

**Osteología comparativa de especies de ranas de lluvia (Anura: Strabomantidae) en
el Municipio de Chinácota, Norte de Santander, Colombia**



ESTEFANIA MANZANO MONCADA

**UNIVERSIDAD DE PAMPLONA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA**

2022

Osteología comparativa de especies de ranas de lluvia (Anura: Strabomantidae) en el Municipio de Chinácota, Norte de Santander, Colombia



**Presentado por
ESTEFANIA MANZANO MONCADA**

**Dra. Ana Sofía Duport Bru
Directora de Tesis**

**Bsc. Esp. Mónica Patricia Martínez
Co-directora de Tesis**

**UNIVERSIDAD DE PAMPLONA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS
PROGRAMA DE BIOLOGÍA**

2022

AGRADECIMIENTOS

A mi madre que nunca me dejó sola, mi familia, mi novio , mis amigos, a la profesora Mercedes Peñalosa que fue una excelente docente y especialmente a Ana Sofia por guiarme de la mejor manera en este camino que hasta ahora inicia.

TABLA DE CONTENIDO

Resumen	8
Abstract	9
Introducción y Justificación	10
Marco Teórico	11
Biodiversidad de ranas de lluvia (Anura: Strabomantidae) en Norte de Santander y Colombia	11
Estudios osteológicos en ranas de lluvia (Anura: Strabomantidae)	12
Objetivos	14
Objetivo General	14
Objetivos Específicos	14
Metodología	14
Área de estudio	14
Muestreo	15
Manejo del material recolectado	18
Tratamiento de las muestras	18
Análisis de las muestras	19
Objetivo 1 - Descripción de la osteología de especies de ranas de lluvia (Anura: Strabomantidae) en un paisaje modificado del municipio de Chinácota	20
Objetivo 2 - Estudio de la forma y forma-tamaño del cráneo en especies de ranas de lluvia de Chinácota (Norte de Santander, Colombia)	20
Forma	20
Cálculo del error	22
Variación de forma	22
Disparidad morfológica	22
Tamaño y modelo alométrico	22
Objetivo 3 - Determinación de caracteres morfológicos que permitan diferenciar especies de ranas de lluvia	22
Resultados	23

Objetivo 1 - Descripción de la osteología de especies de ranas de lluvia (Anura: Strabomantidae) en un paisaje modificado del municipio de Chinácota	23
Cráneo	23
Aparato hyolaríngeo	27
Esqueleto axial	30
Cintura pélvica	31
Cintura pectoral	32
Miembro anterior y mano	35
Miembro posterior y pie	37
Objetivo 2 - Estudio de la forma y forma-tamaño del cráneo en especies de ranas de lluvia de Chinácota (Norte de Santander, Colombia)	37
Cálculo del error	37
Variación de forma	38
Disparidad morfológica	41
Tamaño y modelo alométrico	42
Discusión	43
Objetivo 1 - Descripción de la osteología de especies de ranas de lluvia (Anura: Strabomantidae) en un paisaje modificado del municipio de Chinácota	44
Objetivo 3 - Determinación de caracteres morfológicos que permitan diferenciar especies de ranas de lluvia	46
Objetivo 2 - Estudio de la forma y forma-tamaño del cráneo en especies de ranas de lluvia de Chinácota (Norte de Santander, Colombia)	49
Conclusiones	51
Bibliografía	52
Material suplementario	59

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Posición geográfica del municipio de Chinácota	16
Figura 2. Sitio A muestreado	17
Figura 3. Sitio B muestreado	17
Figura 4. Sitio C muestreado	17
Figura 5. Especímenes de anuros strabomantidos colectados	19
Figura 6. Landmarks digitalizados	21
Figura 7. Cráneo	29
Figura 8. Mandíbula y aparato hiolaríngeo	30
Figura 9. Esqueleto axial y cintura pélvica	32
Figura 10. Cintura pectoral	34
Figura 11. Miembro anterior	35
Figura 12. Miembro posterior	37
Figura 13. Variación de forma craneal	40
Figura 14. Disparidad morfológica	41
Figura 15. Alometría del cráneo	42
Figura 16. Fusión frontoparietal-proótico	47
Figura 17. Grado de desarrollo del vómer	48
Figura 18. Variación de forma en las falanges terminales de los dedos de la mano	48

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Sitios de muestreo	15
Tabla 2. ANOVA de Procrustes de la forma craneal	38
Tabla 2. Especies de anuros strabomantidos de Norte de Santander	43

ÍNDICE DE MATERIAL SUPLEMENTARIO

Tabla S1. Anfibios anuros registrados en los sitios A, B y C	59
Tabla S2. Medidas morfométricas calculadas	60
Tabla S3. Medidas craneales calculadas	62
Tabla S4. Componentes principales	62
Figura S1. Especímenes de anuros strabomantidos colectados	66
Figura S2. Especímenes de anuros strabomantidos colectados	67

RESUMEN

Colombia constituye uno de los países más diversos en cuanto a su anurofauna, con 866 especies descritas. A su vez es uno de los países con mayor número de especies amenazadas debido a las actividades humanas, a las enfermedades emergentes y a la elevada transformación del paisaje. Un gran porcentaje de los anuros de Colombia pertenecen a la familia Strabomantidae. Para el departamento colombiano de Norte de Santander hasta el momento se han reportado 11 especies de *Pristimantis* y tres especies de *Tachiramantis*, pero se cree que la diversidad de ranas de la región ha sido subestimada debido a que muchas zonas fueron poco exploradas o no fueron estudiadas hasta el momento. Estas ranas, conocidas como ranas de lluvia, presentan una gran diversidad críptica, y la identificación entre las especies resulta difícil mediante caracteres externos. En este proyecto se estudió la osteología en machos adultos de ranas de lluvia de la familia Strabomantidae en un paisaje modificado en el municipio de Chinácota, Norte de Santander. Se describió la anatomía esquelética en detalle y se analizó la variación intraespecífica de forma y de forma-tamaño craneal mediante métodos descriptivos, de morfometría geométrica, ordenamiento y estadística multivariados, intentando determinar caracteres osteológicos que permitan diferenciar especies de ranas de lluvia de Norte de Santander. Los resultados sugieren que los individuos analizados corresponden a una o dos especies de strabomantidos no descritas hasta el momento. Estas posibles nuevas especies comparten caracteres osteológicos tanto con las especies de *Pristimantis* como de *Tachiramantis*. La muestra analizada presentó bastante variabilidad en cuanto al grado de desarrollo, grado de fusión y disposición de los diferentes elementos esqueléticos, y se sugiere que los caracteres anteriormente descritos como sinapomórficos para *Tachiramantis* podrían ser polimórficos. Se encontró una tendencia a la reducción de la variabilidad morfológica craneal en el sitio con mayor grado de perturbación antrópica en comparación con el menos perturbado, lo que es un indicio del efecto que ejerce el hombre sobre la diversidad de los organismos.

PALABRAS CLAVE: Intervención Antrópica, Morfometría geométrica, Osteología, Strabomantidae.

ABSTRACT

Colombia is one of the most diverse countries in terms of its anurofauna, with 866 extant species. In turn, it is one of the countries with the highest number of species threatened by human activities, emerging diseases and the high transformation of the landscape. A large percentage of anurans in Colombia belong to the Strabomantidae Family. Eleven species of *Pristimantis* and three species of *Tachiramantis* have been reported for Norte de Santander colombian state, but it is very probable that the diversity of frogs in the region has been underestimated due to the fact that many areas were little explored or were not studied until now. These frogs, known as rain frogs, exhibit great cryptic diversity and identification between species is difficult by analyzing external characters. In this project, the osteology of adult male rainfrogs was studied in a modified landscape in Chinácota, Norte de Santander. Skeletal anatomy was described in detail and intraspecific variation in cranial shape and shape-size was analyzed using descriptive methods, geometric morphometrics, ordering and multivariate statistics, trying to determine osteological characters that allow differentiating species of rain frogs from Norte de Santander. The results suggest that the individuals analyzed correspond to one or two strabomantid species not described so far. These possible new species share osteological characters with both *Pristimantis* and *Tachiramantis* species. The analyzed sample presented a great variability in degree of development, fusion and arrangement of the different skeletal elements, and it is suggested that the characters previously described as synapomorphic for *Tachiramantis* could be polymorphic. A tendency to reduce cranial morphological variability was found in the site with the highest degree of anthropic disturbance compared to the least disturbed, which is an indication of the effect that man exerts on the diversity of organisms.

KEYWORDS: Anthropic Intervention, Geometric Morphometrics, Osteology, Strabomantidae.

INTRODUCCIÓN Y JUSTIFICACIÓN

El departamento colombiano de Norte de Santander presenta una gran diversidad de ecosistemas que incluyen desde ambientes secos hasta páramos. Esto, junto con su especial ubicación geográfica, hacen del departamento una región interesante para el desarrollo de investigaciones sobre fauna. A pesar de que se han realizado colectas de anfibios en Norte de Santander, la diversidad de anuros en el departamento aún es poco conocida y subestimada (e.g., Lynch 1999, Acosta-Galvis 2000, Armesto et al. 2009, Meza-Joya et al. 2019, Acevedo et al. 2014, 2020) en comparación con lo que ocurre en otras regiones de Colombia. Hasta el momento para la familia Strabomantidae se describieron tres especies de ranas del género *Tachiramantis* (Acosta Galvis 2021) y once especies del género *Pristimantis* para Norte de Santander, con patrones variables de colonización, diversificación e interesantes relaciones filogenéticas (Acevedo et al. 2020).

La diversidad, abundancia y distribución de anuros se ve muy afectada por los cambios en la calidad del hábitat (Cabrera-Pacheco 2017). El nivel de perturbación de los ecosistemas afecta a la dinámica de las poblaciones cambiando la estructura y función de las mismas, y la hipótesis del disturbio intermedio sugiere que la diversidad de especies debería ser alta ante tasas moderadas de perturbación (Hobbs & Huenneke 1992). En particular, los cambios en el uso del suelo, el cambio climático, la contaminación por pesticidas y herbicidas, las enfermedades causadas por patógenos como la quitridiomycosis y el iridovirus, las especies invasoras como *Lithobates catesbeianus*, la sobreexplotación de hábitats y el comercio de especies, han generado fuertes declives en las poblaciones de anuros (Gardner 2001, Young et al. 2004; Vitt & Caldwell 2013), siendo Colombia uno de los países con mayor número de especies amenazadas a nivel global (Acosta-Galvis 2017). El departamento de Norte de Santander no es una excepción. La economía de la región se basa en la agricultura, ganadería, minería y turismo, lo que genera que las especies de anuros se vean cada vez más afectadas y desplazadas (Ortiz et al. 2011, Solano et al. 2015).

Estudios previos en Norte de Santander registraron una disminución en las poblaciones de ranas de lluvia como consecuencia del deterioro del hábitat, la pérdida de cobertura vegetal, el incremento de las áreas de cultivo (Acevedo et al. 2020) y enfermedades causadas por agentes patógenos como *Batrachochytrium dendrobatidis*, con una mayor prevalencia del patógeno en las zonas con mayor actividad antropogénica (Acevedo et al. 2016). Por otro lado, el nivel de protección de los anfibios de la cordillera Oriental es limitado, y se requiere establecer acciones prioritarias para generar áreas protegidas en términos de cobertura de la distribución de anfibios de la región (Albornoz-Espinel et al. 2017).

Las ranas de lluvia se caracterizan por presentar una gran diversidad críptica (e.g., Elmer et al. 2007; Ortega-Andrade et al. 2015; Rivera-Correa & Daza 2016), y la definición de ciertos géneros y grupos intragenéricos resulta difícil ya que las diagnósticas morfológicas no son funcionales (González-Durán 2016a). Estudios realizados en diferentes clados de anuros sugieren que la osteología constituye una buena fuente de evidencia para la clasificación de las especies. Pese a ello, hasta la fecha no se registran estudios osteológicos en anuros de la familia Strabomantidae del departamento colombiano de Norte de Santander; sólo se mencionan algunas características craneales puntuales en trabajos que describen nuevas especies de *Pristimantis* y *Tachiramantis* en la región (e.g., Acevedo et al. 2014, Heinicke et al. 2015).

El uso de la morfometría geométrica para el estudio de la variación fenotípica del cráneo anuro y su relación con otros factores ha incrementado notablemente durante las últimas décadas (e.g., Birch 1999, Larson 2002, Clemente-Carvalho et al. 2008, Ponssa & Vera Candiotti 2012, Vukov et al. 2018, Murta-Fonseca et al. 2020, Duport-Bru 2020, Bardua et al. 2021, Üzümlü et al. 2021). Los métodos morfogeométricos constituyen una herramienta eficiente para registrar la forma y los cambios de forma que podrían no ser detectado fácilmente a simple vista, y por lo tanto, es útil para estudios taxonómicos, ecológicos, ontogenéticos y filogenéticos (Rohlf 1990, Rohlf & Marcus 1993, Weaver et al. 2014), sobre todo en grupos que se caracterizan por presentar una naturaleza críptica y una gran similitud morfológica intraespecífica, como es el caso de las ranas de lluvia de los géneros *Pristimantis* y *Tachiramantis*.

En la presente propuesta, se pretende estudiar con detalle la morfología esquelética de ranas de lluvia adultas de la Familia Strabomantidae en un paisaje modificado del municipio de Chinácota en Norte de Santander, analizando la variación intraespecífica e interpoblacional de forma craneal en tres sitios de muestreo con diferente grado de intervención antrópica dentro del área de estudio. Se espera que este estudio contribuya al conocimiento de la fauna de la región y al conocimiento científico de la osteología de especies de la familia. Se pretende generar un estudio de base para futuras aproximaciones filogenéticas y para el estudio de la evolución morfológica en el clado para la región de Norte de Santander. Mediante análisis morfogeométricos, se pretende brindar una primera aproximación al conocimiento de la variación de forma y forma-tamaño craneal presente en las especies de la familia Strabomantidae del municipio de Chinácota y analizar si el grado de intervención humana influye significativamente en dicha variación.

MARCO TEÓRICO

Biodiversidad de ranas de lluvia (Anura: Strabomantidae) en Norte de Santander y Colombia

Colombia constituye uno de los países de mayor riqueza y diversidad de anfibios anuros del mundo (Lynch 1999, Acosta-Galvis 2017, 2021). Más del 30% de las especies de anuros del país pertenecen a la familia Strabomantidae, siendo *Pristimantis* el género más representado. En las últimas décadas se describieron numerosas especies nuevas para la familia Strabomantidae y en particular para el género *Pristimantis* (e.g., Lehr & Coloma 2008, Acosta-Galvis 2015, Rivera Correa et al. 2016, Székely et al. 2020, Acevedo et al. 2020, Acosta-Galvis et al. 2020), en gran parte debido al estudio de áreas no exploradas con anterioridad. Por otro lado, estudios en regiones que podrían considerarse bien muestreadas han documentado una alta proporción de especies crípticas para el clado (e.g., Wang et al. 2008, Ortega-Andrade et al. 2015, Rivera-Correa & Daza 2016)

Actualmente el género *Pristimantis* cuenta con 592 especies descritas (Frost 2022), al menos 233 de ellas presentes en Colombia (Frost 2021, Acosta-Galvis et al. 2020). Estos anuros neotropicales, conocidos como ranas de lluvia, presentan desarrollo directo y se caracterizan por completar su desarrollo independientemente del agua (Méndez-Narváez & Bolívar 2016). Ocupan tanto estratos terrestres como arbóreos y son colonizadores de una gran variedad de ambientes entre los que se incluyen el páramo, bosque montano, bosque tropical y bosque seco (Lynch & Duellman 1997, Padial et al. 2014).

Las especies del género *Pristimantis* presentan un alto grado de endemismo en las áreas de los altos andes y páramos (Heinicke et al. 2007, García et al. 2012, Acevedo et al. 2020, Acosta-Galvis et al. 2020), siendo la Cordillera Oriental la menos diversa (Acosta-Galvis 2017) pero la de mayor nivel de endemismo de la región andina (Lynch et al. 1997, Bernal & Lynch 2008, Armesto & Señaris 2017). En particular, el departamento de Norte de Santander, ubicado en la región nororiental de la Cordillera Oriental, cuenta con once especies de *Pristimantis* descritas. Estas especies presentan una amplia distribución altitudinal (entre 100 y 4600 msnm) y hábitats diversos, ocupando desde los bosques secos de Cúcuta a los ecosistemas de páramo (Acevedo et al. 2020). Algunas especies previamente asignadas a *Pristimantis* fueron reasignadas a otros géneros a raíz de estudios moleculares y morfológicos (Heinicke et al. 2015). Tal es el caso del género monofilético *Tachiramantis*, el cual cuenta con cuatro especies (4 spp.) descritas (Frost 2021, Rojas-Runjaic et al. 2020), tres (3 spp.) de ellas citadas para Colombia y a su vez para Norte de Santander (Acosta-Galvis 2021).

El género *Tachiramantis* ha sido poco estudiado hasta el momento y se encuentra distribuido en regiones submuestreadas o mal inventariadas (Rojas-Runjaic et al. 2020). Por su parte, las especies del género *Pristimantis* han sido foco de diversos estudios de sistemática (Hoyos et al. 2014, Ron et al. 2020, Torres Constante 2020, González-Durán 2016a, González-Durán et al. 2017, Reyes-Puig et al. 2020), ecología (Pérez-Castillo & Medina-Rangel 2018, Avellaneda Moreno 2016, Ramírez Bautista 2019), dieta (García-R et al. 2014), miología (González Durán 2016a), biogeografía y evolución (Pinto-Sánchez et al. 2012, Arroyo Sanchez 2015, Mendoza et al. 2015, Waddell et al. 2018), entre otros. Pese a la gran diversidad de especies existente en el género, los aspectos relacionados con la morfología y la variación intra e interespecífica del esqueleto han sido relativamente poco estudiados en el grupo (e.g., Guayasamin 2004, Terán-Valdez & Guayasamin 2010, González-Durán 2016a, b, González-Durán 2017, Reyes-Puig et al. 2020, Torres Constante 2020).

Estudios osteológicos en ranas de lluvia (Anura: Strabomantidae)

La osteología es una rama de la anatomía descriptiva tradicional y fuente de caracteres morfológicos útiles para la sistemática de las especies. En particular, el cráneo se considera una fuente confiable de información para estudios taxonómicos y sistemáticos (Trueb 1977), ha sido una de las estructuras más ampliamente estudiadas en anuros y muchos elementos que lo conforman constituyen sinapomorfías de diferentes clados (e.g., Lynch 1971, 1996, 2000, Heinicke et al. 2015, Guayasamin 2004, González-Durán 2016a, Rocha M 2016, Arroyo Sánchez 2015).

Los estudios osteológicos en el género *Pristimantis* y en la familia Strabomantidae son limitados en comparación con lo que ocurre en otros clados de anuros. Entre los antecedentes de estudios osteológicos en el grupo se pueden mencionar descripciones osteológicas de especies en particular (e.g., Avilán & Hoyos 2006, Terán Valdez & Guayasamin, 2010, Arroyo Sanchez 2015) y revisiones osteológicas de grupos

intra-genéricos (e.g., Guayasamin 2004, González Durán 2016), algunos de los cuales se mencionan a continuación.

Guayasamin (2004) realizó una revisión osteológica del grupo de *Pristimantis orcesi* de la región del páramo y los bosques montanos de Colombia y Ecuador, describiendo el esqueleto de las ocho especies que conformaban el grupo, analizando la variación osteológica interespecífica y proponiendo sinapomorfías putativas para el clado (e.g., presencia de una fontanela frontoparietal expuesta). Sin embargo, análisis filogenéticos posteriores brindaron evidencia de parafilia del clado de *P. orcesi* (Padial et al. 2014). Avilán & Hoyos (2006) realizaron una descripción osteológica de *Pristimantis bogotensis*, una especie presente en la Cordillera Oriental de los Andes en Colombia, reportando la variación intraespecífica en el cráneo y variación interespecífica en elementos craneales y postcraneales.

Terán-Valdez & Guayasamin (2010) describieron una nueva especie del género *Pristimantis* de tamaño muy reducido para la Cordillera Oriental de los Andes ecuatorianos (i.e., *P. minimus*), detallando la morfología craneal, postcraneal y apendicular de la especie, y observando -en coincidencia con lo reportado por Yeh 2002- que el tamaño miniaturizado no se corresponde con una pérdida de elementos esqueléticos en especies del género. Arroyo Sanchez (2015) redefinió el grupo de *Pristimantis conspicillatus*, distribuido desde Costa Rica hasta Bolivia a través de la cordillera de los Andes, el Amazonas y el Cerrado, las Guayanas y en el Bosque Atlántico, y reconstruyó las relaciones filogenéticas mediante la utilización de caracteres de morfología externa y de osteología craneal. Por su parte, Heinicke et al. (2015) señalaron evidencias moleculares y morfológicas que respaldan el reconocimiento del género de ranas *Tachiramantis* del norte de los Andes de Venezuela y Colombia como un género diferente a *Pristimantis*. Entre los rasgos morfológicos propios de *Tachiramantis* cuentan una serie de sinapomorfías osteológicas, principalmente del esqueleto craneal, que permiten diferenciarlas de otras ranas de lluvia (e.g., fusión frontoparietal con el proótico, el nivel de desarrollo del vómer). González Durán (2016) presentó una revisión osteológica y miológica del grupo de *P. leptolophus* de la Cordillera Central y el norte de la Cordillera Oriental de Colombia, con el fin de evaluar la monofilia y la evolución de los caracteres osteológicos y miológicos en el clado. El autor brindó una descripción osteológica de las especies del grupo e indicó posibles presiones selectivas que habrían determinado la morfología del esqueleto en el clado (e.g., cambios morfológicos y en el grado de osificación asociados a cambios evolutivos en el tamaño corporal o eventos heterocronos). A su vez, el autor comparó la osteología de las especies del grupo *P. leptolophus* con la morfología de grupos de especies relacionadas, proponiendo sinapomorfías para algunos clados.

Torres Constante (2020) describió una nueva especie del sureste de los Andes ecuatorianos para el género *Pristimantis* (i.e., *P. elquimi*) y presentó una filogenia actualizada para el subgénero *Huicundomantis* con diferencias osteológicas marcadas dentro del grupo de *P. cryptomelas*. Por su parte, Reyes-Puig et al. (2020) describieron tres nuevas especies de ranas *Pristimantis* del subgénero *Hypodictyon* para la ecorregión del Chocó de Colombia y Ecuador, presentaron una hipótesis filogenética para el subgénero y detallaron la variación morfológica craneal entre especies del clado.

Pese a los trabajos osteológicos realizados hasta el momento, son necesarios nuevos estudios que permitan conocer la diversidad de las ranas de lluvia, que provean rasgos sinapomórficos que permitan una correcta identificación y asignación de especies a los géneros *Pristimantis* o *Tachiramantis* y a los diferentes grupos intraespecíficos de *Pristimantis*, y que sirvan de base para lograr una mejor comprensión de la evolución de caracteres morfológicos en el grupo. En particular, en el presente proyecto se propuso describir la anatomía del sistema esquelético y analizar mediante el uso de herramientas morfogeométricas la variación morfológica y alométrica (i.e., variación de forma-tamaño) del cráneo en especies de ranas de lluvia (Anura: Strabomantidae) del Municipio de Chinácota en Norte de Santander, Colombia.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

- Estudiar la osteología de especies de ranas de lluvia (Anura: Strabomantidae) en un paisaje modificado del municipio de Chinácota, Norte de Santander, Colombia, mediante análisis descriptivos y morfogeométricos.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1) Describir la anatomía ósea y cartilaginosa craneal, postcraneal y apendicular de especies de ranas de lluvia (Anura: Strabomantidae) en un paisaje modificado del municipio de Chinácota, Norte de Santander.
- 2) Analizar la variación intra e interespecífica de forma y forma-tamaño craneal en especies de ranas de lluvia (Anura: Strabomantidae) en un paisaje modificado del municipio de Chinácota, Norte de Santander.
- 3) Determinar caracteres morfológicos que permitan diferenciar especies de ranas de lluvia (Anura: Strabomantidae) en un paisaje modificado del municipio de Chinácota, Norte de Santander.

METODOLOGÍA

ÁREA DE ESTUDIO

El municipio de Chinácota se encuentra ubicado sobre la Cordillera Oriental en la región sur-oriental del departamento colombiano de Norte de Santander (Fig. 1). El municipio forma parte de la cuenca del río pamplonita y su territorio comprende una gran variación altitudinal (desde los 600 a los 3200 msnm) y biomas diversos, con transición desde bosque seco hasta páramo (CORPONOR 2016). En Chinácota destacan diversas actividades antrópicas, como el turismo, la agricultura (con extensas zonas de cultivos, principalmente de leguminosas y frutales), la ganadería, la avicultura y la minería (Solano et al. 2015). Para este trabajo se muestrearon diferentes sitios con bioma de bosque subandino, también denominado selva subandina según la clasificación de Cuatrecasas (1989). Este bioma se caracteriza por presentar temperaturas promedio de entre 6 y 16°C y una precipitación anual de 800 a 2000 mm (CORPONOR 2010). Es una región donde la

agricultura alcanzó su máximo desarrollo, siendo difícil encontrar sectores que no estén intervenidos (Franco-Roselli et al. 1997). Se establecieron tres (3) sitios de muestreo (Tabla 1) con diferente grado de intervención antrópica: (1) Sitio A, paisaje rural localizado en “Las Caballerizas”, ubicado aproximadamente a 2 horas del asentamiento urbano más cercano, con bioma de bosque modificado -silvicultura y regeneración asistida- con vegetación densa y arbustiva con un dosel frondoso con predominio de plantas de las familias Piperaceae, Rosaceae y Urticaceae, y cultivos de plátano, arveja, frijol y maíz (Fig. 2); (2) Sitio B, paisaje urbano localizado en “El Trébol”, con un marcado grado de intervención humana -actividad agrícola-ganadera y asentamientos humanos- y vegetación arbustiva con predominio de especies de las familias Piperaceae y Poaceae (Fig. 3); (3) Sitio C, paisaje rural localizado en “La Falda”, ubicado aproximadamente a 4 horas del asentamiento urbano más cercano, con bioma de bosque mixto con poca intervención humana y vegetación densa mayormente arbórea, con predominio de especies de las familias Piperaceae y Rosaceae (Fig. 4). El sitio urbano B fue definido como tal, por tratarse del sitio con mayor perturbación (un parque con una afluencia hídrica cercana), y fue el sitio más húmedo muestreado debido a su cercanía a la quebrada.

Tabla 1. Sitios de muestreo.

Sitio	Tipo de paisaje	Vereda	Coordenadas	Altura (m.s.n.m)
A	Rural	“Las Caballerizas”	7°36'03,56"N - 72°36'26,6"W	1230
B	Urbano	“El Trébol”	7°36'57,9"N - 72°36'07,4"W	1180
C	Rural	“La Falda”	7°34'39,53"N - 72°35'23,14"W	1487

MUESTREO

Para confirmar la presencia de especies de la familia Strabomantidae en los diferentes sitios, en el mes de junio de 2021 se realizó un pre-muestreo. Además de especies de

strabomantidos, en los sitios seleccionados se registraron anuros de las familias Aromobatidae (Sitio C), Bufonidae (Sitio A y B) y Leptodactylidae (Sitio B) (Tabla S1).

Las especies de *Pristimantis* y de otros géneros de la familia Strabomantidae presentan dimorfismo sexual en el grado de osificación del esqueleto (González-Durán et al. 2020) y en tamaño. Para eliminar efectos de patrones dimórficos y debido a que en campo es más común registrar especímenes machos a través de su canto, se planteó estudiar únicamente la osteología de machos adultos. La colecta de especímenes se realizó entre los meses de junio y septiembre de 2021. En cada sitio se muestrearon los diferentes elementos del paisaje (bosque continuo, bosque intervenido, área abierta y quebradas), y se registraron individuos desde las 16:00 hs hasta las 21:00 hs, mediante búsqueda libre (visual y auditiva) y mediante transectos lineales. Para el muestreo por transectos se realizaron cinco réplicas para cada sitio y se siguió el protocolo de Angulo et al. (2006). Los transectos tuvieron 100 m de longitud y 2 m de ancho y estuvieron separados por 100 m entre sí.

Durante la etapa de muestreo de este trabajo se presentaron conflictos de orden público que condujeron a cesar con las colectas en campo. Sin embargo, se logró coleccionar una cantidad de individuos suficiente para realizar tanto las descripciones osteológicas como los análisis de variación morfológica, brindando los primeros datos de anuros strabomantidos para la región.

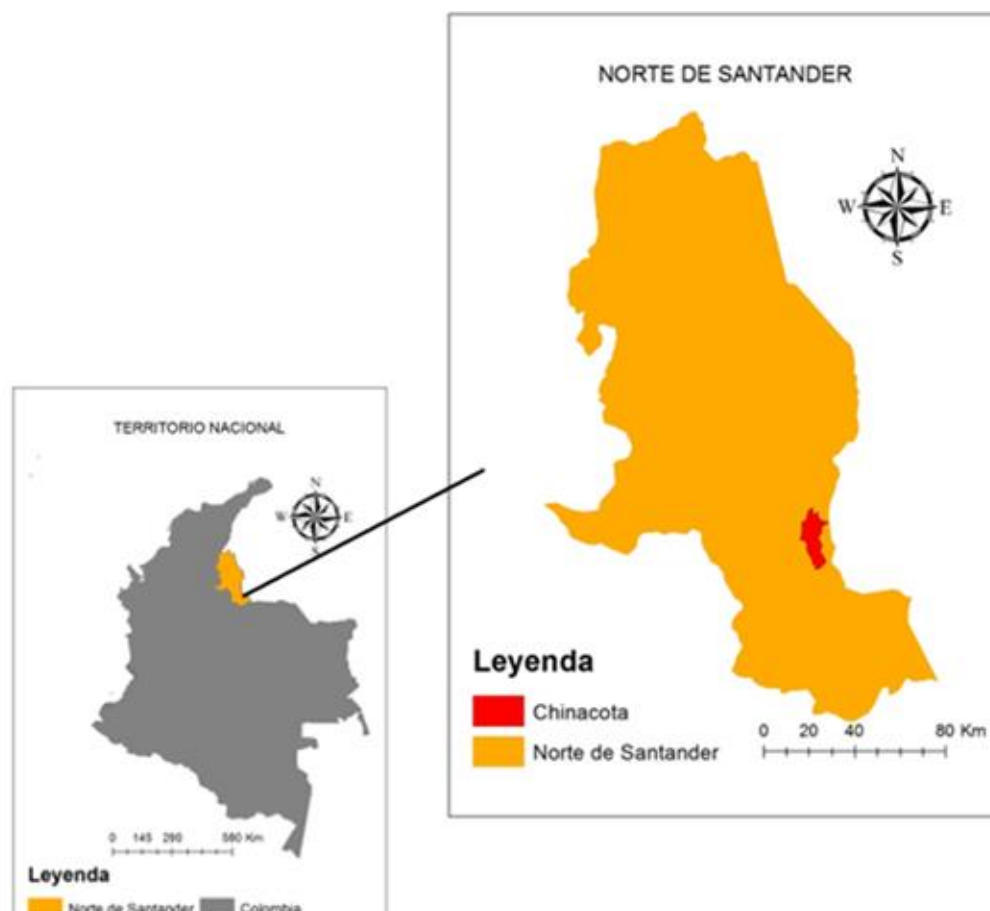


Fig 1. Posición geográfica del municipio de Chinácota en el departamento de Norte de Santander, Colombia.

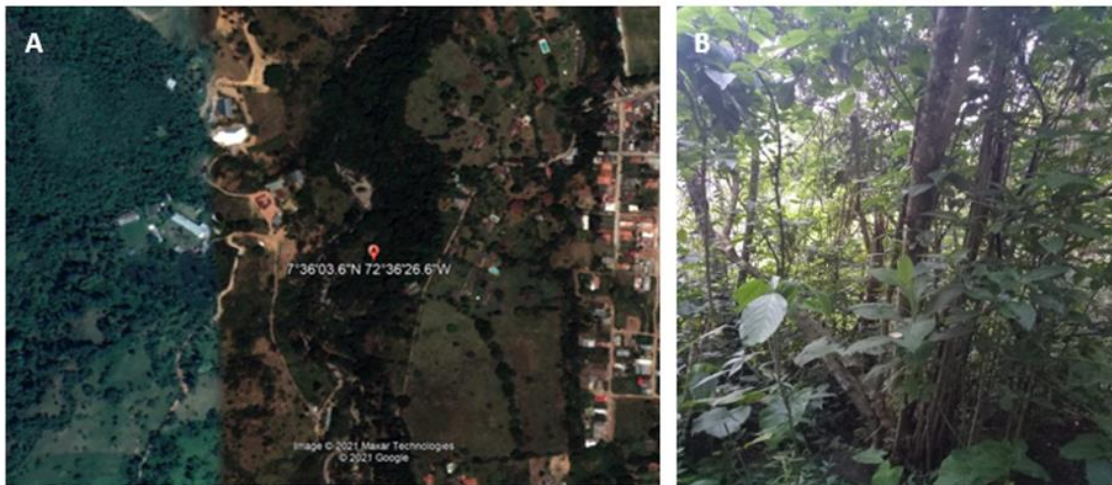


Fig. 2. Sitio A muestreado. Paisaje Rural de “Las Caballerizas”, Municipio de Chinácota, Norte de Santander, Colombia. Vista satelital del punto muestreado, obtenida de Google Maps (A) y mediante registro fotográfico (B).



Fig. 3. Sitio B muestreado. Paisaje Urbano de “El Trébol”, Municipio de Chinácota, Norte de Santander, Colombia. Vista satelital del punto muestreado, obtenida de Google Maps (A) y mediante registro fotográfico (B).



Fig. 4. Sitio C muestreado. Paisaje Rural de “La Falda”, Municipio de Chinácota, Norte de Santander, Colombia. Vista satelital del punto muestreado, obtenida de Google Maps (A) y mediante registro fotográfico (B).

MANEJO DEL MATERIAL RECOLECTADO

Se colectó un total de 29 especímenes machos adultos. Adicionalmente se colectaron hembras (1 individuo) y juveniles (2 individuos) (ver ejemplos en Figuras S1 y S2). Pese a que la presencia de especies de anuros de la familia Strabomantidae de los géneros *Pristimantis* y *Tachiramantis* fue reportada principalmente para áreas sin intervención antrópica, los muestreos en los Sitios A y B seleccionados para este trabajo fueron exitosos y se encontraron 15 (12 individuos de un morfotipo -PC- y 3 individuos de otro -PR-) y 14 especímenes (12 individuos de un morfotipo -PC- y 2 individuos de otro morfotipo -PR-), respectivamente. En el Sitio C, se realizó un esfuerzo de muestreo equivalente al de los sitios A y B pero únicamente se encontró un espécimen juvenil.

A cada individuo se le realizaron fotografías en vistas dorsal y ventral y se les tomaron el peso y medidas morfométricas (e.g., largo hocico-cloaca -LHC-, ancho máximo de la cabeza -AC-, ancho máximo de la boca -AB-, largo de la radio-ulna -LRU-, largo de la mano -LM-, largo del fémur -LF-, largo de la tibio-fíbula -LTF-, largo de pie -LP-) con una balanza y con un calibre digital (precisión $\pm 0,01$ mm), respectivamente, siguiendo la propuesta de Duellman & Lehr (2009) y el protocolo de medición de rasgos funcionales de Cortes-Gómez et al. (2015) (Tabla S2).

Los especímenes colectados fueron sacrificados con lidocaína en gel al 10%, fijados en formol al 10% y preservados en etanol al 70%. Previamente a la fijación se extrajo tejido de hígado y músculo de cada espécimen que fue preservado en etanol al 96% para futuros estudios genéticos. En la mayoría de los casos la extracción de tejido se realizó con copia.

Los morfotipos fueron identificados por diferencias morfológicas y por su patrón de coloración. A lo largo del texto, el morfotipo “común” se indica con las siglas PC, mientras que el morfotipo “raya” se indica con las siglas PR (Figura 5). El sexo y la condición reproductiva de los especímenes se determinaron por la presencia de almohadillas nupciales, hendiduras vocales, tamaño y por inspección directa de las gónadas a través de incisiones dorsolaterales. Los patrones de coloración en vida fueron registrados en los cuadernos de campo y mediante fotografías por el colector (E.M.M.). Dado que las especies de *Pristimantis* y *Tachiramantis* son muy crípticas, más adelante la identificación de las especies será complementada con el análisis de sus secuencias genéticas y la revisión de los repositorios de GenBank.

A futuro, los especímenes estudiados serán depositados en la Colección de Herpetología del Museo de Ciencias Naturales José Celestino Mutis de la Universidad de Pamplona (MCNUP), sede Pamplona.

TRATAMIENTO DE LAS MUESTRAS

Los especímenes fueron procesados según la técnica de diafanización y tinción diferencial de Wassersug (1976) para estudiar su esqueleto óseo y cartilaginoso craneal, postcraneal y apendicular. Esta técnica es comúnmente utilizada para estudiar el esqueleto

de vertebrados, ya que permite la distinción de huesos y cartílagos, y con la transparentación del tejido blando (piel y musculatura) se asegura la observación de los elementos esqueléticos discretos; a su vez su proceso implica baja toxicidad y bajo riesgo químico, permitiendo la conservación de los ejemplares en glicerina (García et al. 2015). Las estructuras cartilagosas se tiñen con Azul de Alcian, mientras que el calcio asociado a la mineralización y osificación se tiñen con Alizarina Roja.

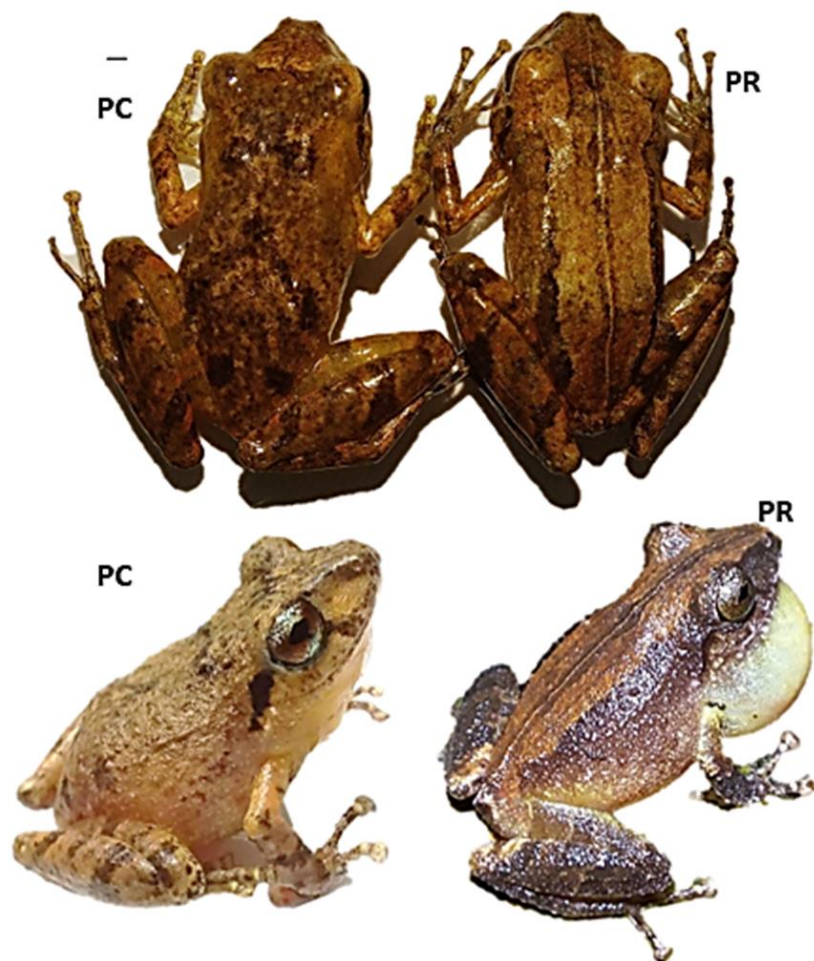


Fig. 5. Especímenes de anuros strabomantidos colectados. Las fotografías corresponden a individuos colectados en el Sitio A. PC = Morfotipo común, PR = Morfotipo raya.

ANÁLISIS DE MUESTRAS

Para estudiar la conformación del esqueleto adulto, la variación de forma del cráneo y la covariación de forma-tamaño del cráneo se realizaron análisis descriptivos y se aplicaron métodos de morfometría geométrica, ordenamiento y estadística multivariados, detallados a continuación.

OBJETIVO 1 - DESCRIPCIÓN DE LA OSTEOLOGÍA DE ESPECIES DE RANAS DE LLUVIA (ANURA: STRABOMANTIDAE) EN UN PAISAJE MODIFICADO DEL MUNICIPIO DE CHINÁCOTA

Los preparados osteológicos fueron analizados bajo lupa estereoscópica. Se tomaron fotografías de las diferentes estructuras esqueléticas craneales, postcraneales y apendiculares. Se incluyeron fotografías de cada una de ellas para una mejor visualización y una descripción más completa. Para las descripciones anatómicas del esqueleto adulto de cada especie se siguió la terminología de osteología presentada por Lynch & Duellman (1997), Guayasamin (2004) y Duellman & Lehr (2009). Se tuvo en cuenta tanto la forma general como el grado de desarrollo y el grado de osificación de cada elemento esquelético.

OBJETIVO 2 - ESTUDIO DE LA FORMA Y FORMA-TAMAÑO DEL CRÁNEO EN ESPECIES DE RANAS DE LLUVIA DE CHINÁCOTA (NORTE DE SANTANDER, COLOMBIA)

a) Forma

Con el fin de estudiar los cambios de forma y forma-tamaño del cráneo (alometría estática) entre machos de cada sitio de muestreo y la variación morfológica entre especímenes de los diferentes puntos geográficos se tomaron fotos en vistas dorsal, ventral y lateral del cráneo de cada espécimen, con cámara digital. Una escala se incluyó en cada fotografía. Todas las fotografías se realizaron bajo las mismas condiciones y fueron tomadas por la misma persona (E.M.M.).

Se realizó un análisis de morfometría geométrica en base a la disposición de puntos homólogos (landmarks). Se seleccionaron aquellos landmarks y semilandmarks en base a su fácil identificación en todos los especímenes, a su capacidad de representar la forma geométrica completa y de proporcionar una descripción funcional de las regiones del cráneo que demostraron presentar importancia taxonómica en anuros de la familia (se prestó particular atención a la forma del nasal, escamosal, esfenetmoides, frontoparietal y fontanela frontoparietal -en vista dorsal-, vómer, proceso dentígero del vómer y paraesfenoides -en vista ventral-; e.g., Heinicke et al. 2015, Reyes-Puig et al. 2020, Guayasamin 2004, González-Durán 2016a, González-Durán et al. 2017) (Figura 6). Los puntos homólogos fueron digitalizados a uno de los lados del cráneo mediante el programa TpsDig, ver. 2.31 (Rohlf 2015). Las configuraciones de landmarks fueron estandarizadas en posición, rotación y tamaño mediante un Análisis Generalizado de Procrustes (GPA) (Gower 1975, Rohlf & Slice 1990) mediante el paquete geomorph R v.3.1.1 (Adams et al. 2019). Este método de superposición permite eliminar de los datos de coordenadas todos aquellos aspectos que exceden a la forma sensu stricto, minimizar las diferencias entre configuraciones de landmarks y obtener una matriz de coordenadas alineadas empleada como matriz de forma en todos los análisis subsecuentes. Previo al alineamiento, las configuraciones de landmarks dorsales y ventrales del hemicráneo se reflejaron en el plano de simetría sagital para evitar artefactos putativos de alineamiento de procrustes mediante la función “fixLMmirror” del paquete morpho R v.2.6 (Schlager 2017).

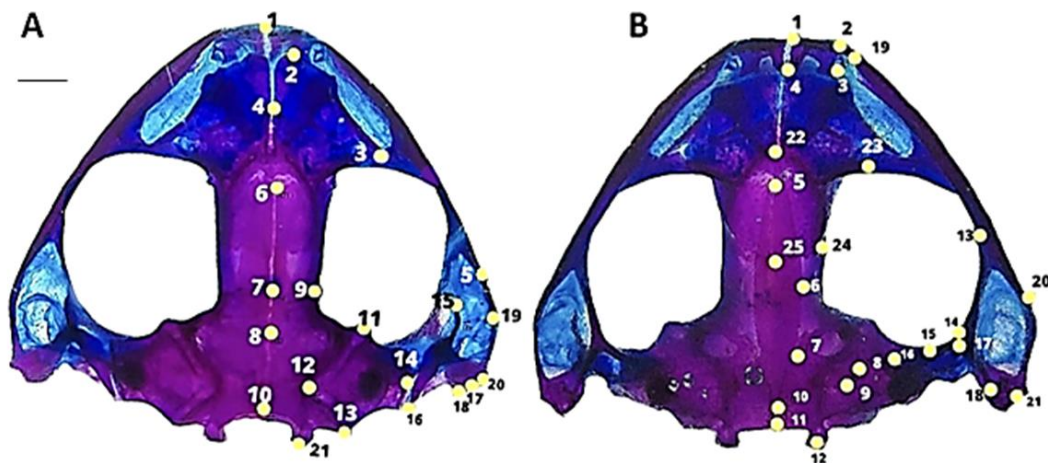


Fig. 6. Landmarks digitalizados en las vistas dorsal (A) y ventral (B) del cráneo en los especímenes de anuros Strabomantidos analizados. Las imágenes corresponden al macho adulto PRR01. **Cráneo dorsal:** 1 Punto más anterior del tectum nasi, 2 Punto más anterior del nasal, 3 Punto más posterolateral del nasal, 4 Punto más medial del nasal, 5 Punto del extremo posterior del maxilar, 6 Punto más antero-medial del frontoparietal, 7 Punto medio del margen medial del frontoparietal, 8 Punto del margen medial del frontoparietal coincidente con el punto más anterior de la cápsula ótica, 9 Punto del margen lateral del frontoparietal coincidente con el punto medio del margen medial del frontoparietal, 10 Punto medio caudal del cráneo, 11 Punto más anterior de la cápsula ótica, 12 Punto más medial de la cápsula ótica, 13 Punto más posterior de la cápsula ótica, 14 Punto del extremo lateral osificado de la cresta parótica, 15 Punto distal de la rama zigomática del escamosal, 16 Punto distal de la rama ótica del escamosal, 17 Punto latero-distal de la rama descendente del escamosal, 18 Punto medio distal de la rama descendente del escamosal, 19 Punto del extremo anterior del cuadradoyugal, 20 Punto del extremo posterior del cuadradoyugal, 21 Punto caudal del cóndilo occipital. **Cráneo ventral:** 1 Punto más antero-medial del premaxilar, 2 Punto antero-lateral del premaxilar, 3 Punto posterolateral del premaxilar, 4 Punto postero-medial del premaxilar, 5 Punto más anterior del proceso cultriforme del paraesfenoides, 6 Punto medio del margen lateral del proceso cultriforme del paraesfenoides, 7 Punto más posterior del proceso cultriforme del paraesfenoides, 8 Punto más antero-lateral del ala del paraesfenoides, 9 Punto más posterolateral del ala del paraesfenoides, 10 Punto más posterior del paraesfenoides, 11 Punto más caudal del cráneo, 12 Punto más posterior del cóndilo occipital, 13 Punto distal de la rama anterior del pterigoides, 14 Punto de intersección entre la rama anterior y la rama medial del pterigoides, 15 Punto medio de la rama medial del pterigoides, 16 Punto distal de la rama medial del pterigoides, 17 Punto de unión entre la rama medial y la rama posterior del pterigoides, 18 Punto distal de la rama posterior del pterigoides, 19 Punto más anterior del maxilar, 20 Punto más posterior del maxilar, 21 Punto más postero-lateral del cuadradoyugal, 22 Punto más anterior del esfenetmoides, 23 Punto más lateral del esfenetmoides, 24 Punto latero-caudal del esfenetmoides, 25 Punto medio-caudal del esfenetmoides. La escala corresponde a 1 mm.

b) Cálculo del error

Para probar el error de foto, las configuraciones de landmarks se ingresaron al software MorphoJ (Klingenberg 2011) donde, luego de realizar un GPA, se analizó la contribución relativa de las diferentes fuentes de variación de la forma (error de foto y variación entre especímenes) mediante un análisis de varianza de Procrustes (Procrustes ANOVA). Este método cuantifica la cantidad de variación de la forma para diferentes efectos utilizando la distancia de Procrustes (Klingenberg et al. 2010).

c) Variación de forma

Para explorar el patrón de variación de forma craneal entre las especies de los diferentes sitios de muestreo, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) sobre la matriz completa de coordenadas alineadas incluyendo todos los especímenes de todos los sitios muestreados. Esto se realizó separadamente para cada vista del cráneo (dorsal, ventral), con el fin de analizar si alguna vista es más informativa a la hora de diferenciar especies y poblaciones. Los análisis de variación de forma craneal se realizaron con la función “gm.prcomp” del paquete *geomorph* de R (Adams et al. 2021).

d) Disparidad morfológica

Para examinar si la variabilidad morfológica craneal varía entre sitios con diferente grado de intervención antrópica se cuantificó la disparidad de forma dentro de cada grupo (i.e., varianza en el Sitio A -”Las Caballerizas”- y varianza en el Sitio B -”El Trébol”-), seguido de una comparación entre ambos grupos, utilizando la función “morphol.disparity” del paquete *geomorph* de R (Adams et al. 2021). Esta función permite estimar la varianza de Procrustes a la vez que representa el tamaño del grupo, y utiliza las diferencias absolutas en las varianzas para probar las diferencias pareadas en la disparidad morfológica entre los grupos. La significancia estadística se evaluó mediante una prueba de permutación residual aleatoria con 1000 iteraciones.

e) Tamaño y modelo alométrico

Para obtener información sobre tamaño se consideró como variable el tamaño del centroide (Zelditch et al. 2004), una medida de tamaño comúnmente utilizada en morfometría geométrica. Se analizó la variación de forma craneal en relación al tamaño craneal mediante una regresión multivariada de las coordenadas alineadas de forma contra el tamaño del centroide, utilizando la función “procD.lm” del paquete *geomorph* de R (Adams et al. 2021).

OBJETIVO 3 - DETERMINACIÓN DE CARACTERES MORFOLÓGICOS QUE PERMITAN DIFERENCIAR ESPECIES DE RANAS DE LLUVIA

Los caracteres osteológicos de las especies reportadas en el área de estudio, se interpretaron en el contexto de las especies de strabomantidos reportadas para el departamento de Norte de Santander y de las filogenias disponibles para los géneros *Pristimantis* y *Tachiramantis* (e.g., Acevedo et al. 2020, Rivera-Correa et al. 2016, 2017; Rojas-Runjaic et al. 2020). Este objetivo se trabajó en el apartado de discusión.

RESULTADOS

OBJETIVO 1 - DESCRIPCIÓN DE LA OSTEOLÓGIA DE ESPECIES DE RANAS DE LLUVIA (ANURA: STRABOMANTIDAE) EN UN PAISAJE MODIFICADO DEL MUNICIPIO DE CHINÁCOTA

La descripción osteológica realizada se basa en 29 machos adultos de anuros strabomantidos. Se explica la forma general de cada elemento esquelético, resumiendo a su vez la variación morfológica de la muestra en los casos correspondientes. Se calcularon una serie de medidas craneales para cada espécimen (largo y ancho del cráneo, largo y ancho del esfenetmoides, largo del maxilar). En la tabla S3 se resume el valor promedio y la desviación estándar para cada morfotipo y sitio (PCA = Morfotipo común-Sitio A; PCB = Morfotipo común-Sitio B; PRA = Morfotipo raya-Sitio A; PRB = Morfotipo raya-Sitio B), junto con el valor promedio y la desviación estándar de la muestra total.

Cráneo

El cráneo es deprimido dorsoventralmente. El ancho máximo se observa al nivel de la articulación de la maxila con el cuadradojugal y es casi igual al largo máximo del cráneo (tomado en la línea media, desde los premaxilares hasta el nivel de los cóndilos occipitales) (largo/ancho = PRA: 1,20, PRB: 1,22, PCA: 1,20, PCB: 1,19 cm). El rostro es corto, acuminado y representa alrededor de un tercio del largo máximo del cráneo. Los elementos esqueléticos dérmicos se encuentran más osificados que los del neurocráneo. No se observa exostosis (Figura 7).

Región nasal

La región nasal está constituida por los nasales y la cápsula nasal. Los nasales conforman el techo de la región nasal. Se observan en el cráneo en vista dorsal, son lisos y presentan un contorno casi triangular. Se disponen próximos entre sí en la línea media del cráneo, sin contactar uno con el otro. En general, se solapan a la región anterior del esfenetmoides. El nasal no articula con el proceso alar de la premaxila, pero si alcanza el nivel de la pars facialis de la maxila en su región posterolateral. Los márgenes anteriores de los nasales son ligeramente sinuosos, extendidos posterolateralmente. Los nasales no articulan con el frontoparietal.

La cápsula nasal es cartilaginosa y constituye la región anterior del neurocráneo, comprendiendo alrededor del tercio anterior del cráneo. Los elementos principales que conforman la cápsula nasal son: una pared medial (septum nasi), un techo (tectum nasi) y un piso (solum nasi), los cuales no fueron descritos con detalle en este trabajo debido a su difícil visualización. Las cápsulas nasales albergan los órganos olfatorios y se encuentran por delante del esfenetmoides, dentro de un área encerrada por los premaxilares y los maxilares. Estos huesos, junto con los nasales y los vómeres, dan soporte a los cartílagos nasales.

Región palatal

La región palatal está compuesta por tres elementos óseos de origen dérmico: vómeres, neopalatinos y paraesfenoides.

Los vómeres son huesos pares de origen intramembranoso, que forman parte del piso de las cápsulas nasales. Anteriormente contactan con el *solum nasi* y posteriormente cubren (en sentido ventral) la porción más anterolateral del esfenetmoides. Son de tamaño moderado y se disponen oblicuos al eje longitudinal del cráneo. Se encuentran ampliamente separados entre sí medialmente, y de la maxila y premaxila lateralmente. Cada vómer presenta un proceso anterior, un proceso precoanal y un postcoanal (que forman los márgenes mediales de la coana), y un proceso dentífero. El proceso anterior es en forma de cuña. El proceso precoanal presenta un margen posterolateral no aserrado y diferente grado de desarrollo dependiendo del espécimen: en algunos se expande lateralmente (e.g., PCR3, PCR8, PCR9, PRR01) y en otros termina en forma aguzada (e.g., PCT5, PTR2, PCT2, PCT7). El proceso postcoanal está relativamente bien desarrollado, es esbelto y se encuentra orientado posterolateralmente. Juntos, los procesos precoanal y postcoanal pueden rodear en gran medida la coana, dejando libre únicamente el lado lateral de la coana (lo cual se observó en 2/3 de los especímenes analizados), o rodear parcialmente la coana (lo cual se observó en 1/3 de los especímenes analizados: PCR4, PCR6, PCR7, PCR8, PCT1, PCT3, PCT9, PCT10, PRT1, PRT2). El proceso dentífero del vómer es de tamaño reducido, se extiende posteromedialmente sin alcanzar el nivel del neopalatino y presenta 4 dientes vomerinos.

Los neopalatinos son huesos delgados, ligeramente curvados y expandidos en su región lateral. Descansan en la superficie ventral del *planum antorbitale*, en el margen anteroventral de la órbita. Medialmente articulan con el margen lateral del esfenetmoides. No se contactan entre sí medialmente. Los neopalatinos alcanzan la *pars facialis* de los maxilares lateralmente. No alcanzan el nivel de proceso dentífero del vómer. En algunos los especímenes el margen medial del neopalatino se dispone al nivel del proceso cultriforme del paraesfenoides, mientras que en otros se dispone anteriormente respecto al mismo.

El paraesfenoides es un hueso impar con forma de T invertida, que recubre el neurocráneo ventralmente. La rama más larga es el proceso cultriforme y las ramas más cortas constituyen las alas. Se observa además un proceso posteromedial poco desarrollado. El paraesfenoides es más largo que ancho (largo/ancho = PRA: 1,19, PRB: 1,29, PCA: 1,37, PCB: 1,48 cm). El tercio anterior (en los especímenes PCR5, PCR6, PCR7, PCR8, PRR3, PCT1, PCT2, PCT3, PCT7, PCT9, PCT10, PCT11) o más del tercio anterior (en los especímenes PCR2, PCR3, PCR9, PCR10, PCR12) del proceso cultriforme cubre ventralmente la mitad posterior del esfenetmoides. Los márgenes laterales del proceso cultriforme son levemente convexos: el proceso cultriforme es ligeramente más ancho en la región media y se vuelve progresivamente más angosto anteriormente. El margen anterior del proceso cultriforme es irregular y en algunos especímenes alcanza el nivel de los neopalatinos (PRR1, PRR2, PCT10, PCT8, PCT7, PCT5, PCT3, PTR2, PCR12, PCR9, PCR3, PCR2). Las alas del paraesfenoides son largas y se proyectan lateralmente, cubriendo parcialmente a las cápsulas óticas y sin alcanzar el nivel del pterigoides. El extremo lateral de las alas suele ser truncado, pero en determinados especímenes es aguzado (e.g., PCR1, PCR8, PCR10, PCR12, PRR1, PCT2, PCT4, PCT5, PCT6, PCT7, PCT11, PCT12). El proceso posteromedial del paraesfenoides es acuminado, se encuentra relativamente poco desarrollado y no contribuye al margen del foramen magnum. En el espécimen PRR2 el proceso posteromedial alcanza un mayor

grado de desarrollo, disponiéndose próximo al foramen magnum. La unión entre las alas y el proceso cultriforme puede presentar un ángulo recto o encontrarse más redondeada.

Techo del cráneo

Los frontoparietales son huesos dérmicos pares que conforman el techo de la caja craneana. Constituyen la pared media dorsal de las órbitas. Su longitud corresponde a un 70% de la longitud total del cráneo. Anteriormente se sobreponen a la mitad o más de la mitad posterior del esfenetmoides y posteriormente cubren la mitad medial de las cápsulas óticas, sin fusionarse con el proótico (la sutura frontoparietal-proótico suele ser evidente). Se encuentran ampliamente separados de los nasales anteriormente y no alcanzan el foramen magnum posteriormente. Los frontoparietales no articulan entre sí en la línea media, pero se disponen próximos entre sí. Divergen anteriormente (exceptuando los especímenes PCR01, PCR02, PCR03, PCR07, PCR10, PCT05 y PCT08) y posteromedialmente, exponiendo la fontanella frontoparietal. En vista dorsal, el margen lateral de cada frontoparietal es recto o ligeramente convexo. La porción posterior de cada frontoparietal es redondeada y expandida lateralmente (alcanzan su ancho máximo en la región postorbital).

Endocráneo

El endocráneo está conformado por tres pares de huesos endocondrales: esfenetmoides, exoccipitales y proóticos, que se encuentran parcialmente cubiertos por los frontoparietales dorsalmente y por el paraesfenoides ventralmente. Exoccipitales y proóticos se integran en una estructura formando las cápsulas óticas y la parte posterior del cráneo.

Los esfenetmoides se encuentran fusionados dorso y ventromedialmente formando un único elemento. Su superficie dorsal se encuentra parcialmente cubierta por la porción posteromedial de los nasales (anteriormente) y por la región anterior de los frontoparietales (posteriormente). Su superficie ventral se encuentra parcialmente cubierta por los neopalatinos (lateralmente), por la porción posterior de los vómeres (anteriormente) y por el proceso cultriforme del paraesfenoides (posteromedialmente). El esfenetmoides se proyecta en sentido anterior sin alcanzar el nivel del margen anterior de los nasales ni vómeres. El margen posteromedial es sinuoso. El esfenetmoides cuenta con cierto grado de ornamentación, presentando un aspecto poroso y corrugado.

Los proóticos forman la mayor parte de la cápsula ótica (región posteromedial), el margen de los forámenes proótico y oculomotor y las paredes posterolaterales de la caja craneal. Los proóticos están recubiertos dorsomedialmente por los frontoparietales y ventralmente por el paraesfenoides. Se encuentran elevados en su región dorsomedial, formando la eminencia epiótica. Dorsolateralmente los proóticos terminan en una cresta parótica aguzada y cartilaginosa, que puede presentar diferente grado de mineralización dependiendo del espécimen. En algunos especímenes los proóticos presentan cierto grado de ornamentación en vista ventral.

Los exoccipitales forman las paredes posteromediales de la cápsula ótica, los márgenes del foramen magnum y los cóndilos occipitales. Los exoccipitales están fusionados entre sí medialmente y fusionados lateralmente con los proóticos. Anteriormente contactan con los frontoparietales y posteriormente articulan con las facetas

cotilares de la vértebra PSI (= atlas). Ventromedialmente, los exoccipitales están parcialmente cubiertos por el proceso posteromedial del paraesfenoides. Los cóndilos occipitales están ampliamente separados entre sí, y se disponen a nivel del margen lateral de los frontoparietales. Presentan una superficie articular redondeada. El foramen jugular se abre en la pared posterior de la cápsula ótica, dorsolateralmente respecto al cóndilo occipital. El foramen magnum es amplio, con un margen dorsal cóncavo y un margen ventral recto.

En la mayoría de los especímenes, en la superficie ventromedial de los exoccipitales se observa una región menos teñida que puede llegar a ser amplia o angosta. En el caso particular de los especímenes PCR8, PCR9, PCR12, PRR1, PCT9, PCT12 los exoccipitales se encuentran fusionados medialmente y sólo se observa una fisura entre ellos, los cóndilos occipitales tienen superficies de articulación redondeadas.

Maxilar superior

La arcada maxilar es completa y consiste en la premaxila, la maxila y el cuadradojugal. Los premaxilares son huesos pares que constituyen los segmentos más anteriores de cada arco maxilar. Se encuentran separados entre sí medialmente y están recubiertos lateralmente por la pars facialis de la maxila adyacente. Cada premaxilla está compuesta por una pars dentalis, un proceso alar y una pars palatina. La pars dentalis de cada premaxilar cuenta con 7-8 dientes bicúspides pedicelados. El proceso alar está proyectado dorsalmente. La pars palatina presenta un proceso posterolateral rectangular y un proceso posteromedial de forma más triangular.

Los maxilares son los elementos óseos más grandes de la arcada maxilar y representan el 75% de la longitud del cráneo. Son huesos pares de origen intramembranoso. Cada maxila es elongada, levemente curvada, y cuenta con una pars dentalis, una pars facialis y una pars palatina. La pars dentalis de cada maxila porta una gran cantidad de dientes (más de 40) y se extiende desde la altura del margen lateral de la premaxila hasta la altura del tercio anterior del foramen aductor. La pars facialis se proyecta dorsalmente y presenta un proceso preorbital de tamaño moderado que no articula con el proceso maxilar del nasal. En vista ventral, el margen anterior de la pars palatina no articula ni contacta con la pars palatina de la premaxila. Posteriormente, la pars palatina se extiende hasta alcanzar el nivel del margen posterior de la articulación maxilar-pterigoides. La maxila no articula con el nasal ni con el escamosal. La porción posterior de la maxila recubre la mitad anterior del cuadradojugal.

Los cuadradojugales son huesos pares delgados que conforman la porción posterior de la arcada maxilar. Presentan el extremo posterior levemente expandido. Cada cuadradojugal se extiende anteriormente hasta aproximadamente 2/3 del largo del foramen aductor y anterolateralmente es recubierto por la parte posterior de cada maxilar. Posterolateralmente, el cuadradojugal es parcialmente recubierto por la rama descendente del escamosal. Posteriormente articula con el pterigoides por medio de la pars articularis del cartílago palatocadrado.

Maxilar inferior (mandíbula)

Cada hemimandíbula consiste en un arco levemente curvado y sin dientes, compuesto por los huesos mentomeckeliano, dentario y anguloesplénico (de origen endocondral), y

el cartílago de Meckel (Figura 8). Los mentomeckelianos son huesos pequeños y rectangulares, ubicados rostralmente. Se unen entre sí en la sínfisis mandibular por medio de tejido conjuntivo, uniendo ambas hemimandíbulas. El dentario es angosto, carece de odontoides o serraciones. Conforman el margen anterolateral de la hemimandíbula, extendiéndose por alrededor del 10% de la mandíbula, y cubriendo dorsolateralmente al cartílago de Meckel. El extremo anterior del dentario recubre la porción anterior del mentomeckeliano. El anguloesplénico es el hueso más grande de la mandíbula, y se extiende por alrededor del 90% de la misma. Presenta un proceso coronoides que se proyecta levemente. Recubre la superficie interna del cartílago de Meckel y está separado del mentomeckeliano por un espacio más corto que la longitud de este último. Lateralmente, el anguloesplénico tiene un surco que aloja al cartílago de Meckel. El anguloesplénico se encuentra ensanchado posteriormente, formando una superficie cóncava donde el cartílago de Meckel se articula con la pars articularis del cartílago palatoc cuadrado.

Suspensorio

El suspensorio sujeta y suspende a las mandíbulas contra el neurocráneo. Está compuesto por los huesos pares escamosal y pterigoides. Cada escamosal presenta tres ramas. El tamaño relativo de las ramas es: rama ventral > rama ótica > rama cigomática. La rama cigomática se extiende anterolateralmente, es levemente cóncava medialmente, de extremo aguzado y libre (no contacta con la arcada maxilar ni con ningún otro hueso). La rama ótica se extiende posterodorsalmente, disponiéndose próxima al extremo lateral de la crista parótica pero sin superponerse a ella. La rama descendente es la más larga, se extiende posteroventralmente y presenta el extremo ventral expandido. Articula con el cuadradojugal y con la rama posterior del pterigoides.

Cada pterigoides es un hueso trirradiado con ramas anterior, media y posterior bien desarrolladas. La rama anterior es la más larga, se extiende anterolateralmente para articular con la maxila a un nivel anterior al punto medio de la órbita, a través del cartílago pterigoides. Se encuentra separada del neopalatino. La rama posterior se extiende posterolateralmente, contacta dorsalmente con el escamosal y posterolateralmente recubre la superficie media de la pars articularis del palatoc cuadrado. La rama media se extiende posteromedialmente hacia la superficie ventrolateral del proótico, alcanzando el nivel del ala del paraesfenoides o disponiéndose próxima a la misma.

Aparato hiolaringeo

El hioides está compuesto por el plato hioideo que porta un par de procesos posterolaterales y un par de procesos posteromediales (Figura 8B). En los especímenes en los que se pudo observar con más claridad el cuerpo del plato hioideo, se vió una variación de tamaño en el mismo (mientras en algunos especímenes es cuadrangular, en otros especímenes es más ancho que largo o más largo que ancho). El plato hioideo carece de procesos alares anterolaterales. Es cartilaginoso pero en algunos especímenes se encuentra mineralizado posteromedialmente (e.g., PCR03, PCT05, PCT08, PCT09, PTR3, PRR1). El seno hioglosal es ancho y en forma de U.

Los cartílagos hiales son esbeltos, se proyectan anteriormente desde el margen anterolateral del plato hioideo y luego se curvan posterodorsalmente para unirse a la

superficie ventral de la cápsula ótica. Cada hial presenta un proceso anterior delgado y largo. Los procesos cartilagosos posterolaterales son cortos y se extienden en sentido posterior desde el extremo posterior del plato hioideo. Los procesos posteromediales se encuentran osificados y se proyectan posterolateralmente. No contactan entre sí medialmente, y alojan a los cartílagos laríngeos en la línea media entre ambos. Presentan una longitud mayor que el largo medio del plato hioideo y sus extremos proximales y distales se encuentran ensanchados. En la mayoría de los casos, el margen medial de cada proceso posteromedial es cóncavo y el margen lateral es sinuoso o recto.

La laringe es completamente cartilaginosa. Los aritenoides consisten en un par de cartílagos con forma de valvas. El cartílago cricoideo forma un anillo completo, pero no fue bien preservado en los especímenes revisados. A futuro se recomienda tener especial cuidado a la hora de extraer la musculatura y las vísceras pre-diafanización, para evitar extraer accidentalmente parte del aparato hiolaríngeo. Además, dado que la laringe es cartilaginosa y más frágil, manipularla con cuidado.

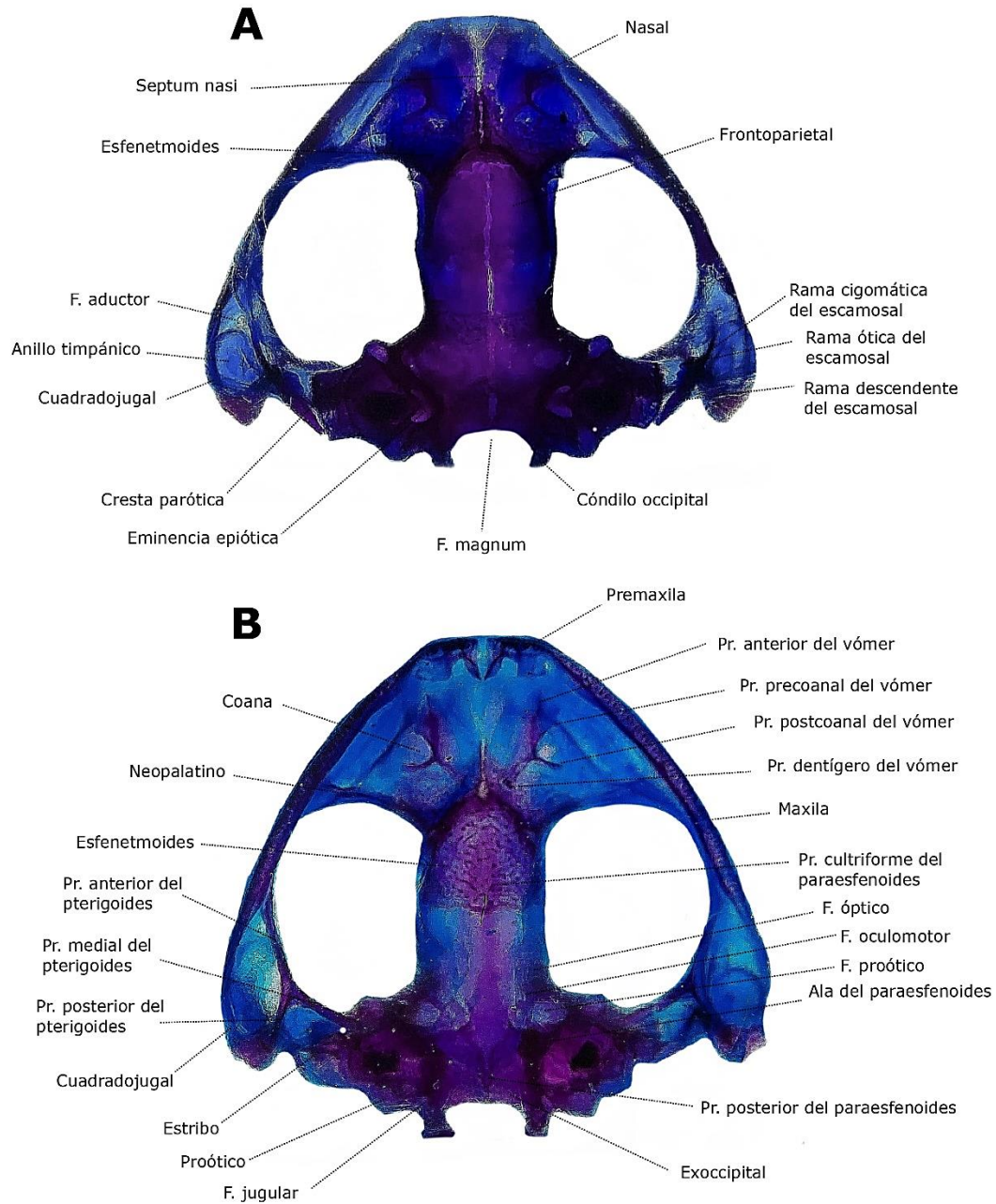


Fig. 7. Cráneo en vistas dorsal (A) y ventral (B). Especimen PCR08. F = foramen, Pr = proceso. La escala corresponde a 1 mm.

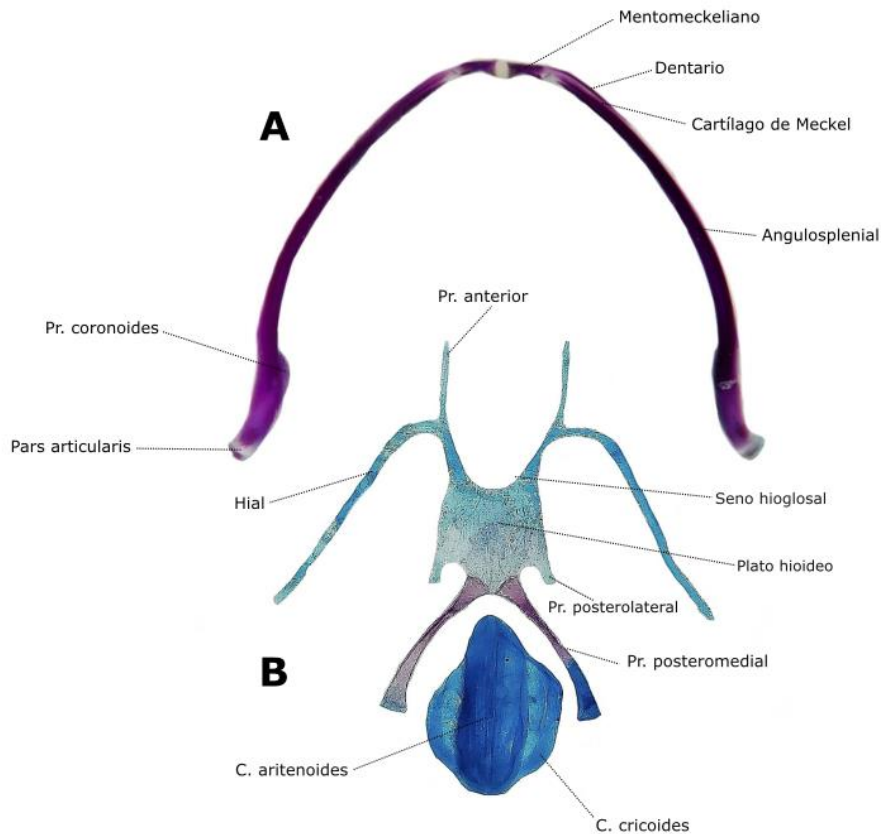


Fig. 8. Mandíbula y aparato hiolaríngeo en vista ventral. (A) Mandíbula (especimen PCT08) (B) Hioides y laringe (especimen PCR03). C = cartílago, Pr = proceso. La escala corresponde a 1mm.

Esqueleto axial

El esqueleto axial provee soporte a la cabeza y las vísceras, brinda suspensión al esqueleto apendicular y protección al cordón espinal. La columna vertebral se encuentra dividida en tres regiones: presacra, sacra y postsacra (= urostilo) (Figura 9).

En los especímenes analizados la región presacra está compuesta, en general, por 8 vértebras procélicas no imbricadas, que carecen de costillas libres. La osificación dorsal de los arcos neurales es completa en todas las vértebras presacras. Los arcos neurales son relativamente cortos, la médula queda expuesta dorsalmente entre los mismos, aunque en menor medida en las dos o tres primeras vértebras. El margen anterior de los arcos neurales es cóncavo en todas las vértebras. Todas las vértebras son más anchas que largas. El atlas (PS1) articula con los cóndilos occipitales del cráneo mediante facetas cotilares ampliamente separadas (tipo I). En vista ventral el centrum (cuerpo vertebral) del atlas es más ancho que el centrum del resto de las vértebras. En general el atlas no está fusionado a la vértebra adyacente con la excepción de los especímenes PCR4 y PCR10, en los cuales ambas vértebras presacras se encuentran completamente fusionadas a lo ancho. A diferencia del resto de las vértebras presacras, el atlas carece de procesos transversos. Los procesos transversos de las PSII, III, IV y del sacro están ligeramente expandidos

distalmente (ancho relativo: S>PSIII>PSII>PSIV). El extremo distal de los procesos transversos suele presentar una terminación cartilaginosa. El tamaño relativo de los procesos transversos de las vértebras presacras y del sacro (diapofisis sacras) en general es III > S > IV > V \approx VI \approx VII \approx VIII > II, aunque se observa cierta variación en el tamaño relativo de los procesos de las PSV, VI, VII y VIII. Los procesos transversos de las vértebras presacras varían entre sí orientación: en general, en la PSII se proyectan anterolateralmente, en las PSIII y PSVIII se disponen perpendiculares al eje longitudinal del cuerpo, y en las PSIV, PSV, PSVI y PSVII se proyectan posterolateralmente. No se observan vértebras presacras supernumerarias ni procesos transversos adicionales. No se observa fusión entre las vértebras PSVIII y el S.

La osificación dorsal de los arcos neurales de las vértebras presacras es completa. El margen anterior en las vértebras presacras generalmente es cóncavo, exceptuando la PSII que suele presentar un margen casi recto. El margen posterior del atlas suele ser ensanchado en comparación con el margen posterior del resto de las vértebras presacras. El sacro presenta articulación bicondilar con el urostilo en la mayoría de los ejemplares. En los especímenes PCR6, PTR1 y PTR2 los cóndilos se disponen cercanos entre sí, dando la apariencia de un único punto de articulación entre sacro y urostilo. La longitud del urostilo es menor a la longitud de la columna presacra (medida desde el margen más anterior de la PSI al extremo posterior de la PSVIII) y no presenta cresta dorsal.

Cintura pélvica

La cintura pélvica (Figura 9) consiste en un par de iliones e isquiones completamente osificados y pubis mineralizados en mayor o menor medida. Cada ilio tiene una cresta longitudinal baja y una protuberancia dorsal. En vista dorsal, los márgenes internos de los iliones presentan forma de U, la región anterodorsal de cada ilion articula con la superficie ventral de la diapófisis sacra. Posteriormente, los iliones se fusionan medialmente formando la mitad anterior del acetábulo. Los iliones se encuentran fusionados con el isquion posteriormente y con el pubis ventralmente. A nivel anterior del borde anterior del acetábulo, cada ilion presenta una protuberancia ilíaca proyectada dorsolateralmente. Los isquiones se encuentran fusionados entre sí medialmente y forman el margen posterior del acetábulo. En vista lateral, el margen posterior de los isquiones es cóncavo. Los pubis se encuentran fusionados entre sí. Conforman el margen ventral del acetábulo.

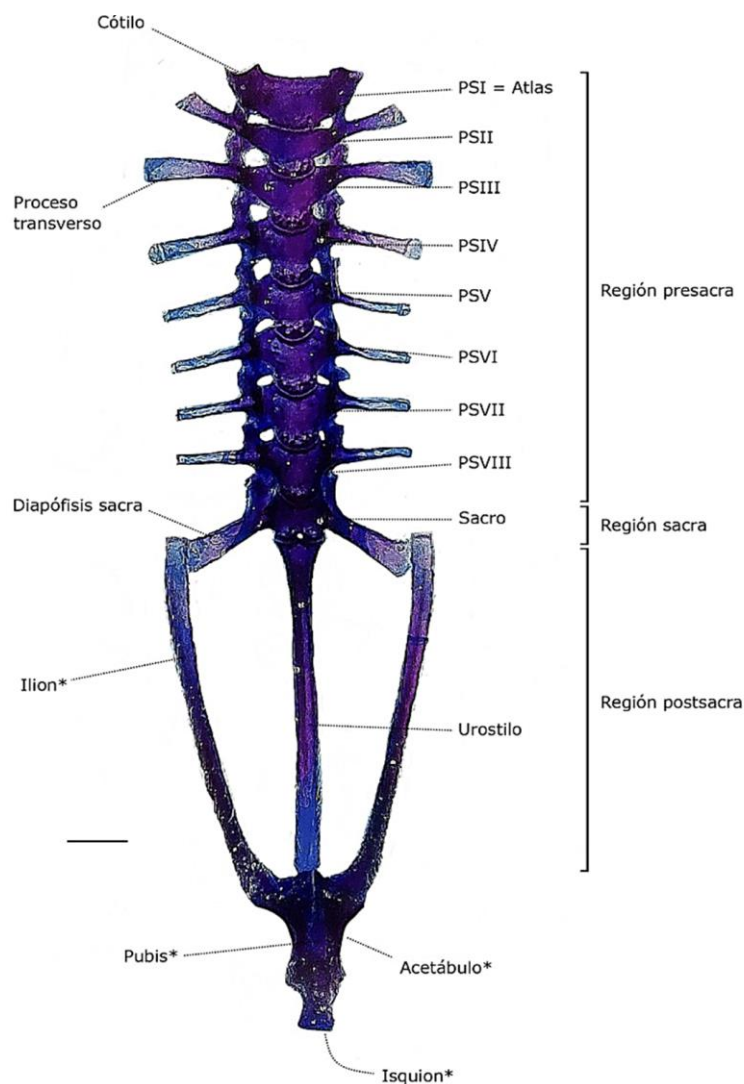


Fig. 9. Esqueleto axial y cintura pélvica en vista ventral. Especimen PCR08. Los elementos de la cintura pélvica se encuentran indicados con un asterisco (*). PS = presacra. La escala corresponde a 1 mm.

Cintura pectoral

La cintura pectoral está compuesta por una serie de elementos osificados y cartilagineos que exhiben diferente grado de mineralización (Figura 10). Los elementos osificados de la cintura pectoral son la escápula, el coracoides, la clavícula y el cleitro. El procoracoides, epicoracoides, mesosternón, episternón, omosternón y xifisternón (que en conjunto conforman el eje esternal) y la supraescápula son cartilagineos o presentan diferente grado de mineralización. Omosternón y xifisternón se perdieron en varios especímenes durante el proceso de disección y diafanización. A futuro se recomienda tener especial cuidado a la hora de extraer la musculatura y las vísceras pre-diafanización, para evitar extraer accidentalmente parte del esternón.

La cintura pectoral es de tipo arcífera. Los epicoracoides presentan el margen medial curvado y se encuentran superpuestos entre sí. Cada procoracoides se continúa con el epicoracoides medialmente y se vuelve más angosto lateralmente, bordeando el margen posterior de la clavícula. La fenestra pectoral está formada por el procoracoides anteriormente, el epicoracoides medialmente y el coracoides posteriormente. Las clavículas son delgadas, ligeramente curvadas y presentan el margen anterior cóncavo. Se encuentran separadas entre sí medialmente por el procoracoides y el epicoracoides. El extremo medial de cada clavícula es aguzado. El extremo lateral se encuentra expandido y articula con el proceso acromial (= *pars acromialis*) de la escápula. Los coracoides son más anchos que las clavículas y presentan los extremos glenoideo (lateral) y esternal (medial) dilatados, con el extremo glenoideo alcanzando un tamaño mayor. El margen anterior de los coracoides es cóncavo mientras que el margen posterior es recto.

Las escápulas son más largas y más anchas que los coracoides. Los márgenes anterior y posterior son ligeramente cóncavos. El extremo medial de la escápula se encuentra ensanchado, es bicapitado y forma parte del margen de la fosa glenoidea. La porción anteromedial del extremo medial de la escápula constituye la *pars acromialis* que articula con la clavícula, y la porción posteromedial constituye la *pars glenoidalis*, que articula con el coracoides. El extremo lateral de la escápula también se encuentra ensanchado y que articula con la supraescápula. La fosa glenoidea es más ancha que larga, con forma de gota. Se encuentra bordeada por la escápula y el coracoides.

El cleitro y la supraescápula conforman la región distal de la cintura pectoral (localizándose en la región dorsolateral de los hombros). El cleitro es delgado, se encuentra bien osificado y ocupa el margen anterior de la supraescápula. El margen anterior del cleitro es ligeramente cóncavo. La supraescápula es aplanada y se encuentra expandida distalmente, con el extremo distal alcanzando casi el doble de ancho que el extremo proximal. Cada supraescápula cuenta con dos ramas mineralizadas, una rama amplia en la región anterior y una rama posterior de menor tamaño. La parte cartilaginosa de la supraescápula puede presentar diferente grado de mineralización dependiendo del espécimen.

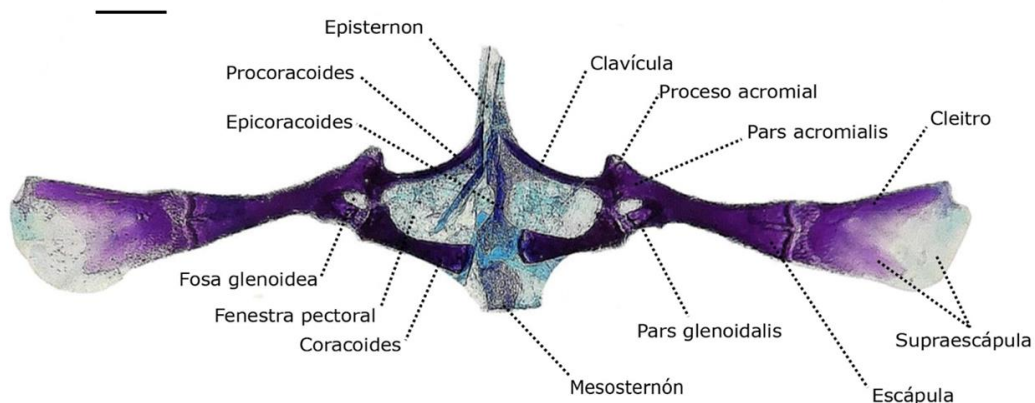


Fig. 10. Cintura escapular en vista dorsal. Especimen PRR02. La escala corresponde a 1 mm.

Miembro anterior y mano

La mano (autopodio) cuenta con cinco elementos carpales osificados (ulnar, radial, elemento Y, carpal distal 2 y carpal distal 3-4-5), cuatro metacarpales con sus correspondientes falanges (del dedo II al V) y los elementos del prepollex (Figura 11A). El tamaño relativo de los elementos carpales suele ser: carpal 3-4-5 > ulnar > radial > elemento Y > carpal 2. El carpal 3-4-5 está articulado con el resto de elementos carpales. El ulnar es ligeramente más largo que el radial y distalmente articula con el carpal 3-4-5. El radial articula distalmente con parte del carpal 3-4-5 y con el elemento Y. El prepollex está compuesto por dos elementos, el elemento proximal es corto, casi esférico y se encuentra completamente calcificado; el elemento distal es elongado, de forma más triangular, con la región proximal mineralizada y la región más distal a veces cartilaginosa. Los metacarpales son largos y presentan los extremos expandidos. La fórmula falangeal es: 2-2-3-3, y el tamaño relativo de los dedos suele ser IV>V>III>II. Las falanges distales son en forma de T o Y. El extremo proximal de las falanges distales se encuentra expandido en dirección ventral.

El radio y la ulna están completamente fusionados medialmente formando una única estructura denominada radioulna (Figura 11B) que en el extremo distal presenta una ranura (*sulcus intermedius*) desde la epífisis distal hasta la longitud media de la diáfisis. La ulna es más larga que el radio pero sus diáfisis son casi iguales en diámetro. El olecranon (la epífisis proximal de la ulna) y el capitulum (la epífisis proximal del radio) forman una superficie cóncava que articula con la *eminencia capitata* del húmero. El cóndilo radial (epífisis distal del radio) es levemente más grande y con mayor superficie articular que el cóndilo ulnar (epífisis distal de la ulna). La radioulna articula con los elementos carpales de la mano.

El húmero es el hueso más largo del miembro anterior, seguido de la radioulna (Figura 11B). El húmero se extiende desde la cintura escapular hasta el codo, es elongado y completamente osificado. La diáfisis del húmero es levemente curvada y proximalmente porta una cresta ventral (*crista ventralis*) bien desarrollada. La epífisis glenoidea (*caput humeri*) es redondeada y se encuentra unida a la *crista ventralis*. La epífisis distal (*eminentia capitata*) es visible como una estructura redondeada, convexa, localizada entre los epicóndilos radial y ulnar.

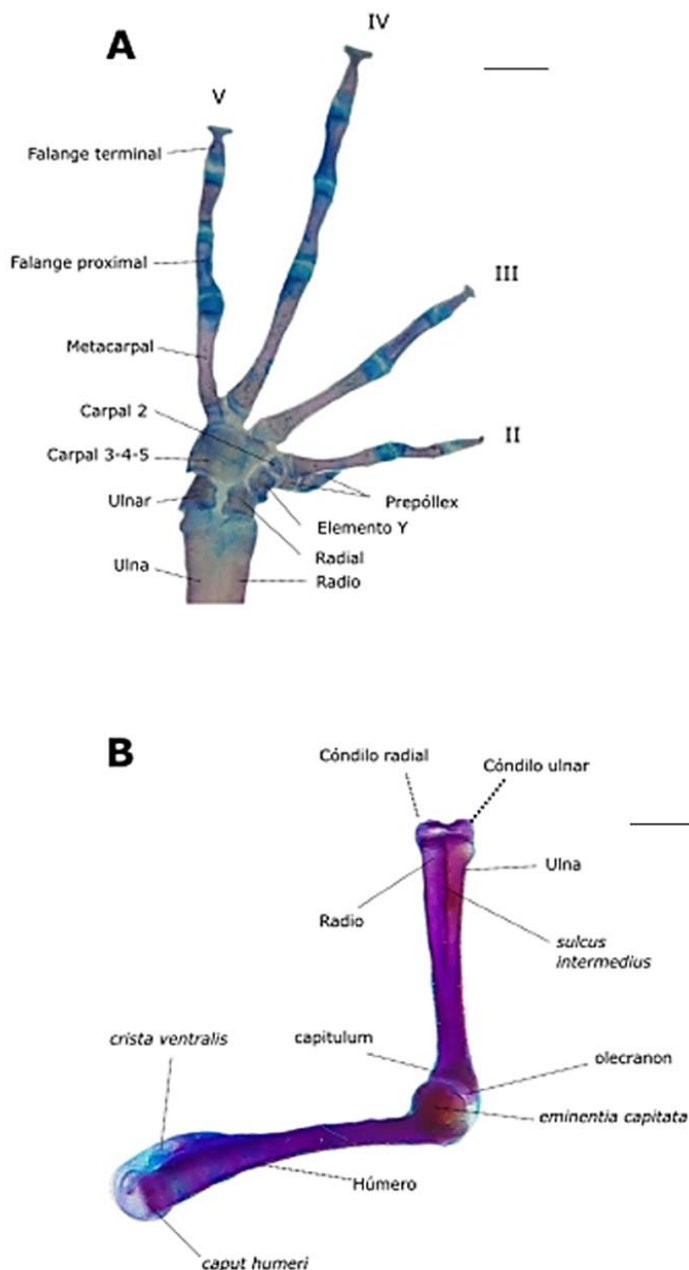


Fig. 11. Miembro anterior en vista dorsal. (A) Mano en vista dorsal, (B) Radioulna y húmero en vista dorsal. Especimen PCR01. La escala corresponde a 1 mm.

Miembro posterior y pie

El pie (autopodio) cuenta con cinco elementos tarsales (tibial, fibular, y los elementos distales elemento Y, tarsal distal 1 y tarsal distal 2-3), cinco elementos metatarsales con sus correspondientes falanges (del dedo I al V) y los elementos del prehallux (Figuras 12A,B). El tibial y el fibular se encuentran ampliamente separados en su región media y fusionados en sus epífisis proximales y distales. El fibular es más largo y ancho que el tibial, ninguno de los dos elementos presenta crestas, pero la epífisis proximal sobresale con forma sinuosa y articula con la tibiofibula. El tamaño relativo de los elementos tarsales distales suele ser: tarsal distal 2-3 > elemento Y > tarsal distal 1. Los metatarsales V y IV articulan con la epífisis distal del fibular. El tarsal distal 2-3 es alargado transversalmente y articula con los metatarsales II y III. El tarsal distal 1 es de menor tamaño que el tarsal distal 2-3, presenta forma redondeada y articula con los metatarsales I y II. El tarsal distal 1 se dispone distal respecto al elemento Y. El prehallux está compuesto por dos elementos, el elemento proximal se encuentra completamente calcificado y el elemento distal es cartilaginoso o parcialmente mineralizado. La fórmula falangeal es 2-2-3-4-3, y el tamaño relativo de los dígitos suele ser: IV>V>III>II>I. Las falanges terminales presentan forma de T y presentan el extremo proximal expandido en dirección ventral.

La tibia y la fíbula son huesos largos que se encuentran fusionados medialmente conformando la tibiofíbula (Figura 12C). Un *sulcus intermedius* marca la unión medial de ambos huesos, y no se denotan crestas en vista dorsal ni en vista ventral. La tibiofíbula es de igual longitud que el fémur. La epífisis distal de la fíbula es más ancha que la de la tibia.

El fémur es un hueso largo y levemente sigmoide (Figura 12C). La epífisis proximal del fémur o *caput femoralis* es redondeada, se encuentra completamente osificada y encaja en el acetábulo de la cintura pélvica. La epífisis distal es bicondilar, se encuentra completamente osificada y es de mayor tamaño que el *caput femoralis* y articula con la epífisis proximal de la tibiofibula. El fémur presenta una cresta femoral leve en el extremo proximal.

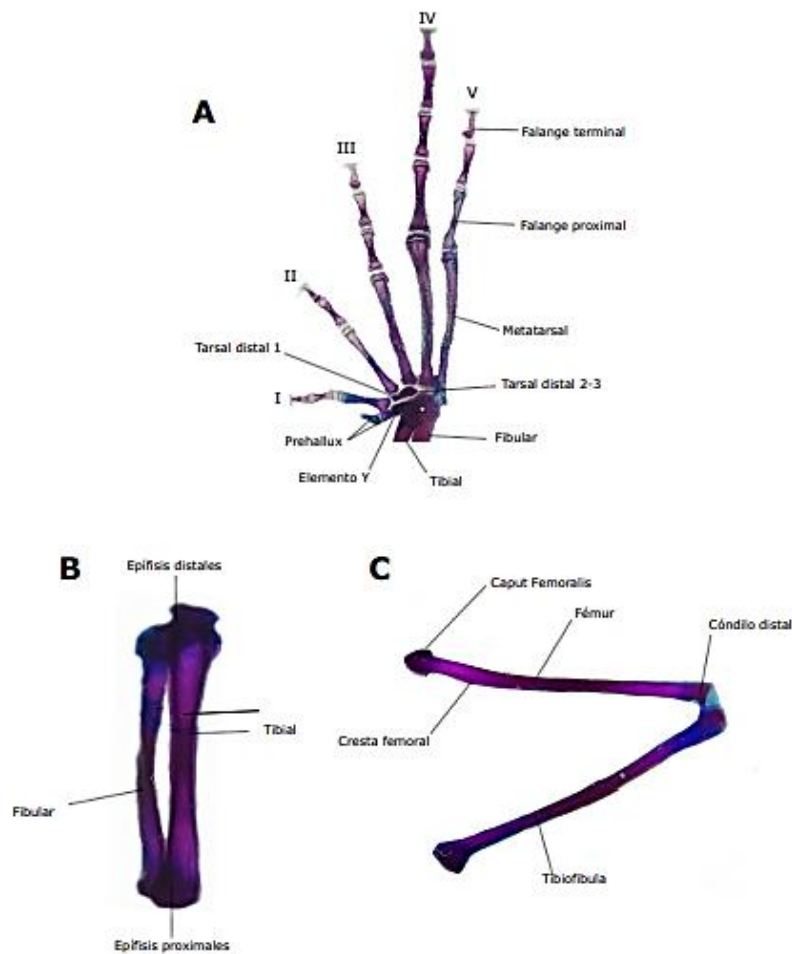


Fig. 12. Miembro posterior. (A) Pie derecho en vista ventral, (B) Tibial y fibular en vista ventral, (C) tibiofibula y fémur en vista Dorsal. Espécimen PCR09 . La escala corresponde a 1 mm.

OBJETIVO 2 - ESTUDIO DE LA FORMA Y FORMA-TAMAÑO DEL CRÁNEO EN ESPECIES DE RANAS DE LLUVIA DE CHINÁCOTA (NORTE DE SANTANDER, COLOMBIA)

a) Cálculo del error

Los ANOVA de Procrustes de la forma craneal arrojaron efectos significativos para todas las fuentes de variación morfológica analizadas (Tabla 2). La magnitud relativa de los cuadrados medios muestra que, tanto para la vista dorsal como para la vista ventral, la variación entre especímenes enmascara o supera al error de foto.

Tabla 2. ANOVA de Procrustes de la forma craneal. Las sumas de cuadrados (SC) y los cuadrados medios (CM) están en unidades de distancias de Procrustes cuadradas. SC = suma de cuadrados; CM = cuadrados medios; gl = grados de libertad; *F* = valores de *F*; *p* = probabilidad. Los valores significativos se encuentran resaltados en rojo.

Efecto	SC	CM	gl	<i>F</i>	<i>p</i>
Cráneo dorsal					
Individuo	0,43466356	0,0004236 487	1026	9,66	<.0001
Foto	0,07666933	0,0000438 612	1748		
Cráneo ventral					
Individuo	0,18441174	0,0001670 396	1104	5,18	<.0001
Foto	0,06078386	0,0000322 290	1886		

b) Variación de forma

En el análisis de componentes principales del cráneo en vista dorsal (N = 74), los dos primeros componentes principales explican el 59,52% de la variación total de la muestra (PC1 = 32,66 y PC2 = 26,86; los valores de los subsiguientes componentes se muestran en la Tabla S4). En el PC1 se observa una clara segregación de los morfotipos (raya y común); en el PC2 la diferenciación entre grupos no es tan clara pero se observan diferencias en forma entre los especímenes de los diferentes sitios (A y B). El PC1 recupera variaciones de forma que implican principalmente un cambio en el grado de desarrollo de los frontoparietales y en la disposición del escamosal y el cuadradojugal, además de un cambio en el ancho del cráneo. Los especímenes del morfotipo común (PCR y PCT), se disponen hacia el extremo positivo del PC1, presentan nasales más grandes y alargados, un cráneo más angosto, frontoparietales con un mayor grado de desarrollo en sentido anterior (llegando incluso a la altura de los nasales) y lateral (el ancho máximo se observa a la altura media de las órbitas), la cápsula ótica presenta una forma más rectangular, el maxilar cuenta con un mayor grado de desarrollo en sentido posterior y el punto de articulación mandibular se encuentra levemente desplazado en sentido posterior. Por el contrario los especímenes del morfotipo de la raya (PRR Y PRT) que se disponen hacia el extremo opuesto de PC1, presentan cráneos ensanchados posterolateralmente, frontoparietales cortos, la rama ótica del escamosal alargada hacia la línea media del cráneo, un menor grado de desarrollo del maxilar y un punto de articulación mandibular mucho más anterior. Los cóndilos occipitales se encuentran más separados entre sí. El PC2 recupera variaciones de forma que implican principalmente un cambio en el grado de

desarrollo del frontoparietal y en el desarrollo y disposición y orientación del escamosal y el cuadradojugal. Los morfotipos y los sitios no se diferencian claramente entre sí. Hacia el extremo positivo del PC2 se agrupan especímenes que presentan un cráneo más triangular (más ancho que largo), con frontoparietales ensanchados posteriormente, el escamosal parece estar más horizontalizado, el cuadradojugal se dispone paralelo a la línea media del cráneo y el maxilar se encuentra más desarrollado en sentido posterior casi alcanzando el nivel medio de la cápsula ótica y el cuadradojugal. Hacia el extremo negativo del PC2 se agrupan especímenes que presentan un cráneo más angosto y aguzado, con frontoparietales menos desarrollados ensanchados a nivel medio de la órbita, un escamosal aparentemente más verticalizado o con menor grado de desarrollo, un cuadradojugal proyectado lateralmente en sentido anterior y un maxilar con menor grado de desarrollo que no alcanza el nivel del cuadradojugal.

En el análisis de componentes principales del cráneo en vista ventral (N = 66), los dos primeros componentes principales explican el 41,38% de la variación total de la muestra (PC1 = 23,28 y PC2 = 18,10; los valores de los subsiguientes componentes se muestran en la Tabla S4). Los especímenes de los diferentes morfotipos y sitios se distribuyen aleatoriamente en el morfoespacio. El PC1 recupera principalmente cambios en el largo relativo del cráneo, en el grado de desarrollo del esfenetmoides y en la disposición de los cóndilos occipitales. Hacia el extremo positivo del PC1 se disponen especímenes que tienden a presentar cráneos alargados y aguzados, con premaxilares rectangulares en vista ventral, esfenetmoides con un menor grado de desarrollo que se disponen más anteriormente en el cráneo, cóndilos occipitales bastante separados entre sí y un maxilar con mayor grado de desarrollo que alcanza el nivel de la rama media del pterigoides. Hacia el extremo negativo del PC1 se disponen especímenes que tienden a presentar cráneos ensanchados posterolateralmente, con premaxilares ensanchados posteriormente (con el proceso posteromedial de la pars palatina extendido hacia la línea media del cráneo), esfenetmoides con un gran grado de desarrollo, ensanchados anterolateralmente, cóndilos occipitales más próximos entre sí y un maxilar poco desarrollado cercano al margen medial del paraesfenoides. El PC2 recupera principalmente cambios en la forma y grado de desarrollo del paraesfenoides y el maxilar. Hacia el extremo positivo del PC1 se disponen especímenes que tienden a tener un cráneo levemente más largos, con premaxilares más cuadrangulares en vista ventral, esfenetmoides con menor grado de desarrollo, y paraesfenoides con alas muy cortas y con proceso posterior próximo al extremo caudal del cráneo. Hacia el extremo negativo del PC2 se observa una tendencia a presentar cráneos levemente más anchos, con premaxilares ensanchados en la región anterior (pars dentalis), esfenetmoides con un mayor grado de desarrollo en sentido anterolateral, alas del paraesfenoides bien largas, que alcanzan el nivel de la rama medial del pterigoides en sentido lateral y maxilares más largos.

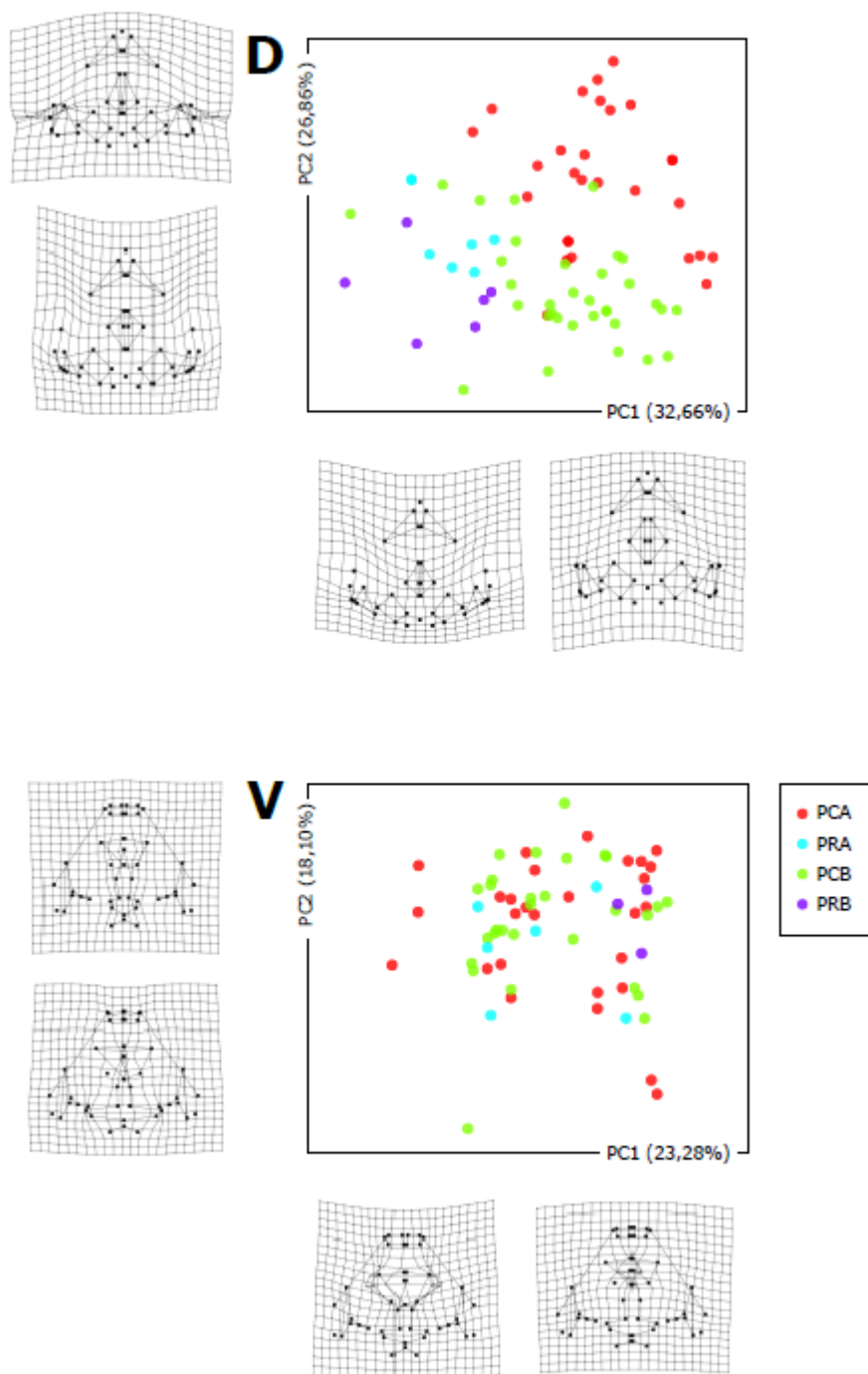


Fig. 13. Variación de forma en cráneos de machos adultos de anuros strabomántidos en vistas dorsal (D) y ventral (V). Se muestra el ordenamiento de los especímenes en los dos primeros ejes de variación de forma de un análisis de componentes principales de las coordenadas de Procrustes de un dataset que incluye a todos los especímenes colectados en los Sitios A y B (Chinácota, Norte de Santander, Colombia). Las grillas de deformación representan los cambios de forma de las configuraciones con valores mínimos (a la izquierda) y máximos (a la derecha) respecto de una configuración consenso (i.e., una grilla cuadrada sin deformar). Los sitios y morfotipos se encuentran diferenciados por colores: PCA = Morfotipo común, Sitio A; PCB = Morfotipo común, Sitio B; PRA = Morfotipo raya, Sitio A; PRB = Morfotipo raya, Sitio B.

c) Disparidad morfológica

La disparidad morfológica fue significativamente similar entre los sitios de muestreo en el cráneo en vista dorsal ($p > 0,20$; varianza de Procrustes en el Sitio A / B = 0,005498830 / 0,004713906). Por el contrario, la disparidad morfológica del cráneo en vista ventral fue menor en el Sitio B en comparación con el Sitio A ($p < 0,05$; varianza de Procrustes en el Sitio A / B = 0.003834917 / 0.002553252).

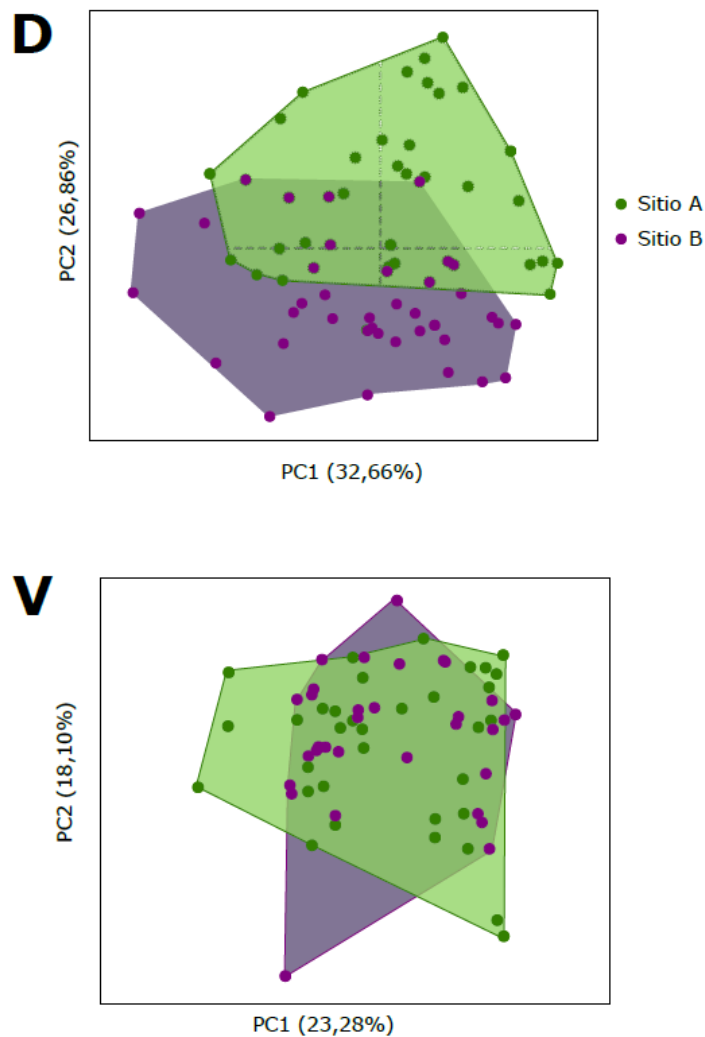


Fig. 14. Disparidad morfológica: variación de forma craneal de machos adultos de anuros strabomántidos en vistas dorsal (D) y ventral (V). Se muestra el ordenamiento de los especímenes en los dos primeros ejes de variación de forma de un análisis de componentes principales de las coordenadas de Procrustes de un dataset que incluye a todos los especímenes de colectados en los sitios A (en color verde) y B (en color morado) (Chinácota, Norte de Santander, Colombia). Los polígonos definen la dispersión de los especímenes de cada sitio en el morfoespacio.

d) Tamaño y modelo alométrico

Las regresiones de forma/tamaño resultaron significativas tanto para el cráneo dorsal como para el cráneo ventral ($p < 0,005$), con un porcentaje de variación de forma explicado por el tamaño relativamente bajo (dorsal/ventral: 4,03/4,69%). Los especímenes de mayor tamaño tienden a presentar nasales más anchos en la región medial, frontoparietales más ensanchados que contactan más entre sí en la línea media, cresta parótica más expandida lateralmente y escamosal de mayor tamaño, alas del paraesfenoides más gráciles pero más expandidas en sentido lateral, disponiéndose más próximas al pterigoides y esfenetmoides mucho más desarrollado.

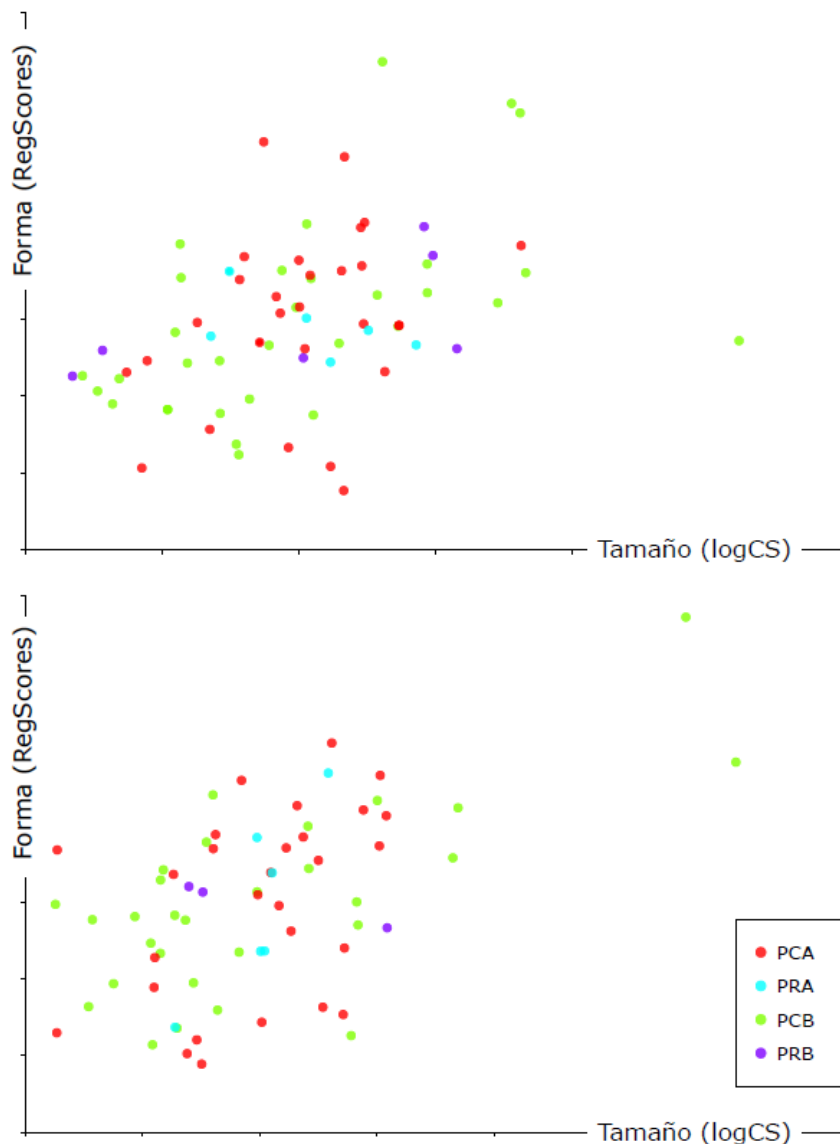


Fig. 15. Alometría del cráneo en vista dorsal (D) y ventral (V) en machos adultos de anuros strabomántidos de los Sitios A y B (Chinácota, Norte de Santander, Colombia). Los sitios y morfotipos se encuentran diferenciados por colores: PCA = Morfotipo común, Sitio A; PCB = Morfotipo común, Sitio B; PRA = Morfotipo raya, Sitio A; PRB = Morfotipo raya, Sitio B.

DISCUSIÓN

En este trabajo se analizó y se describió la osteología y la variación morfológica del cráneo en machos adultos de anuros strabomantidos del Municipio de Chinácota, del departamento colombiano de Norte de Santander.

De acuerdo al patrón de coloración, a la distribución altitudinal (de 1180 a 1487 msnm) y a ciertos caracteres osteológicos observados en los individuos estudiados, junto con el alto grado de endemismo que caracteriza al clado (e.g., Acosta-Galvis et al. 2020) y la escasez de estudios previos en la región, los especímenes estudiados en esta tesis no parecen corresponderse con ninguna de las especies de anuros strabomántidos descritas para la región. Hasta el momento, para Norte de Santander se reportaron 11 especies de *Pristimantis* y tres especies de *Tachiramantis*, las cuales se encuentran listadas en la Tabla 3, con su respectivo tamaño, distribución altitudinal y referencias bibliográficas. A futuro se pretende realizar un análisis genético para ayudar a determinar si realmente se trata o no de una o dos especies no descritas hasta el momento.

Tabla 3. Especies de anuros de Norte de Santander pertenecientes a los géneros *Pristimantis* y *Tachiramantis*.

Espece	SVL macho (mm)	Altitud (msnm)	Referencia
Este trabajo	20.0–25.0	1180-1487	Este trabajo
<i>P. anolirex</i>	24.0–31.8	1800-3350	Lynch 1983, Ruiz <i>et al.</i> 1996, Ardila & Acosta 2000, Acosta 2000, Suárez & Ramírez 2004, Bernal & Lynch 2008
<i>P. ardilae</i>	25.1–29.1	400-700	Acevedo <i>et al.</i> 2020
<i>P. batrachites</i>	14.0–17.0	2180-2250	Lynch 2003, Bernal & Lynch 2008
<i>P. bowara</i>	28.4–25.5	400-700	Acevedo <i>et al.</i> 2020
<i>P. frater</i>	hasta 18.8	877-3000	Acevedo <i>et al.</i> 2014
<i>P. gryllus</i>	hasta 21.3	2100-2700	Acevedo <i>et al.</i> 2014
<i>P. melanoproctus</i>	12.0–14.3	2100-2700	Acevedo <i>et al.</i> 2014
<i>P. mondolfii</i>	24.5–37.2	2100-2700	Acevedo <i>et al.</i> 2014
<i>P. nicefori</i>	22.5–26.5	2770-4170	Lynch 1994, Ruiz <i>et al.</i> 1996, Acosta 2000, Ardila & Acosta 2000, Bernal & Lynch 2008

<i>P. tubernasus</i>	26.0	sobre 3200	Barrio-Amorós & Chacón-Ortiz 2004, Bernal & Lynch 2008, Lynch 2003, Ruiz-Carranza <i>et al.</i> 1996
<i>P. yukpa</i>	20.3–27.0	500-1600	Meza-Joya <i>et al.</i> 2019
<i>T. douglasi</i>	20.0–30.0	1630-3112	Lynch 1996, Ruiz <i>et al.</i> 1996, Acosta 2000, Stuart <i>et al.</i> 2008, Bernal & Lynch 2008, Acevedo <i>et al.</i> 2016, Meza-Joya <i>et al.</i> 2019, Mendoza-Roldán <i>et al.</i> 2019
<i>T. lentiginosus</i>	20.0–30.0	1390-2300	Ruiz <i>et al.</i> 1996, Acosta 2000, Bernal & Lynch 2008
<i>T. prolixodiscus</i>	20.0–30.0	1810-2550	Ruiz <i>et al.</i> 1996, Acosta 2000, Lynch 2003, Bernal & Lynch 2008

OBJETIVO 1 - DESCRIPCIÓN DE LA OSTEOLOGÍA DE ESPECIES DE RANAS DE LLUVIA (ANURA: STRABOMANTIDAE) EN UN PAISAJE MODIFICADO DEL MUNICIPIO DE CHINÁCOTA

Al revisar en detalle el esqueleto de los individuos colectados no se observaron diferencias marcadas que permitan distinguir a los individuos de diferente morfotipo ni de diferente sitio de muestreo. Los especímenes estudiados presentaron un esqueleto bastante conservado en cuanto al número, grado de desarrollo y conformación de elementos craneales, poscraneales y apendiculares. A pesar de ello, algunas estructuras presentaron cierto grado de polimorfismo. A continuación se mencionan algunas de ellas.

El proceso precoanal del vómer presenta diferente grado de desarrollo dependiendo del individuo, y mientras en algunos especímenes se expande lateralmente, en otros termina en forma aguzada. Las coanas pueden encontrarse rodeadas por los procesos pre y postcoanal del vómer casi completamente o en menor medida. El paraesfenoides es levemente más largo que ancho en algunos individuos, llegando a ser casi 0,5 veces más largo que ancho en los ejemplares de morfotipo común de la zona urbana. El proceso cultriforme del paraesfenoides puede encontrarse bien desarrollado en sentido anterior, alcanzando el nivel de los neopalatinos o presentando un grado de desarrollo mucho menor (i.e., alcanzando el punto medial del esfenetmoides). El extremo lateral de las alas del paraesfenoides puede ser truncado o aguzado. Los frontoparietales se disponen próximos entre sí a lo largo de la toda la línea media o divergiendo entre sí antero y posteromedialmente. La forma y el grado de mineralización del plato hioideo varían, pudiendo ser completamente cartilaginoso o presentando diferente grado de mineralización en la región posteromedial. Las vértebras Presacras I (atlas) y II pueden encontrarse completamente fusionadas o -lo que es más común- separadas y articuladas entre sí. La unión entre el sacro y el urostilo puede ser a través de dos cóndilos bien diferenciados o dos cóndilos dispuestos muy cercanos entre sí, prácticamente fusionados. El grado de fusión entre los exoccipitales varía, mientras que en algunos especímenes los

exoccipitales se encuentran fusionados (observándose sólo una fisura entre ellos), en otros se encuentran separados entre sí por una región cartilaginosa que varía en tamaño. La orientación y el tamaño relativo de los procesos transversos de las vértebras presacras varía. Adicionalmente, la forma de ciertos elementos craneales presenta una gran variación entre especímenes, por ejemplo: los frontoparietales presentan el margen lateral convexo, ensanchado en la región media, en la mitad anterior o en la mitad posterior; la cápsula ótica presenta forma rectangular, romboidal o cuadrangular; el esfenoetmoides presenta el borde posterior sinuoso; el escamosal y el pterigoides varían de forma debido a la variación en el tamaño relativo entre sus ramas y en el grado de horizontalización de las mismas.

Los caracteres osteológicos cumplen un papel importante en la diferenciación y distinción de los taxones de anuros reconocidos actualmente (Trueb 1973). En particular, la variación osteológica intraespecífica constituye un aspecto muy importante en la sistemática y taxonomía de anuros, y a la vez uno de los menos analizados (e.g., Madej 1965, Sanchiz 1984, Trueb 1977, Guayasamin 2004, Pérez Ben et al. 2014, Fratani et al. 2017, Deforel et al. 2021). Los principales estudios de variación osteológica intraespecífica realizados hasta el momento se centraron en el análisis de cambios en la forma, tamaño y grado de osificación de los elementos esqueléticos a lo largo de la ontogenia (e.g., Vera et al. 2014, Duport-Bru et al. 2019), entre sexos (e.g., Vukov et al. 2014) o entre individuos de diferentes poblaciones (e.g., Ponssa et al. 2011).

Los anuros presentan crecimiento indeterminado (Means & Ritcher 2007) y diversos estudios demostraron que continúan experimentando cambios en su esqueleto a lo largo de toda su vida postmetamórfica (Duport-Bru 2020). El cráneo es considerado una estructura muy conservada en los anuros, sin embargo variaciones intraespecíficas en el grado de desarrollo de huesos dérmicos (e.g., el tamaño de los nasales, esfenoetmoides y frontoparietales) fueron reportadas para diferentes clados (e.g., Trueb 1977, Targino Rocha 2016, Fratani et al. 2017), y dependen del tamaño, sexo o edad de los especímenes (Trueb 1977, Ponssa et al. 2011), así como también de la actividad hormonal en etapas tempranas del desarrollo postmetamórfico (Hanken & Hall 1988, Hanken & Summers 1988). En este trabajo únicamente se estudió el esqueleto de machos adultos, analizando la forma general del esqueleto y reportando la variación intraespecífica observada en la muestra. No se analizó dimorfismo sexual ni cambios osteológicos a lo largo de la ontogenia, pero los organismos muestreados variaron en tamaño corporal. Por este motivo, se podría pensar que parte de la variación encontrada está asociada a una variación en la edad de los individuos estudiados, con los especímenes más viejos probablemente presentando cartílagos más mineralizados y huesos dérmicos de mayor tamaño.

Por su parte, diversos estudios demostraron que el esqueleto axial de los anuros es mucho más variable que otras regiones del esqueleto y que anomalías vertebrales tales como fusiones y cambios en el número de elementos de la columna o cambios en el tamaño y posición de los procesos transversos de las vértebras son comunes en anuros (e.g., Trueb 1977, Púgener & Maglia 2009, Deforel et al. 2021). En la muestra analizada, sólo un porcentaje bajo de especímenes presentó fusiones entre vértebras, pero no se observó una reducción ni incremento de elementos en la columna.

OBJETIVO 3 - CARACTERES OSTEOLÓGICOS QUE PERMITEN DIFERENCIAR ESPECIES DE RANAS DE LLUVIA DE NORTE DE SANTANDER

Los elementos esqueléticos de los anuros strabomántidos estudiados en este trabajo presentaron similitudes y diferencias respecto a especies de *Pristimantis* y *Tachiramantis* reportadas para la región, algunas de las cuales se detallan a continuación.

Como se mencionó anteriormente, para Norte de Santander se citó la presencia de tres especies de *Tachiramantis* (Tabla 3). El género *Tachiramantis* (Heinicke et al. 2015) incluye a especies anteriormente incluidas en el género *Pristimantis*, que presentan una serie de sinapomorfías osteológicas: proóticos fusionados con los frontoparietales, vómeres que rodean las coanas casi por completo y falanges terminales (= distales) cónicas, que se estrechan mucho antes de expandirse en la punta, con la expansión terminal de cada falange de menor ancho que la base de la falange. En semejanza con las especies de *Tachiramantis*, los individuos analizados en este trabajo presentaron fusión o una separación poco discernible entre el margen posterior de los frontoparietales y los proóticos (Figura 16). Con respecto a la sinapomorfía del vómer, no se encontró un patrón muy claro: en la mayoría de los individuos analizados los vómeres presentaron procesos pre y postcoanal desarrollados, que rodeaban en gran medida a las coanas dejando únicamente el margen lateral de la coana libre, de manera similar a lo reportado para *Tachiramantis* (Figura 17); sin embargo, en algunos especímenes (incluso correspondientes al mismo morfotipo y al mismo sitio que los recién mencionados) se observó una disposición del vómer más similar a la presente en especies de *Pristimantis*, con coanas mucho más abiertas y procesos pre y postcoanal del vómer más separados entre sí (Figura 17). Por su parte, las falanges terminales de los dígitos de los especímenes analizados en este trabajo presentan un aguzamiento gradual antes de ensancharse nuevamente para adquirir una forma de T o Y en su región distal, siendo la porción distal de la falange distal más ancha que la porción proximal. Esta morfología se asemeja a lo reportado para la mayoría de las especies de *Pristimantis* (Figura 18).

Con respecto a la fontanela frontoparietal, se observó una gran variabilidad en el grado de exposición de la fontanela en la muestra analizada. Mientras que en algunos especímenes los frontoparietales contactan a lo largo de toda la línea media y la fontanela se encuentra completamente cubierta, en otros se encuentra expuesta anterior y posteriormente. La exposición dorsal de la fontanela bajo los frontoparietales fue utilizado como un carácter taxonómico por diferentes autores para *Pristimantis* (e.g., Lynch 1971, Targino Rocha 2016). Una fontanela frontoparietal expuesta anteriormente fue establecida como carácter diagnóstico del grupo de especies de *P. orcesi* por Lynch et al. (1996). Por su parte, Heinicke et al. (2015) reportaron a la fontanela frontoparietal expuesta posteriormente como un posible carácter diagnóstico de *Tachiramantis*, lo cual luego fue refutado.

Los especímenes estudiados en este trabajo cuentan con un proceso dentígero del vómer pequeño, que se dispone levemente oblicuo o casi perpendicular al eje longitudinal del cráneo, con cuatro dientes. Para otras especies de *Pristimantis* de la región se reportó una ausencia de proceso dentígero del vómer (e.g., *P. gryllus*; Barrio-Amorós et al. 2012) o un proceso dentígero del vómer con diferente número de dientes al encontrado en la muestra analizada en este trabajo (e.g., *P. ardilae*: 6 dientes, *P. bowara*: 7-8 dientes, *P.*

yukpa: 3 dientes; Barrio-Amorós et al. 2007, Targino Rocha 2016, Acevedo et al. 2020). Por otro lado, los especímenes estudiados presentan premaxilares con 7-8 dientes cada uno, un número similar al reportado para las especies de *Tachiramantis* (Heinicke et al. 2016) y superior al observado en ciertas especies de *Pristimantis* de Norte de Santander, como por ejemplo *P. ardilae* (con 16 dientes) y *P. bowara* (con 14-18 dientes) (Acevedo et al. 2020, Targino Rocha 2016).

En comparación con las especies de *Pristimantis* reportadas para el noreste de Colombia, los especímenes estudiados en este trabajo se asemejan a *P. anolirex*, *P. batrachites*, *P. melanoproctus*, *P. mondolfii*, *P. nicefori*, *P. tubernasus* y *P. bowara* en que el dedo III de la mano (descrito como dedo II en el trabajo de Acevedo et al. 2020) es mayor que el dedo II (descrito como dedo III en el trabajo de Acevedo et al. 2020) (Acevedo et al. 2020). Adicionalmente, los especímenes estudiados presentaron un tamaño corporal que concuerda parcialmente con el rango de tamaño corporal reportado para *P. anolirex*, *P. gryllus*, *P. mondolfii*, *P. nicefori*, *P. yukpa* y las especies del género *Tachiramantis*, mayor que el reportado para *P. batrachites*, *P. frater*, *P. melanoproctus*, y menor que el de *P. ardilae*, *P. bowara*, *P. tubernasus* (ver Heinicke et al. 2015, Acevedo et al. 2020).

En la muestra analizada se observó una gran variación en el grado de mineralización del esternón. Esto es curioso, ya que no fue reportado previamente en descripciones osteológicas de los géneros *Pristimantis* ni *Tachiramantis* (i.e., en todos los trabajos revisados se menciona la presencia de un esternón cartilaginoso) (e.g., Guayasamin 2004, Avilán & Hoyos, 2016, Heinicke 2015, Arenas Rodriguez 2020).

Pese a que aún no se sabe a qué género pertenecen los individuos analizados en este trabajo, la variabilidad encontrada en la muestra sugiere que los especímenes del departamento de Chinácota analizados comparten caracteres osteológicos tanto con el género *Pristimantis* como con el género *Tachiramantis*, y los caracteres propuestos por Heinicke et al. (2015) como caracteres diagnósticos inequívocos del género *Tachiramantis* parecieran ser bastante polimórficos.

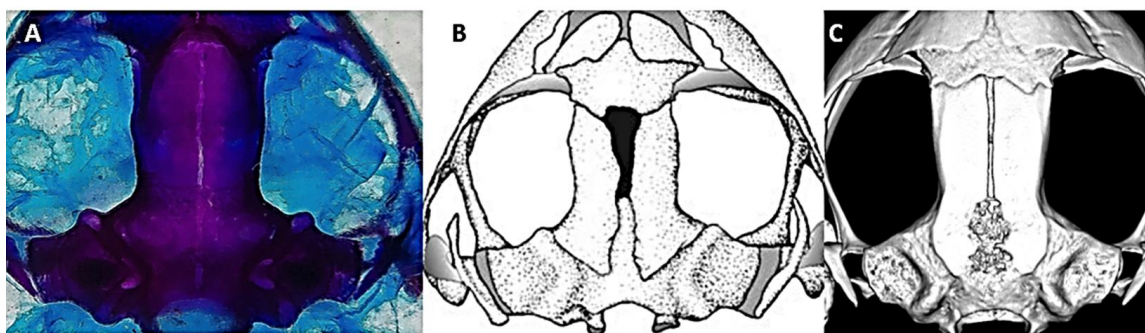


Fig. 16. Fusión frontoparietal-prooítico. (A) Neurocráneo de uno de los especímenes analizados en este trabajo (PCT09); (B) Neurocráneo de *Pristimantis thymelensis* (imagen extraída de Guayasamin 2004); (C) Neurocráneo de *Tachiramantis prolixodiscus* (imagen extraída de Heinicke et al. 2015).

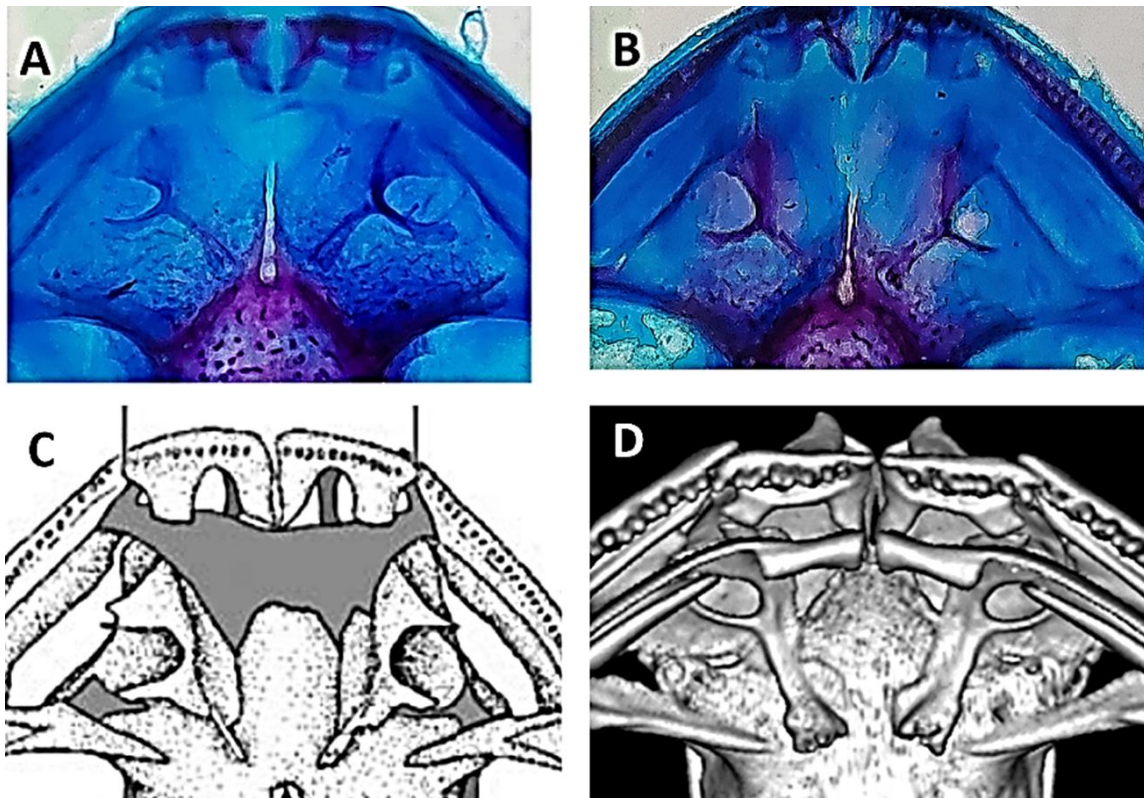


Fig. 17. Grado de desarrollo del vómer. (A) Vómer de uno de los especímenes analizados en este trabajo (PCR03); (B) Vómer de uno de los especímenes analizados en este trabajo (PCR08); (C) Vómer de *Pristimantis huicundo* (imagen extraída de Guayasamin 2004); (D) Vómer de *Tachiramantis prolixodiscus* (imagen extraída de Heinicke et al. 2015). Nótese la similitud en la disposición de los procesos pre y postcoanal del vómer entre las figuras A y D, y entre las figuras B y C.

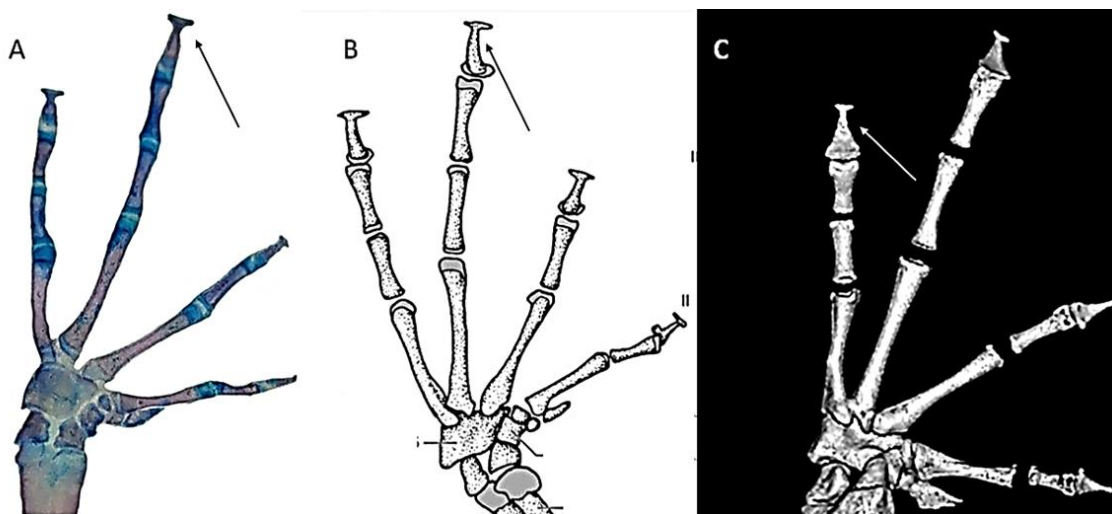


Fig. 17. Variación de forma en las falanges terminales de los dedos de la mano. (A) Mano de uno de los especímenes analizados en este trabajo (PCR01); (B) Mano de *Pristimantis huicundo* (imagen extraída de Guayasamin 2004); (C) Mano de *Tachiramantis*

prolixodiscus (imagen extraída de Heinicke et al. 2015). Las flechas señalan las falanges terminales. Nótese la similitud en la forma de las falanges terminales entre las figuras A y B.

OBJETIVO 2 - ESTUDIO DE LA FORMA Y FORMA-TAMAÑO DEL CRÁNEO EN ESPECIES DE RANAS DE LLUVIA DE CHINÁCOTA (NORTE DE SANTANDER, COLOMBIA)

Se observaron patrones variables de forma entre las regiones craneales analizadas. La vista dorsal del cráneo demostró ser más explicativa que la vista ventral, y permite diferenciar con mucha más claridad a los especímenes de diferente morfotipo y provenientes de los diferentes sitios de muestreo. Patrones diferentes dependiendo de la región craneal analizada fueron registrados en otros clados de vertebrados, y se planteó que puede deberse a tendencias evolutivas reales o a factores del muestreo (i.e., diferencias en la información morfológica recuperada por las configuraciones de landmarks seleccionadas) (Openshaw et al., 2017).

Los cráneos adultos de los especímenes pequeños y grandes de la muestra analizada tienden a escalar a lo largo de un modelo alométrico común, y el incremento de tamaño explica una parte significativa de variación de forma craneal, lo que sugiere que los machos adultos siguen un patrón de cambio de forma común al incrementar de tamaño. Los especímenes de mayor tamaño tienden a presentar cráneos con huesos con mayor grado de desarrollo, que se disponen más próximos entre sí en la línea media o unos con otros, y se observaron diferencias en los elementos que participan en la articulación mandibular en comparación con los de menor tamaño. Esto concuerda con lo reportado para otros anuros (ver Duport Bru 2020) y otros vertebrados (e.g., Duellman & Trueb 1994, Flores et al. 2015, Palci et al. 2016), donde se observó que, a medida que los organismos crecen ocurre un aumento en el grado de osificación general y un incremento en el grado de integración del cráneo (i.e., mayor contacto entre los elementos craneales), junto con un incremento en el tamaño de los elementos que sirven para la inserción de la musculatura asociada al movimiento del cráneo.

Las ranas de los géneros *Pristimantis* y *Tachiramantis* habitan una gran variedad de ambientes entre los que se incluyen el páramo, bosque montano, bosque tropical y bosque seco, ocupando a su vez tanto estratos terrestres como arbóreos (Lynch & Duellman 1997, Padial et al. 2014). En particular, en este trabajo se muestrearon tres sitios de bosque subandino con diferente grado de perturbación dentro de un paisaje modificado en el Municipio de Chinácota (que no había sido muestreado hasta el momento), con el fin de analizar la variabilidad de forma en los diferentes sitios y analizar la influencia de la presencia humana sobre la diversidad morfológica de estos anuros. De acuerdo al grado de disturbio, los sitios muestreados fueron catalogados como rural A (“Las Caballerizas”), urbano B (“El Trébol”, de mayor perturbación) y rural C (“La Falda”) y presentaron diferencias en la distancia respecto al asentamiento urbano más cercano, en el grado de perturbación y en el tipo de vegetación predominante.

Pese a que la presencia de especies de anuros de los géneros *Pristimantis* y *Tachiramantis* fue reportada principalmente para áreas sin intervención antrópica o con poca intervención, en este trabajo se registró la presencia de anuros strabomántidos en todos los sitios muestreados, ya sea de forma visual o auditiva. En particular en el sitio rural C se escucharon pocos cantos en comparación con los otros puntos de muestreo y se observó una baja presencia de anuros, pese a presentar las condiciones ambientales y hábitats con variables que definen el nicho ecológico perfecto para estos anfibios. Únicamente se encontró un ejemplar juvenil presuntamente del mismo grupo que los individuos encontrados en los otros sitios. Se cree que la escasez de individuos podría deberse a la presencia de gatos ferales de las fincas aledañas al punto de muestreo (com. pers. por parte de la comunidad) o a otros factores no estudiados en este trabajo. La presencia de animales domésticos ha demostrado ser un factor que afecta a las comunidades de anfibios en diferentes regiones (Gomez 2019).

Al analizar la variabilidad morfológica craneal se registró una segregación de los especímenes de diferente sitio y morfotipo en el espacio de forma en el análisis del cráneo dorsal. Esto sugiere que la variación morfológica craneal existente podría verse influenciada por el grado de intervención antrópica del ambiente. Por otra parte, se encontró una mayor variabilidad morfológica en el sitio rural “Las Caballerizas” en comparación con el sitio urbano “El Trébol”, particularmente el cráneo en vista ventral. Esto podría ser un indicio de que las restricciones impuestas por el medio, y principalmente las perturbaciones generadas por el hombre estarían conduciendo a una reducción de diversidad morfológica. Estudios previos en Norte de Santander registraron una disminución en las poblaciones de ranas de lluvia como consecuencia del deterioro del hábitat, la pérdida de cobertura vegetal, el incremento de las áreas de cultivo (Acevedo et al. 2020) y enfermedades causadas por agentes patógenos que a su vez presentan una mayor prevalencia en las zonas con mayor actividad antropogénica (Acevedo et al. 2016).

Las ranas de lluvia son anuros de desarrollo directo, que ocupan hábitats que garantizan zonas de humedad que permitan la supervivencia de los huevos y de las etapas tempranas del desarrollo (Lynch & Duellman 1997, Padial et al. 2014). La intervención antrópica cumple un papel determinante en la modificación de los ecosistemas y particularmente en la reducción de hábitat de los anuros. Los asentamientos humanos cada vez avanzan más en la captabilidad de recursos ambientales, lo que cambia los patrones de abundancia y riqueza del ecosistema. Pese a que se registraron anuros en áreas con diferentes grados de intervención antrópica, se observó que existe una reducción marcada a comparación de áreas protegidas y conservadas (Caceres & Urbina 2009, Albornoz et al. 2017).

Se espera que este trabajo contribuya al conocimiento de la diversidad de las ranas de lluvia de Colombia. Se espera que sirva de base para comprender la evolución de caracteres morfológicos en la Familia Strabomantidae y como una herramienta a la hora de tomar decisiones de conservación.

CONCLUSIONES

En este trabajo se realizó por primera vez una descripción osteológica detallada de especies de ranas de lluvia del municipio de Chinácota, del departamento colombiano de Norte de Santander. Se analizó a su vez la variación intraespecífica de forma y forma tamaño del cráneo, y el grado de variabilidad morfológica craneal en sitios con diferente grado de intervención antrópica. Las comparaciones osteológicas entre los anuros estudiados en este trabajo y otros anuros strabomantidos de la región nos muestran similitudes y diferencias entre ellos. Se observó que existe una relación entre el grado de intervención antrópica en el ambiente y la variación morfológica craneal. Se espera que los resultados obtenidos sirvan de base para la continuación de trabajos que corroboren la posición filogenética de la/s especie/s muestreadas, que la descripción realizada sirva para futuros análisis evolutivos en el clado y que las observaciones sobre variabilidad entre sitios con diferente grado de disturbio ayuden en la toma de decisiones de conservación para la región.

BIBLIOGRAFÍA

- Acevedo, A. A., Franco, R., & Perez, K. S. (2014). Nuevos registros de especies del género *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) para el nororiente de Colombia. *Revista Biodiversidad Neotropical*, 4(2), 162–169.
- Acevedo, A. A., Franco, R., & Carrero, D. A. (2016a). Diversity of Andean amphibians of the Tamá National Natural Park in Colombia: a survey for the presence of *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Animal biodiversity and conservation*, 39(1), 1–10.
- Acevedo, A. A., Martínez, M., Armesto, L. O., Solano, L., Silva, K., & Lizcano, D. (2016b). Detection of *Batrachochytrium dendrobatidis* in amphibians from Northeastern Colombia. *Herpetological Review*, 47(2), 220–226.
- Acevedo, A. A., Armesto, O., & Palma, R. E. (2020). Two new species of *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) with notes on the distribution of the genus in northeastern Colombia. *Zootaxa*, 4750(4), 499–523.
- Acosta-Galvis, A. R. (2000). Ranas, salamandras y caecilias (Tetrapoda: Amphibia) de Colombia. *Biota colombiana*, 1(3).
- Acosta-Galvis, A. R. (2015). Una nueva especie del género *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) del complejo de páramos Merchán-Iguaque (Boyacá, Colombia). *Biota Colombiana*, 16(2).
- Acosta-Galvis, A. R. (2017). Batracofauna de los bosques de niebla y estribaciones del piedemonte en el municipio de Yopal (Casanare), Orinoquia colombiana. *Biota Colombiana*, 18(1), 282–315.
- Acosta Galvis, A. R. (2021). Lista de los Anfibios de Colombia: Referencia en línea V.11.2021. Página web accesible en <http://www.batrachia.com>; Batrachia, Villa de Leyva, Boyacá, Colombia.
- Acosta-Galvis, A. R., Saldarriaga-Gómez, A. M., Ramírez, B., & Vargas-Ramírez, M. (2020). A new Terrarana frog of genus *Pristimantis* from an unexplored cloud forest from the eastern Andes, Colombia. *ZooKeys*, 961, 129.
- Adams, D., Collyer, M., Kaliontzopoulou, A., & Baken, E. (2021). “Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 4.0.” <https://cran.r-project.org/package=geomorph>.
- Agudelo Henríquez, W. J. (2020). Impactos regionales del cambio climático y de los cambios de uso del suelo sobre el riesgo de extinción de anuros en los andes de Colombia.
- Albornoz-Espinel, M. M., Cáceres-Martínez, C. H., & Acevedo, A. A. (2017). Protected areas assessment for the conservation of threatened amphibians in the Cordillera Oriental of Colombia. *Herpetology Notes*, 10, 685-696.
- Angulo, A., Rueda-Almonacid, J. V., Rodríguez-Mahecha, J. V., & La Marca, E. (2006). Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina. Conservación Internacional.
- Armesto, L. O., & Señaris, J. C. (2017). Anuros del norte de los Andes: patrones de riqueza de especies y estado de conservación. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 57, 491–526.
- Armesto, O., Esteban, J. B., & Torrado, R. (2009). Fauna de anfibios del municipio de Cúcuta, Norte de Santander, Colombia. *Herpetotropicos: Tropical Amphibians & Reptiles*, 5(1), 57–64.
- Arroyo Sánchez, S. B. (2015). Diversificación de las especies altoandinas del grupo *Pristimantis conspicillatus* (Anura: Brachycephalidae): fauna anura primitiva o derivada de la fauna de tierras bajas. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Avellaneda Moreno, M. A. (2016). Ranas de lluvia en un Bosque Altoandino: partición de recursos entre cuatro especies y estado de conocimiento de *Pristimantis renjiformis*. Universidad de la Salle, Bogotá, Colombia.
- Avilán, P., & Hoyos, J. (2006). Osteology of *Eleutherodactylus bogotensis* (Amphibia,

- Anura, Leptodactylidae) from the Parque Nacional Natural Chingaza (Cundinamarca, Colombia). *Caldasia*, 28(1), 89–109.
- Bardua, C., Fabre, A. C., Clavel, J., Bon, M., Das, K., Stanley, E. L., ... & Goswami, A. (2021). Size, microhabitat, and loss of larval feeding drive cranial diversification in frogs. *Nature Communications*, 12(1), 1–13.
 - Barrientos, L. S., Streicher, J. W., Miller, E. C., Pie, M. R., Wiens, J. J., & Crawford, A. J. (2021). Phylogeny of terraranan frogs based on 2,665 loci and impacts of missing data on phylogenomic analyses. *Systematics and Biodiversity*, 1–16.
 - Barrio-Amorós, C. L., Rojas-Runjaic, F. J., & Infante-Rivero, E. E. (2007). Tres nuevos *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae) de la sierra de Perijá, estado Zulia, Venezuela. *Revista Española de Herpetología*, 21, 71–94.
 - Barrio-Amorós C., Guayasamin J.M., & Hedges B. (2012). A new minute Andean *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae) from Venezuela. *Phyllomedusa*, 11 (2), 83–93.
 - Bernal, M. H., & Lynch, J. D. (2008). Review and analysis of altitudinal distribution of the Andean anurans in Colombia. *Zootaxa*, 1826(1), 1–25.
 - Birch, J. M. (1999). Skull allometry in the marine toad, *Bufo marinus*. *Journal of Morphology*, 241(2), 115–126.
 - Cabrera-Pacheco, J. A. (2017). Diversidad de Anuros en diferentes coberturas vegetales presentes en el complejo páramo de Almorzadero, Norte de Santander, Colombia. Universidad del Tolima, Tolima, Colombia.
 - Cáceres-Andrade, S. P., & Urbina-Cardona, J. N. (2009). Ensamblajes de anuros de sistemas productivos y bosques en el piedemonte llanero, departamento del Meta, Colombia. *Caldasia*, 31(1), 175–194.
 - Camacho-Rozo, C. P., & Urbina-Cardona, N. (2021). Tadpoles Inhabiting Natural and Anthropogenic Temporary Water Bodies: Which Are the Environmental Factors that Affect the Diversity of the Assemblages?. *Frontiers in Environmental Science*, 374.
 - Clemente-Carvalho, R. B. G., Monteiro, L. R., Bonato, V., Rocha, H. S., Pereira, G. R., Oliveira, D. F., ... & Dos Reis, S. F. (2008). Geographic variation in cranial shape in the pumpkin toadlet (*Brachycephalus ephippium*): a geometric analysis. *Journal of Herpetology*, 42(1), 176–185.
 - CORPONOR. (25 de Agosto de 2016). Procedimiento áreas de manejo especial. Cúcuta (2014). CORPONOR. Plan de Acción 2012–2015.
 - Cortes-Gómez, A. M., Ramírez-Pinilla, M. P., Urbina-Cardona, N., & Salgado-Negret, B. (2015). Protocolo para la medición de rasgos funcionales en anfibios. *La Ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), 126–180.
 - Cuatrecasas, J. (1958). Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 10(40), 221–268.
 - Deforel, F., Dupont-Bru, A. S., Rosset, S. D., Baldo, D., & Candiotti, F. V. (2021). Osteological atlas of *Melanophryniscus* (Anura, Bufonidae): a synthesis after 150 years of skeletal studies in the genus. *Herpetological Monographs*, 35(1), 1–27.
 - Duellman, W. E., & Lehr, E. (2009). Terrestrial–breeding frogs (Strabomantidae) in Peru. Nature und Tier Verlag, Münster, 384 pp.
 - Duellman, W. E., & Trueb, L. (1994). Biology of amphibians. Baltimore, Estados Unidos: The John Hopkins University Press.
 - Dupont-Bru, A. S. (2020). Patrones de desarrollo craneal en anuros: relación tamaño-forma durante la ontogenia postmetamórfica. Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina.
 - Dupont-Bru, A. S., Ponsa, M. L., & Vera Candiotti, F. (2019). Postmetamorphic ontogenetic

- allometry and the evolution of skull shape in Nest-building frogs *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae). *Evolution & Development*, 21(5), 263–275.
- Elmer, K. R., Dávila, J. A., & Lougheed, S. C. (2007). Cryptic diversity and deep divergence in an upper Amazonian leaf litter frog, *Eleutherodactylus ockendeni*. *BMC evolutionary biology*, 7(1), 1–14.
 - Flores, D. A., Abdala, F., Martin, G. M., Giannini, N. P., Martinez, J. M., & Mastozoología, G. (2015). Post-weaning cranial growth in shrew opossums (Caenolestidae): a comparison with bandicoots (Peramelidae) and carnivorous marsupials. *Journal of Mammalian Evolution*, 22, 285–303.
 - Franco-Rosselli, P., Betancur, J., & Fernández-Alonso, J. L. (1997). Diversidad florística en dos bosques subandinos del sur de Colombia. *Caldasia*, 19, 205–234.
 - Fratani, J., Woitovicz-Cardoso, M., & Lourenço, A. C. (2017). Osteology of *Physalaemus nattereri* (Anura: Leptodactylidae) with comments on intraspecific variation. *Zootaxa*, 4227(2).
 - Frost, D. R. (2021). Amphibian Species of the World: An Online Reference. Version 6.1 (25-06-2021). Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA. doi.org/10.5531/db.vz.0001
 - García-R, J. C., Crawford, A. J., Mendoza, Á. M., Ospina, O., Cardenas, H., & Castro, F. (2012). Comparative phylogeography of direct-developing frogs (Anura: Craugastoridae: *Pristimantis*) in the southern Andes of Colombia. *PloS one*, 7 (9), e46077, 1–9.
 - García-R, J. C., Posso-Gómez, C. E., & Cárdenas-Henao, H. (2014). Diet of direct-developing frogs (Anura: Craugastoridae: *Pristimantis*) from the Andes of western Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 20(1), 79–87.
 - García, A., & Gómez, F. A. M. (2015). Técnica de diafanización con alizarina para el estudio del desarrollo óseo. *Revista Colombiana Salud Libre*, 10(2), 109–115.
 - Gardner, T. (2001). Declining amphibian populations: a global phenomenon in conservation biology. *Animal biodiversity and conservation*, 24(2), 25–44.
 - Gómez, L. M. M. (2019). Conflictos ambientales generados por perros y gatos en estado feral. *Revista Ambiental ÉOLO*, 18(1).
 - González-Durán, G. A. (2016a). Exploración y evaluación de caracteres osteológicos y miológicos en las relaciones del grupo de especies de *Pristimantis leptolophus* (Anura: Craugastoridae). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
 - González-Durán, G. A. (2016b). A new small frog species of the genus *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) from the northern paramos of Colombia. *Zootaxa*, 4066(4), 421–437.
 - Gonzalez-Duran, G. A., Targino, M., Rada, M., & Grant, T. (2017). Phylogenetic relationships and morphology of the *Pristimantis leptolophus* species group (Amphibia: Anura: Brachycephaloidea), with the recognition of a new species group in *Pristimantis Jiménez de la Espada*, 1870. *Zootaxa*, 4243(1), 42–74.
 - Gower, J. C. (1975). Generalized Procrustes analysis. *Psychometrika*, 40, 33–51
 - Guayasamin, J. M. (2004). The *Eleutherodactylus orcesi* species group (Anura: Leptodactylidae): comparative osteology and comments on its monophyly. *Herpetological Monographs*, 18(1), 142–174.
 - Hanken, J., Hall, B.K. (1988): Skull development during anuran metamorphosis: I. Early development of the first three bones to form—the exoccipital, the parasphenoid, and the frontoparietal. *Journal of Morphology*, 195, 247–256.
 - Hanken, J., Summers, C.H. (1988): Skull development during anuran metamorphosis: III. Role of thyroid hormone in chondrogenesis. *Journal of Experimental Zoology*, 246: 156–170.
 - Heinicke, M. P.; Duellman, W. E., & Hedges, S. B. (2007). Major Caribbean and Central

American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. *National Academy of Sciences*, 104(24), 10092–10097.

- Heinicke, M. P., Barrio-Amoros, C. L., & Hedges, S. B. (2015). Molecular and morphological data support recognition of a new genus of New World direct-developing frog (Anura: Terrarana) from an under-sampled region of South America. *Zootaxa*, 3986 (2), 151–172.
- Hobbs, R. J., & Huenneke, L. F. (1992). Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology*, 6(3), 324–337.
- Hoyos, J., Mantilla, C., Galindo, D., & Salgar, L. (2014). Phylogenetic analysis within the *Pristimantis unistrigatus* (Anura, Craugastoridae) group based on morphological characters. *Caldasia*, 36(1), 107–124.
- Larson, P. M. (2002). Chondrocranial development in larval *Rana sylvatica* (Anura: Ranidae): Morphometric analysis of cranial allometry and ontogenetic shape change. *Journal of Morphology*, 252, 131–144.
- Lehr, E., & Coloma, L.A. (2008) A minute new Ecuadorian Andean frog (Anura: Strabomantidae, *Pristimantis*). *Herpetologica*, 64, 354–367.
- Lynch, J. D. (1971). Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of Leptodactyloid frogs. University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous publications. 53, 1–238.
- Lynch, J. D. (1999). Ranas pequeñas, la geometría de evolución, y la especiación en los Andes colombianos. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23(86), 143–160.
- Lynch, J. D. (2000). The relationships of an ensemble of Guatemalan and Mexican frogs (*Eleutherodactylus*: Leptodactylidae: Amphibia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 24 (90), 129–156.
- Lynch, J. D., & Duellman, W. E. (1997). *Frogs of the genus Eleutherodactylus (Leptodactylidae) in western Ecuador: systematic, ecology, and biogeography*. Natural History Museum, University of Kansas.
- Lynch, J. D., Ruiz-Carranza, P. M., & Ardila-Robayo, M. C. (1997). Biogeographic patterns of Colombian frogs and toads (Patrones biogeográficos de las ranas y los sapos de Colombia). *Rev Acad Colomb Cienc Exactas Físicas Nat*, 21, 237–248.
- Lynch, J. D. (2003). New species of frogs (*Eleutherodactylus*: Leptodactylidae) from the Cordillera Oriental of Norte de Santander and Santander, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 27(104), 449–461.
- Madej, Z. (1965). Variations in the sacral region of the spine in *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) and *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758) (Salientia, Discoglossidae). *Acta Biol. Cracoviensia*, 8, 186–197.
- Means, D. B., & Ritcher, J. (2007). Genetic verification of possible gigantism in a southern toad, *Bufo terrestris*. *Herpetological Review*, 38, 297–298
- Méndez-Narváez, J., & Bolívar-G, W. (2016). Complementary ecological approaches to understand decreases in frog diversity in altered Andean ecosystems. *South American Journal of Herpetology*, 11(1), 1–11.
- Mendoza, Á. M., Ospina, O. E., Cárdenas-Henao, H., & García-R, J. C. (2015). A likelihood inference of historical biogeography in the world's most diverse terrestrial vertebrate genus: Diversification of direct-developing frogs (Craugastoridae: *Pristimantis*) across the Neotropics. *Molecular phylogenetics and evolution*, 85, 50–58.
- Mendoza-Roldán J.S., Ríos-Orjuela, J.C., & Barrio-Amorós C. L. (2019) *Tachiramantis douglasi* (Lynch, 1986). *Catálogo de anfibios y reptiles de Colombia*, 5 (2), 62–69.
- Meza-Joya, F. L., Chinchilla-Lemus, W., Ramos, E., Armesto, O., & Acevedo, A. A. (2019). New and noteworthy locality records of anurans from northeastern Andes of

- Colombia. *Herpetology Notes*, 12, 61–69.
- Murta-Fonseca, R. A., Folly, M., Carmo, L. F., & Martins, A. (2020). Growing towards disparity: geometric morphometrics reveals sexual and allometric differences in *Aparasphenodon bruno*i (Anura: Hylidae: Lophyohylinae) head shape. *Cuadernos de Herpetología*, 34.
 - Ortega-Andrade, H. M., Rojas-Soto, O. R., Valencia, J. H., Espinosa de los Monteros, A., Morrone, J. J., Ron, S. R., & Cannatella, D. C. (2015). Insights from integrative systematics reveal cryptic diversity in *Pristimantis* frogs (Anura: Craugastoridae) from the Upper Amazon Basin. *PloS one*, 10(11), e0143392.
 - Ortiz, R., Villadiego, J., & Cardona, C. (2011). Valoración de los impactos ambientales totales generados por el uso de plaguicidas en actividades ganaderas en el municipio de Pamplona-Norte de Santander–Colombia. *Revista de Didáctica Ambiental*, 7(10), 62–80.
 - Openshaw, G. H., D'Amore, D. C., Vidal-García, M., & Keogh, J. S. (2017). Combining geometric morphometric analyses of multiple 2D observation views improves interpretation of evolutionary allometry and shape diversification in monitor lizard (*Varanus*) crania. *Biological Journal of the Linnean Society*, 120(3), 539–552.
 - Padial, J. M., Grant, T., & Frost, D. R. (2014). Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. *Zootaxa*, 3825(1), 1–132.
 - Palci, A., Lee, M. S., & Hutchinson, M. N. (2016). Patterns of postnatal ontogeny of the skull and lower jaw of snakes as revealed by micro CT scan data and three dimensional geometric morphometrics. *Journal of Anatomy*, 229, 723–754.
 - Pérez Ben, C. M., Gómez, R. O., & Báez, A. M. (2014). Intraspecific morphological variation and its implications in the taxonomic status of 'Bufo pisanoi,' a Pliocene anuran from eastern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(4), 767–773.
 - Pérez-Castillo, C. D., & Medina-Rangel, G. F. (2018). Influencia de algunas variables ambientales sobre la abundancia relativa y características corporales de la rana de lluvia *Pristimantis renjiforum* (Lynch 2000) en Cundinamarca, Colombia. *Revista Biodiversidad Neotropical*, 8(3), 157–167.
 - Pinto-Sánchez, N. R., Ibáñez, R., Madriñán, S., Sanjur, O. I., Bermingham, E., & Crawford, A. J. (2012). The great American biotic interchange in frogs: multiple and early colonization of Central America by the South American genus *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(3), 954–972.
 - Ponsa, M. L., & Vera Candioti, M. F. (2012). Patterns of skull development in anurans: size and shape relationship during postmetamorphic cranial ontogeny in five species of the *Leptodactylus fuscus* Group (Anura: Leptodactylidae). *Zoomorphology*, 131(4), 349–362.
 - Ponsa, M. L., Brusquetti, F., & Souza, F. L. (2011). Osteology and intraspecific variation of *Leptodactylus podicipinus* (Anura: Leptodactylidae), with comments on the relationship between osteology and reproductive modes. *Journal of Herpetology*, 45(1), 79–93.
 - Pugener, L. A., & Maglia, A. M. (2009). Skeletal morphogenesis of the vertebral column of the miniature hylid frog *Acris crepitans*, with comments on anomalies. *Journal of morphology*, 270(1), 52–69.
 - Ramírez Bautista, N. R. (2019). Descripción del Uso del Sustrato de *Pristimantis savagei* (pyburn & Lynch, 1981)(Anura: Craugastoridae), del Bosque de los Guayupes (Acacias, Meta-Colombia). Universidad de los Llanos, Meta, Colombia.
 - Reyes-Puig, C., Yanez-Munoz, M. H., Ortega, J. A., & Ron, S. R. (2020). Phylogenetic relationships of the subgenus *Hypodictyon* (Anura: Strabomantidae: *Pristimantis*) with the description of three new species from the Chocó region. *Revista mexicana de biodiversidad*, 91.
 - Rivera-Correa, M., Lamadrid-Feris, F., & Crawford, A. J. (2016). A new small golden frog

- of the genus *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) from an Andean cloud forest of Colombia. *Amphibia-Reptilia*, 37(2), 153–166.
- Rivera-Correa, M., & Daza, J. M. (2016). Molecular phylogenetics of the *Pristimantis lacrimosus* species group (Anura: Craugastoridae) with the description of a new species from Colombia. *Acta Herpetologica*, 11(1), 31–45.
 - Rivera-Correa, M., Jimenez-Rivillas, C., & Daza, J. M. (2017). Phylogenetic analysis of the Neotropical *Pristimantis leptolophus* species group (Anura: Craugastoridae): molecular approach and description of a new polymorphic species. *Zootaxa*, 4242(2), 313–343.
 - Rivera-Correa, M., González-Durán, G. A., Saldarriaga-Gómez, A., & Duarte-Marín, S. (2021). Biodiversity in the Andean Mountains: Two new rain frogs of the genus *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) from the northern Cordillera Central in Colombia. *Zootaxa*, 5040(3), 334–364.
 - Rocha, M. T. (2016). Phylogenetic analysis of *Pristimantis Jiménez de la Espada*, 1870, a megadiverse genus of amphibians (Anura, Brachycephaloidea, Craugastoridae) (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).
 - Rohlf, F. J. (1990). Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21(1), 299–316.
 - Rohlf, F. J. (2015). The Tps series of software. *Hystrix*, 26, 1–4.
 - Rohlf, F. J., & Marcus, L. F. (1993). A revolution morphometrics. *Trends in ecology & evolution*, 8(4), 129–132.
 - Rohlf, F. J., & Slice, D. E. (1990). Extensions of the Procrustes Method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic biology*, 39, 40–59.
 - Ron, S. R., Carrión, J., Caminer, M. A., Sagredo, Y., Navarrete, M. J., Ortega, J. A., ... & Terán, C. (2020). Three new species of frogs of the genus *Pristimantis* (Anura, Strabomantidae) with a redefinition of the *P. lacrimosus* species group. *ZooKeys*, 993, 121.
 - Ruiz-Carranza, P. M., Ardila-Robayo, M. C., & Lynch, J. D. (1996). Lista actualizada de la fauna de Amphibia de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 20(77), 365–415.
 - Sanchiz B. (1984), “Análisis filogenético de la tribu Alytini (Anura, Discoglossidae) mediante el estudio de su morfo- estructura ósea,” in: H. Hemmer and J. P. Alcover (eds.), *Life History of the Mallorcan Midwife Toad*, Editorial Moll, Ciutat de Mallorca, pp. 61–108.
 - Solano, Y., Suarez, F., & Rodriguez, A. (2015). Inventario turístico del Municipio de Chinácota, Norte de Santander. *CONVICCIONES*, 2(4), 27–31.
 - Stuart S.N., Hoffmann M., Chanson J., Cox N., Berridge R., Ramani P., & Young B. (2008). *Threatened Amphibians of the World*. Lynx Edicions, Barcelona; International Union for Conservation of Nature (IUCN), Gland; and Conservation International, Arlington
 - Suárez-Badillo, H. A., & Ramírez-Pinilla, M. P. (2004). Anuros del gradiente altitudinal de la Estación experimental y demostrativa el Rasgón (Santander, Colombia). *Caldasia*, 26(2), 395–416.
 - Székely, D., Cogălniceanu, D., Székely, P., Armijos-Ojeda, D., Espinosa-Mogrovejo, V., & Denoël, M. (2020). How to recover from a bad start: size at metamorphosis affects growth and survival in atropical amphibian. *BMC ecology*, 20(1), 1–8.
 - Terán-Valdez, A., & Guayasamin, J. M. (2010). The smallest terrestrial vertebrate of Ecuador: A new frog of the genus *Pristimantis* (Amphibia: Strabomantidae) from the Cordillera del Cóndor. *Zootaxa*, 2447(1), 53–68.
 - Torres Constante, K. O. (2020). Systematics, phylogeny, and X-Ray microtomography of a new amphibian species of the genus *Pristimantis* from Cordillera del Cóndor, Ecuador (Anura: Strabomantidae). Universidad de Investigación de Tecnología Experimental Yachay, Ecuador.

- Trueb, L. (1977). Osteology and anuran systematics: intrapopulational variation in *Hyla lanciformis*. *Systematic Biology*, 26(2), 165–184.
- Üzümlü M. N., Özdemir, N., Dursun, C., Kutrup, B., & GÜL, S. (2021). Interspecific and intraspecific size and shape variation in skull of two closely related species *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) and *Bufo verrucosissimus* (Pallas, 1814) from Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 45(2), 91–101.
- Vera, M. C., & Ponssa, M. L. (2014). Skeletogenesis in anurans: cranial and postcranial development in metamorphic and postmetamorphic stages of *Leptodactylus bufonius* (Anura: Leptodactylidae). *Acta Zoologica*, 95(1), 44–62.
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2013). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic press.
- Vukov, T., Krstičić, J., Petrović, T., & Tomašević Kolarov, N. (2018). Patterns of cranial sexual dimorphism in the yellow-bellied toad (*Bombina variegata*, Bombinatoridae). *North-Western Journal of Zoology*, 14(1), 44–49.
- Waddell, E. H., Crotti, M., Loughheed, S. C., Cannatella, D. C., & Elmer, K. R. (2018). Hierarchies of evolutionary radiation in the world's most species rich vertebrate group, the Neotropical *Pristimantis* leaf litter frogs. *Systematics and Biodiversity*, 16(8), 807–819.
- Wang, I. J., Crawford, A. J., & Bermingham, E. (2008). Phylogeography of the Pygmy Rain Frog (*Pristimantis ridens*) across the lowland wet forests of isthmian Central America. *Molecular phylogenetics and evolution*, 47(3), 992-1004.
- Wassersug, R. J. (1976). A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates. *Biotechnic and Histochemistry*, 51, 131–134.
- Weaver, A. A., Schoell, S. L., Nguyen, C. M., Lynch, S. K., & Stitzel, J. D. (2014). Morphometric analysis of variation in the sternum with sex and age. *Journal of Morphology*, 275(11), 1284–1299.
- Young, B. E., Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., & Boucher, T. M. (2004). Joyas que están desapareciendo: el estado de los anfibios en el Nuevo Mundo. NatureServe, Arlington, Virginia.
- Zelditch, M. L., Lundrigan, B. L., & Garland Jr, T. (2004). Developmental regulation of skull morphology. I. Ontogenetic dynamics of variance. *Evolution & development*, 6(3), 194–206.

Material Suplementario

Tabla S1. Anfibios anuros registrados en los Sitios A (“Las Caballerizas”), B (“El Trebol”) y C (“La Falda”) en el Municipio de Chinácota en Norte de Santander (Colombia), entre los meses de Mayo a Septiembre de 2021.





Sitio	Familia / Género	N especímenes	Actividad	Fotografía
A	Aromobatidae / <i>Allobates</i> sp.	No contabilizados	Canto	
A	Strabomantidae	15	Canto	
B	Bufoidea / <i>Rhinella</i> sp.	2	Percha	
B	Leptodactylidae / <i>Leptodactylus</i> sp.	8	Canto	
B	Leptodactylidae / <i>Engystomops</i> sp.	1	Percha	
B	Strabomantidae	17	Canto y percha	
C	Aromobatidae / <i>Allobates</i> sp.	5	Canto y percha	
C	Strabomantidae	1 (juvenil)	Percha	

Tabla S2. Medidas morfométricas calculadas para los anuros strabomántidos adultos encontrados en los Sitios A y B. ID: espécimen, LHC: largo hocico-cloaca, AC: ancho máximo de la cabeza, AB: ancho máximo de la boca, LRU: largo de la radio-ulna, LF: largo del fémur, LTF: largo de la tibio-fíbula, LP: largo de pie. Los valores de peso se encuentran indicados en gramos y las medidas se encuentran en milímetros.

ID	Morf o	Sitio	Peso	LHC	AC	AB	LRU	LF	LTF	LP
PCT01	Común	B	0.96	22	8	9	5	12	11	9
PCT02	Común	B	1.30	23	8	9	6	12	12	9
PCT03	Común	B	0.92	22	8	9	6	12	12	9
PCT04	Común	B	1.01	21	8	9	6	12	12	9
PCT05	Común	B	0.83	22	8	9	6	12	12	9
PCT06	Común	B	1.10	20	8	9	5	11	11	9
PCT08	Común	B	1.02	21	8	9	6	11	11	10
PCT09	Común	B	0.50	21	7	8	5	10	10	8
PCT10	Común	B	0.60	21	7	8	5	9	9	8
PCT11	Común	B	0.67	21	8	8	5	11	11	8
Hembra	Común	B	1.60	32	10	12	7	16	16	13
PCT12	Común	B	0.50	20	7	8	4	9	9	8
PCR01	Común	A	0.84	22	8	9	5	11	11	8
PCR02	Común	A	0,72	22	8	8	4	11	11	9
PCR0	Com	A	0.94	23	8	9	6	13	13	9

3	ún									
PCR04	Común	A	0.68	22	7	8	6	11	11	8
PCR05	Común	A	0.97	23	8	9	7	12	12	9
PCR06	Común	A	0.74	22	7	8	6	12	12	9
PCR07	Común	A	0.83	21	8	9	7	11	11	8
PCR08	Común	A	1.20	25	8	9	5	13	13	11
PCR09	Común	A	0.84	23	7	8	5	12	12	9
PCR10	Común	A	0.98	22	9	9	7	12	12	10
PCR11	Común	A	0.91	22	9	10	6	12	12	10
PCR12	Común	A	0.72	22	8	8	5	12	12	9
PRR01	Raya	A	0.80	22	8	9	7	12	12	9
PRR02	Raya	A	0.79	20	7	8	5	11	11	9
PRR03	Raya	A	0.88	20	7	8	5	12	12	9
Juvenil	Raya	B	-	14	5	6	3	7	7	5
PRT01	Raya	B	0.86	23	8	9	6	12	12	8
PRT02	Raya	B	0.92	20	7	8	6	11	11	7

Tabla S3. Medidas craneales calculadas para los especímenes de los diferentes sitios y morfotipos. Los valores indican la media y el desvío estándar en milímetros para cada grupo, y la media y desvío estándar en milímetros para la muestra total (promedio general).

Grupo	Largo del maxilar	Largo del paraesfenoides	Ancho del paraesfenoides	Ancho del cráneo	Largo del cráneo
PRB	5,53 ± 0,56	4,15 ± 0,01	3,20 ± 0,08	8,78 ± 0,01	7,17 ± 0,07
PCB	4,96 ± 0,266	4,02 ± 0,39	2,72 ± 0,37	8,85 ± 0,64	7,43 ± 0,52
PRA	5,16 ± 0,17	4,06 ± 0,12	3,41 ± 0,14	9,02 ± 0,44	7,52 ± 0,73
PCA	5,19 ± 0,45	3,79 ± 0,32	2,75 ± 0,61	9,54 ± 0,64	7,94 ± 0,64
Promedio general	5,12 ± 0,38	3,94 ± 0,35	2,84 ± 0,51	9,15 ± 0,67	7,64 ± 0,61

Tabla S4. Eigenvalues, porcentajes explicados y porcentajes acumulados para los componentes principales del cráneo en vista dorsal y ventral.

	Eigenvalues	% Variación	% Acumulado
Cráneo Dorsal			
CP1	0,00189688	0,36032371	0,36032371
CP2	0,00143573	0,27272595	0,63304966
CP3	0,00049669	0,09435	0,72739966
CP4	0,0002548	0,04840145	0,77580111
CP5	0,00023833	0,04527313	0,82107424
CP6	0,00020657	0,03923916	0,86031339
CP7	0,00013093	0,02487122	0,88518461
CP8	0,0001194	0,02268027	0,90786489
CP9	9,59E+01	1,82E+04	9,26E+05
CP10	8,94E-05	1,70E-02	9,43E-01
CP11	6,10E+01	1,16E+04	9,55E+05
CP12	4,76E+01	9,03E+03	9,64E+05
CP13	3,94E+01	7,49E+03	9,71E+05
CP14	2,78E+01	5,28E+03	9,76E+05
CP15	2,61E+01	4,96E+03	9,81E+05

CP16	2,36E+01	4,48E+03	9,86E+05
CP17	2,01E+01	3,81E+03	9,90E+05
CP18	1,61E+01	3,06E+03	9,93E+05
CP19	1,13E+01	2,15E+03	9,95E+05
CP20	7,45E-06	1,42E-03	9,96E-01
CP21	6,64E+00	1,26E+03	9,98E+05
CP22	4,84E+00	9,20E+02	9,98E+05
CP23	3,61E+00	6,85E+02	9,99E+05
CP24	1,72E+00	3,28E+02	1,00E+06
CP25	1,32E+00	2,51E+02	1,00E+06
CP26	7,64E-01	1,45E+02	1,00E+06
CP27	5,07E-01	9,63E+01	1,00E+06
Cráneo Ventral			
CP1	0,00078432	0,23276865	2,33E-01
CP2	6,10E-04	0,18101383	4,14E-01
CP3	3,28E-04	0,09731796	5,11E-01
CP4	3,13E-04	0,09295754	6,04E-01
CP5	2,72E-04	0,08079446	6,85E-01
CP6	1,72E-04	0,05114023	0,73599268
CP7	0,00011691	0,03469779	0,77069047
CP8	0,00010715	0,03180077	0,80249124
CP9	8,94E-05	2,65E-02	8,29E-01
CP10	8,42E-05	0,02500132	0,85402556
CP11	6,67E-05	1,98E-02	8,74E-01
CP12	5,21E-05	1,55E-02	8,89E-01
CP13	4,43E-05	1,32E-02	9,02E-01
CP14	3,90E-05	1,16E-02	9,14E-01
CP15	3,42E-05	1,01E-02	9,24E-01
CP16	2,99E-05	8,87E-03	9,33E-01
CP17	2,80E-05	8,32E-03	9,41E-01
CP18	2,44E-05	7,25E-03	9,49E-01
CP19	2,18E-05	6,48E-03	9,55E-01
CP20	1,94E-05	0,00577029	0,96086566
CP21	1,60E-05	4,76E-03	9,66E-01

CP22	1,32E-05	3,90E-03	9,70E-01
CP23	1,21E-05	3,59E-03	9,73E-01
CP24	1,08E-05	3,20E-03	9,76E-01
CP25	9,89E-06	2,93E-03	9,79E-01
CP26	8,63E-06	2,56E-03	9,82E-01
CP27	7,77E-06	2,31E-03	9,84E-01
CP28	6,78E-06	2,01E-03	9,86E-01
CP29	5,73E-06	1,70E-03	9,88E-01
CP30	5,64E-06	1,67E-03	9,90E-01
CP31	4,78E-06	1,42E-03	9,91E-01
CP32	4,74E-06	1,41E-03	9,92E-01
CP33	4,20E-06	1,25E-03	9,94E-01
CP34	3,42E-06	1,01E-03	9,95E-01
CP35	2,99E-06	8,88E-04	9,954874e-019,963134e-01
CP36	2,78E-06	8,26E-04	9,97E-01
CP37	2,39E-06	7,10E-04	9,98E-01
CP38	1,92E-06	5,69E-04	9,98E-01
CP39	1,65E-06	4,89E-04	9,98E-01
CP40	1,40E-06	4,15E-04	9,99E-01
CP41	1,24E-06	3,68E-04	9,99E-01
CP42	1,01E-06	3,01E-04	9,99E-01
CP43	8,14E-07	2,42E-04	1,00E+00
CP44	6,07E-07	1,80E-04	1,00E+00
CP45	4,85E-07	1,44E-04	1,00E+00
CP46	3,74E-07	1,11E-04	1,00E+00
CP47	3,15E-07	9,34E-05	1,00E+00
CP48	2,20E-07	6,52E-05	1,00E+00
CP49	8,93E-12	2,65E-09	1,00E+00
CP50	3,43E-12	1,02E-09	1,00E+00
CP51	2,58E-12	7,65E-10	1,00E+00
CP52	2,25E-12	6,68E-10	1,00E+00
CP53	1,41E-12	4,17E-10	1,00E+00
CP54	8,76E-13	2,60E-10	1,00E+00

CP55	6,68E-13	1,98E-10	1,00E+00
CP56	4,32E-13	1,28E-10	1,00E+00
CP57	4,16E-13	1,23E-10	1,00E+00
CP58	3,44E-13	1,02E-10	1,00E+00
CP59	2,69E-13	7,99E-11	1,00E+00
CP60	2,16E-13	6,42E-11	1,00E+00
CP61	1,48E-13	4,40E-11	1,00E+00
CP62	1,33E-13	3,95E-11	1,00E+00
CP63	9,12E-14	2,71E-11	1,00E+00
CP64	7,24E-14	2,15E-11	1,00E+00
CP65	5,88E-14	1,75E-11	

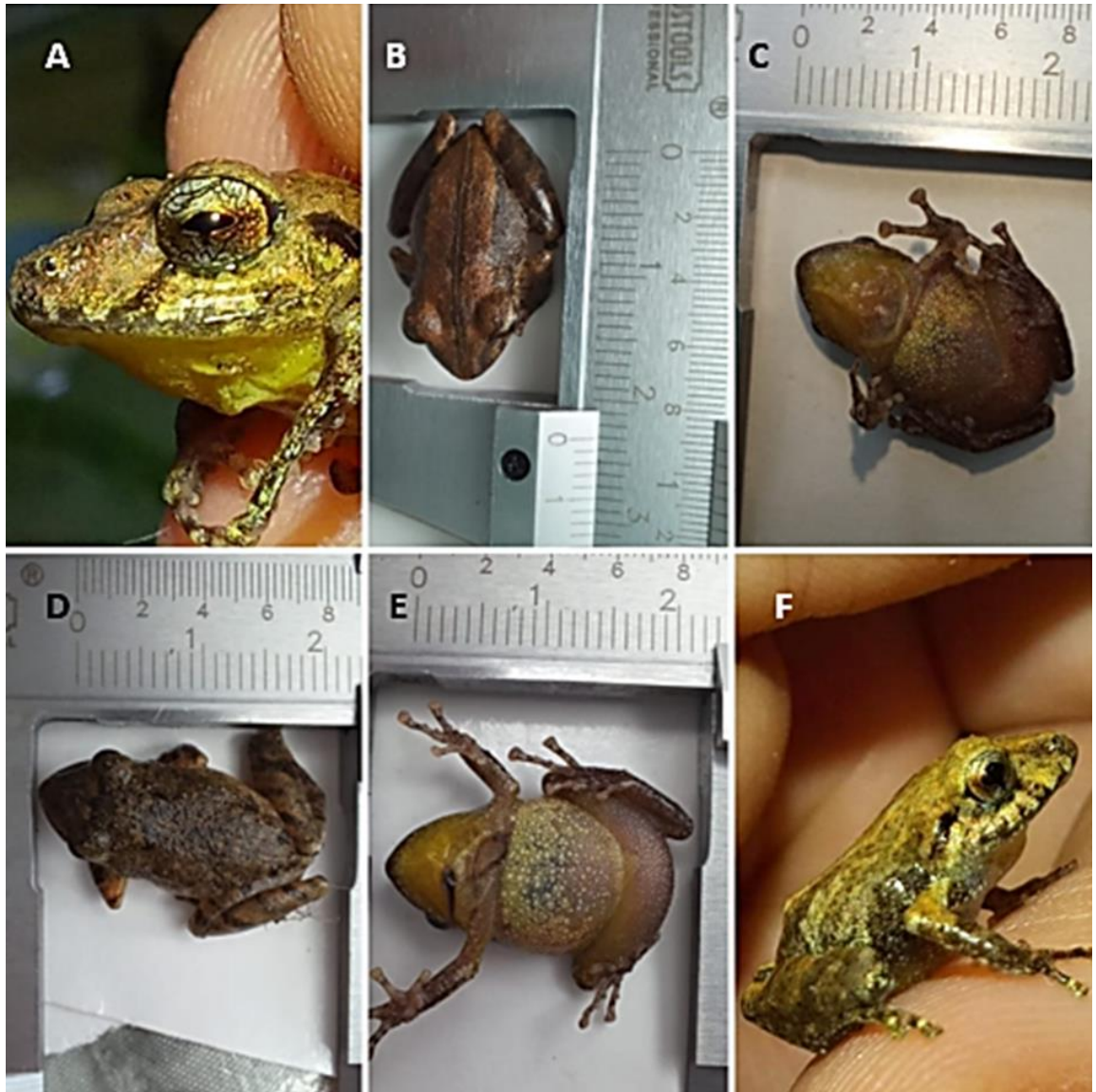


Fig. S1. Especímenes de anuros strabomantidos colectados. Las fotografías corresponden a individuos adultos (A-E) y a un individuo juvenil (F) colectados en el Sitio A. Las imágenes A, D y E corresponden a especímenes de morfotipo común, las imágenes B y C corresponden a especímenes de morfotipo raya.



Fig. S2. Especímenes de anuros strabomantidos colectados. Las fotografías corresponden a individuos adultos colectados en el Sitio A. Las imágenes A, B y D corresponden a especímenes de morfotipo común, la imagen C corresponde a un espécimen de morfotipo raya.