las interacciones bióticas, la historia natural de las especies (Kopp y Eterovick, 2013) y las barreras geográficas son relevantes para el ensamble de comunidades (Webb *et al.*, 2002; Wiens *et al.*, 2006; Graham *et al.*, 2009; Wiens *et al.*, 2011), lo cual se estudia investigando la correlación entre el parentesco evolutivo y la similitud ecológica de las especies (Webb, 2000).

3.2 ESTRUCTURA FILOGENÉTICA DE LAS COMUNIDADES

Una comunidad ecológica es un nivel de organización natural que incluye a todas las poblaciones presentes en un área y tiempo determinados (Thorp, 1986; Gotelli y Graves, 1996; Grandcolas, 1998). La estructura filogenética de comunidades estudia que tan relacionadas son las especies de una comunidad (Webb *et al.*, 2002; Hardy y Santerre, 2007). Según varios estudios, si estas especies tienden a estar lejanamente relacionadas, se suele asumir que se debe a interacciones bióticas (Kembel y Hubbel, 2006; Graham *et al.*, 2009; Vamosi *et al.*, 2009) como, por ejemplo, la competencia entre especies cercanas que evita su co-existencia (Johnson y Stinchcombe, 2007) o el mutualismo o facilitación entre especies lejanas que permite su co-existencia. Al patrón de coexistencia, en una comunidad, de especies lejanamente emparentadas se lo conoce como dispersión filogenética (Anderson *et al.*, 2004; Cavender-Bares *et al.*, 2004). Si, por el contrario, las especies simpátricas están cercanamente relacionadas, se asume que el proceso ecológico principal es un filtro ambiental, debido a que bajo condiciones ambientales adversas, son pocos los grupos que logran evolucionar las adaptaciones necesarias para sobrevivir y diversificarse. A este patrón se lo conoce como agrupamiento filogenético (Anderson *et al.*, 2004; Cavender-Bares *et al.*, 2004; Kembel y Hubbel, 2006; Graham *et al.*, 2009) y las especies involucradas posiblemente presentan sobrelapamiento de nicho (Cavender-Bares *et al.*, 2006).

La teoría neutral, la cual ha sido bastante criticada (Ricklefs, 2006) pero ampliamente mencionada, propone que las comunidades son estructuradas por procesos estocásticos (Hubbell, 2001; Hubbell, 2005). Esta teoría plantea que cuando se extingue una especie en determinado nicho, este tiene la misma probabilidad de ser reemplazado

por otra especie o no, provocando agrupamiento al azar de las especies en las comunidades.

En el 2009, Graham *et al.* publicaron un estudio en colibríes del Ecuador, donde encontraron que zonas bajas cálidas y húmedas a ambos lados de los Andes muestran dispersión filogenética debido a la competencia, mientras que, tanto zonas andinas elevadas frías y húmedas como zonas estacionalmente secas al oeste de los Andes, mostraron agrupamiento filogenético debido a un filtro ambiental, indicando que existe una correlación positiva entre la estructura filogenética de las comunidades y el ambiente (Helmus *et al.*, 2007), es decir, las comunidades se están estructurando claramente a lo largo de un gradiente ambiental, patrón que también se ha visto común en varios estudios con plantas (Webb, 2000).

Sin embargo, Duellman en 1978, postula que en la Amazonía la predación es el proceso ecológico predominante. Los anfibios son presas de diversos predadores en todos sus estadios, es decir, mientras son huevos, larvas y adultos. En estas zonas de alta diversidad se espera que los depredadores de las ranas también sean abundantes, los mismos que pueden ser generalistas o especialistas. Si son generalistas se espera un patrón de estructura filogenético disperso o al azar y si son especialistas, agregado (Cavender-Bares *et al.*, 2009). Un mayor número de predadores disminuye la abundancia de presas evitando su competencia (Duellman y Trueb, 1986).

Por otro lado, se ha visto agregación filogenética en comunidades de árboles tropicales no debido a un filtro ambiental, sino más bien por otros factores como su habilidad de dispersión o colonización, eventos de radiación adaptativa (Losos, 1996;

Cavender-Bares *et al.*, 2004; Horner-Devine y Bohannan, 2006; Kembel y Hubbel, 2006) o partición de nicho. En relación a lo último, se sabe que los hílidos tienen gran plasticidad en el uso de microhábitats (Koop y Eterovick, 2013).

Se puede decir entonces, que los procesos históricos que actuaron sobre las especies tienen gran influencia en el ensamble de comunidades que vemos en la actualidad, limitando o expandiendo su composición de especies. Por ejemplo, el lugar de origen y diversificación de la familia Hylidae (Amazonía), lo que permite mayor diversidad en comunidades amazónicas por su tiempo de colonización (Wiens *et al.*, 2011) y barreras geográficas que existen o existieron en el pasado, que han dividido la biota presente entre la cuenca amazónica y la del pacífico. Se ha registrado que únicamente las especies *Hypsiboas boans* y *Trachycephalus typhonius* son compartidas (Ron *et al.*, 2013), sin embargo, se cree que las poblaciones amazónicas de esta última son otra especie (S. Ron com. pers). Y, posiblemente el levantamiento de los Andes es la explicación para la ausencia de más especies compartidas entre comunidades cis- y trans-andinas (Brumfield y Edwards, 2007; Hoorn *et al.*, 2010).

3.2.1 ESTIMACIÓN DE LA ESTRUCTURA FILOGENÉTICA

Para determinar la estructura filogenética de una comunidad, se han propuesto varias medidas o índices. Entre ellos, el Índice de relación neta (NRI) y el Índice del taxón más cercano (NTI), presentan buenos resultados y han sido los más utilizados. Estos describen la diferencia entre las distancias filogenéticas de las especies observadas y las distancias filogenéticas obtenidas al azar bajo modelos nulos (Webb, 2000; Horner-Devine y Bohannan, 2006; Webb *et al.*, 2011), reflejando así agrupamiento o dispersión filogenética de las comunidades (Webb *et al.*, 2008).

El índice de relación neta (NRI) toma en cuenta el número de nodos que separan dos taxa en una filogenia como medida de su cercanía (Webb, 2000). Especies separadas por menos nodos serán cercanas filogenéticamente y viceversa (Webb *et al.*, 2002). El índice del taxón filogenético más cercano (NTI) es una medida estándar de cercanía filogenética que cuantifica la distancia filogenética entre una especie y su taxón hermano (Webb *et al.*, 2008); brinda soporte al primer índice. Valores positivos indican que la comunidad está compuesta de especies más emparentadas entre sí que el promedio de las especies de todas las comunidades en conjunto (cercanía filogenética); valores negativos indican un parentesco menor (lejanía filogenética) (Webb, 2000).

Se entiende entonces que, comunidades con especies dentro de un solo género (diversidad filogenética baja) tendrán índices de relación más altos que comunidades con mayor diversidad de especies (diversidad filogenética alta) (Kembel y Hubbell, 2006; Vamosi *et al.*, 2009).

3.3 DIVERSIDAD DE ANFIBIOS

Las ranas y sapos constituyen el 88% de la diversidad anfibia del mundo, siendo uno de los grupos más diversos de los vertebrados, con 6351 de 7208 especies (Wake *et al.*, 2013). Tienen una distribución cosmopolita, ocupando gran diversidad de hábitats como bosques, praderas, ríos, cascadas, marismas, cimas de montañas y desiertos (Zhang *et al.*, 2013).

La anfibiofauna del Ecuador es la tercera más especiosa a nivel global, solo sobrepasada por la de Brasil y Colombia. De entre los cinco países con mayor diversidad de anfibios, el Ecuador cuenta con la abundancia más alta por unidad de área (~ 2 especies por cada 1000 km²), lo cual lo convierte en la región del planeta con la concentración más variada de ranas y sapos (Ron *et al.*, 2013).

Dentro del Ecuador, esta alta diversidad parece ser producto de la complejidad histórica y la heterogeneidad ambiental que caracteriza el paisaje (Ron *et al.*, 2013). El levantamiento de los Andes en el Cenozoico, especialmente desde hace aproximadamente 10 millones de años, generó gradientes ambientales y barreras geográficas (Hoorn *et al.*, 2010; Rull, 2011), dando paso al proceso de especiación. En Ecuador, las condiciones ambientales varían mucho en el espacio y esto ha generado regiones naturales con propiedades muy divergentes. Se reconocen diez regiones naturales dentro del país: matorral seco de la costa, bosque deciduo de la costa, bosque húmedo tropical del Chocó, bosque piemontano occidental, bosque montano occidental, matorral interandino, páramo, bosque montano oriental, bosque piemontano oriental y bosque tropical húmedo amazónico (Sierra *et al.*, 1999; Ron *et al.*, 2013), lo que brinda una gran diversidad de hábitats disponibles para la diversificación de los anfibios.

3.4 FAMILIA HYLIDAE

Inicialmente esta familia fue descrita por Rafinesque en 1815. Se encuentra dentro del grupo de los Hyloideos, cuyo origen se dio hace aproximadamente 110 millones de años (Zhang *et al.*, 2013). Esta familia se caracteriza por tener almohadillas amplias en los dedos y elementos intercalares en sus falanges, lo cual se asocia a sus hábitos arbóreos (Wiens *et al.*, 2005; Manzano *et al.*, 2007). En el mundo cuenta con aproximadamente 926 especies formalmente descritas (Wake *et al.*, 2013) y está distribuida en América, Australia, Papúa, y Eurasia (Faivovich *et al.*, 2005).

En Ecuador es la segunda familia más diversa con 13 géneros y 88 especies descritas. Sus géneros son *Agalychnis* (Cope, 1864) con cuatro especies, *Cruziohyla* (Faivovich *et al.*, 2005) con dos especies, *Dendropsophus* (Fitzinger, 1843) con 16

especies, *Ecnomiohyla* (Faivovich *et al*, 2005) con dos especies, *Hyloscirtus* (Peters, 1882) con 16 especies, *Hypsiboas* (Wagler, 1830) con 12 especies, *Nyctimantis* (Boulenger, 1882) con una especie, *Osteocephalus* (Steindachner, 1862) con 14 especies, *Phyllomedusa* (Wagler, 1830) con siete especies, *Scinax* (Wagler, 1830) con seis especies, *Smilisca* (Cope, 1865) con una especie, *Sphaenorhynchus* (Tschudi, 1838) con tres especies y *Trachycephalus* (Tschudi, 1838) con cuatro especies, (Ron *et al.*, 2013; Frost, 2013).

Los hílidos ecuatorianos alcanzan su riqueza de especies más alta en el Bosque Húmedo Tropical Amazónico y el Bosque Piemontano Oriental (Ron *et al.*, 2013) (Anexo 1). Se cree que se originaron y diversificaron en la Amazonía (Wiens *et al.*, 2011), lo cual se apoya con la presencia de la mayor cantidad de especies en la cuenca amazónica, un menor número en la cuenca del Pacífico y muy pocas en zonas andinas.

3.5 OBJETIVOS

3.5.1 GENERAL

- Determinar la estructura filogenética de varias comunidades de hílidos en el Ecuador

3.5.2 ESPECÍFICOS

- Investigar qué procesos ecológicos, biogeográficos e históricos podrían estar influyendo el ensamble de las comunidades.
- Conocer si existe correlación entre la estructura filogenética de las comunidades de hílidos del Ecuador y el ambiente.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES

Para este estudio se utilizaron localidades ecuatorianas en las que se han muestreado hílidos con un esfuerzo de captura lo suficientemente alto como para contar con una lista completa o casi completa de sus especies. Para confirmar esto, se realizó una regresión lineal entre la riqueza de especies de cada lugar y su precipitación (Figura 1), ya que se ha visto una relación directa entre dichas variables (Ron *et al.*, 2013). Se obtuvo significación estadística y se eliminó a las localidades que estuvieron dentro del percentil 5 mas bajo. Las comunidades utilizadas no tuvieron un área geográfica promedio definida, sin embargo, esta no sobrepasó los pocos kilómetros. Se incluyeron comunidades que estuvieran conformadas por más de dos especies (Moray, 2009; Graham *et al.*, 2009; Vamosi *et al.*, 2009) y que representaran la mayoría de hábitats presentes en el Ecuador (Tabla 1).

Las listas de especies de las comunidades se tomaron de la literatura científica: Duellman (1978), Bustamante *et al.* (2005), Altamirano-Benavides *et al.* (2010), Ortega-Andrade *et al.* (2010), Wiens *et al.* (2011) y Coloma *et al.* (2012). De bases de datos del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (MECN), de la colección de herpetología de la Universidad de Kansas (KU) (disponible en <http://collections.nhm.ku.edu/HerpsWeb/>) y del Museo de Zoología QCAZ de la PUCE y sus páginas web: AmphibiaWebEcuador (Ron *et al.*, 2013) y anfibios del Yasuní (Ron, 2001-2011).

Se completó la lista de comunidades con una salida al campo de 21 días, realizada a la localidad Tambococha, Parque Nacional Yasuní, provincia de Orellana. Se realizaron muestreos nocturnos diarios, colectando a los individuos para su posterior identificación y se tomaron muestras de tejido hepático y muscular. También se hicieron grabaciones de cantos como material de apoyo para el registro de especies que no pudieron ser colectadas. Los especímenes y grabaciones de cantos fueron depositados en el museo de Zoología QCAZ de la PUCE.

Se utilizaron 37 localidades en total. Se hicieron dos análisis, uno incluyendo todas las localidades (análisis completo) y otro separándolas por cuencas hidrográficas: Amazónica (11 localidades) y Pacífica (19 localidades), con el objetivo de eliminar el efecto de los Andes como barrera geográfica sobre las comunidades de ambas cuencas.

4.2 ANÁLISIS FILOGENÉTICOS

Las filogenias se basaron en secuencias de ADN de los genes mitocondriales 12S y ND1 + tRNAs adyacentes. La mayoría de secuencias se obtuvieron en los laboratorios del Museo de Herpetología QCAZ. Estas fueron complementadas con secuencias depositadas en la base de datos del Genbank (NCBI) por otros autores. La Tabla 2 lista las muestras analizadas.

4.2.1 EXTRACCION, AMPLIFICACIÓN Y SECUENCIACIÓN DE ADN

Se extrajo ADN a partir de tejidos hepáticos preservados en etanol al 95% en la colección del Museo QCAZ. Se usó el protocolo de Tiocianato-Guanidina con modificaciones realizadas por M. E. Ordoñez (Anexo 2). Se cuantificó el ADN resultante de la extracción en un Nanodrop® ND-1000 (NanoDrop Technologies, Inc).

Este ADN fue usado para la amplificación de fragmentos de los genes mitocondriales 12S de rRNA (12S) y NADH Deshidrogenasa I (ND1).

Las amplificaciones se realizaron usando la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Las reacciones tuvieron un volumen final de 25µl (2.5µl de Buffer PCR 5X, 1.5µl de MgCl₂ 50mM, 0.5µl de cada cebador 10µM, 0.5µl de dNTPs 10mM, 0.25µl de Taq polimerasa, 1 unidad de ADN y 18.25µl de H₂O); los reactivos y cebadores utilizados son de la marca Invitrogen™. Los cebadores y protocolos utilizados se muestran en las tablas 3 y 4, respectivamente. Los productos de PCR fueron visualizados en geles de agarosa al 1%. Para eliminar los residuos de cebadores y dNTPs no incorporados, se utilizó el kit de purificación ExoSap-IT (GE healthcare). Finalmente los productos fueron enviados para su respectiva secuenciación en la empresa Macrogen, en Corea (Macrogen In., Seoul, Korea).

4.2.2 ENSAMBLE Y EDICIÓN DE SECUENCIAS

Las secuencias fueron ensambladas y editadas con el programa Geneious Pro versión 5.4.6 (Kearse *et al.*, 2012), generando una secuencia consenso para cada especie. A estas secuencias se las alineó en el mismo programa mediante la extensión MAFFT Multiple Alignment, usando el algoritmo LINS-i (Katoh *et al.*, 2002). Finalmente a la matriz resultante se la trasladó al programa Mesquite versión 2.72 (Madison y Madison, 2009), para un último ajuste manual de la alineación.

Se excluyeron 18 especies del estudio, debido a que no hubo material genético disponible. Las cuatro especies del grupo externo fueron *Rhinoderma darwinii*, *Dendrobates auratus*, *Pristimantis thymelensis* y *Mannophryne trinitatis*. Estas especies son cercanas a la familia Hylidae (Zhang, 2013).

4.2.3 ESTRATEGIAS DE PARTICIÓN Y MODELOS DE EVOLUCIÓN

Las estrategias de partición y modelos de evolución se seleccionaron en el programa, PartitionFinder v.1.1.0 (Lanfear *et al.*, 2012). Se analizó la matriz dividida en cinco particiones: (1) gen 12S, (2) tRNAs adyacentes al fragmento ND1, (3) primera posición de los codones de ND1, (4) segunda posición de los codones de ND1 y (5) tercera posición de los codones de ND1.

4.2.4 CONSTRUCCIÓN DEL ÁRBOL FILOGENÉTICO

Debido a que para este tipo de análisis se necesita obtener un árbol ultramétrico, es decir, un árbol en el cuál todos los terminales son equidistantes a la raíz y proporcionales al tiempo de divergencia (Fitch y Margoliash, 1967), se utilizó el programa Beast 1.7.4 (Drummond y Rambaut, 2007; Drummond *et al.*, 2012). En el programa BEAUti 1.7.4 (software que crea un archivo XML, necesario para ejecutar Beast 1.7.4; Drummond *et al.*, 2007), se incluyeron parámetros como el número de particiones y modelos de evolución. Se usó un reloj molecular relajado (Lognormal relaxed clock, uncorrelated), el cual establece relaciones filogenéticas asumiendo tasas de evolución independientes distribuidas a lo largo de las ramas (Drummond *et al.*, 2006). Se especificó una constricción topológica en el programa, para que los phyllomedusinos y los hilinos sean monofiléticos, con el fin de tener una filogenia consistente con estudios previos (Wiens *et al.*, 2006; Pyron y Wiens, 2011; Wiens *et al.*, 2011). Se usó el programa TreeAnnotator v1.7.4 para generar el árbol consenso (Drummond *et al.*, 2007).

4.3 ESTRUCTURA FILOGENÉTICA

Para estimar la estructura filogenética de las comunidades se calculó el índice de relación neta (NRI) y el índice del taxón filogenético más cercano (NTI). Se relacionó los valores obtenidos de las comunidades de este estudio con los calculados bajo modelos nulos (Kembel y Hubbell, 2006; Graham *et al.*, 2009). Se consideraron a todas las especies de las comunidades como el potencial pool de especies (Webb *et al.*, 2002). Para este análisis se utilizó el programa Phylocom versión 4.04.b (Webb *et al.*, 2008), el cual manipula información ecológica y filogenética (Moray, 2009; Graham *et al.*, 2009; Webb *et al.*, 2011).

El índice NRI se calcula con la fórmula: $NRI = -1 ((MPD_{Dobs} - MPD_{Drnd})/MPD_{Dsd})$, donde MPD_{Dobs} es la media de la distancia filogenética de todos los pares de especies de la comunidad estudiada, MPD_{Drnd} es la media de la distancia filogenética de los datos obtenidos por el intercambio al azar de todos los terminales dentro la filogenia y MPD_{Dsd} es la desviación estándar de MPD_{Drnd} (Webb *et al.*, 2008).

El índice NTI se calcula con la fórmula: $NTI = -1 ((MNTD_{Dobs} - MNTD_{Drnd})/MNTD_{Dsd})$, donde $MNTD_{Dobs}$ es la media entre las especies de la comunidad y sus especies hermanas, $MNTD_{Drnd}$ es la media del taxón más cercano a una especie después que se han intercambiado al azar los terminales de la filogenia y $MNTD_{Dsd}$ es la desviación estándar de $MNTD_{Drnd}$ (Webb *et al.*, 2008).

NRI y NTI se expresan en unidades de desviación estándar. Si el modelo nulo usado es el adecuado, se espera que valores de NRI y NTI < 1.96 sean significativamente dispersos y valores > 1.96 sean significativamente agregados (Vamosi *et al.*, 2009; Placella *et al.*, 2012). La probabilidad (p), que relaciona cada valor de NRI con la distribución de 999 NRIs calculados bajo un modelo nulo, se obtiene en base a los valores de MPD_{Dobs} y MPD_{Drnd} . Si $MPD_{Dobs} < MPD_{Drnd}$. Se

calcula dividiendo el valor de $MPD.rankHi/999+1$, pero si $MPDobs > MPD.rnd$, entonces se calcula $MPD.rankLow/999+1$. $MPDrankLow$ es el número de simulaciones al azar donde $MPD.rnd$ es menor a $MPDobs$ y $MPDrankHi$ es lo opuesto. Se consideran significativos valores menores a 0.05 y 0.1 (Graham *et al.*, 2009); se sigue el mismo procedimiento para NTI. Se ha visto que comunidades con valores de NRI y NTI significativos, tendrán valores (p) significativos también (Santos *et al.*, 2010). Se simularon 999 comunidades al azar de acuerdo al modelo nulo.

Los modelos nulos son una herramienta útil en estudios de ecología de comunidades (Gotelli, 2000; Gotelli y Entsminger, 2003). Estos estudios comparan comunidades observadas con una distribución nula obtenida de comunidades ensambladas al azar (Gotelli y Entsminger, 2003; Kembel y Hubbel, 2006). En Phylocom existen cuatro tipos de modelos nulos: 0, 1, 2 y 3. Debido a que los primeros tres modelos arrojan resultados parecidos (Kembel, 2009), en este estudio se analizaron dos índices, el 1 (modelo nulo de especies al azar) y el 3 (modelo nulo por intercambio independiente), utilizando 1000 intercambios y 999 randomizaciones. El modelo nulo de especies al azar randomiza los terminales de la filogenia tomando en cuenta solo a las especies presentes en las comunidades y es importante utilizarlo, sobre todo en los análisis por regiones, ya que tomará en cuenta solo a las especies de cada región; se ha visto que preserva la auto-correlación entre sitios (Hardy, 2008). El modelo nulo por intercambio independiente, llamado también SIM 9 (Gotelli, 2000), utiliza el algoritmo de intercambio independiente para realizar matrices de presencia/ausencia de todas las especies para todas las comunidades, obteniendo nuevas matrices a partir de una original (Gotelli y Entsminger, 2003; Webb *et al.*, 2011). Este modelo ha sido ampliamente utilizado en estudios con aves, insectos y plantas (Moray, 2009; Graham *et*

al., 2009) y se lo considera el más realista biológicamente, ya que mantiene la riqueza de especies de cada sitio (Cavender-Bares *et al.*, 2006).

4.4 VARIABLES AMBIENTALES

Para determinar si existe correlación entre el ambiente y la estructura filogenética de las comunidades, se correlacionó los valores de estructura filogenética (NRI) con ocho variables climáticas, que son las más influyentes para los anfibios (Menéndez y Graham, 2013), provenientes del Ministerio del Ambiente del Ecuador (MAE, 2012). Estas son: media de la temperatura anual (Bio1), rango medio de la temperatura mensual (Bio2), estacionalidad de la temperatura (Bio4), temperatura máxima del mes más caliente (Bio5), temperatura mínima del mes más frío (Bio6), precipitación anual (Bio12), precipitación del trimestre más caliente (Bio18) y precipitación del trimestre más frío (Bio19). Con el programa ArcGis 10 se procedió a hacer un mapa con las coordenadas de cada localidad y las ocho capas (Figura 2), el cual obtiene valores de cada variable ambiental para cada localidad.

Con el programa JMP® 9.0, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) usando las ocho variables ambientales para cada comunidad, con el fin de saber si comunidades con estructura filogenética similar habitan ambientes similares (Graham *et al.*, 2009). Debido a que los datos ambientales no fueron normales, inclusive aplicando transformaciones BoxCox, procedimiento que busca la mejor fórmula para obtener normalidad, no se logró obtener una distribución normal de los datos ambientales. Por lo que se aplicó una prueba no paramétrica, la correlación de Spearman, en busca de correlación ambiental, utilizando los valores de recopilación de

todas las variables en los dos primeros componentes principales y relacionándolos a los valores de NRI de las comunidades.

5. RESULTADOS

5.1 RELACIONES FILOGÉNETICAS DE HYLIDAE

En este estudio se incluyó un total de 70 especies pertenecientes a la familia Hylidae, presentes en 37 comunidades en las tres regiones ecuatorianas (Tabla. 2). Sus secuencias tuvieron un total de 2400 pb aproximadamente, para los genes mitocondriales 12 S (~950 pb) y ND1 + tRNAs adyacentes (~1400 pb). Los modelos de evolución utilizados para la construcción de su filogenia fueron: GTR + I + G para 12S y tercera posición de ND1, HKY + I + G para la primera posición de ND1, TrN + G para la segunda posición de ND1 y GTR + G para los tRNAs adyacentes a ND1.

La filogenia tiene un alto soporte en la mayoría de sus nodos (Fig. 3). Se pueden distinguir claramente seis clados, más el taxón perteneciente a la especie *Smilisca phaeota*. La divergencia más basal se da entre Phyllomedusinae (*Phyllomedusa* + *Agalychnis* + *Cruziohyla*) y el resto de hílidos. *Sphaenorhynchus*, es el grupo hermano del resto de hílidos pero con un bajo soporte. Los clados *Scinax*, Cophomantini (*Hypsiboas* + *Hyloscirtus*), Lophiophiliini (*Osteocephalus* + *Trachycephalus* + *Nyctimantis rugiceps*) y *Dendropsophus* tienen alto soporte pero las relaciones entre ellos están pobremente resueltas.

5.2 ESTRUCTURA FILOGENÉTICA DE LAS COMUNIDADES

5.2.1 MODELO NULO DE ESPECIES AL AZAR

Este modelo toma en cuenta solo a las especies presentes en las comunidades analizadas como el pool de especies. De las 37 comunidades estudiadas, 22 (60%)

tuvieron un índice de relación neta (NRI) positivo, indicando que estas comunidades están filogenéticamente agregadas. Entre ellas, ocho presentaron $NRI > 1.96$ (agregación significativa). Las comunidades con NRI negativos (dispersión filogenética) fueron 15 (40%) y entre ellas solo una tuvo un $NRI < 1.96$ (dispersión significativa). Lo que resulta en un 24% de diferenciación significativa en relación al modelo nulo. Para el índice del taxón filogenético más cercano (NTI), también se obtuvieron 22 comunidades con índices positivos y 15 con índices negativos. Once tuvieron $NTI > 1.96$ y ocho $NTI < 1.96$, es decir, ~50% de las comunidades fueron diferentes al modelo nulo (Tabla 5).

En cuanto a los análisis por regiones, para las localidades de la cuenca Pacífica, de 11 comunidades, nueve (82%) presentaron valores de NRI positivos y dos (8%) negativos. Seis mostraron diferencias significativas con valores de $NRI > 1.96$, (54% diferente al modelo nulo). Los valores de NTI fueron positivos para cuatro (36%) comunidades y negativos para siete (64%). Dos tuvieron $NTI > 1.96$ y cuatro $NTI < 1.96$, es decir, 55% de las comunidades fueron diferentes al modelo nulo (Tabla 6). Para la cuenca amazónica, de las 19 comunidades, seis (32%) obtuvieron NRIs positivos y 13 (68%) negativos. Una tuvo $NRI > 1.96$ y cuatro $NRI < 1.96$, es decir, el 26% fue significativamente diferente al modelo nulo. Finalmente para NTI, se obtuvieron ocho (42%) comunidades con índices positivos y 11 (58%) con índices negativos. Dos mostraron $NTI > 1.96$ y dos $NTI < 1.96$, es decir, 21% fue significativamente diferente al modelo nulo (Tabla 7).

5.2.2 MODELO NULO POR INTERCAMBIO INDEPENDIENTE

Este modelo randomiza la composición de las comunidades en base a una matriz de presencia/ausencia de especies. En el análisis de todas las localidades, para el NRI, de las 37 comunidades estudiadas, 22 (60%) mostraron índices positivos y 15 (40%) negativos. Nueve tuvieron $NRI > 1.96$ (agregación significativa) y una $NRI < 1.96$ (dispersión significativa), es decir, 27% presentó diferencias significativas en relación al modelo nulo. Para el índice NTI, se obtuvieron 22 comunidades con índices positivos y 15 con índices negativos; 14 tuvieron $NTI > 1.96$ y siete $NTI < 1.96$, es decir, 57% mostró diferencias significativas (Tabla 8).

En cuanto a los análisis por región, para la cuenca Pacífica, de once comunidades, siete (67%) presentaron valores de NRI positivos y cuatro (33%) negativos. Tres presentaron $NRI > 1.96$ y ninguna valores < 1.96 , es decir, el 27% presentó diferencias significativas. Los NTI fueron positivos en cinco (45%) comunidades y negativos en seis (55%). Dos presentaron $NTI > 1.96$ y ninguna valores < 1.96 , es decir, el 18% tuvo diferencias significativas (Tabla 9). En la región oriental, de las 19 comunidades, ocho (42%) tuvieron NRIs positivos y 11 (58%) negativos. Cuatro tuvieron $NRI > 1.96$ y cuatro $NRI < 1.96$, es decir, el 42% fue estadísticamente significativo. Finalmente para NTI, también se obtuvieron ocho comunidades con índices positivos y 11 con índices negativos. Tres tuvieron $NTI > 1.96$ y una $NTI < 1.96$, es decir, 21% fue diferente al modelo nulo (Tabla 10).

5.3 CORRELACIÓN ENTRE AMBIENTE Y ESTRUCTURA FILOGENÉTICA

No existe un patrón claro de agrupamiento o dispersión filogenética en relación al ambiente (Fig. 4, 5 y 6). Los análisis de componentes principales (ACP) resultaron en

dos componentes con autovalores mayores que 1 (Tablas 11, 12 y 13). Aproximadamente el 75% de la variación ambiental fue explicada por los primeros dos componentes principales. El PC I tiene cargas altas en variables que miden variación en temperatura y el PC II en variables relacionadas con la precipitación (Tabla 11; Fig. 4). En relación a la cuenca pacífica, el PC I tiene cargas altas para variables de temperatura y precipitación y el PC II para temperatura (Tabla 12; Fig. 5A y 6A). En la cuenca amazónica, el PC I también recoge ambas variables y el PC II solo precipitación (Tabla 13; Fig. 5B y 6B).

La prueba no paramétrica de Spearman confirma la ausencia de correlación entre las variables ambientales y valores de NRI, obtenidos con ambos modelos nulos y en el análisis completo y por cuencas hidrográficas, con resultados no significativos (Tablas 14, 15 y 16). Tanto valores positivos (agregación) como negativos (dispersión) se encuentran sobrelapados en el espacio ambiental, es decir, no se ve una correlación entre estructura filogenética y ambiente. Y tampoco se ve un patrón geográfico claro de estructuración filogenética de las comunidades.

6. DISCUSIÓN

6.1 RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LA FAMILIA HYLIDAE EN EL ECUADOR

La filogenia incluye 70 de las 88 especies de hílidos del Ecuador (Ron *et al.*, 2013). La mayoría de nodos tiene alto soporte (probabilidades posteriores > 0.95). Sin embargo, algunos nodos basales en Hylidae tienen soporte bajo, un problema que también ha sido reportado en estudios anteriores (Wiens *et al.* 2010, Pyron y Wiens 2011). La filogenia es consistente con estudios previos (Faivovich *et al.*, 2005; Wiens *et al.*, 2006; Wiens *et al.*, 2010; Pyron y Wiens, 2011) excepto en nodos con bajo soporte.

6.2 PATRONES DE ESTRUCTURA FILOGENÉTICA

Existen tres tipos de patrones de estructura filogenética de las comunidades, agregado, disperso o al azar. La mayoría de estudios realizados presentan agregación filogenética (Webb, 2000; Horner-Devine y Bohannan, 2006; Weiblen *et al.*, 2006; Hardy y Santerre, 2007; Helmus *et al.*, 2007; Vamosi y Vamosi, 2007; Verdú y Pausas, 2007; Graham *et al.*, 2009; Moray, 2009), luego dispersión filogenética (Cavender-Bares *et al.*, 2004; Ackerly *et al.*, 2006; Cavender-Bares *et al.*, 2006; Webb *et al.*, 2006) y unos pocos se estructura al azar (Peres-Neto, 2004; Kembel y Hubbell, 2006). Se ha visto que el agrupamiento filogenético tiende a incrementar con la escala espacial utilizada, debido a que mayor variación ambiental permite a las especies ordenarse a través de gradientes ambientales (Willis *et al.*, 2010). Y que la dispersión filogenética se ve a escalas menores (Moray, 2009; Anderson *et al.*, 2004; Cavender-Bares *et al.*, 2009). Los resultados muestran que la mayoría de comunidades tuvieron valores positivos de NRI y NTI, lo cual indica que en efecto a nivel regional predomina la

agregación sobre la dispersión filogenética. Sin embargo, al reducir la escala espacial, es decir, en los análisis por cuencas hidrográficas, a pesar que de hay comunidades dispersas, el patrón de agregación continúa predominante. En este caso la agregación no resulta del ordenamiento espacial de las especies, pero puede ser consecuencia de limitaciones de dispersión en anfibios. En los análisis por cuencas hidrográficas hay una mayor proporción de comunidades con estructura estadísticamente diferente a los modelos nulos, esto probablemente a que se elimina el efecto de los Andes como barrera a la dispersión. Por otro lado, los resultados con ambos modelos nulos fueron parecidos, lo cual sugiere que los resultados no son contingentes en la metodología de análisis.

6.2.1 TEORIA NEUTRAL

La hipótesis nula plantea que no existe un patrón de estructura filogenética de las comunidades sino que estas se estructura al azar. La teoría neutral menciona que procesos estocásticos estructuran las comunidades ya que existe un equilibrio en sus especies debido a que la tasa de especiación es igual a la de extinción (Hubbell, 2001; Hubbell, 2005). Pyron y Wiens (2013) explican que la tasa de especiación en los trópicos es mayor a la tasa de extinción, lo cual explica su gran diversidad. Entonces, aunque haya comunidades que no son estadísticamente diferentes al modelo nulo, este desequilibrio y la tendencia de agregación filogenética de las comunidades rechazan la hipótesis nula.

6.2.2 PROCESOS ECOLÓGICOS

Debido a que los organismos interactúan en base a sus fenotipos y ya que estos no se distribuyen al azar dentro de su filogenia, se espera que la composición filogenética

de las comunidades sea parcialmente el producto de interacciones de sus especies (Vamosi *et al.*, 2009). Según la literatura los procesos ecológicos más importantes en el ensamble de comunidades son el filtro ambiental, la competencia y la predación (Duellman, 1978; Cavender-Bares *et al.*, 2004; Graham *et al.*, 2009), aunque también se pueden dar otro tipo de interacciones, por ejemplo la facilitación, el mutualismo y la simbiosis (Stachowicz, 2001; Tirado y Pugnaire, 2005; Cavender-Bares *et al.*, 2009; Pavoine *et al.*, 2011).

Una explicación para la estructura de las comunidades es que el ambiente influencia donde se ubicarán o no las especies. Se sugiere que el mecanismo del filtro ambiental genera un patrón de agregación filogenética en las comunidades (Graham *et al.*, 2009; Mayfield *et al.*, 2009). Grupos de especies cercanamente relacionadas compartirán caracteres que las permitan adaptarse a ciertos hábitats (Webb *et al.*, 2002; Horner-Devine y Bohannon, 2006), permitiendo la supervivencia de ciertos clados y la eliminación de otros según sus adaptaciones al ambiente circundante (Gallego-Fernández, 2011). Hábitats con periodos de incendios, suelos y aguas con pH ácidos, zonas secas, andinas e intervenidas, etc., son ejemplos de sitios que ejercen presión ambiental sobre las especies que los habitan.

Por otro lado, la literatura propone que se espera dispersión filogenética si ha habido competencia entre las especies de una comunidad, ya que especies cercanas comparten nichos y no pueden co-existir (Webb *et al.*, 2002; Graham *et al.*, 2009; Mayfield y Levine, 2010). La teoría de la competencia explica que el recurso debe ser limitado, es decir, que la demanda supere a la oferta para que haya competencia entre especies (Duellman, 1978). Dentro de los principales recursos requeridos por las ranas

están el alimento, sitios de refugio y sitios de ovoposición. La mayoría de hílidos se alimenta de insectos y arácnidos (Wiens *et al.*, 2011) e inclusive pueden haber casos de especialización, por ejemplo, se ha reportado que *Sphaenorhynchus* se alimenta principalmente de hormigas (Duellman, 1978; Duellman y Trueb, 1986). Se ha sugerido que estos recursos no son limitados, al menos en zonas tropicales, por ser abundantes y no tener estacionalidad (Duellman, 1978), reduciendo así la competencia entre especies.

Finalmente, se ha dicho que la predación debería ser tomada como de importancia primaria, ya que determina la composición de especies y evita su exclusión competitiva (Glasser, 1979; Thorp, 1986). Los anfibios son presas de diversos predadores como peces, pájaros e insectos acuáticos y algunos colúbridos, sobre todo en su fase de huevos y larvas (Duellman y Trueb, 1968). Predadores especialistas podrían generar agregación filogenética ya que al alimentarse solo de ciertos grupos sesgan los clados que sobreviven, mientras que predadores generalistas generarían dispersión filogenética o al estructura al azar (Vamosi *et al.*, 2009). Pero, al no haber estudios relacionados a ecología de anfibios, no se puede determinar qué rol cumple este proceso ecológico en el ensamble de sus comunidades.

La mayoría de investigaciones que han reportado agregación filogenética proponen como proceso predominante al filtro ambiental (Webb, 2000; Helmus *et al.*, 2007; Vamosi y Vamosi, 2007; Graham *et al.*, 2009). Sin embargo, otros estudios han encontrado que el filtro ambiental causa dispersión filogenética cuando especies lejanas tienen caracteres convergentes que les permiten adaptarse a condiciones adversas (Cavender-Bares *et al.*, 2004; Cavender-Bares *et al.*, 2006). Los resultados muestran agregación filogenética, sin embargo, solo las comunidades de hábitats inhóspitos como

zonas andinas y secas del Ecuador que presentan agregación filogenética, podrían explicarse por filtro ambiental, ya que el resto se ubican en zonas con hábitats favorables.

Graham *et al* (2009) propone a la competencia como el factor predominante para la dispersión filogenética en comunidades de colibríes de zonas bajas. En mis resultados algunas comunidades amazónicas muestran dispersión filogenética, pero como se dijo anteriormente el recurso en esta zona se considera abundante, disminuyendo la competencia. Wiens *et al.*, (2011), analizando razones para la gran diversidad registrada en la Amazonía y cuyo modelo de estudio fue la familia Hylidae, encontraron que la mayoría de clados viven en simpatría y que existe partición del recurso, evitando la competencia. Entonces, si la competencia no es predominante, una posible razón para que estas comunidades sean la excepción al resto serían fallas en el esfuerzo de muestreo, es decir, la lista de especies de dichas comunidades no contiene a todas las especies que en realidad la conforman, como si lo están comunidades cercanas y que presentan agregación filogenética.

Finalmente, Webb (2000) explica que existe agregación filogenética en comunidades de árboles de bosque lluviosos debido a limitaciones de dispersión en sus especies. En este caso especies cercanas se diversifican simpátricamente, creando agrupamiento filogenético. Este proceso es el que mejor se aplica a este estudio, ya que al tener los anfibios limitaciones de dispersión, las especies no se dispersan mayormente y se diversifican en el mismo lugar, generando la agregación filogenética que vemos en los resultados.

6.2.3 PROCESOS HISTÓRICOS, BIOGEOGRÁFICOS Y EVOLUTIVOS

A una escala espacial mayor, los procesos biogeográficos, evolutivos e históricos pueden ser más importantes en la estructuración de las comunidades como es el caso de la especiación, extinción y dispersión (Losos, 1996; Grandcolas, 1998; Kraft *et al.*, 2007; Cavender-Bares *et al.*, 2009). Esta tendencia de agregación filogenética de las comunidades, puede explicarse por procesos de aislamiento y especiación. La poca capacidad de movilidad de las especies no permite que se dispersen a una escala espacial más grande (Jabot *et al.*, 2008), característica que se ajusta a las limitaciones de dispersión que tienen los anfibios. Evidencia experimental indica que una capacidad de dispersión baja puede explicar la co-existencia de especies cercanas (Tofts y Silvertown, 2002; Vamosi *et al.*, 2009). Se ha registrado que la gran diversidad de especies de hílidos en la Amazonía se debe a diversificación de las especies en un mismo lugar debido a limitaciones de dispersión (Wiens *et al.*, 2011).

Además, esta agrupación puede explicarse por procesos biogeográficos como la vicarianza. Los hílidos se originaron en la Amazonía (Wiens *et al.*, 2011) y de ahí se dispersaron a otras regiones. El levantamiento de los Andes, provocó especiación por vicarianza (Duellman y Trueb, 1986; Duellman, 1999), es decir, solo unos pocos grupos empezaron a formar la biota de la región occidental y andina, evolucionando en biotas diferentes. Las especies vicariantes dan soporte a esta hipótesis (Duellman, 1999), por ejemplo, *Cruziohyla calcarifer* y *C. craspedopus*; *Agalychnis spurrelli* y *A. buckleyi*; *Scinax garbei* y *S. sugillatus*; *Hyloscirtus phyllognathus* e *H. palmeri*, etc., ya que habitan tierras bajas a ambos lados de la región interandina (Ron *et al.*, 2013). Al observar la filogenia de Wiens *et al.* (2006), la cual al ser calibrada muestra el tiempo de divergencia de las especies, se puede ver que algunas de estas especies vicariantes de la

filogenia de este estudio se formaron después del levantamiento de los Andes. Esta especiación alopátrica produce inicialmente una estructura al azar de las comunidades, pero con el paso del tiempo estas especies vicariantes empiezan a diversificarse en simpatría generando agrupamiento filogenético, es decir, especies cercanas co-existiendo. Y esto se apoya con el estudio de Wiens *et al.* (2011), donde encontraron que los clados amazónicos de hílidos son simpátricos.

Otras razones que podrían originar patrones de agregación filogenética son eventos de colonización en el caso de islas, particionamiento y conservacionismo de nicho (Wiens y Graham, 2005; Losos, 2008) y radiaciones adaptativas (Kembel y Hubell, 2006). Forest *et al.* (2007), en un estudio realizado con plantas en la región del Cabo, en África, analizó su parte oriental, la misma que durante 25 millones de años tuvo varias radiaciones endémicas, encontrando estructura filogenética agregada entre sus especies.

6.3 CORRELACIÓN AMBIENTAL

La abundancia y distribución de las especies y la composición de una comunidad se ven influenciadas por factores bióticos o ambientales (Parris, 2004). La relación entre la estructura de las comunidades y el ambiente se ha descrito como un proceso aditivo que puede alterar la manera en que los caracteres funcionales de las especies se adaptan a las condiciones ambientales a las que se enfrentan (Ernst y Rodell, 2008). La literatura menciona que las comunidades se estructuran espacialmente, es decir, sitios cercanos tendrán biotas similares (Parris, 2004; Curie, 2007; Keller *et al.*, 2009; Moen *et al.*, 2009; Peres-Neto *et al.*, 2012).

Pocos estudios han investigado los efectos de las variables ambientales en la estructuración de comunidades de anfibios. Ernst y Rodel (2008) en su estudio con dos comunidades de ranas arbóreas de Guyana y África occidental, no encontraron correlación ambiental, es decir, sitios similares no tenían la misma composición de especies debido a barreras como claros de bosque o vacíos en el dosel, concluyendo que los factores ambientales no predicen la incidencia de las especies; como si lo hacen barreras geográficas y la capacidad de dispersión de las especies (Keller *et al.*, 2009), la cual elimina la capacidad de las especies de colonizar cualquier sitio por igual.

Los resultados en efecto muestran que no existe correlación entre el ambiente y la estructura filogenética de las especies, siendo limitaciones de dispersión y barreras geográficas su posible explicación (Peres-Neto *et al.*, 2012). Como se dijo anteriormente, el hecho de que la familia Hylidae se haya originado y diversificado en la Amazonía, hace aproximadamente 30-40 millones de años (Duellman, 1999; Wiens *et al.*, 2011), explica la gran diversidad de la región oriental (Wiens *et al.*, 2006; Moen *et al.*, 2009; Wiens *et al.*, 2011) y los Andes son una barrera importante contra su dispersión a otros sitios (Santos *et al.*, 2009). Así, la dispersión se limita únicamente a zonas aledañas a las comunidades y las especies no pueden ordenarse uniformemente conforme a gradientes ambientales.

7. CONCLUSIONES

Las comunidades de hílidos del Ecuador muestran una tendencia hacia el patrón de agregación filogenética, siendo la presencia de los Andes y limitaciones de dispersión en anfibios su posible explicación

Los procesos biogeográficos y evolutivos son más influyentes que los procesos ecológicos en el ensamble de comunidades de anfibios

No existe correlación con el ambiente, es decir, comunidades de hílidos en sitios ambientalmente similares no presentan la misma estructura filogenética

8. LITERATURA CITADA

Ackerly, D.D., Schwilk, D.W., Webb, C.O. 2006. Niche evolution and adaptive radiation: testing the order of trait divergence. *Ecology* 87: 50–61

Altamirano-Benavides, M., Cisneros-Heredia, D.F., Meza-Ramos, P., Ortega-Andrade, H.M., Yáñez-Muñoz, M. 2010. Serie herpetofauna del Ecuador: El chocó esmeraldeño. PROSAR, Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, Quito, Ecuador.

Anderson, T.M., Lachance, M.A., Starmer, W.T. 2004. The relationship of phylogeny to community structure: the cactus yeast community. *The American Naturalist* 164: 709–721

Bustamante, M., Ron, S.R., Coloma, L.A. 2005. Cambios en la diversidad en siete comunidades de anuros en los Andes de Ecuador. *Biotropica* 37: 180–189

Brumfield, R.T., Edwards, S.V. 2007. Evolution into and out of the Andes: a bayesian analysis of historical diversification in *Thamnophilus* antshrikes. *Evolution* 61:346–367

Cavender-Bares, J., Ackerly, D., Baum, D., Bazzaz, F. 2004. Phylogenetic overdispersion in floridian oak communities. *The American Naturalist* 163:823–843.

Cavender-Bares, J., Keen, A., Miles, B. 2006. Phylogenetic structures of floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology* 87:109–122

Cavender-Bares, J., Kozak, K., Fine, P., Kembel, S. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* 12: 693–715

Curie, J.C. 2007. Disentangling the roles of environment and space in ecology. *Journal of Biogeography* 34: 2009–2011

Darst, C., Cannatella, D.C. 2004. Novel relationships among hyloid frogs inferred from 12S and 16S mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 462–475

Drummond A.J., Ho, S.Y.W., Phillips, M.J., Rambaut A. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* 4: 699–710

Drummond, A.J., Rambaut, A. 2007. Beast: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *Evolutionary Biology* 7: 1–8

Drummond, A.J., Ho, S.Y.W., Rawlence, N., Rambaut, A. 2007. A rough guide to Beast 1.4. User's manual.

Drummond, A.J., Suchard, M.A., Xie, D., Rambaut, A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the Beast 1.7. *Molecular Biology and Evolution*. 29: 1969–1973

Duellman, W.E. 1970. Hylid frogs of middle America. Monographs of the Museum of Natural History, University of Kansas 1: 1–753

Duellman, W.E. 1978. The Biology of an Equatorial Herpetofauna in Amazonian Ecuador. University of Kansas Printing Service. Kansas, Estados Unidos

Duellman, W.E., Trueb, L. 1986. Biology of amphibians. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, Estados Unidos.

Duellman, W.E. 1999. Patterns of distribution of amphibians. A global perspective. The Johns Hopkins University Press. Baltimore, Estados Unidos

Ernst, R., Rodel, M.O. 2008. Patterns of community composition in two tropical tree frog assemblages: separating spatial structure and environmental effects in disturbed and undisturbed forests. *Journal of Tropical Ecology* 24: 111–120

Faivovich, J., Haddad, C.F., García, P., Frost, D., Campbell, J.A., Wheeler W.C. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 294: 1–240

Faivovich, J., Haddad, C.F., Baeta, D., Jungfer, K.H., Alvares, G.F., Brandao, R.A., Wheeler, W.C. 2010. The phylogenetic relationships of the charismatic poster frogs, Phyllomedusinae (Anura, Hylidae). *Cladistics* 26: 227-261

Fitch, W.M., Margoliash, E. 1967. Construction of phylogenetic trees. *Science* 155: 279–284

Forest, F., Grenyer, R., Rouget, M., Davies, T.J., Cowling, R.M., Faith, D.P., Balmford, A., Manning, J.C., Proches, S., Bank, M.van.der., Reeves, G., Hedderson, T.A.J., Savolainen, V. 2007. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature* 7129: 757–760

Frost, D.R. 2013. Amphibian species of the world: an Online Reference. Version 5.6. American Museum of Natural History, New York, USA. <<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>>, acceso 18 de Octubre, 2013

Glasser, J. 1979. The role of predation in shaping and maintaining the structure of communities. *The American Naturalist* 113: 631–641

Goebel, A., Donnelly, M. 1999. PCR primers and amplification methods for 12S ribosomal DNA, the control region, cytochrome oxidase I, and cytochrome b in bufonids and other frogs, and an overview of PCR primers which have amplified DNA in amphibians successfully. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11: 163–199

Gotelli, N.J., Graves, G.R. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington DC, Estados Unidos.

Gotelli, N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606–2621

Gotelli, N.J., Entsminger, G.L. 2003. Swap algorithms in null model analysis. *Ecology* 84: 532–535

Graham, C.H., Parra, J., Rahbek, C., Maguire, J. 2009. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Science* 106: 19673–19678

Grandcolas, P. 1998. Phylogenetic analysis and the study of community structure. *Oikos* 82: 397–400

Hardy, O.J., Santerre, B. 2007. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology* 95: 493–506

Hardy, O.J. 2008. Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *Journal of Ecology* 96: 914–926

Helmus, M.R., Bland, T.J., Williams, C.K., Ives, A.R. 2007. Phylogenetic measures of diversity. *The American Naturalist* 169: 68–83

Hoorn, C., Wesselingh, F.P., Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., Antonelli, A. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927–931

Horner-Devine, M.C., Bohannan, B.J.M. 2006. Phylogenetic clustering and overdispersion in bacterial communities. *Ecology* 87: 100–108

Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32). Princeton University Press. Nueva Jersey, Estados Unidos

Hubbell, S.P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19: 166–172

Jabot, F., Etienne, R.S., Chave, J. 2008. Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and an empirical test. *Oikos* 117: 1308–1320

Johnson, M.T.J., Stinchcombe, J.R., 2007. An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 250–257

Katoh, K., Misawa, K., Kuma, K., Miyata T. 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast fourier transform. *Nucleic Acids Research* 30: 3059–3066

Kearse, M., Moir, R., Wilson, A., Stones-Havas, S., Cheung, M., Sturrock, C.S., Sturrock, S., Buxton, S., Cooper, A., Markowitz, S., Duran, C., Thierer, T., Ashton, B., Meintjes, P., Drummond, A. 2012. Geneious basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. *Bioinformatics* 28: 1647–1649

Keller, A., Rödel, M.O., Linsenmair, K.E., Grafe, T.U. 2009. The importance of environmental heterogeneity for species diversity and assemblage structure in bornean stream frogs. *Journal of Animal Ecology* 78: 305–314

Kembel, S., Hubbel, S. 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology* 87: 86–99

Kembel, S.W. 2009. Disentangling niche and neutral influences on community assembly: assessing the performance of community phylogenetic structure tests. *Ecology Letters* 12: 949–960

Kopp, K., Eterovick, P.C. 2013. Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *Journal of Natural History* 40: 1813–1830

Kraft, N.J.B., Cornwell, W.K., Webb, C.O., Ackerly, D. 2007. Trait evolution, community assembly and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist* 170: 271–283

Lanfear, R., Calcott, B., Ho, S.Y.W., Guindon, S. 2012. Partition finder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 29: 1695–1701.

Losos, J.B. 1996. Phylogenetic perspectives in community ecology. *Ecology* 77: 1344–1354

Losos, J.B. 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* 11: 995–1007

National Center for Biotechnology Information, NCBI.
<<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>>, acceso Octubre, 2012

Maddison, W.P, Maddison, D.R. 2009. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.72. <<http://mesquiteproject.org>>.

Mayfield, M.M., Boni, M.F., Ackerly, D.D. 2009. Traits, habitats, and clades: identifying traits of potential importance to environmental filtering. *The American Naturalist* 174: 1–22

Mayfield, M.M., Levine, J.M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13: 1085–1093

Ministerio del Ambiente del Ecuador, MAE. 2012. Sistema de Clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental. Subsecretaría de Patrimonio Natural. Quito.

Manzano, A.S., Fabrezi, M., Vences, M. 2007. Intercalary elements, treefrogs, and the early differentiation of a complex system in the neobatrachia. *The Anatomical Record* 290: 1551–1567

Menéndez, P.A., Graham, C.H. 2013. Evaluating multiple causes of amphibian declines of Ecuador using geographical quantitative analyses. *Ecography* 36: 001–014

Moen, D., Wiens, J. 2008. Missing data and the accuracy of bayesian phylogenetics. *Journal of Systematics and Evolution* 46: 307–314

Moen, D.S., Smith, S.A., Wiens, J.J. 2009. Community assembly through evolutionary diversification and dispersal in middle american treefrogs. *Evolution* 63: 3228–3247

Moray, C.M. 2009. Phylogenetic signal in pollination networks varies in strength with pollinator type and community plant species richness. Tesis de Maestría, Canadá.

Ortega-Andrade, H.M., Bermingham, J., Aulestia, C., Paucar, C. 2010. Herpetofauna of the Bilsa Biological Station, province of Esmeraldas, Ecuador. *Journal of species list and distribution* 6: 119–154

Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., Bélair, G.de., Bonsall, M.B. 2011. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology* 99:165–175

Parris, K.M. 2004. Environmental and spatial variables influence the composition of frog assemblages in sub-tropical eastern Australia. *Ecography* 27: 392–400

Placella, S.A., Brodie, E.L., Firestone, M.K. 2012. Rainfall-induced carbon dioxide pulses result from sequential resuscitation of phylogenetically clustered microbial groups. *Proceedings of the National Academy of Science* 109: 10931–10936

Peres-Neto, P.R. 2004. Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia*, 140: 352–360.

Peres-Neto, P.R., Leibold, M.A., Dray, S. 2012. Assessing the effects of spatial contingency and environmental filtering on metacommunity phylogenetics. *Ecology* 93: 14–30

Pyron, R.A., Wiens, J.J. 2011. A large-scale phylogeny of amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61:543–583

Pyron, R.A., Wiens, J.J. 2013. Large-scale phylogenetic analyses reveal the causes of high tropical amphibian Diversity. *Proceedings of the Royal Society* 280: 1–10

Ricklefs, R.E. 2006. The unified neutral theory of biodiversity: do the numbers add up? *Ecology* 87: 1424–1431

Ron, S. R. 2001-2011. Anfibios de Parque Nacional Yasuní, Amazonía ecuatoriana. [En línea]. Ver. 1.7 (2011). Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Quito, Ecuador. <<http://tropicalfrogs.net/yasuni/>>, acceso: 12 de octubre, 2013

Ron, S.R., Toral, E., Venegas, P.J., Barnes, C.W. 2010. Taxonomic revision and phylogenetic position of *Osteocephalus festae* (Anura, Hylidae) with description of its larva. *ZooKeys* 70: 67–92

Ron, S.R., Venegas, P.J., Toral, E., Read, M., Ortiz, D.A., Manzano, A.L. 2012. Systematics of the *Osteocephalus buckleyi* species complex (Anura, Hylidae) from Ecuador and Peru. *ZooKeys* 229: 1–52

Ron, S.R., Coloma, L.A, Guayasamín, J.M. y Yáñez-Muñoz, M.H. 2013. *AmphibiaWebEcuador*. Versión 2013.1. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

<<http://zoologia.puce.edu.ec/Vertebrados/anfibios/AnfibiosEcuador>>, acceso 15 de octubre, 2013

Rull, V. 2011. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 26:508–513

Salerno, P.E., Ron, S.R., Señaris, J.C., Rojas-Runjaic, F.J.M., Noonan, B.P., Cannatella, D.C. 2012. Ancient Tepui summits harbor young rather than old lineages of endemic frogs. *Evolution* 66: 3000–3013

Santos, J.C., Coloma, L.A., Summers, K., Caldwell, J.P., Ree, R., Cannatella, D.C. 2009. Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late miocene andean lineages. *PLoS Biology* 7:448–461

Santos, B.A., Arroyo-Rodríguez, V., Moreno, C.E., Tabarelli, M. 2010. Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented brazilian atlantic forest. *PLoS ONE* 5: 1–7

Sierra, R., Cerón, C., Palacios, W., Valencia, R. 1999. Mapa de vegetación del Ecuador continental 1:1'000.000. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF, Wildlife Conservation Society y Ecociencia, Quito.

Stachowicz, J.J. 2001. Mutualism, facilitation and the structure of ecological communities. *BioScience* 51: 235–246

Thorp, J.H. 1986. Two distinct roles for predators in freshwater assemblages. *Oikos*, 45: 75–82

Tirado, R., Pugnaire, F.I. 2005. Community structure and positive interactions in constraining environments. *Oikos* 111:437–444

Tofts, R., Silvertown, J. 2002. Community assembly from the local species pool: an experimental study using congeneric species pairs. *Journal of Ecology* 90:385–393

University of Kansas Biodiversity Institute, 2012

<<http://herpetology.biodiversity.ku.edu/collections>>, acceso Octubre, 2012

Vamosi, J., Vamosi, S.M. 2007. Body size, rarity, and phylogenetic community structure: insights from diving beetle assemblages of Alberta. *Diversity and Distributions* 13:1–10

Vamosi, S.M., Heard, S.B., Webb, C.O. 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology* 18:572–592

Verdú, M., Pausas, G. 2007. Fire drives phylogenetic clustering in mediterranean basin woody plant communities. *Journal of Ecology* 95: 1316–1323

Wake, D., Koo, M., Vredenburg, V., Blackburn, D., Cannatella, D., Gross, J., Halliday, T., Spencer, C. 2013. Information on amphibian biology and conservation. [web application]. 2013. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Available: <<http://amphibiaweb.org/>>, acceso 10 de Septiembre, 2013

Webb, C. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist* 156: 145–155

Webb, C., Ackerly, D., McPeck, M., Donoghue, M. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475–505

Webb, C.O., Gilbert, G.S., Donoghue, M.J. 2006. Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. *Ecology* 87: 123–131

Webb, C., Ackerly, D., Kembel, S. 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24: 2098–2100

Webb, C., Ackerly, D., Kembel, S. 2011. Software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution (with phylomatic and ecoevolve). User's Manual. Version 4.2.

Wiens, J., Graham, C. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36:519–539

Wiens, J., Fetzner, J., Parkinson, C., Reeder, T. 2005. Hylid frog phylogeny and sampling strategies for speciose clades. *Systematic Biology* 54: 719–748

Wiens, J., Graham, C., Moen, D., Smith, S., Reeder, T. 2006. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *The American Naturalist* 168: 579–596

Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Davies, T.J., Grytnes, J.A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M., Stephens, P.R. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13: 1310–1324

Wiens, J., Pyron, A., Moen, D. 2011. Phylogenetic origins of local-scale diversity patterns and the causes of amazonian megadiversity. *Ecology Letters* 14: 643–652.

Willis, C.G., Halina, M., Lehman, C., Reich, P.B., Keen, A., McCarthy, S., Cavender-Bares, J. 2010. Phylogenetic community structure in Minnesota oak savanna is influenced by spatial extent and environmental variation. *Ecography* 33:565–577

Zhang, P., Liang, D., Mao, R.L., Hillis, D.M., Wake, D.B., Cannatella, D.C. 2013. Efficient sequencing of anuran mtDNAs and a mitogenomic exploration of the phylogeny and evolution of frogs. *Molecular Biology and Evolution* 30:1899–1915

10. FIGURAS

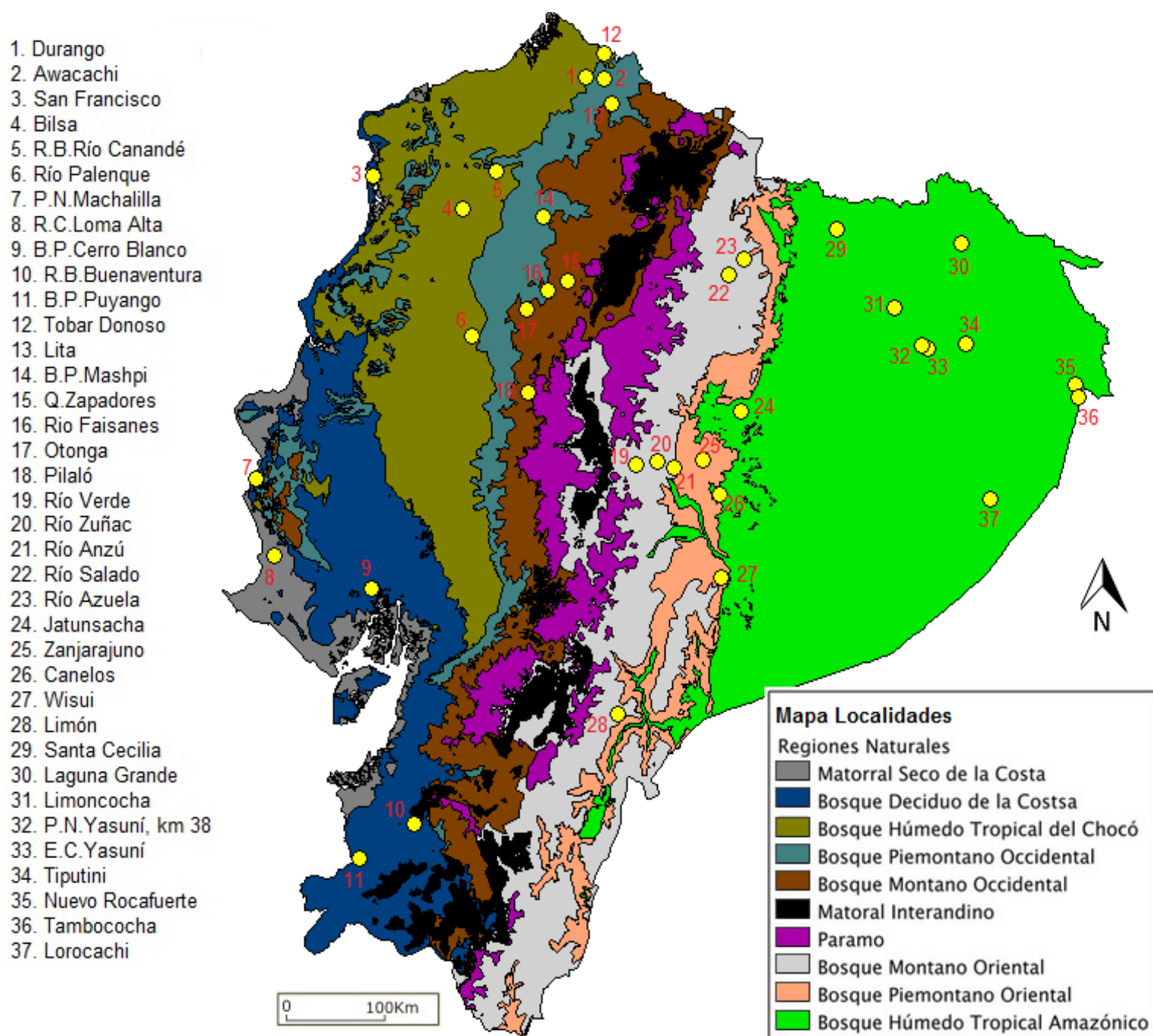


Figura 2. Mapa de comunidades estudiadas. Los colores indican diez regiones naturales (Sierra *et al*, 1999; Ron *et al.*, 2013)

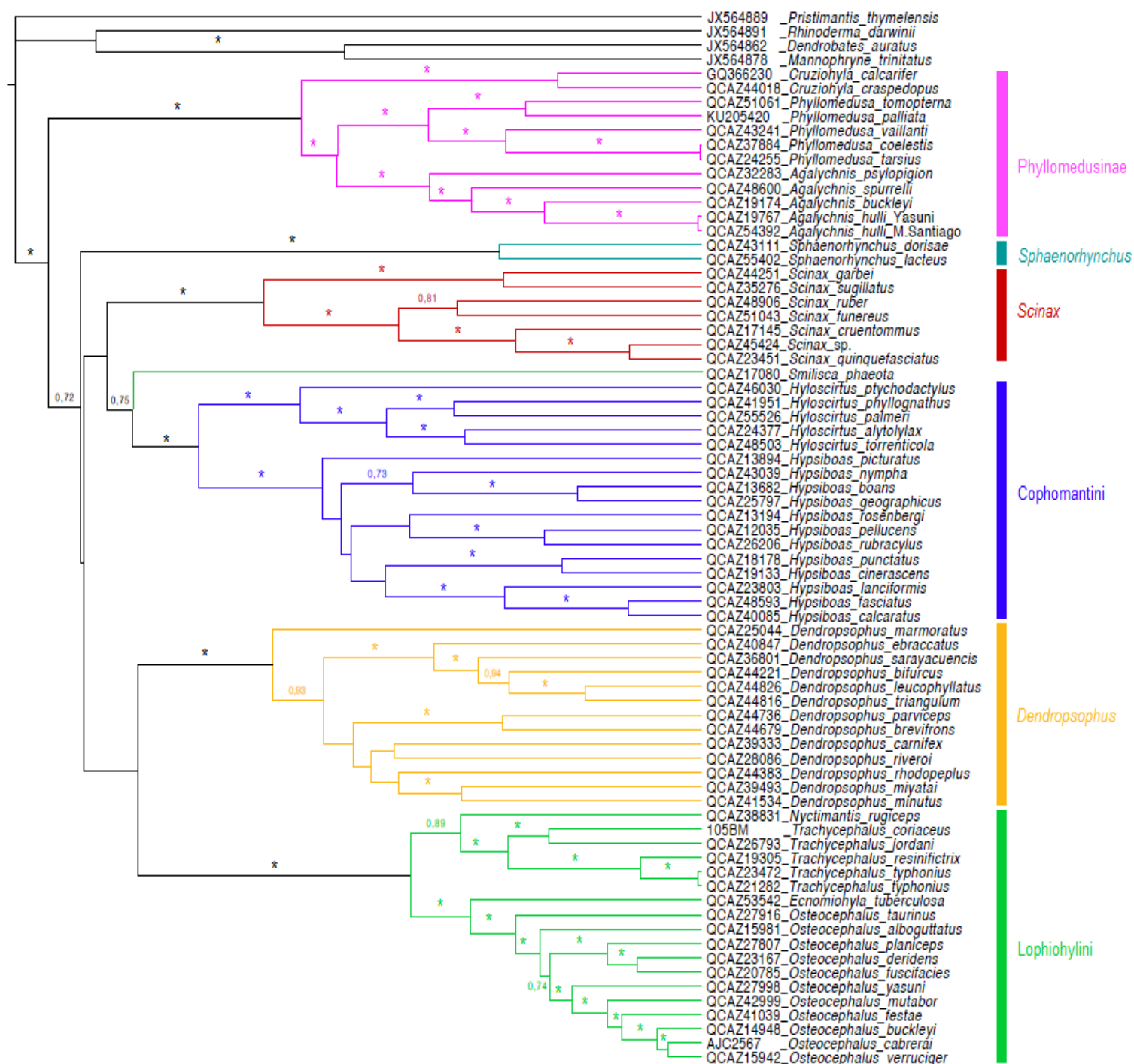
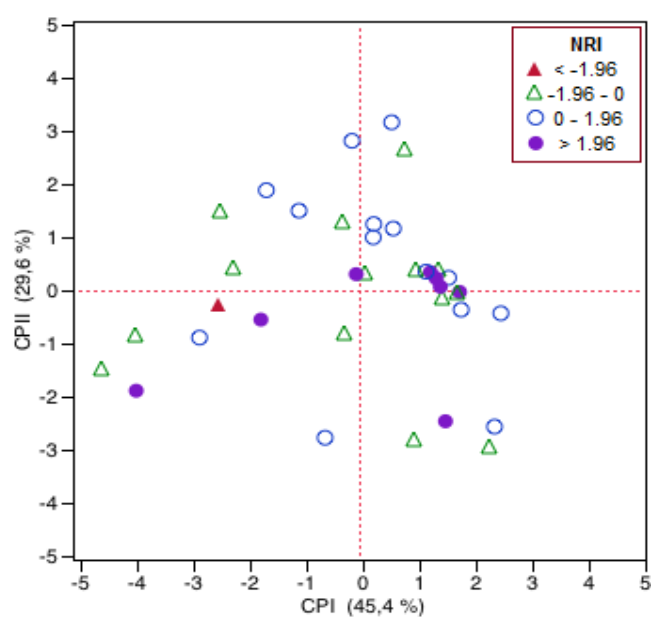


Figura 3. Árbol ultramétrico resultante de secuencias de ADN mitocondrial (12S y ND1) de ranas arbóreas (Hylidae). Probabilidades posteriores > 0.95 se muestran con un *, probabilidades < 0.70 no se muestran. Los colores distinguen a los diferentes clados. Cada terminal lleva el número de museo o accesión Genbank mas el nombre de la especie (ver Tabla 2).

(A)



(B)

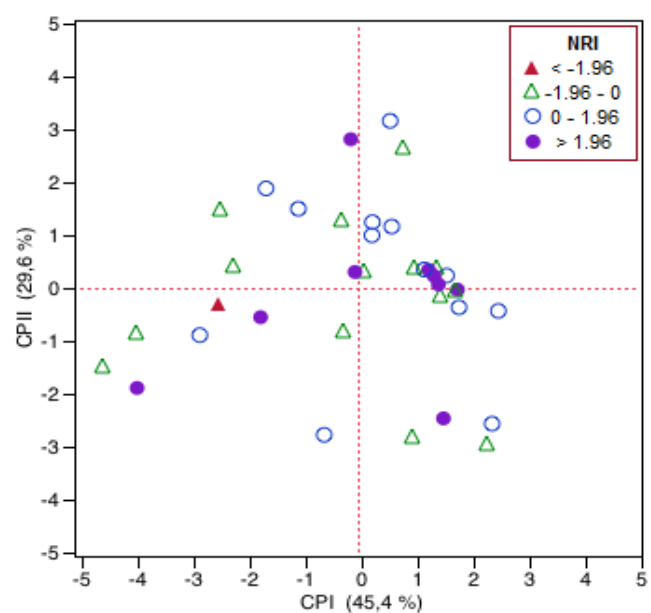
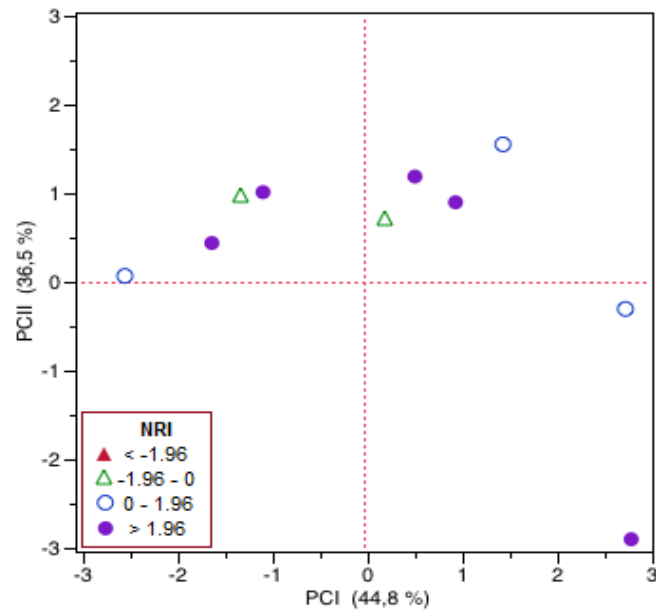


Figura 4. Análisis de componentes principales resultante del análisis de los NRIs de todas las comunidades basado en variables ambientales (A) calculados bajo el modelo nulo de especies al azar y (B) calculados bajo el modelo nulo por intercambio independiente. El primer cuadrante (izquierda y arriba) representan zonas frías y húmedas, el segundo (derecha y arriba) zonas húmedas y calientes, el tercero (izquierda y abajo) zonas frías y secas y el cuarto (derecha y abajo) zonas secas y calientes.

(A)



(B)

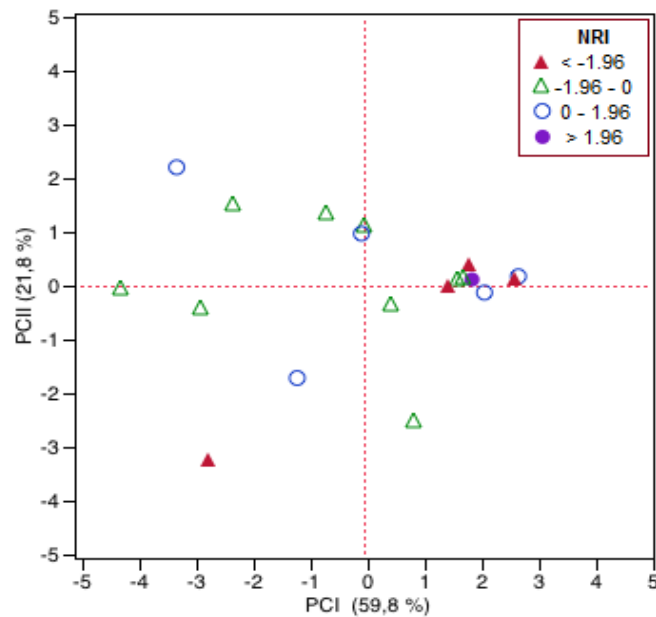
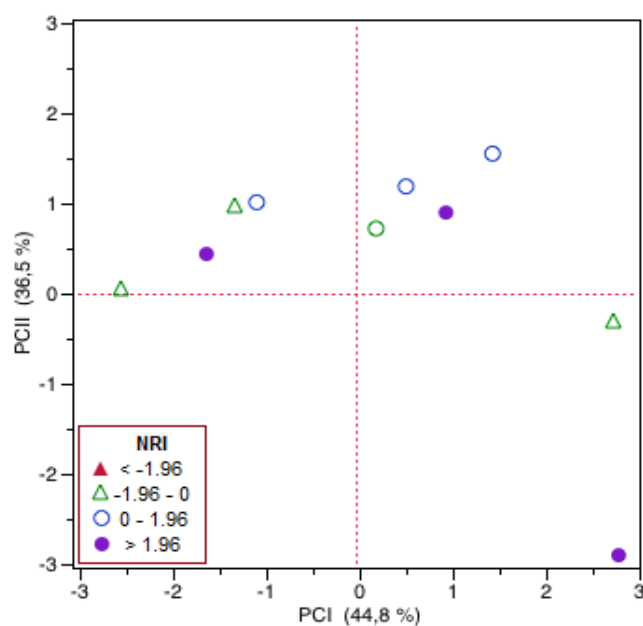


Figura 5. Análisis de componentes principales resultante basado en variables ambientales junto con los NRIs de todas las comunidades obtenidos bajo el modelo nulo de especies al azar. (A) Cuenca pacífica y (B) cuenca amazónica. El primer cuadrante (izquierda y arriba) representan zonas frías y húmedas, el segundo (derecha y arriba) zonas húmedas y calientes, el tercero (izquierda y abajo) zonas frías y secas y el cuarto (derecha y abajo) zonas secas y calientes.

(A)



(B)

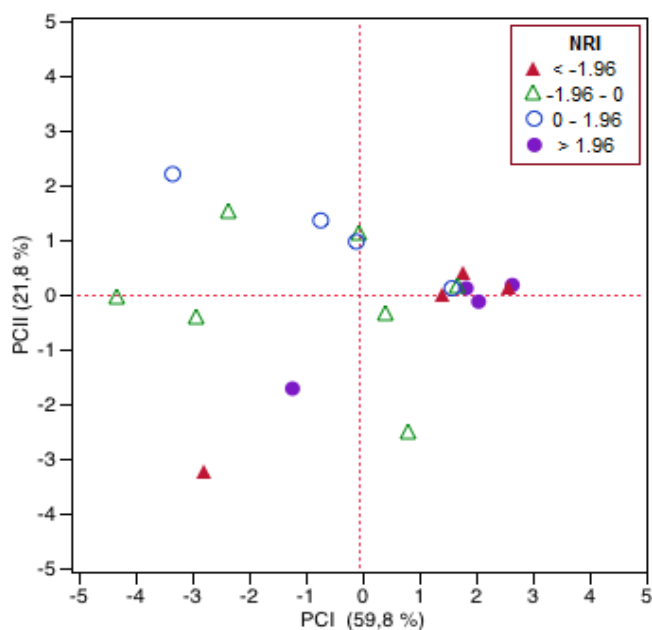
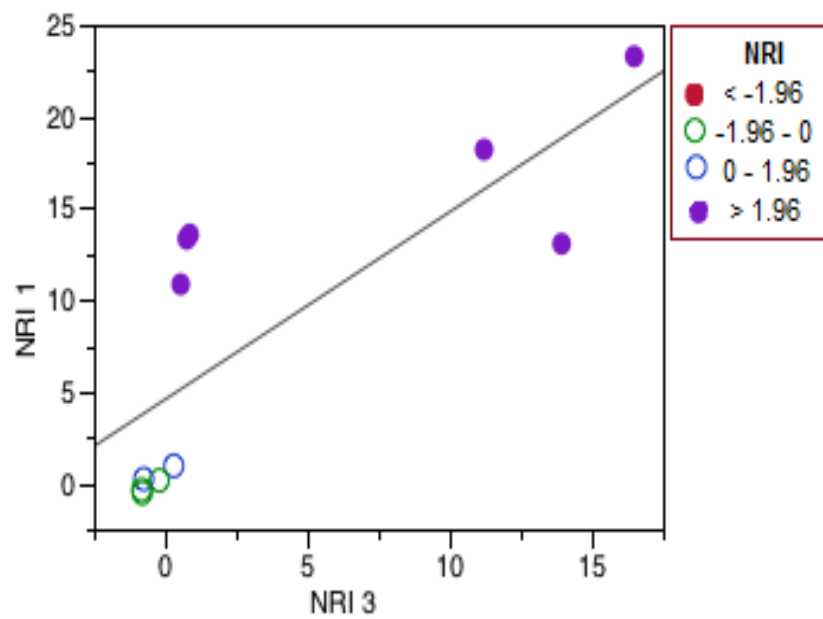


Figura 6. Análisis de componentes principales resultante basado en variables ambientales junto con los NRIs de todas las comunidades obtenidos bajo el modelo nulo por intercambio independiente. (A) cuenca pacífica y (B) cuenca amazónica. El primer cuadrante (izquierda y arriba) representan zonas frías y húmedas, el segundo (derecha y arriba) zonas húmedas y calientes, el tercero (izquierda y abajo) zonas frías y secas y el cuarto (derecha y abajo) zonas secas y calientes.

(A)



(B)

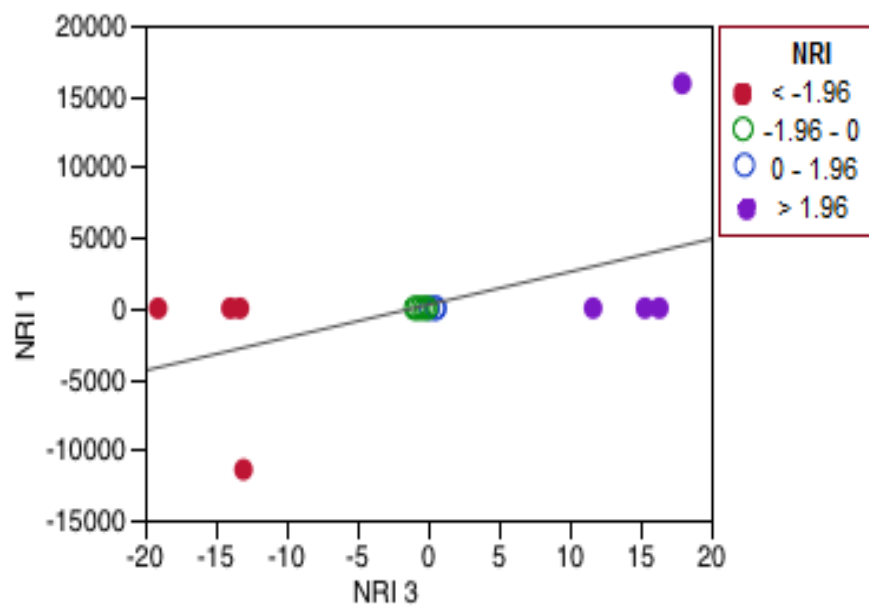


Figura 7. Regresión lineal entre los valores de NRI obtenidos con ambos modelos nulos. (A) cuenca pacífica, (B) cuenca amazónica

11. TABLAS

Localidad	Provincia	Coordenadas		Altitud (m)	Precipitación (mm)	Nº de especies	Fuente
		Latitud	Longitud (O)				
Río Palenque	Los Ríos	0,5865 S	79,3647	175	2775,96	10	Museo QCAZ
Bilsa	Esmeraldas	0,2133 N	79,4202	500	2310,95	7	Ortega-Andrade <i>et al.</i> , 2010
Tobar Donoso	Carchi	1,1900 N	78,5083	260	5968,31	9	Información personal M.Yáñez
Lita	Imbabura	0,8695 N	78,4501	600	3741,01	4	Museo QCAZ
Río Faisanes	Pichincha	0,304 S	78,874	1400	2598,56	4	Museo QCAZ
Quebrada Zapadores	Pichincha	0,2385 S	78,7424	1900	2758,25	2	Museo QCAZ
Bosque Mashpi	Protector Pichincha	0,1648 N	78,9008	800	3329,67	3	Información personal M.Yáñez
Pilaló	Cotopaxi	0,9436 S	78,9942	1520	1461,47	2	Museo QCAZ
Otonga	Cotopaxi	0,4194 S	79,0033	1900	2546,47	3	Museo QCAZ
Río Verde	Tungurahua	1,4026 S	78,2979	1514	3151,79	10	Museo QCAZ

Localidad	Provincia	Coordenadas		Altitud (m)	Precipitación (mm)	Nº de especies	Fuente
		Latitud	Longitud (O)				
Reserva Río Zuñac	Tungurahua	1,3769 S	78,1546	1200	3789,02	4	Información personal M.Yáñez
Bosque Petrificado De Puyango	Loja	3,8791 S	80,0907	360	564,10	5	Museo QCAZ
Santa Cecilia	Sucumbíos	0,0805 N	76,9906	340	3598,23	31	Duellman, 1978
Limoncocha	Sucumbíos	0,4079 S	76,6206	230	2857,05	26	University of Kansas
Laguna Grande (RPFC)	Sucumbíos	0,0097 S	76,1816	220	2799,38	30	Museo QCAZ
Río Azuela	Sucumbíos	0,1048 S	77,5985	1700	4529,30	5	Museo QCAZ
Río Salado	Napo	0,1992 S	77,6978	1574	3020,11	6	Museo QCAZ
Jatunsacha	Napo	1,0649 S	77,6142	420	3770,19	20	Museo QCAZ
Tiputini	Orellana	0,6387 S	76,1492	200	2867,42	36	University of Kansas

Localidad		Provincia	Coordenadas		Altitud	Precipitación	Nº de	Fuente
			Latitud	Longitud (O)	(m)	(mm)	especies	
Estación	Científica	Orellana	0,6713 S	76,4005	230	2859,62	33	Ron, 2001-2011
Yasuní								
Nuevo Rocafuerte		Orellana	0,8966 S	75,4370	194	2847,53	12	Museo QCAZ
Canelos		Pastaza	1,5877 S	77,7526	648	3630,68	17	Museo QCAZ
Zanjarajuno		Pastaza	1,3730 S	77,8600	910	4419,77	26	Museo QCAZ
Reserva Río Anzú		Pastaza	1,4177 S	78,0485	1307	5366,45	9	Información
personal M.Yáñez								
Limón		M. Santiago	2,9655 S	78,4192	1300	2621,73	9	Museo QCAZ
Wisui		M. Santiago	2,1111 S	77,7391	650	3256,31	13	Museo QCAZ
Tambococha		Orellana	0,9783 S	-75,42569	177	2920,56	22	Museo QCAZ
P. N. Yasuní, Km 38		Orellana	0,6505 S	76,4411	30	2998,34	19	Museo QCAZ
Lorocachi		Pastaza	-1,62074	-75,98964	213	2929,10	21	Museo QCAZ

Tabla 2. Especímenes y secuencias del Genbank usados en el análisis filogenético.

Especie	Nº de Museo	Fuente
<i>Phyllomedusa tomopterna</i>	QCAZ51061	Este estudio
<i>Phyllomedusa palliata</i>	KU205420	Darst y Cannatella, 2004 Nº. Accesoión: AY326046
<i>Phyllomedusa coelestis</i>	QCAZ37884	Este estudio
<i>Phyllomedusa tarsius</i>	QCAZ24255	Este estudio
<i>Phyllomedusa vaillanti</i>	QCAZ43241	Este estudio
<i>Agalychnis spurelii</i>	QCAZ48600	Este estudio
<i>Agalychnis buckleyi</i>	QCAZ19174	Este estudio
<i>Agalychnis hulli</i> (Yasuní)	QCAZ19767	Este estudio
<i>Agalychnis hulli</i> (M. Santiago)	QCAZ54392	Este estudio
<i>Agalychnis psilopygion</i>	QCAZ32283	Este estudio
<i>Cruziohylla calcarifer</i>	-	Faivovich <i>et al.</i> , 2010 Nº. Accesoión: GQ366230
<i>Cruziohylla craspedopus</i>	QCAZ44018	Este estudio
<i>Scinax garbei</i>	QCAZ44251	Este estudio
<i>Scinax sugillatus</i>	QCAZ35276	Este estudio
<i>Scinax cruentommus</i>	QCAZ17145	Este estudio
<i>Scinax</i> sp.	QCAZ45424	Este estudio
<i>Scinax quinquefasciatus</i>	QCAZ23451	Este estudio

Especie	N° de Museo	Fuente
<i>Scinax ruber</i>	QCAZ48906	Este estudio
<i>Scinax funereus</i>	QCAZ51043	Este estudio
<i>Hypsiboas nympha</i>	QCAZ43039	Este estudio
<i>Hypsiboas boans</i>	QCAZ13682	Este estudio
<i>Hypsiboas geographicus</i>	QCAZ25797	Este estudio
<i>Hypsiboas punctatus</i>	QCAZ18178	Este estudio
<i>Hypsiboas cinerascens</i>	QCAZ19133	Este estudio
<i>Hypsiboas fasciatus</i>	QCAZ48593	Este estudio
<i>Hypsiboas calcaratus</i>	QCAZ40085	Este estudio
<i>Hypsiboas lanciformis</i>	QCAZ23803	Este estudio
<i>Hypsiboas rosenbergi</i>	QCAZ13194	Este estudio
<i>Hypsiboas pellucens</i>	QCAZ12035	Este estudio
<i>Hypsiboas rubracylus</i>	QCAZ26206	Este estudio
<i>Hypsiboas picturatus</i>	QCAZ13894	Este estudio
<i>Hyloscirtus ptychodactylus</i>	QCAZ46030	Este estudio
<i>Hyloscirtus phyllognathus</i>	QCAZ41951	Este estudio
<i>Hyloscirtus palmeri</i>	QCAZ55526	Este estudio
<i>Hyloscirtus alytolylax</i>	QCAZ24377	Este estudio
<i>Hyloscirtus torrenticola</i>	QCAZ48503	Este estudio
<i>Smilisca phaeota</i>	QCAZ17080	Este estudio
<i>Osteocephalus taurinus</i>	QCAZ27916	Este estudio
<i>Osteocephalus yasuni</i>	QCAZ27998	Ron <i>et al.</i> , 2010
N°. Accesoión: HQ600637		

Especie	N° de Museo	Fuente
<i>Osteocephalus mutabor</i>	QCAZ42999	Ron <i>et al.</i> , 2010 N°. Accesoión: HQ600645
<i>Osteocephalus festae</i>	QCAZ41039	Ron <i>et al.</i> , 2010 N°. Accesoión: HQ600647
<i>Osteocephalus buckleyi</i>	QCAZ14948	Este estudio
<i>Osteocephalus cabrerai</i>	AJC 2567	Ron <i>et al.</i> , 2012 N°. Accesoión: JX847063
<i>Osteocephalus verruciger</i>	QCAZ15942	Ron <i>et al.</i> , 2010 N°. Accesoión: HQ600659
<i>Osteocephalus planiceps</i>	QCAZ27807	Este estudio
<i>Osteocephalus deridens</i>	QCAZ23167	Este estudio
<i>Osteocephalus fuscifacies</i>	QCAZ20785	Ron <i>et al.</i> , 2010 N°. Accesoión: HQ600631
<i>Osteocephalus alboguttatus</i>	QCAZ15981	Ron <i>et al.</i> , 2010 N°. Accesoión: HQ600629
<i>Ecnomiohyla tuberculosa</i>	QCAZ53542	Este estudio
<i>Trachycephalus coriaceus</i>	105BM	Este estudio
<i>Trachycephalus jordani</i>	QCAZ26793	Este estudio
<i>Trachycephalus resinifictrix</i>	QCAZ19305	Este estudio
<i>Trachycephalus typhonius</i>	QCAZ21282	Salerno <i>et al.</i> , 2012 N°. Accesoión: JQ868530
<i>Nyctimantis rugiceps</i>	QCAZ38831	Este estudio
<i>Dendropsophus sarayacuensis</i>	QCAZ36801	Este estudio

Especie	N° de Museo	Fuente
<i>Dendropsophus bifurcus</i>	QCAZ44221	Este estudio
<i>Dendropsophus leuchophyllatus</i>	QCAZ44826	Este estudio
<i>Dendropsophus triangulum</i>	QCAZ44816	Este estudio
<i>Dendropsophus ebraccatus</i>	QCAZ40847	Este estudio
<i>Dendropsophus rhodopeplus</i>	QCAZ44383	Este estudio
<i>Dendropsophus miyatai</i>	QCAZ39493	Este estudio
<i>Dendropsophus minutus</i>	QCAZ41534	Este estudio
<i>Dendropsophus carnifex</i>	QCAZ39333	Este estudio
<i>Dendropsophus riveroi</i>	QCAZ28086	Este estudio
<i>Dendropsophus parviceps</i>	QCAZ44736	Este estudio
<i>Dendropsophus brevifrons</i>	QCAZ44679	Este estudio
<i>Dendropsophus marmoratus</i>	QCAZ25044	Este estudio
<i>Sphaenorhynchus dorisae</i>	QCAZ43111	Este estudio
<i>Sphaenorhynchus lacteus</i>	QCAZ55402	Este estudio

Tabla 3. Regiones de ADN y cebadores utilizados en este estudio.

Gen	Cebadores	Secuencia 5'-3'	Fuente	Dirección
12S	12SKH	TCCRGTA YRCTTACCDTGTTACGA	Goebel <i>et al.</i> , 1999	Reverso
	12SH (12SZ-L)	AAAGGTTTGGTCCTAGCCTT	Goebel <i>et al.</i> , 1999	Derecho
	MVZ50	TYTCGGTGTAAGYGARAKGCTT	Goebel <i>et al.</i> , 1999	Reverso
	MVZ59	ATAGCACTGAAAAYGCTDAGATG	Goebel <i>et al.</i> , 2009	Derecho
ND1	16S_frog	TTACCCTRGGGATAACAGCGCAA	Wiens <i>et al.</i> , 2005	Reverso
	WL384	GAGATWGTTTGWGCAACTGCTCG	Moen and Wiens, 2008	Derecho
	WL379b	GCACTAGCAATAATTATYTGAACBCC	QCAZ	Derecho
	tMET_frog	TTGGGGTATGGGCCCAAAAGCT	Wiens <i>et al.</i> , 2005	Reverso
	LX1651a	GGTTTACGACCTCGATGTTGGATCA	Zhang, 2013	Derecho
	Met3850Ha	GGTATGGGCCCAARAGCTT	Zhang, 2013	Reverso

Tabla 4. Protocolos de amplificación de la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) de los genes 12S y ND1 (1era y 2da parte)

Gen	Protocolo
12S	1 ciclo: 94° 2 min, 42° 30 seg, 72° 1 min
	5 ciclos: 94° 30 seg, 42° 30 seg, 72° 1 min
	22 ciclos: 94° 30 seg, 50° 30 seg, 72° 1 min
	1 ciclo: 72° 5 min
ND1 (1er fragmento)	1 ciclo: 94° 2 min, 50° 30 seg, 72° 1 min
	10 ciclos: 94° 30 seg, 94° 30 seg, 72° 1 min
	29 ciclos: 94° 30 seg, 58° 30 seg, 72° 1 min
	1 ciclo: 72° 5 min
ND1 (2do fragmento)	1 ciclo: 94° 2 min, 50° 30 seg, 72° 1 min
	5 ciclos: 94° 30 seg, 94° 30 seg, 72° 1 min
	22 ciclos: 94° 30 seg, 58° 30 seg, 72° 1 min
	1 ciclo: 72° 5 min

Tabla 5. Estructura filogenética de comunidades de Hylidae en Ecuador mediante el modelo nulo de especies al azar. Abreviaturas: MPD = distancia filogenética media observada; MPD.rnd = distancia filogenética media de las randomizaciones; NRI = índice de relación neta; MNTD = media del índice del taxón filogenético más cercano; MNTD.rnd = media del índice del taxón filogenético más cercano de las randomizaciones; NTI = índice del taxón filogenético más cercano. *p*: significación estadística que relaciona el valor de NRI de cada comunidad con los 999 NRIs generados por el modelo nulo; * para valores significativos < 0.05 y 0.1

Localidad	Riqueza de								
	especies	MPD	MPD.rnd	NRI	<i>p</i>	MNTD	MNTD.rnd	NTI	<i>p</i>
Parque Nacional Machalilla	3	8488.714	7886.168	-0.5928	0.350	8380.551	7130.180	-0.7813	0,256
Río Palenque	8	8064.248	7863.915	-0.4812	0.351	6397.508	5247.558	-13.249*	0,095
Durango	12	7980.933	7882.321	-0.3260	0.437	4757.800	4576.197	-0.3087	0,376
Bosque Protector Cerro Blanco	3	6630.575	7915.705	12.955*	0.123	4664.272	7180.172	15.920*	0,093
Reserva Buenaventura	4	7127.332	7884.347	0.9560	0.137	6237.850	6595.057	0.2439	0,387
Reserva Ecológica Loma Alta	5	7417.003	7851.509	0.6493	0.205	4287.533	6105.516	14.119*	0,098
Awacachi	12	7585.468	7864.049	0.9203	0.145	5440.563	4516.407	-15.059*	0,056

Localidad	Riqueza de								
	especies	MPD	MPD.rnd	NRI	<i>p</i>	MNTD	MNTD.rnd	NTI	<i>p</i>
Reserva Biológica Río Canandé	11	7619.879	7854.227	0.6930	0.188	5773.259	4642.634	-17.237*	0,045*
San Francisco	13	7825.501	7867.730	0.1537	0.362	5242.182	4434.649	-14.077*	0,923
Bilsa	7	7497.946	7843.914	0.7008	0.189	6242.223	5422.927	-0.8302	0,201
Tobar Donoso	9	7774.660	7831.140	0.1405	0.365	5860.256	4946.812	-11.651*	0,130
Lita	4	8374.783	7897.896	-0.6444	0.298	8173.959	6626.975	-11.107*	0,211
Río Faisanes	4	7512.993	7818.962	0.3685	0.257	6540.342	6510.762	-0.0205	0,495
Quebrada Zapadores	2	8596.879	7895.027	-0.3906	0.323	8596.878	7895.027	-0.3906	0,334
Bosque Protector Mashpi	3	6132.972	7880.482	16.934*	0.046*	5262.558	7103.822	11.385*	0,141
Pilaló	2	5579.214	7881.880	13.008*	0.149	5579.214	7881.880	13.008*	0,149
Otonga	3	8488.714	7809.649	-0.5725	0.342	8380.551	7060.677	-0.7817	0,327
Río Verde	10	7291.770	7826.610	13.653*	0.081	3026.753	4749.478	23.807*	0,012*
R. Río Zuñac	4	8205.726	7871.789	-0.4117	0.411	7423.422	6572.293	-0.5831	0,307
Bosque Protector Puyango	5	7873.730	7843.104	-0.0443	0.580	5898.980	6125.459	0.1818	0,395

Riqueza de									
Localidad	especies	MPD	MPD.rnd	NRI	<i>p</i>	MNTD	MNTD.rnd	NTI	<i>P</i>
Santa Cecilia	31	7718.765	7837.099	0.7917	0.195	2835.548	3323.926	16.889*	0,056
Limoncocha	26	7899.967	7846.739	-0.3175	0.417	3212.608	3514.188	0.9537	0,175
Laguna Grande	30	7923.465	7846.788	-0.5444	0.327	3089.529	3356.444	0.9725	0,159
Río Azuela	5	8307.194	7855.550	-0.6821	0.240	7208.881	6143.474	-0.8438	0,190
Río Salado	6	8414.566	7873.432	-10.274*	0.097*	7332.051	5749.249	-14.821*	0,057*
Jatunsacha	20	7706.978	7841.073	0.6510	0.223	3054.165	3798.146	19.541*	0,029*
Tiputini	37	7468.471	7845.564	33.646*	0.004*	2640.137	3137.456	21.349*	0,020*
Estación Científica Yasuní	32	7684.701	7846.593	11.689*	0.126	3071.958	3288.522	0.8091	0,213
Nuevo Rocafuerte	12	7396.495	7842.668	14.372*	0.085*	4256.218	4502.767	0.4144	0,344
Canelos	17	7637.487	7852.552	0.9182	0.167	3897.157	4033.092	0.2920	0,387
Zanjarajuno	26	7711.141	7841.940	0.7447	0.202	3014.855	3508.849	15.456*	0,066
R. Río Anzú	9	7653.790	7836.110	0.4628	0.271	4256.667	4944.220	0.9119	0,185
Limón	9	8096.930	7842.124	-0.6372	0.287	5200.031	4973.410	-0.2890	0,390

Riqueza de									
Localidad	especies	MPD	MPD.rnd	NRI	<i>p</i>	MNTD	MNTD.rnd	NTI	<i>p</i>
Wisui	13	7964.067	7841.355	-0.3902	0.410	4323.397	4371.486	0.0838	0,474
Tambococha	22	7936.173	7836.621	-0.4938	0.357	3437.278	3688.470	0.6632	0,267
Parque Nacional Yasuní, km38	19	7663.671	7844.898	0.8313	0.199	3400.664	3846.622	10.692*	0,151
Lorocachi	20	7523.362	7854.336	16.237*	0.068*	3113.255	3803.150	17.105*	0,045*

Tabla 6. Estructura filogenética de comunidades de Hylidae en Ecuador mediante el modelo nulo de especies al azar para la cuenca pacífica. Abreviaturas: MPD = distancia filogenética media observada; MPD.rnd = distancia filogenética media de las randomizaciones; NRI = índice de relación neta; MNTD = media del índice del taxón filogenético más cercano; MNTD.rnd = media del índice del taxón filogenético más cercano de las randomizaciones; NTI = índice del taxón filogenético más cercano. **p**: significación estadística que relaciona el valor de NRI de cada comunidad con los 999 NRIs generados por el modelo nulo; * para valores significativos < 0.05 y 0.1

Riqueza									
Localidad	de especies	MPD	MPD.rnd	NRI	p	MNTD	MNTD.rnd	NTI	p
Bosque Protector Puyango	5	7873.730	7957.879	0.1549	0.400	5898.980	6343.889	0.3388	0,332
Parque Nacional Machalilla	3	8488.714	7966.986	-0.5319	0.375	8380.551	7291.476	-0.6966	0,289
Río Palenque	8	8064.248	7956.458	-0.3588	0.405	6397.508	5399.261	-10.700*	0,147
Durango	12	7980.933	8015.214	0.2345	0.373	4757.800	4595.295	-0.2704	0,415
Bosque Protector Cerro Blanco	3	6630.575	7943.044	13.059*	0.121	4664.272	7260.997	16.395*	0,112
Reserva Buenaventura	4	7127.332	7990.892	13.563*	0.088*	6237.850	6799.861	0.4171	0,305

Localidad	Riqueza								
	de especies	MPD	MPD.rnd	NRI	<i>p</i>	MNTD	MNTD.rnd	NTI	<i>p</i>
Reserva Ecológica Loma Alta	5	7417.003	7982.787	10.853*	0.136	4287.533	6403.193	17.122*	0,065*
Awacachi	12	7585.468	7978.707	23.278*	0.023*	5440.563	4570.543	-13.835*	0,084
Reserva Biológica Río Canandé	11	7619.879	7970.952	18.198*	0.052*	5773.259	4708.262	-15.051*	0,066
San Francisco	13	7825.501	7962.828	0.9546	0.169	5242.182	4352.660	-15.530*	0,069
Bilsa	7	7497.946	7975.716	13.332*	0.111	6242.223	5722.952	-0.4992	0,347

Tabla 7. Estructura filogenética de comunidades de Hylidae en Ecuador mediante el modelo nulo de especies al azar para la cuenca amazónica. Abreviaturas: MPD = distancia filogenética media observada; MPD.rnd = distancia filogenética media de las randomizaciones; NRI = índice de relación neta; MNTD = media del índice del taxón filogenético más cercano; MNTD.rnd = media del índice del taxón filogenético más cercano de las randomizaciones; NTI = índice del taxón filogenético más cercano. **p**: significación estadística que relaciona el valor de NRI de cada comunidad con los 999 NRIs generados por el modelo nulo; * para valores significativos < 0.05 y 0.1

Localidad	Riqueza								
	de especies	MPD	MPD.rnd	NRI	<i>p</i>	MNTD	MNTD.rnd	NTI	<i>p</i>
Río Verde	10	7291.770	7603.661	0.6575	0.222	3026.753	4333.059	18.345*	0,033*
Reserva Río Zuñac	4	8205.726	7603.483	-0.6223	0.282	7423.422	6131.144	-0.8399	0,215
Santa Cecilia	31	7718.765	7697.957	-0.1344	0.479	2835.548	3016.215	0.7627	0,215
Limoncocha	26	7899.967	7666.241	-11.888*	0.105	3212.608	3180.356	-0.1104	0,473
Laguna Grande	30	7923.465	7669.196	-14.936*	0.043*	3089.529	3013.471	-0.2938	0,387
Río Azuela	5	8307.194	7645.790	-0.8097	0.177	7208.881	5721.913	-11.152*	0,134
Río Salado	6	8414.566	7655.942	-11.426*	0.058*	7332.051	5333.956	-17.317*	0,034*

Localidad	Riqueza								
	de especies	MPD	MPD.rnd	NRI	<i>p</i>	MNTD	MNTD.rnd	NTI	<i>p</i>
Jatunsacha	20	7706.978	7644.698	-0.2306	0.468	3054.165	3470.502	10.857*	0,140
Tiputini	37	7468.471	7669.284	15.891*	0.063*	2640.137	2778.074	0.7508	0,236
Estación Científica Yasuní	32	7684.701	7663.630	-0.1334	0.495	3071.958	2938.992	-0.5747	0,280
Nuevo Rocafuerte	12	7396.495	7681.499	0.7228	0.209	4256.218	4169.319	-0.1362	0,474
Canelos	17	7637.487	7656.094	0.0587	0.403	3897.157	3676.783	-0.4948	0,305
Zanjarajuno	26	7711.141	7669.908	-0.2001	0.477	3014.855	3170.781	0.5431	0,303
Reserva Río Anzú	9	7653.790	7663.939	0.0204	0.410	4256.667	4648.313	0.4962	0,305
Limón	9	8096.930	7654.732	-0.8113	0.200	5200.031	4657.586	-0.6398	0,264
Wisui	13	7964.067	7657.880	-0.8237	0.209	4323.397	4069.646	-0.4419	0,346
Tambococha	22	7936.173	7667.710	-11.211*	0.098*	3437.278	3378.955	-0.1680	0,420
Parque Nacional Yasuní, km38	19	7663.671	7648.774	-0.0531	0.528	3400.664	3546.973	0.3582	0,345
Lorocachi	20	7523.362	7654.581	0.4850	0.277	3113.255	3473.513	0.9280	0,189

Tabla 8. Estructura filogenética de comunidades de Hylidae en Ecuador mediante el modelo nulo de intercambio independiente. Abreviaturas: MPD = distancia filogenética media observada; MPD.rnd = distancia filogenética media de las randomizaciones; NRI = índice de relación neta; MNTD = media del índice del taxón filogenético más cercano; MNTD.rnd = media del índice del taxón filogenético más cercano de las randomizaciones; NTI = índice del taxón filogenético más cercano. *p*: significación estadística que relaciona el valor de NRI de cada comunidad con los 999 NRIs generados por el modelo nulo; * para valores significativos < 0.05 y 0.1

Riqueza de									
Localidad	especies	MPD	MPD.rnd	NRI	<i>P</i>	MNTD	MNTD.rnd	NTI	<i>p</i>
Parque Nacional Machalilla	3	8488.714	7825.698	-0.6838	0.302	8380.551	7102.207	-0.8832	0,207
Río Palenque	8	8064.248	7823.486	-0.6747	0.292	6397.508	5214.846	-14.796*	0,060*
Durango	12	7980.933	7841.997	-0.5469	0.682	4757.800	4535.215	-0.3825	0,347
Bosque Protector Cerro Blanco	3	6630.575	7839.175	11.779*	0.106	4664.272	7125.686	16.085*	0,079*
Reserva Buenaventura	4	7127.332	7827.551	0.9714	0.154	6237.850	6542.653	0.2266	0,374
Reserva Ecológica Loma Alta	5	7417.003	7832.001	0.7393	0.205	4287.533	6094.933	15.394*	0,067*
Awacachi	12	7585.468	7845.460	10.443*	0.150	5440.563	4536.409	-15.900*	0,058*

Riqueza de									
Localidad	especies	MPD	MPD.rnd	NRI	<i>P</i>	MNTD	MNTD.rnd	NTI	<i>p</i>
Reserva Biológica Río Canandé	11	7619.879	7839.360	0.7776	0.195	5773.259	4686.724	-17.817*	0,040*
San Francisco	13	7825.501	7848.385	0.0966	0.412	5242.182	4432.563	-15.157*	0,060
Bilsa	7	7497.946	7822.945	0.7776	0.190	6242.223	5451.729	-0.8602	0,209
Tobar Donoso	9	7774.660	7839.705	0.1929	0.368	5860.256	5039.404	-11.197*	0,148
Lita	4	8374.783	7804.921	-0.7954	0.234	8173.959	6491.849	-12.505*	0,159
Río Faisanes	4	7512.993	7864.084	0.4855	0.222	6540.342	6619.391	0.0609	0,549
Quebrada Zapadores	2	8596.879	7733.205	-0.4856	0.234	8596.878	7733.205	-0.4856	0,252
Bosque Protector Mashpi	3	6132.972	7823.489	17.243*	0.053*	5262.558	7087.377	12.239*	0,130
Pilaló	2	5579.214	7870.784	13.987*	0.155	5579.214	7870.784	13.987*	0,155
Otonga	3	8488.714	7833.488	-0.6790	0.299	8380.551	7088.605	-0.8721	0,289
Río Verde	10	7291.770	7826.921	17.494*	0.052*	3026.753	4816.825	25.751*	0,005*
R. Río Zuñac	4	8205.726	7814.749	-0.5095	0.345	7423.422	6572.658	-0.6420	0,277
Bosque Protector Puyango	5	7873.730	7847.970	-0.0439	0.557	5898.980	6159.640	0.2271	0,395

Riqueza de									
Localidad	especies	MPD	MPD.rnd	NRI	<i>P</i>	MNTD	MNTD.rnd	NTI	<i>p</i>
Santa Cecilia	31	7718.765	7825.731	0.8904	0.183	2835.548	3356.118	21.030*	0,018*
Limoncocha	26	7899.967	7828.713	-0.5217	0.325	3212.608	3564.115	11.784*	0,125
Laguna Grande	30	7923.465	7817.282	-0.8328	0.216	3089.529	3398.699	11.787*	0,128
Río Azuela	5	8307.194	7833.760	-0.8201	0.200	7208.881	6130.194	-0.9246	0,169
Río Salado	6	8414.566	7820.171	-13.270*	0.055*	7332.051	5742.115	-15.625*	0,036*
Jatunsacha	20	7706.978	7821.990	0.6855	0.222	3054.165	3829.315	20.639*	0,020*
Tiputini	37	7468.471	7822.044	34.027*	0.003*	2640.137	3188.288	25.807*	0,007*
Estación Científica Yasuní	32	7684.701	7824.649	12.536*	0.108	3071.958	3327.476	10.274*	0,161
Nuevo Rocafuerte	12	7396.495	7836.162	16.275*	0.065*	4256.218	4564.863	0.5259	0,289
Canelos	17	7637.487	7823.963	0.9518	0.165	3897.157	4030.966	0.3073	0,381
Zanjarajuno	26	7711.141	7830.650	0.8770	0.181	3014.855	3556.785	19.034*	0,030*
R. Río Anzú	9	7653.790	7829.466	0.5267	0.249	4256.667	4967.888	0.9379	0,181
Limón	9	8096.930	7820.195	-0.8477	0.216	5200.031	5032.024	-0.2306	0,427

Riqueza de									
Localidad	especies	MPD	MPD.rnd	NRI	<i>P</i>	MNTD	MNTD.rnd	NTI	<i>p</i>
Wisui	13	7964.067	7846.818	-0.4936	0.356	4323.397	4425.686	0.1876	0,421
Tambococha	22	7936.173	7816.478	-0.7484	0.243	3437.278	3709.436	0.7933	0,231
Parque Nacional Yasuní, km38	19	7663.671	7830.355	0.9359	0.162	3400.664	3889.983	12.786*	0,107
Lorocachi	21	7444.976	7835.816	24.489*	0.020*	2772.250	3789.437	28.143*	0,005*

Tabla 9. Estructura filogenética de comunidades de Hylidae en Ecuador mediante el modelo nulo de intercambio independiente para la cuenca pacífica. Abreviaturas: MPD = distancia filogenética media observada; MPD.rnd = distancia filogenética media de las randomizaciones; NRI = índice de relación neta; MNTD = media del índice del taxón filogenético más cercano; MNTD.rnd = media del índice del taxón filogenético más cercano de las randomizaciones; NTI = índice del taxón filogenético más cercano. **p**: significación estadística que relaciona el valor de NRI de cada comunidad con los 999 NRIs generados por el modelo nulo; * para valores significativos < 0.05 y 0.1

Localidad	Riqueza								
	de especies	MPD	MPD.rnd	NRI	<i>p</i>	MNTD	MNTD.rnd	NTI	<i>p</i>
Bosque Protector Puyango	5	7873.730	7758.290	-0.2050	0.535	5898.980	6529.116	0.7390	0,178
Parque Nacional Machalilla	3	8488.714	7688.440	-0.8011	0.223	8380.551	7112.399	-0.9310	0,156
Río Palenque	8	8064.248	7801.650	-0.8239	0.209	6397.508	6039.611	-0.5165	0,344
Durango	12	7980.933	7861.216	-0.7474	0.269	4757.800	5149.034	0.7383	0,215
Bosque Protector Cerro Blanco	3	6630.575	7815.490	13.936*	0.082*	4664.272	7261.134	20.579*	0,030*
Reserva Buenaventura	4	7127.332	7723.456	0.8648	0.145	6237.850	6760.173	0.5003	0,315
Reserva Ecológica Loma Alta	5	7417.003	7735.321	0.5493	0.282	4287.533	6536.531	25.677*	0,009*

Riqueza									
Localidad	de especies	MPD	MPD.rnd	NRI	<i>p</i>	MNTD	MNTD.rnd	NTI	<i>p</i>
Awacachi	12	7585.468	7860.532	16.488*	0.047*	5440.563	5153.893	-0.5475	0,335
Reserva Biológica Río Canandé	11	7619.879	7842.653	11.211*	0.128	5773.259	5432.320	-0.6037	0,354
San Francisco	13	7825.501	7868.604	0.3073	0.349	5242.182	4887.835	-0.7851	0,284
Bilsa	7	7497.946	7803.597	0.7617	0.249	6242.223	6233.947	-0.0120	0,468

Tabla 10. Estructura filogenética de comunidades de Hylidae en Ecuador mediante el modelo nulo de intercambio independiente para la cuenca amazónica. Abreviaturas: MPD = distancia filogenética media observada; MPD.rnd = distancia filogenética media de las randomizaciones; NRI = índice de relación neta; MNTD = media del índice del taxón filogenético más cercano; MNTD.rnd = media del índice del taxón filogenético más cercano de las randomizaciones; NTI = índice del taxón filogenético más cercano. *p*: significación estadística que relaciona el valor de NRI de cada comunidad con los 999 NRIs generados por el modelo nulo; * para valores significativos < 0.05 y 0.1

Localidad	Riqueza de								
	especies	MPD	MPD.rnd	NRI	<i>p</i>	MNTD	MNTD.rnd	NTI	<i>p</i>
Río Verde	10	7291.770	7770.311	16.328*	0.074*	3026.753	4477.387	23.703*	0,008*
Reserva Río Zuñac	4	8205.726	7798.421	-0.5296	0.317	7423.422	6478.072	-0.6814	0,243
Santa Cecilia	31	7718.765	7684.130	-0.2617	0.432	2835.548	3015.562	0.7948	0,223
Limoncocha	26	7899.967	7703.752	-13.304*	0.065*	3212.608	3166.986	-0.1771	0,441
Laguna Grande	30	7923.465	7669.917	-19.089*	0.010*	3089.529	3026.952	-0.2653	0,400
Río Azuela	5	8307.194	7815.678	-0.8412	0.220	7208.881	6054.415	-0.9930	0,164
Río Salado	6	8414.566	7826.564	-13.055*	0.061*	7332.051	5673.255	-16.828*	0,027*

Localidad	Riqueza de								
	especies	MPD	MPD.rnd	NRI	<i>p</i>	MNTD	MNTD.rnd	NTI	<i>p</i>
Jatunsacha	20	7706.978	7723.851	0.0935	0.401	3054.165	3384.783	10.925*	0,134
Tiputini	37	7468.471	7667.607	17.943*	0.054*	2640.137	2847.984	11.244*	0,144
Estación Científica Yasuní	32	7684.701	7673.913	-0.0856	0.482	3071.958	2979.084	-0.4209	0,348
Nuevo Rocafuerte	12	7396.495	7770.530	15.311*	0.082*	4256.218	4163.884	-0.1836	0,424
Canelos	17	7637.487	7743.813	0.5657	0.243	3897.157	3609.809	-0.7801	0,224
Zanjarajuno	26	7711.141	7704.176	-0.0484	0.509	3014.855	3149.180	0.5127	0,302
Reserva Río Anzú	9	7653.790	7783.426	0.4057	0.300	4256.667	4766.552	0.7446	0,242
Limón	9	8096.930	7790.467	-0.9837	0.149	5200.031	4760.557	-0.6646	0,271
Wisui	13	7964.067	7780.333	-0.7911	0.225	4323.397	4027.195	-0.6187	0,278
Tambococha	22	7936.173	7711.221	-13.980*	0.056*	3437.278	3299.826	-0.4468	0,323
Parque Nacional Yasuní, km38	19	7663.671	7742.040	0.4610	0.289	3400.664	3484.043	0.2517	0,389
Lorocachi	20	7523.362	7727.841	11.644*	0.125	3113.255	3416.408	0.9306	0,179

Tabla 11. Cargas de las variables, autovalores y porcentaje de variación resultantes del análisis de componentes principales entre ocho variables ambientales en todas las comunidades estudiadas

	PCI	PCII
Temperatura media anual	0,96233	0,15494
Rango medio de la temperatura mensual	-0,53663	-0,15783
Estacionalidad de la temperatura	0,76392	-0,31836
Temperatura máxima del mes más caliente	0,93529	0,07823
Temperatura mínima del mes más frío	0,95435	0,23947
Precipitación anual	-0,12514	0,98110
Precipitación del trimestre más caliente	-0,16675	0,64740
Precipitación del trimestre más frío	-0,07021	0,87693
Autovalores	3,6316	2,3644
Porcentaje de variación	45,395	29,555

Tabla 12. Cargas de las variables, autovalores y porcentaje de variación resultantes del análisis de componentes principales entre ocho variables ambientales en las comunidades de la cuenca pacífica

	PCI	PCII
Temperatura media anual	0,28124	0,91624
Rango medio de la temperatura mensual	-0,60376	-0,53626
Estacionalidad de la temperatura	-0,38634	0,82182
Temperatura máxima del mes más caliente	-0,46197	0,66167
Temperatura mínima del mes más frío	0,71546	0,63034
Precipitación anual	0,91440	-0,29859
Precipitación del trimestre más caliente	0,76243	0,25693
Precipitación del trimestre más frío	0,92281	-0,35991
Autovalores	3,5872	2,9223
Porcentaje de variación	44,840	36,529

Tabla 13. Cargas de las variables, autovalores y porcentaje de variación resultantes del análisis de componentes principales entre ocho variables ambientales en las comunidades de la cuenca amazónica

	PCI	PCII
Temperatura media anual	0,89971	0,32201
Rango medio de la temperatura mensual	-0,59191	-0,53596
Estacionalidad de la temperatura	0,69819	0,15366
Temperatura máxima del mes más caliente	0,90821	0,27104
Temperatura mínima del mes más frío	0,89540	0,35588
Precipitación anual	-0,68319	0,70198
Precipitación del trimestre más caliente	-0,67724	0,63537
Precipitación del trimestre más frío	-0,76297	0,48386
Autovalores	4,7814	59,767
Porcentaje de variación	59,767	21,816

Tabla 14. Resultados de la prueba de Spearman, realizado entre los componentes principales y los NRIs de todas las comunidades calculados bajo ambos modelos nulos

* = significativo

NO PARAMÉTRICO: SPEARMAN'S ρ			
MODELO NULO DE ESPECIES AL AZAR			
Variable	Por Variable	Spearman ρ	ρ
PCI	NRIs	0,1790	0,2891
PCII	NRIs	-0,0284	0,8673
PCII	PCI	-0,1335	0,4309
MODELO NULO POR INTERCAMBIO INDEPENDIENTE			
Variable	Por Variable	Spearman ρ	ρ
PCI	NRIs	0,1293	0,4455
PCII	NRIs	-0,0423	0,8036
PCII	PCI	-0,1335	0,4309

Tabla 15. Resultados de la prueba de Spearman, realizado entre los componentes principales y los NRIs de ambas regiones calculados bajo el modelo nulo de especies al azar.

* = significativo

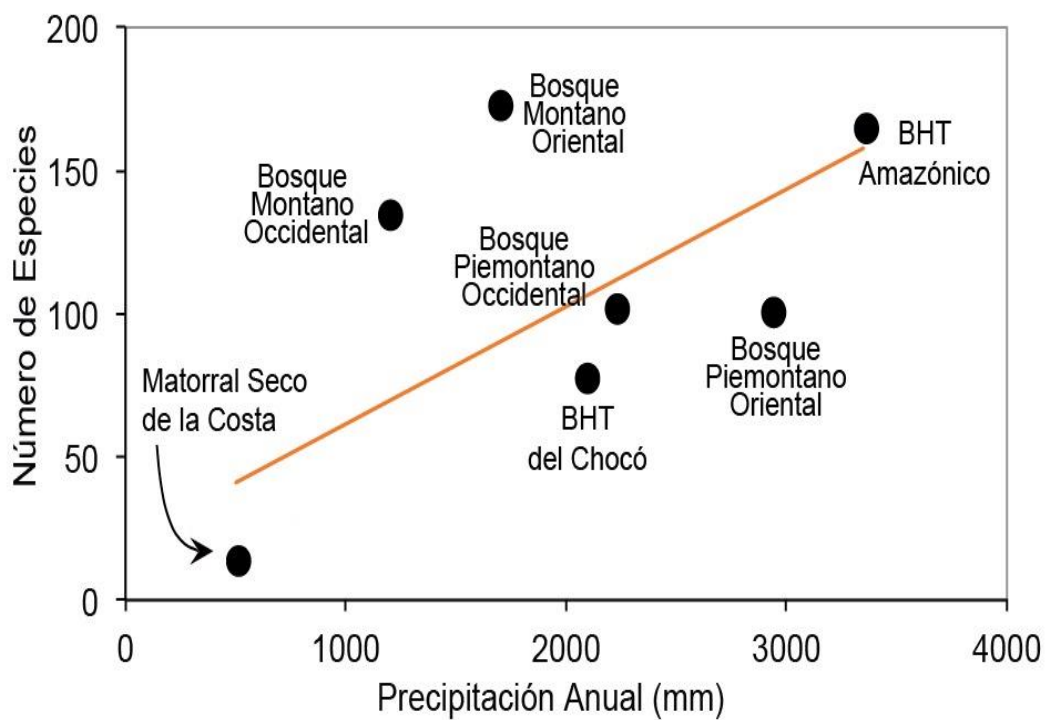
NO PARAMÉTRICO: SPEARMAN'S ρ			
CUENCA PACÍFICA			
Variable	Por Variable	Spearman ρ	ρ
PCI	NRIs	0,3091	0,3550
PCII	NRIs	-0,2455	0,4669
PCII	PCI	0,1364	0,6893
CUENCA AMAZÓNICA			
Variable	Por Variable	Spearman ρ	ρ
PCI	NRIs	0,1526	0,5328
PCII	NRIs	0,2123	0,3829
PCII	PCI	0,0333	0,8922

Tabla 16. Resultados de la prueba de Spearman, realizado entre los componentes principales y los NRIs de ambas regiones calculados bajo el modelo nulo por intercambio independiente.

NO PARAMÉTRICO: SPEARMAN'S ρ			
CUENCA PACÍFICA			
Variable	Por Variable	Spearman ρ	ρ
PCI	NRIs	0,1364	0,6893
PCII	NRIs	-0,2455	0,4669
PCII	PCI	0,1364	0,6893
CUENCA AMAZÓNICA			
Variable	Por Variable	Spearman ρ	ρ
PCI	NRIs	0,0930	0,7050
PCII	NRIs	0,1807	0,4591
PCII	PCI	0,0333	0,8922

12. ANEXOS

Anexo 1. Gráfico tomado de Ron *et al.* (2013), donde se muestra la relación directa entre la riqueza de especies y la precipitación media anual de las distintas regiones naturales del Ecuador



Anexo 2. Protocolo de extracción de ADN usando Tiocianato-Guanidina

Lisis celular

1. Calentar la solución de lisis a 55°C hasta que el precipitado vuelva a estar en solución.
2. Colocar 10 mg de tejido macerado en un tubo de 1.5ml que contenga 300 μ l de la solución de lisis de células.
3. Añadir 3-5 μ l de proteinasa K (20mg/ml), dar un vortex rápido e incubar de 3-6 horas (dejarlo durante toda la noche si fuera necesario) a 55 °C hasta que el tejido se haya digerido.
4. Durante el proceso de lisis, las muestras deben ser agitadas por lo menos cada 30 minutos.
5. Dar un vortex suave para homogenizar.
6. Enfriar las muestras a temperatura ambiente.

Precipitación proteica

1. Añadir 100 μ l de solución de precipitación de proteínas en cada tubo con células lisadas y dar un vortex de 10-20 segundos para mezclar el contenido.
2. Centrifugar a una velocidad de 13.000 rpm durante 10 minutos.
3. Trasladar el sobrenadante, que contiene ADN a un tubo nuevo de 1.5ml previamente rotulado. El pellet formado en el fondo del tubo contiene proteínas y es descartado.

Precipitación de ADN

1. Añadir 300µl de Isopropanol frío (-20°C) y mezclarlo invirtiendo el tubo varias veces.
2. Centrifugar a una velocidad de 13.000 rpm durante 10 minutos.
3. Descartar el sobrenadante con mucho cuidado para no perder el pellet, que en este caso contiene el ADN.
4. Añadir 300µl de etanol 70% e invertir varias veces el tubo para lavar el pellet de ADN.
5. Centrifugar a una velocidad de 13.000 rpm durante 10 minutos.
6. Descartar una vez más el sobrenadante.
7. Para evitar los residuos de etanol en el tubo, dejarlo con la tapa abierta durante una hora aproximadamente de manera que se evapore, teniendo cuidado de que el pellet no se deshidrate demasiado.

Hidratación de ADN y almacenamiento

1. Añadir 50µl de 10mM TrisCl, pH 8.0, resuspender el ADN dando golpes suaves a la base del tubo.
2. Almacenar hasta el día siguiente a -20°C.

DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Andrea Lucía Varela Jaramillo, C.I. 1720022365, autora del trabajo de graduación titulado “Estructura Filogenética de Comunidades de Ranas Arbóreas (Anura: Hylidae) del Ecuador”, previa a la obtención del grado académico de LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales:

1.- Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.

2.- Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través del sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de Universidad.

Quito, 13 de Diciembre del 2013

Srta. Andrea Lucía Varela Jaramillo

C.I. 1720022365