

**El caso del desempeño locomotor en renacuajos de
Hyla labialis (Anura: Hylidae).**

LEONARDO EMILIO MARTINEZ LUQUE

Tesis de grado presentada como requisito para optar al título de
Magíster en Ciencias Biológicas

Director

Adolfo Amézquita, PhD

Codirector

Óscar Ramos, MSc

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
GRUPO DE ECOFISIOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO Y HERPETOLOGÍA
Bogotá, Octubre de 2006

TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN	2
2. METODOLOGÍA	5
2.1. Especie en estudio	5
2.2. Morfometría	6
2.3. Desempeño locomotor en el laboratorio	7
2.4. Análisis estadístico	8
3. RESULTADOS	10
4. DISCUSIÓN	11
5. LITERATURA CITADA	14
6. TABLAS Y FIGURAS	18
7. ANEXO	25

Datos de las variables utilizadas en el análisis estadístico

1. INTRODUCCIÓN

Los organismos que habitan ambientes complejos muestran normas de reacción como respuesta a la selección natural representada por diversos factores bióticos y abióticos (Scheiner & Callaham, 1999). Uno de los factores bióticos que tiene mayor impacto sobre la composición de especies en una comunidad es la predación (Lawler, 1989). Las interacciones predador-presa ofrecen un modelo para la exploración de la dinámica de la comunidad en cualquier grupo de organismos (Morin, 1986). Los predadores han mostrado inducir respuestas antipredatorias en sus presas (McCollum & Leimberger, 1997), incluyendo cambios en la historia de vida (Smith & Van Buskirk, 1995; Van Buskirk, 2000), el comportamiento (Lawler, 1989; Schmidt & Amézquita 2001) y la morfología (McCollum & Van Buskirk, 1996). Estos cambios suelen tener un efecto sobre su capacidad para obtener energía y sobre la distribución y utilización de la misma en el crecimiento del individuo (Van Buskirk, 2000; Van Buskirk & McCollum, 2000).

El nivel de actividad de la presa y el uso del microhábitat pueden implicar compromisos entre las demandas impuestas por la evasión del predador, la competencia por los recursos y otros factores (Lawler, 1989; Smith & Van Buskirk, 1995). Un aumento en el tiempo de forrajeo y la selección del microhábitat afecta las tasas de encuentro entre predador y presa, haciendo que individuos más activos sean más conspicuos ante los predadores (Morin, 1986; Lawler, 1989, Wilbur, 1990).

Las respuestas fenotípicas de los anfibios a los predadores sirven para ilustrar el fenómeno de la plasticidad fenotípica (Morin, 1983; McCollum & Leimberger, 1997; Van Buskirk & McCollum, 1999, 2000; Van Buskirk, 2002; McIntyre *et.al*, 2004). La exposición a predadores puede inducir reducción en los niveles de actividad de las larvas (Van Burskirk & McCollum, 1999, 2000), incremento en el uso de refugios,

desarrollo de colas relativamente largas y musculosas, así como cambios en la coloración (Ramos, 2002; McIntyre *et.al*, 2004). Smith y Van Buskirk (1995) encontraron que la forma de la cola en los renacuajos de la rana *Pseudacris triseriata* varía entre charcas donde se encuentran predadores como larvas de Odonata. Caldwell (1982) encontró que el color de la cola en renacuajos de la rana *Acris crepitans* presenta variación entre las charcas según la presencia o ausencia de larvas de Odonata. McCollum & Leimberger (1997) evidenciaron que los renacuajos de la rana *Hyla chrysoscelis* responden a la predación sobre sus conoespecíficos alterando el tamaño del cuerpo y el color (McCollum & Leimberger, 1997).

Las morfologías defensivas son valiosas pero también costosas de producir y de mantener. Además, pueden afectar notoriamente el *fitness* si son desarrolladas en ausencia de predadores (McCollum & Leimberger, 1997). Aunque se ha evidenciado que los predadores inducen respuestas morfológicas y comportamentales en los renacuajos, pocos estudios han comparado la efectividad de esos dos tipos de plasticidad fenotípica sobre el riesgo de predación. Los cambios proporcionales en la morfología son mucho más notorios que en el comportamiento (Relyea, 2001; Van Buskirk, 2002a, 2002b). Tanto los cambios morfológicos como los comportamentales aparecen como respuesta a diferentes eventos predatorios (Van Buskirk & Arioli, 2002) y sirven como soluciones independientes al problema de evasión de los predadores (Relyea, 2001; Van Buskirk 2002a). Van Buskirk & McCollum (2000; 2002a) encontraron que la velocidad de natación se relaciona en algunos casos con la morfología de la cola en los renacuajos y probablemente con el riesgo de predación. Sin embargo el riesgo diferencial ha sido observado entre grupos de renacuajos que difieren en su morfología pero no en su comportamiento (McCollum & Van Buskirk, 1996; Van Buskirk & McCollum, 1999).

Manipulaciones experimentales desarrolladas anteriormente con las larvas de la rana alto andina *Hyla labialis*, evidenciaron plasticidad fenotípica en características morfológicas de los renacuajos como el área y la pigmentación de la cola, el área del músculo, la altura de la cola y la altura del músculo frente a la exposición no letal a belostomátidos, náyades de Odonata y larvas de Dystiscidae (Ramos, 2002). Los anteriores resultados sugieren que los fenotipos inducidos por los predadores podrían tener un valor adaptativo para las presas. Para probar esta hipótesis se realizó un estudio que examinó la correlación entre la variación natural en las características de la cola y el desempeño locomotor en los renacuajos de *Hyla labialis*.

2. METODOLOGÍA

2.1. Especie en estudio

Las poblaciones de la rana *Hyla labialis* se distribuyen a lo largo de la Cordillera Oriental de los Andes desde aproximadamente los 7° 30' N, 72° 35' W hasta 4° 25' N, 73° 55' W, y desde los 1950 hasta 3600 m.s.n.m (Lüddecke, 1995; Amézquita, 1999). Las hembras ovipositan en charcas semipermanentes y permanentes, donde se desarrollan las larvas hasta la metamorfosis.

La búsqueda de datos sobre variación fenotípica en condiciones naturales es necesaria para identificar si las respuestas de los individuos a los factores heterogéneos y cambiantes de la naturaleza son consistentes con las presentadas en condiciones de laboratorio. Si la expresión fenotípica bajo condiciones naturales no puede ser predecida por los experimentos, aquellos resultados obtenidos en el laboratorio resultarían menos relevantes para entender las consecuencias ecológicas de la plasticidad fenotípica. Basándonos en la gran variación observada en las diferentes características morfológicas y comportamentales de esta especie (Amézquita 1999; Guarnizo 2003; Ramos 2002), utilizamos individuos de poblaciones diferentes para aumentar el potencial de generalización de las conclusiones sobre el desempeño locomotor.

Se capturaron larvas de la rana *Hyla labialis* de cinco charcas en las cuales existían náyades de Odonata (Aeshnidae). Tres charcas están ubicadas en el municipio de la Calera vereda el Verjón (n=20 renacuajos) Cundinamarca, Colombia (4° 38' 18" N, 74° 00' 40" W; 2780 m.s.n.m), una charca en el Parque Nacional Natural Chingaza (n=15 renacuajos), Fómeque, Colombia (4° 41' 25" N, 73° 48' 23" W; 3550 m.s.n.m), y una charca en el municipio de Cota (n=12

renacuajos) vereda el Abra (Cundinamarca, Colombia 4° 48' 35" N, 74° 6' 6" W; 2600 m.s.n.m).

Las mediciones del desempeño locomotor se realizaron desde el mes de enero hasta junio de 2004, en el laboratorio GECHO de la Universidad de los Andes. (Bogotá, 2600 m.s.n.m).

Los individuos de todas las poblaciones fueron capturados fortuitamente en las charcas de origen y depositados en recipientes plásticos para su transporte hasta el laboratorio. El mismo día fueron establecidos en dos recipientes plásticos de 30 x 20 x 20 cm³, con 1,5 L de agua y vegetación traída de las mismas charcas donde se colectaron. En otros recipientes de 10 x 10 x 10 cm³ se introdujo una náyade por recipiente que fue alimentada periódicamente con renacuajos de *Hyla labialis*. El flujo de agua entre los dos recipientes, el que alojaba el predador y el de los renacuajos, no estaba interrumpido con el fin de posibilitar la transmisión de pistas químicas y visuales. Para evitar fuentes de variación en el experimento que podrían relacionarse con la heterogeneidad del ambiente del laboratorio, los recipientes con los renacuajos fueron cambiados de posición dos veces por semana.

2.2. Morfometría

Para probar la hipótesis de que existe una correlación entre la morfología de las larvas y el desempeño locomotor en *Hyla labialis*, se realizaron mediciones en el laboratorio de las características morfológicas de los individuos: longitud total, longitud del cuerpo, longitud de la cola, altura de la cola, altura del cuerpo, altura del músculo de la cola, área del músculo de la cola y área de la cola (Fig.1).

Se utilizaron renacuajos entre los estadios de desarrollo 27 al 37 (Gosner, 1960); según lo propuesto por Van Buskirk (2000), las diferencias fenotípicas en el desarrollo de los renacuajos alcanzan su mayores expresiones en estos estadios. En ningún caso se usaron renacuajos que evidenciaran la presencia de extremidades anteriores o posteriores ya que su presencia puede afectar la natación. Se tomaron fotografías con una cámara digital Sony Cybershot® ubicada a una distancia de 20 cm del renacuajo con el fin de alcanzar la máxima resolución y nitidez en la foto (2048 x 1536 píxeles); los renacuajos fueron ubicados dentro de un acuario de vidrio, con fondo blanco y una escala de referencia en milímetros. La fotografía fue tomada cuando la cola del renacuajo estaba perpendicular al eje de la cámara (Fig.1), según la metodología descrita por Ramos (2002). Posteriormente, cada fotografía fue analizada con el *software* de análisis de imagen Scion image disponible en internet en: (<http://www.scionimage.com>).

En cada imagen se realizaron mediciones de la longitud del cuerpo, la longitud de la cola, la altura de la cola, el área de la cola y el área del músculo. Estas medidas fueron escogidas según estudios preliminares (McCollum & Leimberger, 1997; Van Buskirk *et al*; 1997) que sugieren que presentan plasticidad inducida por predadores que pueden afectar el desempeño locomotor (McCollum & Leimberger, 1997; Van Buskirk *et al*; 1997)

2.3. Desempeño locomotor en el laboratorio

Después de ser fotografiados, los renacuajos eran separados en recipientes individuales, donde reposaban por una hora antes de las pruebas de natación. Para las pruebas de desempeño locomotor se estimuló a los renacuajos para que nadaran en un acuario de vidrio que tenía una escala métrica en el frente. La pista de natación libre de obstáculos tenía una longitud de 20 cm y la temperatura del agua fue igual a la del ambiente (20 ± 3 °C). Se hicieron grabaciones en vídeo

usando una cámara digital Sony Cybershot® a treinta cuadros por segundo. El tiempo de grabación para cada renacuajo fue de dos minutos en los cuales el individuo fue estimulado a nadar en presencia del predador. Los desplazamientos grabados en video fueron editados usando el programa Adobe Premiere 6.0 ® para obtener secuencias de video que se denominaron “piques”. Un pique era el desplazamiento de un individuo desde el momento en que percibía el estímulo hasta que se detenía libremente. Los videos de cada pique fueron analizados con el programa Vídeo Point ®, con el cual se calcularon las siguientes variables de desempeño locomotor: velocidad máxima (la máxima velocidad obtenida por el individuo para todos los piques del video) y la aceleración máxima (la máxima aceleración del individuo en todos los piques del video). Los datos obtenidos en los análisis de las imágenes de video y fotográficas fueron exportados a una hoja electrónica y analizados con el programa estadístico SPSS 10.0 para PC. Finalmente, los individuos fueron devueltos a sus lugares de origen.

2.4. Análisis estadístico

El diseño experimental usado propuso cinco variables de entrada principales, relacionadas con la morfología del renacuajo, y alguna de dos variables de salida relacionadas con el desempeño locomotor. Las variables de la morfología del renacuajo que parecen tener un efecto importante en el mecanismo que genera el desempeño locomotor del renacuajo son: la longitud de la cola, la altura de la cola, la altura del músculo, el área de la cola y el área del músculo (McCollum & Leimberger 1997; Doherty *et al.* 1998; Hoff *et al.* 2000; Van Buskirk & McCollum 2000). Entre éstas se escogió usar el área de la cola y el área del músculo que son medidas más completas pues el renacuajo contrae toda la cola en el movimiento natatorio y no sólo la porción arbitrariamente escogida para medir la altura. Quedando tres variables de entrada que son: la longitud de la cola (la cual

permanece por que la cola puede ser larga y delgada, presentando entonces una pequeña área), el área de la cola, y el área del músculo de la cola.

Es natural que los animales más grandes presenten mayores colas pero como el problema de investigación se basa en que los predadores inducen colas relativamente grandes frente al tamaño del renacuajo y no en que inducían renacuajos grandes, se calculó una medida de la cola que es independiente del tamaño del renacuajo. Para ello se realizaron tres regresiones lineales, cada una con la variable de la cola como dependiente y la longitud corporal del renacuajo como independiente (Fig. 2). Los residuos no estandarizados de estas regresiones fueron utilizados como tres nuevas variables que son independientes del tamaño del renacuajo (residuos de la longitud de la cola, del área de la cola y del área del músculo). Aunque las tres variables de entrada están algo relacionadas entre si, el diagnóstico de colinearidad en los estadísticos de la regresión muestra que pueden ser utilizadas simultáneamente en un modelo de regresión múltiple, para intentar predecir la aceleración y la velocidad del renacuajo. Se utilizó una transformación ($\log(x)$) sobre la variable aceleración y ($\ln(x)$) sobre la variable velocidad, con el fin de poder utilizar análisis paramétricos.

3. RESULTADOS

Los renacuajos de la población de Chingaza presentaron tamaños promedio mayores que las otras dos poblaciones (Media \pm desviación estándar; Chingaza 46.6 ± 4.42 mm; La Calera 40.5 ± 13.1 mm y Cota 40.04 ± 10.55 mm; Tabla 1). El tamaño del renacuajo se relacionó significativamente con la longitud de la cola ANOVA (F = 7.8, P < 0.05, N = 47). ($r^2 = 0.92$, F = 583.7, P < 0.05, N = 47) (Fig. 2), con el área de la cola ANOVA (F = 147.2, P < 0.05, N = 47). ($r^2 = 0.78$, F = 162.7, P < 0.05, N = 47) y el área del músculo ANOVA (F = 259.8, P < 0.05, N = 47). ($r^2 = 0.75$, F = 135.2, P < 0.05, N = 47) en las tres poblaciones de *Hyla labialis* estudiadas.

El modelo de regresión múltiple muestra que las características de la cola se relacionan significativamente con algunas de las variables del desempeño locomotor Velocidad ANOVA (F = 113.3, P < 0.05, N = 47); Aceleración ANOVA (F=199.1, P < 0.05, N = 47) (Tabla 2). En particular se encontró una relación positiva entre el área del músculo, la aceleración máxima (Fig. 3) y la velocidad máxima (Fig. 4), y una relación inversa entre el área de la cola y la aceleración máxima del renacuajo (Fig. 5). La longitud y el área de la cola no presentaron un efecto significativo sobre la velocidad máxima de natación (Tabla 2) .

4. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran que el desempeño locomotor en los renacuajos de *Hyla labialis* está significativamente relacionado con variables que describen la morfología de la cola, tales como el área de la cola y el área del músculo. Estos resultados apuntan a que según lo propuesto por Liu *et. al.*; (1996) y Doherty *et. al.*; (1998), estas variables cuyos fenotipos son inducidos por la presencia de predadores juegan un papel importante en el escape de los ataques predatorios.

En *Hyla labialis*, la detección mediante pistas químicas y/o visuales de la presencia de un predador induce plasticidad fenotípica en los renacuajos que se expresa en la generación de colas mayores, musculosas y pigmentadas (Ramos, 2002). Los datos obtenidos en este estudio sugieren que colas musculosas aumentan la velocidad y aceleración del desempeño locomotor, lo que puede implicar ventajas adaptativas con respecto a la evasión del predador. Los músculos de la cola actúan como impulsores, por lo que grandes áreas musculares confieran mayor potencial para el arranque repentino a altas aceleraciones, lo cual concuerda con los resultados obtenidos por Van Buskirk & McCollum (2000) para *Hyla versicolor*. Estos resultados tienen implicaciones importantes para la interpretación de las bases adaptativas de la plasticidad fenotípica en las larvas de los anuros y ponen de relieve la importancia de los estudios funcionales para probar las hipótesis evolutivas. Estos experimentos enfatizan el conocimiento sobre la presión predatoria que incrementa los compromisos impuestos por la selección natural sobre el tamaño de la cola en

muchas especies de anfibios (Van Buskirk et al; 1997; Van Buskirk & Relyea, 1998; Van Buskirk & Schmitdt, 2000).

Los resultados de Van Buskirk (2000) sugieren que el incremento en la longitud de la cola parece no tener un efecto significativo en el desempeño locomotor. En las poblaciones de *Hyla labialis* no existe un efecto positivo de la longitud o el área de la cola sobre la aceleración o velocidad. Al contrario hay una relación negativa entre el área de la cola y la aceleración. Estos resultados sugieren que la cola no sólo juega un papel de impulsor con respecto a las estrategias antipredatorias de los renacuajos.

En condiciones naturales, se encuentran renacuajos de varias especies con sus colas dañadas por ataques de los predadores (Morin, 1985; Smith & Van Buskirk, 1995; Doherty *et. al*; 1998). El alto número de renacuajos encontrados vivos en sus charcas, pero con las colas deterioradas, sugiere que a menudo escapan de los predadores. Los estudios de laboratorio sugieren que el 25% del velo de la cola puede ser afectado sin que se disminuya significativamente la habilidad natatoria para escapar de los predadores. Estas características de la cola pueden aumentar la posibilidad de que el renacuajo ponga fuera del alcance del predador su cabeza y cuerpo sacrificando parte de su cola. Esta hipótesis sugiere que colas más anchas y largas no representan necesariamente apéndices que mejoran el desempeño locomotor.

Doherty *et. al*; (1998) ha propuesto que la cola actúa como una “envoltura protectora prescindible” que protege la estructura muscular de los ataques de los predadores, constituyendo entonces un caso análogo de la cola autotómica de algunas salamandras y lagartos. En estas situaciones, estructuras locomotoras ostensibles como colas pueden ser sacrificadas como método de protección para otras estructuras en las cuales un ataque directo tendría consecuencias que

resultarían letales (Doherty *et. al*; 1998). Las consecuencias de las características viscoelásticas y de fácil desprendimiento del velo y la cola en los renacuajos son consistentes con esta hipótesis y con los reportes de polifenismos inducidos por predadores en renacuajos de *Hyla* (Wassersug 1985; Smith & Van Buskirk, 1995; McCollum & Van Buskirk, 1996, 1997; McCollum & Leimberger, 1997; Ramos 2000). En este orden de ideas, se puede sugerir que la mayor área de la cola, que no se relaciona de manera positiva con el desempeño locomotor, puede probablemente estar aumentando otras capacidades de evasión frente a los predadores, que no son precisamente evidenciadas en el desempeño locomotor y que no fueron objeto de este estudio. En particular, la posibilidad de perder parte de la cola sin que se afecte significativamente el desempeño locomotor y la historia de vida de los renacuajos.

Finalmente este estudio precisa la relación significativa entre la presencia de los predadores y la manifestación de características fenotípicas con valor adaptativo. Estudios que cuantifiquen las respuestas fenotípicas de los renacuajos con respecto de la variación natural en la abundancia de predadores, competidores y recursos disponibles para alimentarse, aumentarán el poder de inferencia sobre esta hipótesis y aumentarán el rango de variación fenotípica que puede ser explorada.

5. LITERATURA CITADA

- Amézquita, A. 1999. Color pattern, elevation and body size of the high-Andean frog *Hyla labialis*. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 23: S231-S238.
- Caldwell, J. P. 1982. Disruptive selection: a tail color polymorphism in *Acris* tadpoles in response to differential predation. *Can. J. Zool.* 60: 2818-2827.
- Cheverud, J. M. 1996. Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *Am. Zool.* 36: 44-50.
- Doherty, P. A., Wassersug, R. J. & Lee, J. M. 1998. Mechanical properties of the tadpole tail fin. *J. Exp. Biol.* 201: 2691-2699.
- Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica.* 16:183-190.
- Guarnizo, C. 2003. Mitochondrial phylogeography of the high Andean frog *Hyla labialis*. Tesis de Magíster. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Bogotá.
- Hoff, K. & Wassersug, R. J. 2000. Tadpole locomotion: Axial movement and tail functions in a largely vertebraeless vertebrate. *Am. Zool.* 40: 62-76.
- Lawler, S. P. 1989. Behavioral responses to predators and predation risk in four species of larval anurans. *Anim. Behav.* 38: 1039-1047.

Lüddecke, H. 1995. Intra-and interpopulational comparison of temperatures selected by *Hyla labialis* (Anura). Pp: 192-196. En: G. A. Llorente, A. Montori, X. Santos & M. A. Carretero, eds. Scientia Herpetologica, Barcelona.

Liu, H., Wassersug, R. J. & Kawachi, K. 1996. A computational fluid dynamics study of tadpole swimming. J. Exp. Biol. 199: 1245-1260.

McCollum, S. A. & Van Buskirk, J. 1996. Costs and benefits of a predator – induced polyphenism in the gray tree frog, *Hyla chrysocelis*. Evolution 50: 583-593.

McCollum, S. A. & Leimberger, J. D. 1997. Predator – induced morphological changes in an amphibian: predation by dragonflies affects tadpole shape and color. Oecologia 109: 615–621.

McIntyre, P. B., Baldwin, S. & Flecker, A. 2004. Effects of behavioral and morphological plasticity risk of predation in a Neotropical tadpole. Oecologia 141: 130-138.

Morin, P. J. 1983. Predation, competition and the composition of larval anuran guilds. Ecol. Mon. 53: 119-138.

Morin, P. J. 1985. Predation intensity, prey survival and injury frequency in an amphibian predator-prey interaction. Copeia. 638-644.

Morin, P. J. 1986. Interactions between intraspecific competition and predation in an amphibian predator – prey system. Ecology 67: 713-720.

Ramos, Ó. J. 2002. Plasticidad fenotípica en larvas de la rana *Hyla labialis* (Anura: Hylidae) Tesis de Grado en Biología. Universidad de Los Andes.

Relyea, R. A. 2001. Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators. *Ecology* 82: 523-540.

Scheiner, S. M., & Callahan, H. S. 1999. Measuring natural selection on phenotypic plasticity. *Evolution* 53: 1704-1713.

Schmidt, B. R. & Amézquita, A. 2001. Predator-induced behavioural responses: tadpoles of the neotropical frog *Phyllomedusa tarsius* do not respond to all predators. *Herpetol. J.* 11: 00-00.

Smith, D.C. & Van Buskirk, J. 1995. Phenotypic design, plasticity, and ecological performance in two tadpole species. *Am. Nat.* 145: 211-233.

Van Buskirk, J. 2000. The cost of an inducible defense in anuran larvae. *Ecology*. 81: 2813-2821.

Van Buskirk, J. 2002b. Phenotypic liability and the evolution of predator-induced plasticity in tadpoles. *Evolution* 56: 361- 370.

Van Buskirk, J. & Arioli, M. 2002. Dosage response of an induced defense: how sensitive are tadpoles to predation risk? *Ecology* 83: 1580-1585.

Van Buskirk, J., McCollum, S. A. & Werner, E. E. 1997. Natural selection for environmentally induced phenotypes in tadpoles. *Evolution*. 51: 1983-1992.

Van Buskirk, J., & McCollum, S. A. 1999. Plasticity and selection explain variation in tadpole phenotype between ponds with different predator composition. *Oikos* 85: 31-39.

Van Buskirk, J. & McCollum, S. A. 2000. Functional mechanisms of an inducible defense in tadpoles: behavior and morphology influence mortality risk from predation. *J. Evol. Biol.* 13: 336-347.

Van Buskirk, J. 2002a. A comparative test of the adaptive plasticity hypothesis: relationships between habitat and phenotype in anuran larvae. *Am. Nat.* 160: 87-102.

Wassersug, R. J. & Hoff, K. V. S. 1985. Kinematics of swimming in anuran larvae. *J. Exp. Biol.* 119: 1-30.

Wilbur, H. M. & Semlitsch, R. D. 1990. Ecological consequences of tail injury in *Rana* tadpoles. *Copeia* 1990: 18-24.

6. TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Medias poblacionales (\pm D.E) del tamaño corporal y de la longitud de la cola para los renacuajos de *Hyla labialis* provenientes de La Calera, Chingaza y Cota

Población	Coordenadas	N	Longitud total del renacuajo (mm)	Longitud de la cola (mm)	Altura de la cola (mm)	Altura del músculo (mm)	Área de la cola (mm ²)	Área del músculo (mm ²)
Chingaza	4° 41' 25" N 73° 48' 23" W	15	46,6 \pm 4,42	29,9 \pm 2,97	9,94 \pm 0,96	3,32 \pm 0,56	283,98 \pm 113,10	87,42 \pm 17,88
La Calera	4° 38' 18" N 74° 00' 40" W	20	40,5 \pm 13,1	26,1 \pm 10,3	8,91 \pm 2,31	3,66 \pm 1,45	198,86 \pm 47,52	69,23 \pm 42,16
Cota	4° 48' 35" N 74° 6' 6" W	12	40,04 \pm 10,55	25,27 \pm 8,48	9,51 \pm 1,81	3,51 \pm 1,22	223,40 \pm 101,22	72,55 \pm 34,31

Tabla 2. Resumen de la regresión múltiple para probar el efecto de las características morfológicas de la cola de los renacuajos de *H. labialis* sobre la aceleración y velocidad máximas del desempeño locomotor.

REGRESIÓN MULTIPLE	R ²	F	T	BETA	P	N
Efectos sobre la Aceleración	0,24	4,60	-	-	0,007	47
Residuos longitud de la cola	-	-	1,74	0,38	0,089	47
Residuos área de la cola	-	-	-3,62	-0,97	0,001	47
Residuos área del músculo	-	-	1,96	0,55	0,056	47
Efectos sobre la Velocidad	0,20	3,62	-	-	0,020	47
Residuos longitud de la cola	-	-	0,80	0,18	0,425	47
Residuos área de la cola	-	-	-1,53	-0,42	0,133	47
Residuos área del músculo	-	-	2,10	0,61	0,041	47

Figura 1. Renacuajo de *Hyla labialis* de la población de La Calera; se observan las medidas usadas para caracterizar la forma del animal: A, longitud de la cola; B, altura del músculo; C, altura de la cola; D, área del músculo; E, área de la cola.

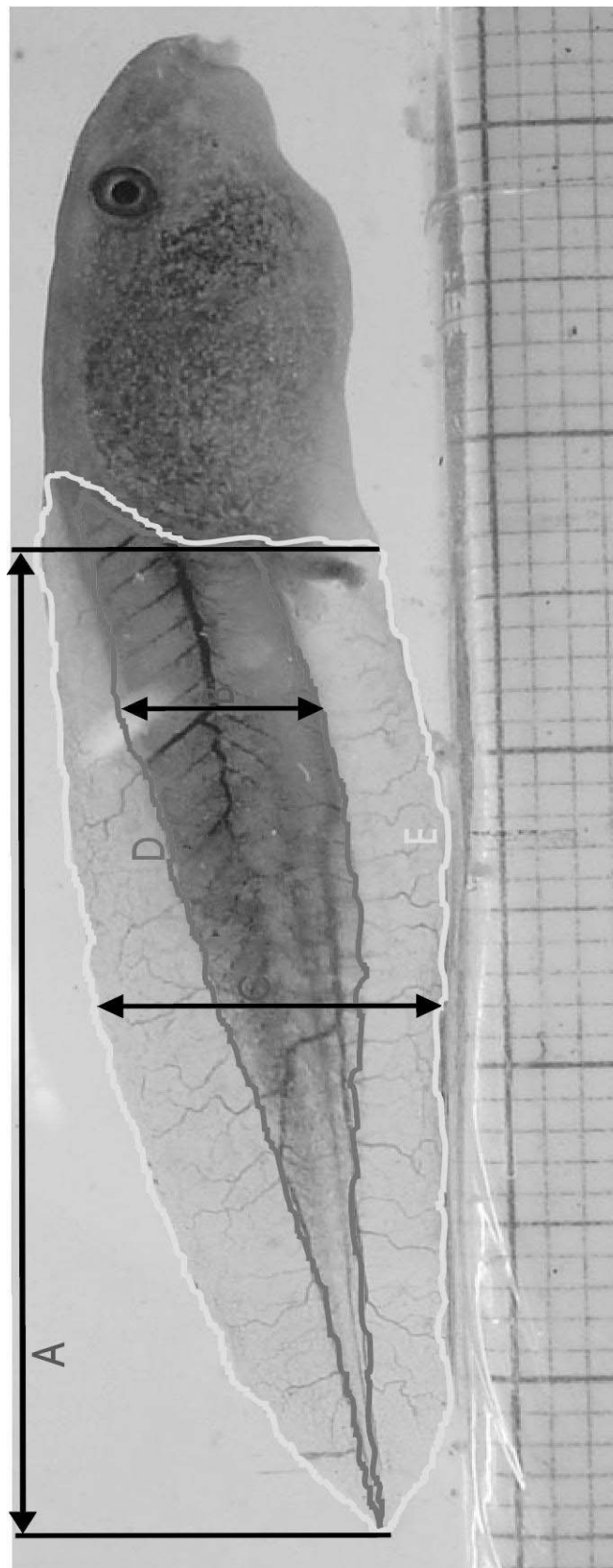


Fig. 2. Relación entre el tamaño del renacuajo y la longitud de la cola para tres poblaciones de *Hyla labialis*. ($r^2 = 0.92$, $F = 583.7$, $P < 0.05$, $N = 47$).

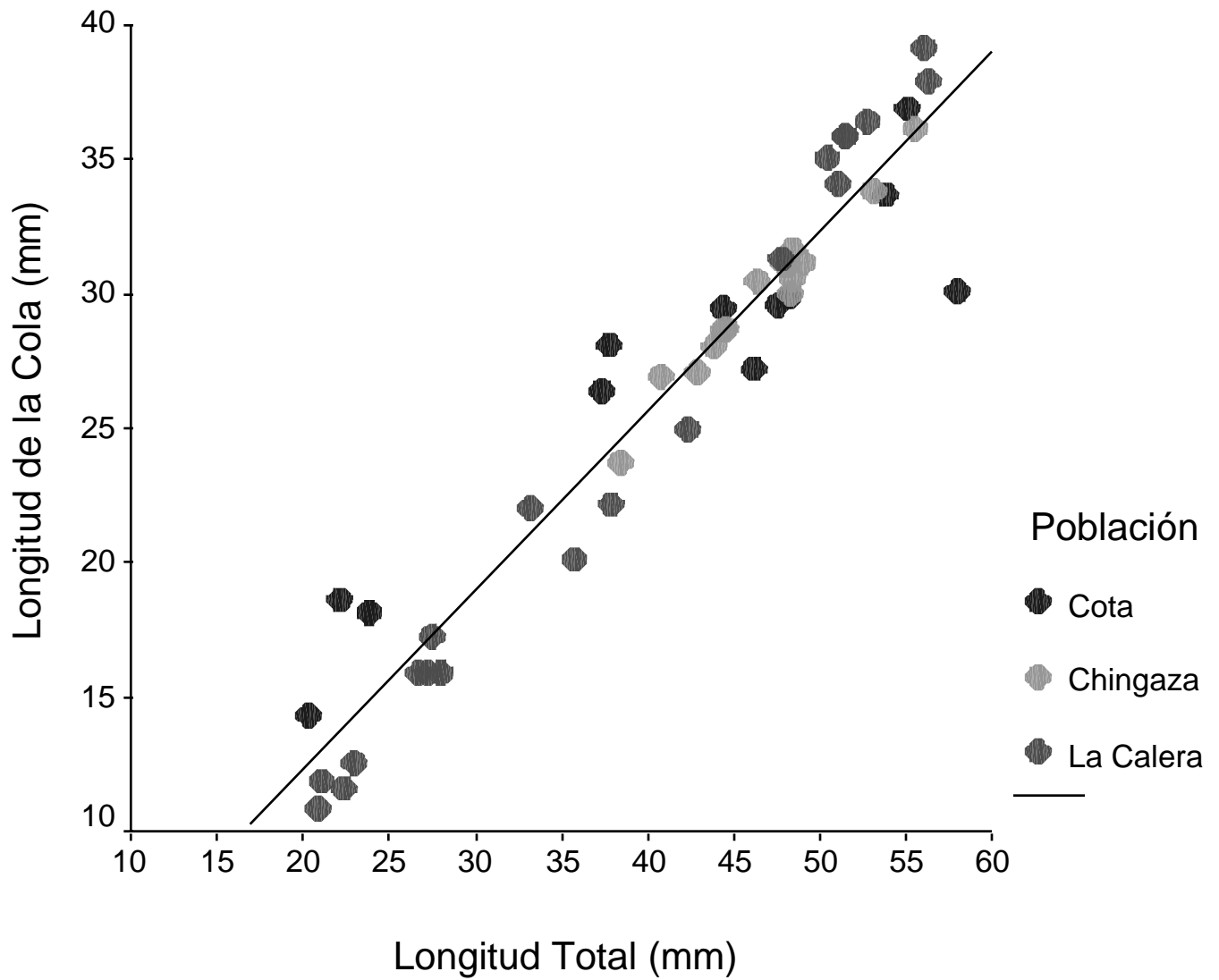


Figura 3. Efecto significativo del área del músculo de la cola sobre la velocidad máxima de los renacuajos de *H. labialis*.

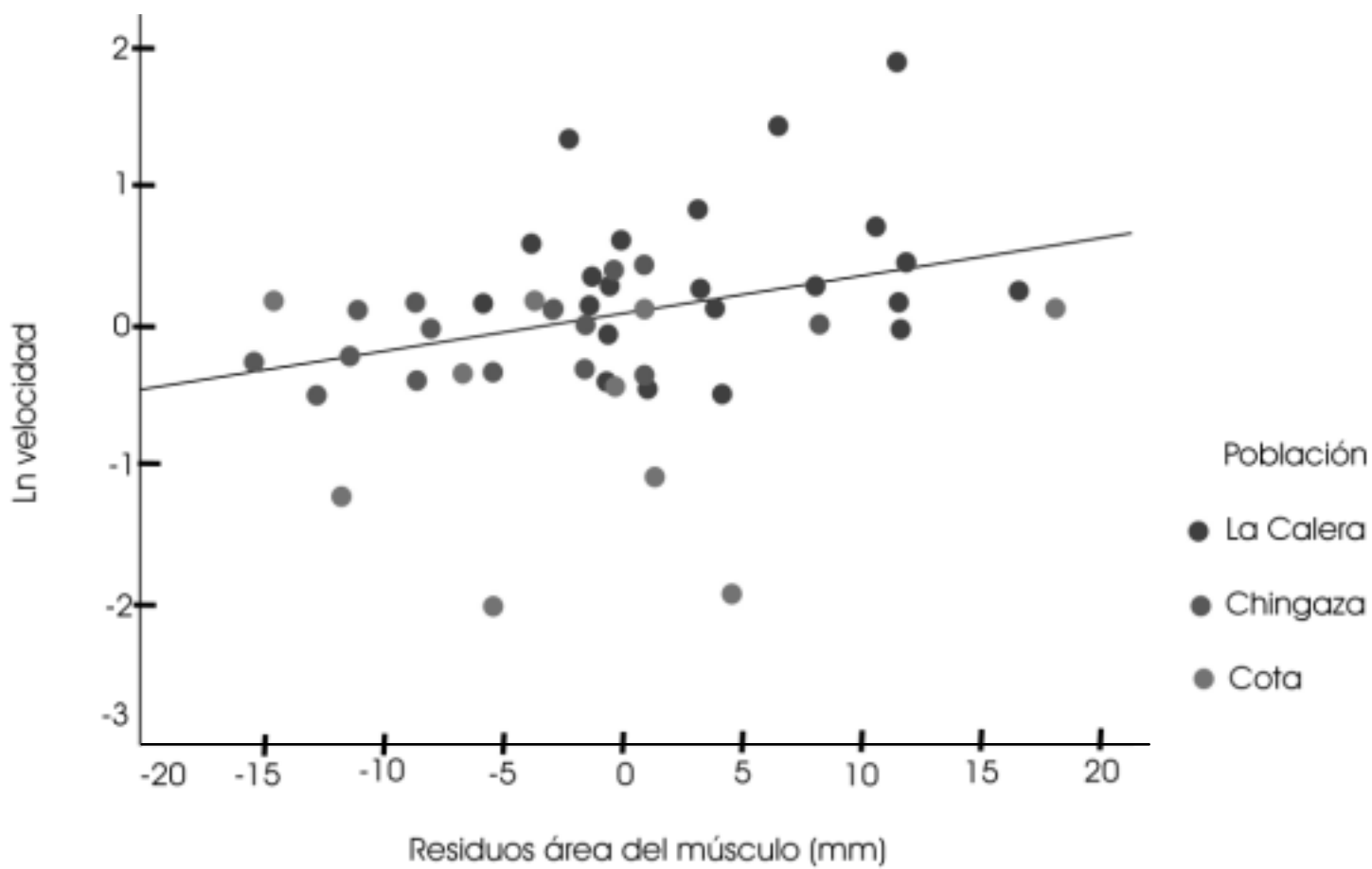


Figura 4. Efecto significativo del área del músculo sobre la aceleración máxima de los renacuajos de *H. labialis*.

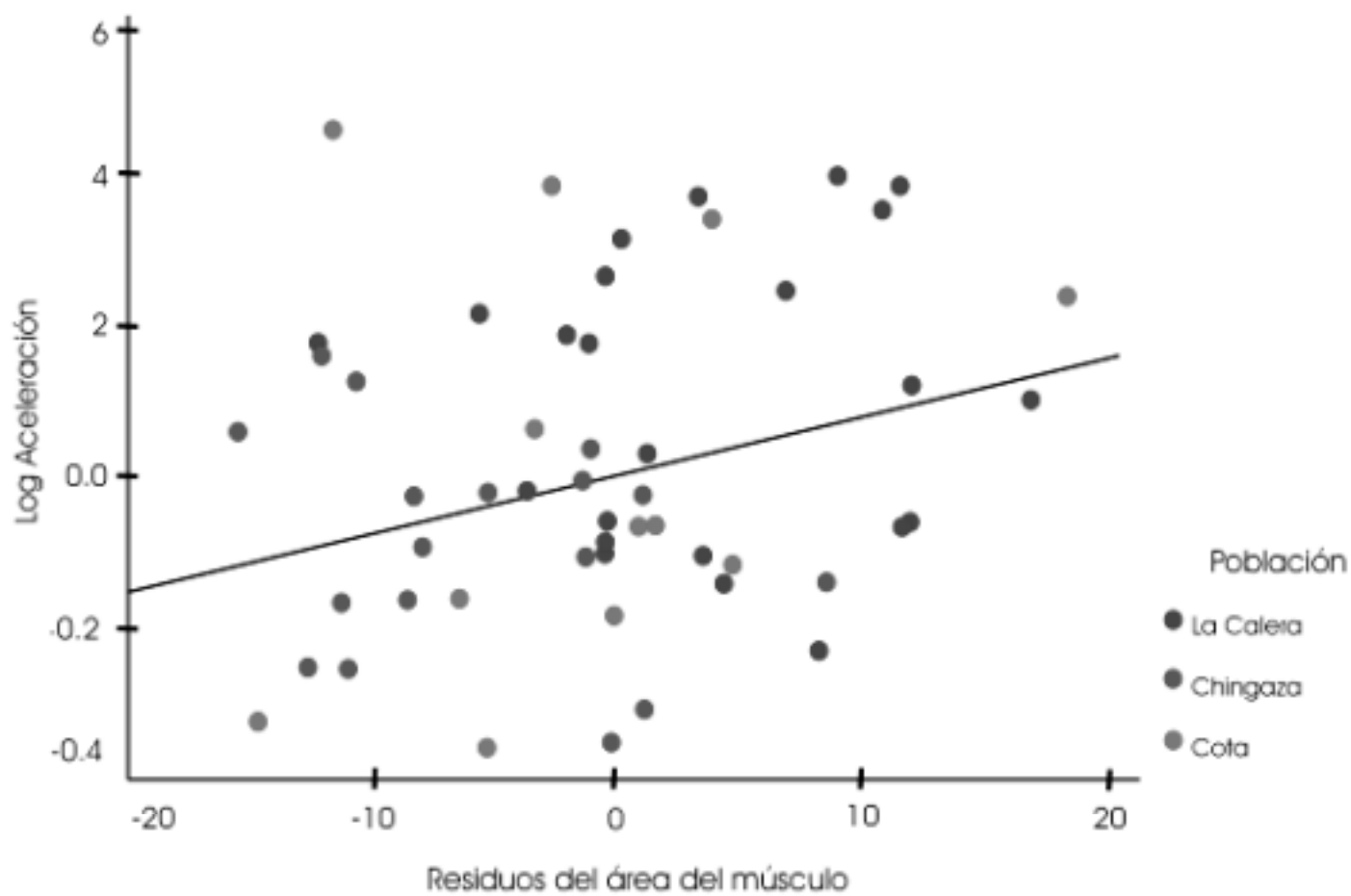
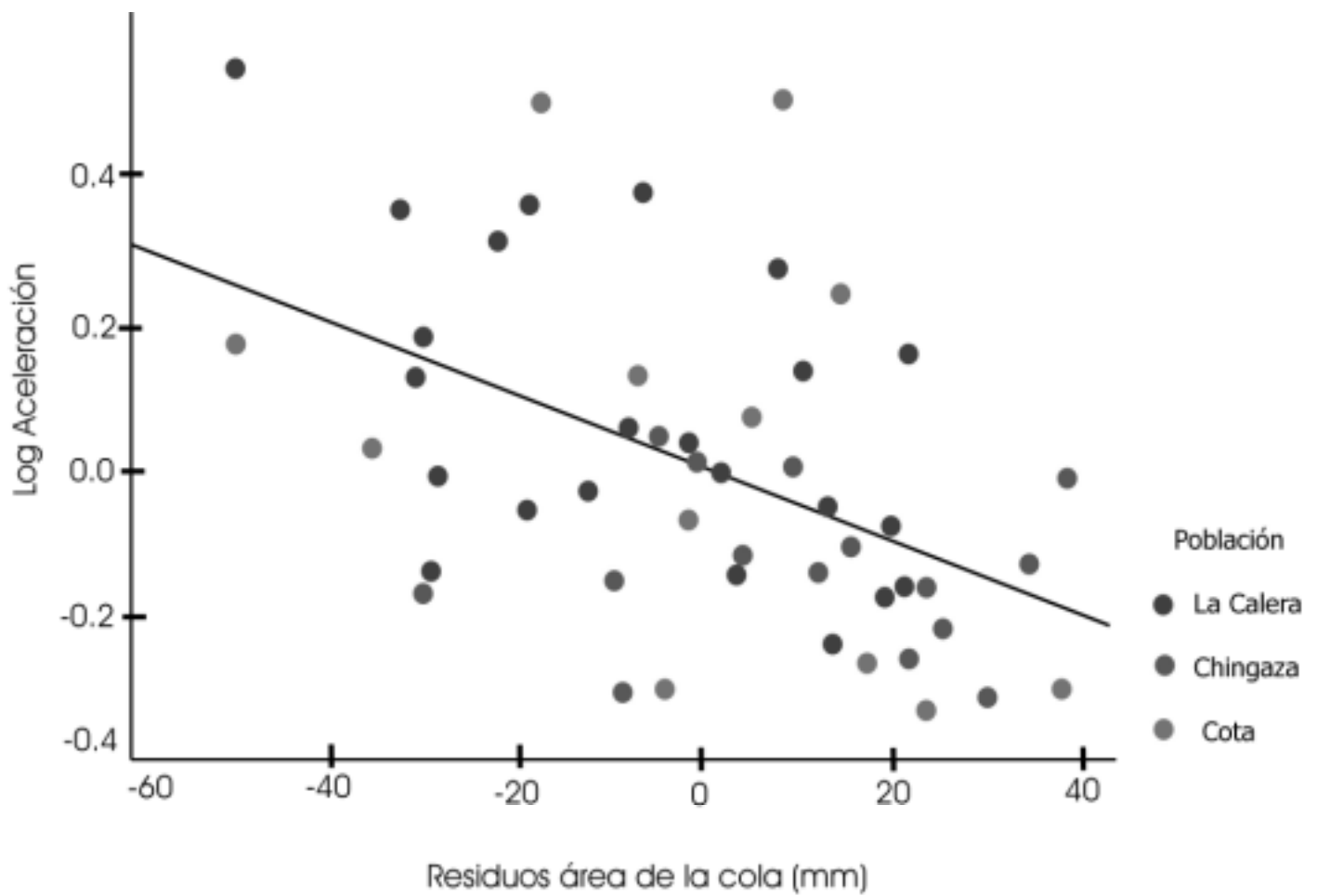


Figura 5. Efecto significativo negativo del área de la cola sobre la aceleración máxima de los renacuajos de *H. labialis*.



7. ANEXO

Datos de las variables utilizadas en el análisis estadístico. (La población indicada con números de la siguiente manera 1. La Calera; 2. Chingaza; 3. Cota)

Altura del músculo	Área del músculo	Área de la cola	Longitud total	Longitud del cuerpo	Longitud de la cola	Altura de la cola	Altura del cuerpo	Población
5,52	117,25	353,25	52,81	17,35	36,36	12,43	8,07	1
4,81	97,22	296,75	51,03	17,74	34,10	10,65	7,80	1
5,54	130,32	350,47	56,26	18,23	37,92	11,00	8,15	1
5,27	125,56	321,13	51,52	15,91	35,86	11,35	8,31	1
5,16	117,49	313,21	50,38	15,48	35,00	11,42	9,06	1
5,55	116,95	339,21	56,09	17,35	39,10	11,85	9,25	1
5,27	118,36	357,75	51,52	15,91	35,86	11,35	8,31	1
5,07	95,09	238,83	47,78	16,64	31,24	9,75	8,27	1
2,88	37,31	94,76	28,02	13,23	15,86	6,82	7,04	1
2,09	23,62	77,72	23,03	10,47	12,49	6,85	5,80	1
1,64	17,86	74,40	21,02	8,95	11,86	6,85	5,06	1
1,88	22,15	77,57	20,82	9,84	10,80	7,21	5,66	1
1,95	27,10	59,15	26,73	10,76	15,88	4,14	5,44	1
2,30	21,57	90,79	22,32	11,09	11,58	7,76	6,78	1
2,56	36,98	104,09	33,21	10,98	21,98	5,72	6,09	1
2,69	33,38	112,81	27,46	10,15	17,25	7,36	5,76	1
3,54	77,52	234,47	42,34	16,78	24,94	10,07	9,44	1
3,66	64,10	167,50	35,76	15,64	20,08	9,07	8,81	1
3,50	71,89	195,33	37,89	15,03	22,16	9,74	8,37	1
2,34	28,45	118,10	27,27	11,41	15,83	8,23	6,77	1
2,65	57,36	204,97	38,37	14,93	23,69	9,27	8,06	2
2,65	73,40	233,54	44,38	16,08	28,62	8,77	7,04	2
2,95	89,03	273,14	46,37	16,39	30,47	9,03	8,31	2
3,50	85,22	269,09	43,82	16,28	27,98	9,95	8,26	2
2,61	83,88	307,75	48,06	17,15	30,99	8,83	9,86	2
2,69	84,15	292,88	44,61	16,18	28,71	10,00	8,22	2
2,78	65,44	239,87	42,87	15,88	27,06	9,61	8,02	2
3,35	66,11	237,74	40,76	13,95	26,90	9,70	8,86	2
3,65	93,35	279,59	48,41	17,14	31,62	9,58	8,82	2
3,55	81,78	268,66	47,91	17,03	31,11	9,73	8,61	2
4,08	106,39	338,30	48,35	18,29	29,95	11,60	10,22	2
4,34	122,85	354,43	53,10	19,90	33,81	11,06	9,77	2
3,90	105,36	341,38	48,37	18,58	30,55	11,60	10,28	2
3,43	89,56	259,00	49,09	18,70	31,16	9,23	9,86	2
3,70	107,47	359,36	55,56	20,94	36,12	11,22	10,15	2
5,52	117,25	353,25	53,81	17,35	33,66	12,43	8,07	3
1,88	22,15	77,57	23,82	9,84	18,08	7,21	5,66	3
3,54	77,52	234,47	44,32	16,78	29,44	10,07	9,44	3
5,16	117,49	313,21	58,03	15,48	30,05	11,42	9,06	3
2,88	37,31	94,76	22,08	13,23	18,56	6,82	7,04	3
2,65	57,36	204,97	37,38	14,93	26,39	9,27	8,06	3
3,66	64,10	167,50	37,75	15,64	28,08	9,07	8,81	3
2,09	23,62	77,72	20,33	10,47	14,29	6,85	5,80	3
3,35	66,11	237,74	47,60	13,95	29,60	9,70	8,86	3
3,50	85,22	269,09	48,23	16,28	29,87	9,95	8,26	3
5,27	118,36	357,75	55,12	15,91	36,86	11,35	8,31	3
2,69	84,15	292,88	46,14	16,18	27,18	10,00	8,22	3

Aceleración	Velocidad	Logaritmo de aceleración	Logaritmo de velocidad	Residuos Área de la cola	Residuos área del músculo	Residuos longitud De la cola
4,68	0,91	0,75	-0,09	54,64116	19,13845	4,79029
2,47	0,76	0,54	-0,27	-13,61126	-4,86681	1,64263
1,86	0,56	0,46	-0,57	25,34288	23,23863	4,34737
2,94	0,77	0,60	-0,26	65,91471	42,12633	7,56778
1,65	0,58	0,42	-0,55	70,95250	38,43931	7,68648
2,00	0,78	0,48	-0,25	40,60116	18,83845	7,53029
1,56	0,38	0,41	-0,97	102,53471	34,92633	7,56778
9,21	2,66	1,01	0,98	-38,38341	4,21546	1,28627
,91	0,33	0,28	-1,11	-79,69508	-18,80650	-6,33244
,95	0,38	0,29	-0,96	-13,56411	-4,36390	-3,42057
,95	0,23	0,29	-1,47	28,92019	5,36942	-,59099
,53	0,17	0,18	-1,75	5,27057	,58768	-3,67667
5,46	1,48	0,81	0,39	-40,87309	-3,83986	-,69062
,78	0,23	0,25	-1,46	-19,17744	-12,73354	-5,74172
5,53	1,94	0,81	0,66	-2,56266	3,79769	4,90865
3,00	0,48	0,60	-0,73	31,16890	8,65786	2,06776
5,39	0,60	0,81	-0,52	-46,96223	-14,78156	-5,33237
2,87	0,37	0,59	-1,00	-79,57900	-16,58157	-7,59769
5,00	0,57	0,78	-0,57	-33,36701	-2,57385	-4,12931
3,04	0,37	0,61	-0,99	-1,51045	-9,11529	-2,22005
1,27	0,31	0,36	-1,17	-20,71357	-16,08456	-2,37170
2,33	0,27	0,52	-1,31	-26,79814	-11,76648	-,05915
2,00	0,29	0,48	-1,24	3,46019	,70370	1,08528
1,83	0,47	0,45	-0,76	2,72497	-1,98507	-1,15435
1,92	0,28	0,47	-1,27	15,16804	-12,19296	-,12451
1,15	0,24	0,33	-1,43	29,52841	-2,03577	-,19675
,66	0,21	0,22	-1,56	-14,44126	-17,68788	-1,16394
,50	0,49	0,18	-0,71	41,58815	2,65456	3,06882
,47	0,56	0,17	-0,58	-12,69062	-2,62103	,52825
1,34	0,44	0,37	-0,82	-20,30583	-13,06980	,26862
,85	0,43	0,27	-0,84	11,36481	-1,30295	-3,75919
,89	0,29	0,28	-1,24	-21,02159	-1,25363	-3,56361
,64	0,28	0,21	-1,27	5,70583	-5,28891	-3,81924
,98	0,21	0,30	-1,56	-80,29030	-22,31207	-3,48236
1,17	0,24	0,33	-1,43	-47,43137	-27,23433	-3,62069
4,68	0,91	0,69	-0,78	54,64116	19,13845	2,09029
,53	0,17	0,20	-2,75	5,27057	,58768	3,60333
5,32	0,60	0,97	-0,92	-46,96223	-14,78156	-,83237
1,65	0,58	0,56	-0,74	70,95250	38,43931	2,73648
,99	0,33	0,48	-3,11	-79,69508	-18,80650	-3,63244
1,29	0,31	0,99	-2,17	-20,71357	-16,08456	,32830
2,80	0,37	0,66	-2,00	-79,57900	-16,58157	,40231
,96	0,38	0,38	-0,99	-13,56411	-4,36390	-1,62057
,55	0,49	0,19	-0,47	41,58815	2,65456	5,76882
1,88	0,47	0,54	-0,78	2,72497	-1,98507	,73565
1,59	0,38	0,23	-0,91	102,53471	34,92633	8,56778
1,17	0,24	0,15	-1,47	29,52841	-2,03577	-1,72675