

UNA APROXIMACIÓN ESTADÍSTICA PARA EXPLORAR LA RELACIÓN ENTRE LA MORFOMETRÍA DE UNAS RANAS COLOMBIANAS Y SUS HÁBITOS ALIMENTICIOS

A STATISTICAL APPROACH TO EXPLORE THE RELATIONSHIP BETWEEN THE SHAPE OF SOME COLOMBIAN FROGS AND THEIR FEEDING HABITS

PABLO A. GUZMÁN¹, JUAN C. SALAZAR¹

Recibido 26-06-12, aceptado 10-07-12, Versión final 23-07-12.

RESUMEN: Se realizó un análisis exploratorio de las relaciones de tamaño y forma entre el predador y la presa para 20 especies de ranas (9 géneros y 5 familias) de la reserva forestal La Forzosa, ubicada en el municipio de Anorí, Antioquia, Colombia. También se utilizó un análisis de componentes principales para describir la forma de la cabeza de las especies de ranas. La dieta de las ranas se estudió por examen del contenido estomacal donde se encontraron principalmente artrópodos y ningún vertebrado. Los insectos y los arácnidos fueron las clases más representativas, mientras que las hormigas (familia Formicidae) fue el grupo de presas que tuvo la mayor frecuencia en las dietas. Se encontró una relación significativa entre el tamaño de las ranas y el volumen medio de presas consumidas, lo cual sugiere que efectivamente ranas más grandes se alimentan de presas más grandes. De otro lado, la forma de la cabeza también parece afectar el tamaño de las presas, puesto que se observó una tendencia, aunque débil, de que ranas con cabezas más anchas y con una mandíbula más larga consuman un mayor volumen de presa; no obstante, ranas con cabezas más anchas y con mandíbula más largas ingieren un número promedio menor de presas que ranas con mandíbulas cortas y cabezas angostas.

PALABRAS CLAVE: Biología, Estadística multivariada, Morfometría, Ranas.

ABSTRACT: We performed an exploratory analysis of the shape and size relationships between predator and prey for 20 species of frogs (9 species and 5 families) from the Forest Reserve *La Forzosa* located in Anorí, Antioquia, Colombia. In addition we used a principal component analysis to describe the shape of the head of the frog species. The diet of frogs was studied by examination of stomach contents and it was found mainly arthropods and any vertebrate. Insects and arachnids were the most representative classes, while ants (Family Formicidae) was the dam that had the highest frequency in the diets. We found a significant relationship between the size of frogs and mean volume of prey consumed, effectively suggesting that larger frogs feed on larger prey. Moreover, the shape of the head also appears to affect the size of the prey, since there was a trend, though weak, that frogs with wider heads and a longer jaw consume a greater volume of prey, however, frogs with wider heads and longer jaws ingest a lower average number of dams that frogs with short jaws and narrow head.

KEYWORDS: Biology, Multivariate Statistics, Morphometrics, Frogs.

¹ M. Sc. en Estadística, Universidad Nacional de Colombia-Sede Medellín.

² Ph. D. en Estadística, Profesor Asociado, Escuela de Estadística, Universidad Nacional de Colombia-Sede Medellín.

* pabloguzman78@yahoo.es

1 INTRODUCCIÓN

En el campo de la biología trófica, uno de los tópicos abordados es la relación morfológica entre el predador y la presa. En general, en la mayoría de los vertebrados se ha encontrado una correlación entre el tamaño y la forma corporal del predador con el tamaño de la presa en muchos de los vertebrados (Hespenheidae, 1973). Este tipo de información morfológica permite explicar la escogencia de cierto tipo de presas y con esto, otros procesos y patrones ecológicos a nivel individual (intra-individuos y entre-individuos). Particularmente, en anfibios como ranas, salamandras y cecilias, Emerson (1985) y Parmelee (1999) han utilizado regresión lineal y análisis de componentes principales para explicar la relación entre el tamaño y la forma del predador con el tamaño de las presas consumidas.

Gutiérrez (2005) estudió una comunidad de anfibios de montaña, principalmente ranas, en la Reserva Forestal La Forzosa ubicada en el municipio de Anorí, Antioquia, Colombia. Este autor recolectó datos sobre varios aspectos con múltiples objetivos, entre ellos, estudiar la diversidad y segregación de nichos de estos anfibios. Haciendo uso de tales datos, en este trabajo, se presenta un análisis descriptivo de las relaciones entre el tamaño corporal de las ranas y las dimensiones de la cabeza usando relaciones alométricas bivariadas y análisis multivariante, al tiempo que se explora las relaciones entre el tamaño corporal y la forma de la cabeza con las dimensiones de las presas. Tales relaciones han mostrado una asociación significativa en otras comunidades tropicales de ranas (Parmelee, 1999) sugiriendo que, además del tamaño corporal, la forma de la cabeza también tiene un efecto sobre las dimensiones de las presas consumidas.

La fauna de anfibios de la reserva forestal La Forzosa es poco conocida biológicamente y existe la necesidad de estudiar tales comunidades, dado que cada vez más se ven afectadas por la acelerada y creciente tasa de deforestación de los bosques (Alvarez, 2002; Gutiérrez, 2005). Este estudio reporta un análisis nuevo sobre estas especies de ranas que habitan los bosques de La Forzosa.

2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Recolección de los datos

Gutiérrez (2005) recolectó 379 individuos distribuidos en 21 especies, nueve géneros y cinco familias de ranas. Cada individuo (rana) recolectado durante el estudio de Gutiérrez (2005) se identificó taxonómicamente (género y especie) y se le tomó la medida a cuatro dimensiones corporales (Figura 1) con calibrador de $\pm 0.1\text{mm}$ de exactitud. Además, se examinó su estómago para identificar y cuantificar su contenido. El contenido estomacal fue separado en sus diferentes componentes y fueron identificados hasta el nivel taxonómico de familia, reconociendo además diferentes morfoespecies dentro de cada familia. Así, cada morfoespecie corresponde a un ítem diferente de presa en un estómago dado. De cada ítem de presa se registró la frecuencia de ocurrencia (n) en el estómago, el ancho (a) y el largo (l). El ancho y largo fueron medidos con calibrador ($\pm 0.1\text{mm}$). Con estas tres variables, se calculó el volumen (V) de cada ítem de presa de acuerdo con la fórmula (Parmelee, 1999):

$$V = n \frac{4}{3} \pi \frac{l}{2} \left(\frac{a}{2} \right)^2.$$

A algunas ranas se les encontró tan solo un ítem de presa en el estómago, luego tales individuos tienen un solo registro de información, sin embargo, muchos individuos, tuvieron al menos dos ítems distintos de presa, de modo que estos individuos tienen más de un registro de información (un registro correspondiente a cada ítem de presa distinto). También se encontraron estómagos vacíos, en cuyo caso se registró como “vacío”. Para tales registros, los campos correspondientes al ancho (a) y largo (l) de la presa se registraron como valores perdidos, mientras que los correspondientes a la frecuencia (n) y al volumen (V) se registraron como cero (0). La base de datos final contiene 770 registros. En particular se estudió la relación entre el tamaño (longitud rostro–cloaca, SVL) y peso, el ancho de la cabeza (AC), la altura de la cabeza (ALC) y el largo de la mandíbula (LM) de las ranas y el tamaño (volumen, largo, ancho) de las presas. Se reportan las relaciones bivariadas de alometría para las ranas.

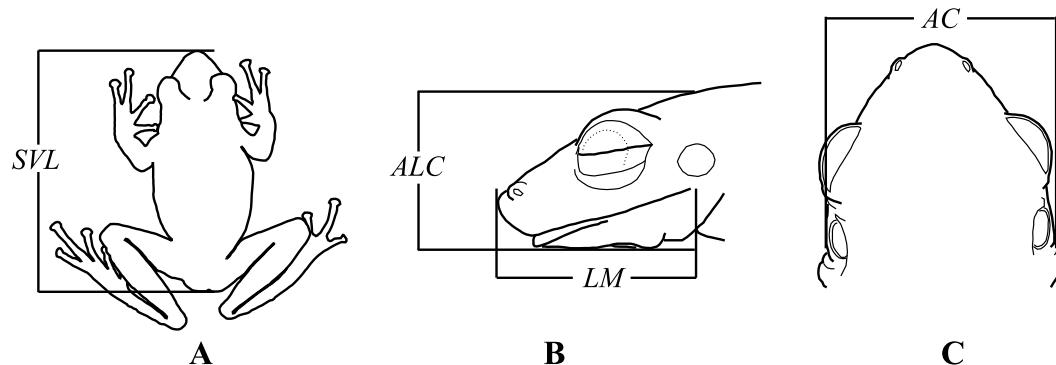


Figura 1: Variables corporales. (A) Cuerpo, vista dorsal, SVL = Longitud rostro-cloaca; (B) Cabeza, vista lateral, ALC = Altura de la cabeza; LM = Largo de la mandíbula; (C) Cabeza, vista dorsal, AC = Ancho de la cabeza.

2.2 Análisis Estadístico

Se realizó una descripción univariada de las variables morfométricas de las ranas y de las presas. En particular, se calcularon la media (\bar{x}), el rango, la desviación estándar (DE) y el coeficiente de asimetría (g_1) para cada una de las variables. Para estudiar la relación bivariada entre cualesquier par de variables corporales la teoría en morfometría (Gould, 1966; Simpson, 1960; Shea, 1985), sugiere ajustar la ecuación de alometría

$$Y = aX^b,$$

donde Y y X son las dimensiones corporales bajo estudio, y a y b son las constantes o parámetros del modelo de alometría. El significado matemático de la constante a corresponde al valor de Y cuando X^b es la unidad, o alternativamente, la razón de Y a X cuando $b = 1$. La interpretación biológica, sin embargo, es confusa, pero se sabe que depende de las diferencias entre Y y X . A la constante b se le denomina el coeficiente de alometría y representa la razón de las tasas relativas de crecimiento de Y y X . En forma de ecuación diferencial (Shea, 1985), se tiene que:

$$\frac{1}{Y} \frac{dY}{dt} = b \frac{1}{X} \frac{dX}{dt},$$

donde $Y^{-1}(dY/dt)$ es la tasa relativa de crecimiento de Y y $X^{-1}(dX/dt)$ es la tasa relativa de crecimiento de X . Si $b = 1$, las dos tasas son iguales y se dice que el crecimiento relativo de Y con respecto a X es de tipo isométrico (esto es, no hay cambio de la forma corporal), pero si $b \neq 1$, las tasas de crecimiento relativo son distintas y se dice que el crecimiento relativo de Y con respecto a X es de tipo alométrico (esto es, la forma corporal cambia con el incremento en X).

La ecuación de alometría fue ajustada para la relación entre el tamaño corporal ($X = SVL$) y cada una de las variables de la cabeza ($Y = LM, AC, ALC$) y el Peso (Y). Además, también se ajustó la ecuación de alometría para la relación entre las variables corporales de las ranas (X) y las variables de las presas (Y). El ajuste a la ecuación de alometría se hizo tomando logaritmos a cada lado de la ecuación de alometría, para obtener una ecuación de tipo lineal:

$$\log Y = \log a + b \log X,$$

la cual se ajusta por medio de regresión lineal por mínimos cuadrados ordinarios (Gould, 1966; Simpson, 1960; Lleonart et al., 2000). Para cada regresión se reporta el coeficiente de determinación (r^2) y el valor p resultante de la prueba de hipótesis de significancia de la regresión ($H_{nula} : b = 0$). Se calculan además los intervalos de confianza del coeficiente de alometría (b) con el cual se puede probar la hipótesis de isometría/alometría en el crecimiento relativo. Diagramas de dispersión fueron utilizados para mostrar las relaciones entre las variables regresoras pero no se incluyen en este artículo.

Se utilizó un análisis de componentes principales (ACP) para estudiar la morfometría de la cabeza de las ranas siguiendo la teoría y notación de Johnson y Wichern (2002). En este análisis se utilizan la SVL , el LM , el AC y la ALC . El peso no se incluye puesto que esta variable tiene muchos valores perdidos en la base de datos original. Antes de realizar el ACP, se removieron del análisis las observaciones con datos perdidos en cualquiera de las cuatro variables. El ACP se realizó a partir de la matriz de covarianzas de las variables anteriores transformadas con logaritmo como lo sugiere literatura al respecto (Bookstein et al., 1985). Además de la transformación con el logaritmo, antes se utiliza otra transformación descrita en (Bookstein et al., 1985) para remover el efecto del tamaño corporal sobre la forma de la cabeza.

Del ACP se reportan los valores propios estimados ($\hat{\lambda}_i$) y los vectores propios estimados ($\hat{\mathbf{e}}_i$) con $i = 1, 2, 3, 4$. Los “scores” estimados de cada componente principal están dados por:

$$\hat{y}_i = \sum_{j=1}^4 \hat{e}_{ij} x_j,$$

donde $i = j = 1, 2, 3, 4$, \hat{e}_{ij} es el j -ésimo coeficiente del i -ésimo vector propio y x_j es la j -ésima variable. Se obtuvieron los promedios por especie de rana de los “scores” de cada \hat{y}_i y fueron graficados. Al utilizar los promedios por especie, se reduce la nube de puntos en los diagramas de dispersión al tiempo que se muestra la posición “promedio” de cada especie en el espacio de los componentes principales graficados.

3 RESULTADOS

3.1 Morfometría de las especies de ranas

De la base de datos original, se eliminaron 11 individuos sin identificación clara y el único individuo de *Eleutherodactylus lemur* cuyos valores del *AC*, *LM*, *ALC* y peso están perdidos. Resultaron 385 individuos (de ranas) repartidos en cinco familias, ocho géneros y 20 especies diferentes (Tabla 1). La familia con mayor número de especies fue Leptodactylidae con 11 especies del género *Eleutherodactylus*, le siguen Centrolenidae con cuatro especies y el resto de familias con una o dos especies (Gutiérrez, 2005). Tres especies del género *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) fueron las más frecuentes en el estudio: *E. paisa* (81 ind, 21.0%), *E. factiosus* (78 ind, 20.2%) y *E. viejas* (76 ind, 19.7%) (ver Figura 2). *Centrolene gr. prosoblepon* (Centrolenidae) (con 37 ind, 9.6%) sigue en importancia numérica; el resto de especies presentan frecuencias menores a 21 individuos (5.4%) (ver Tabla 1, Figura 2).

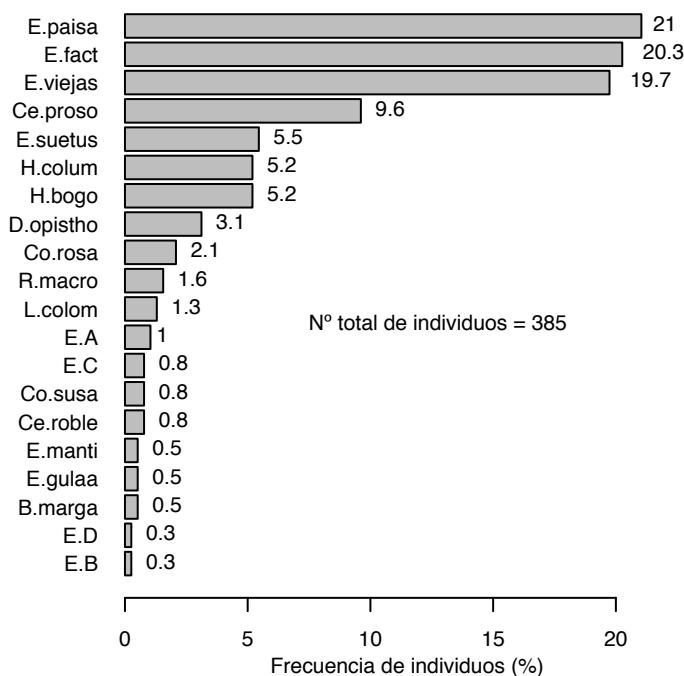


Figura 2: Distribución de abundancias por especie de rana colectada. Ver los códigos de las especies en la Tabla 1.

3.2 Descripción univariada de las dimensiones del cuerpo

En general, la longitud rostro–cloaca (*SVL*, indicativa del tamaño corporal) presentó una distribución con asimetría positiva (sesgo, $g_1 = 2.08$) y alejada de la normalidad (Prueba de Shapiro–Wilk, $W = 0.8364$, valor $p < 0.0001$, $n = 377$ ind.), varió entre 10.3 y 66.5 mm con un promedio general de 20.6 mm ($DE = 7.79$ mm, $n = 377$ ind.). De las tres dimensiones de la cabeza, la altura de la cabeza (*ALC*) tiene los valores más bajos con un rango entre 1.3 y 11.3 mm ($\bar{x} = 3.0$ mm;

Tabla 1: Especies de ranas colectadas por Gutiérrez (2005)

Familia/Especies	Código especie	Número de individuos		
		Total	Con presa	Sin presa
Bufonidae				
<i>Bufo gr.margaritifer</i>	B.marga	2	2	0
<i>Rhamphophryne macrorhina</i>	R.macro	6	5	1
Centrolenidae				
<i>Centrolene gr.prosoblepon</i>	Ce.proso	37	16	21
<i>Centrolene robledoi</i>	Ce.roble	3	3	0
<i>Cochranella rosada</i>	Co.rosa	8	2	6
<i>Cochranella susatamai</i>	Co.susa	3	3	0
Dendrobatidae				
<i>Dendrobates opisthomelas</i>	D.opistho	12	11	1
Hylidae				
<i>Hyla gr.bogotensis</i>	H.bogo	20	1	19
<i>Hyla gr.columbiana</i>	H.colum	20	8	12
Leptodactylidae				
<i>Eleutherodactylus A</i>	E.A	4	4	0
<i>Eleutherodactylus B</i>	E.B	1	1	0
<i>Eleutherodactylus C</i>	E.C	3	2	1
<i>Eleutherodactylus D</i>	E.D	1	1	0
<i>Eleutherodactylus factiosus</i>	E факт	78	67	11
<i>Eleutherodactylus gulaamarilla</i>	E.gulaa	2	0	2
<i>Eleutherodactylus mantipus</i>	E.manti	2	2	0
<i>Eleutherodactylus paisa</i>	E.paisa	81	66	15
<i>Eleutherodactylus suetus</i>	E.suetus	21	20	1
<i>Eleutherodactylus viejas</i>	E.viejas	76	63	13
<i>Leptodactylus colombiensis</i>	L.colom	5	3	2
TOTAL		385	280	105

$DE = 1.18$ mm; $g_1 = 2.65$, $n = 321$ ind.); el largo de la mandíbula (LM) y el ancho de la cabeza (AC) mostraron rangos similares de variación: de 3.34 a 20.90 mm ($\bar{x} = 7.7$ mm; $DE = 2.39$ mm; $g_1 = 2.02$; $n = 321$ ind.) y de 3.84 a 22.70 mm ($\bar{x} = 7.6$ mm; $DE = 2.50$ mm; $g_1 = 2.15$; $n = 321$ ind.) respectivamente.

El peso fue la variable con mayor número de datos perdidos (168 en total) y mostró una distribución marcadamente asimétrica (sesgo, $g_1 = 9.69$) con un rango de 0.13 a 22.3 g, con muchos individuos pesando muy bajo y algunos pocos con pesos bastante altos; el peso promedio general fue de 0.90 g ($DE = 1.69$ g, $n = 223$ ind.). La Figura 3 presenta una descripción general de la distribución de cada variable en cada especie de rana. Se observa una alta heterogeneidad en la variación de estas variables entre las especies. Las dos especies con individuos más grandes y más pesados fueron *L. colombiensis* y *R. macrorhina*. *L. colombiensis* mostró pesos bastante atípicos (entre 7.8 y 22.3 g, que no se alcanzan a mostrar en la Figura 3). La Figura 3 pone en evidencia que ciertas especies no necesariamente del mismo género o familia, tienen rangos similares de variación en todas las variables, mientras que otras especies del mismo Género como los dos hylidos, tienen una diferencia marcada en el tamaño corporal.

3.3 Descripción multivariada de las dimensiones del cuerpo

Como una primera aproximación al estudio de la forma de las especies encontradas, la relación de alometría $\log Y = \log a + b \log X$ fue ajustada, mediante mínimos cuadrados, para las tres dimensiones de la cabeza y para el Peso, con el *SVL* como la variable independiente. Esto fue hecho para la muestra con todas las especies (Figura 4A). El *LM* y la *AC* presentaron un ajuste aceptable (coeficiente de determinación, $r^2 = 0.76$). Algunas observaciones extremas por encima de la línea de regresión pertenecen a ejemplares de *R. macrorhina* y *E. factiosus*, a pesar de esto, los gráficos de residuales sugieren homogeneidad de varianzas y normalidad en ambas variables; estos gráficos no se presentan. El IC del 95% para la pendiente de la recta (b) del $\log LM$ fue [0.74, 0.83], mientras que para el $\log AC$ fue de [0.82, 0.90] indicando con esto que ambas variables presentan un crecimiento general de tipo alométrico negativo ($b < 1$), es decir que las tasas de crecimiento relativo comunes del *LM* y de la *AC* son más altas que las del *SVL*, de modo que en general, individuos de ranas más grandes (con mayor *SVL*) tienden a tener cabezas más anchas y con una mandíbula más larga respecto a su tamaño general que los individuos más pequeños.

Por otra parte, la *ALC*, resultó con una variación mucho más alta que las otras dos variables de la cabeza. El $\log SVL$ solo explica un $r^2 = 0.21$ de la variación mostrada por el *ALC* (Figura 4A) aunque la regresión resultó significativa. El IC del 95% para la pendiente fue [0.40, 0.62] lo cual sugiere de nuevo un crecimiento relativo común de tipo alométrico negativo. La Figura 4B muestra la posición “promedio” de cada especie en el mismo espacio bivariado de la Figura 4A. Se observa para cada variable, que los promedios (de cada especie) se ubican sobre una trayectoria común de crecimiento; esto ha sido llamado “escalamiento ontogenético” (Shea, 1985). De esta forma, se puede identificar que *D. ophitomelas* es la especie más pequeña y con una cabeza más pequeña, mientras que *H. bogotensis* y *R. macrorhina* son las especies más grandes y con una cabeza más grande.

El peso presentó un buen ajuste a la ecuación de alometría (valor $p < 0.001$, $r^2 = 0.83$, Figura 5A)

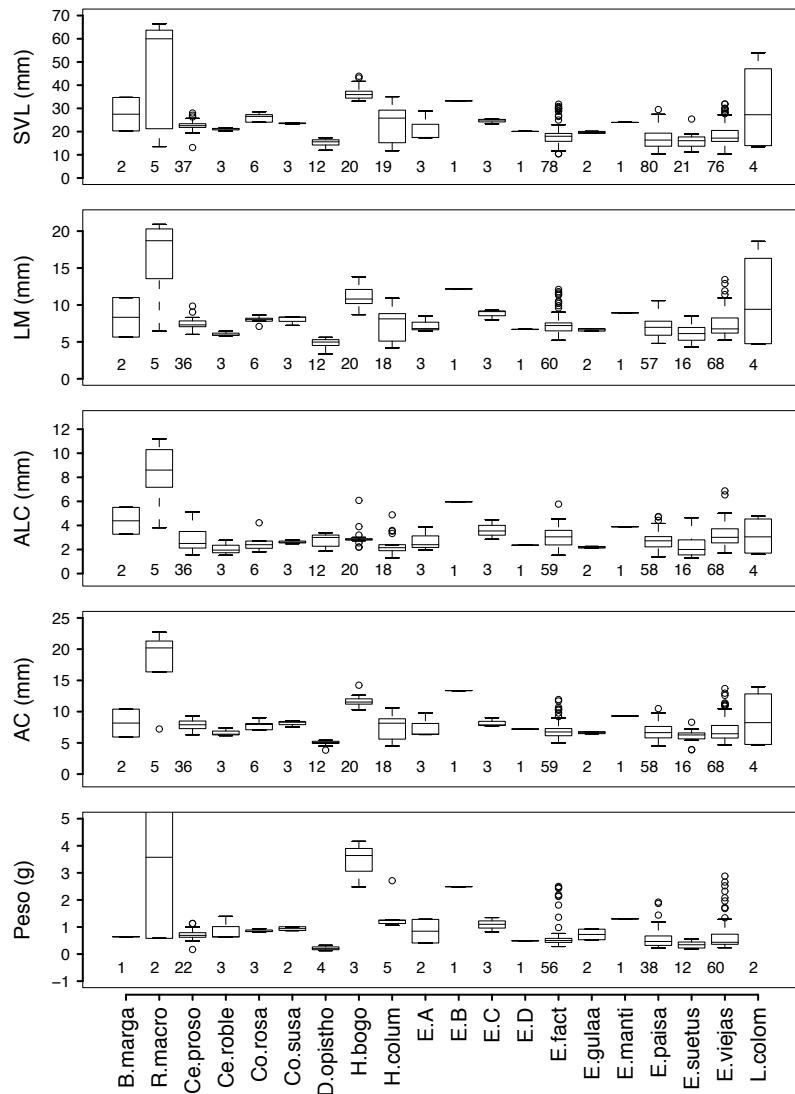


Figura 3: Descripción univariada de las variables morfométricas para cada especie de rana a través de Boxplots. Los números indican los valores disponibles para cada especie y variable. Ver los códigos de las especies en la Tabla 1.

y los gráficos de residuales justifican las condiciones de homocedasticidad y normalidad en los residuales. Cuando se compara el crecimiento de una variable tridimensional (como el peso) contra una variable unidimensional (como el *SVL*) se espera un crecimiento isométrico con un coeficiente de regresión de $b = 3$. El IC95% para este coeficiente en la regresión de la Figura 5 fue de [2.55, 2.89]. Así, el peso tiene un crecimiento alométrico negativo ($b < 3$). La Figura 5B muestra los pesos promedios por especie; de nuevo se nota que las especies se ubican sobre una trayectoria relativamente común, con excepción de *L. columbiensis* cuyo peso promedio (de dos únicos individuos capturados) es bastante alto.

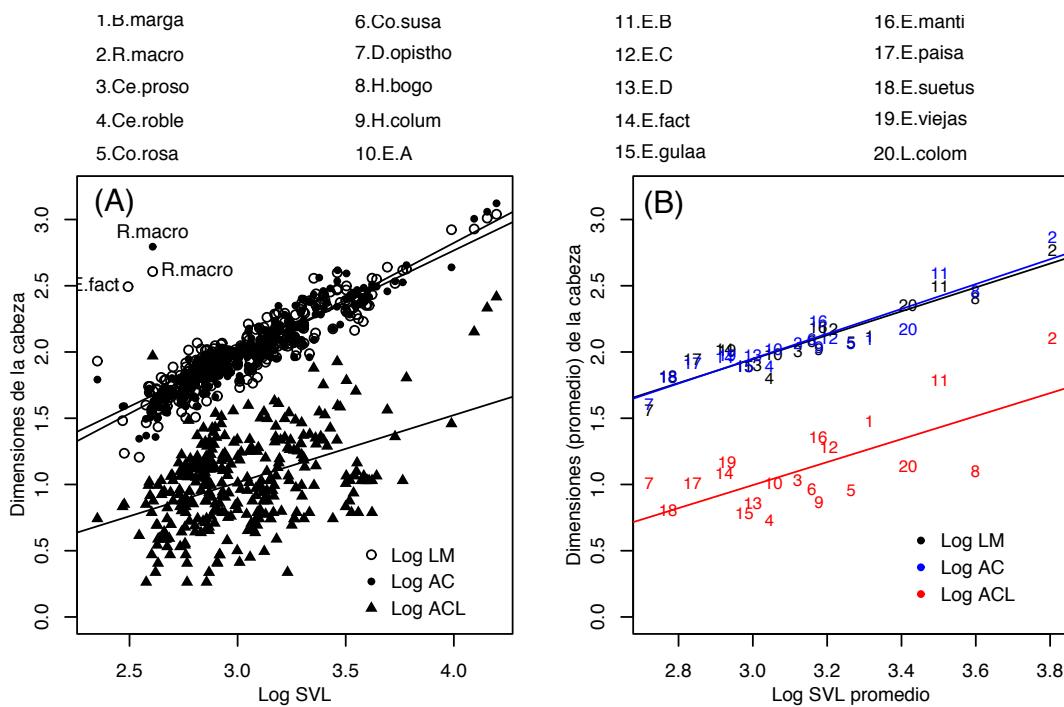


Figura 4: (A) Relación entre el *SVL* y las tres dimensiones de la cabeza para 321 ejemplares de ranas. Se indica la especie de algunos puntos relativamente alejados. Las líneas fueron ajustadas por regresión lineal. Las tres regresiones resultaron altamente significativas (valor $p < 0.001$). Los coeficientes de determinación son: $\log LM : r^2 = 0.7632$; $\log AC : r^2 = 0.8390$ y $\log ALC : r^2 = 0.2076$. (B) Igual que (A) pero con los promedios por especie de cada variable. Son 20 especies en total: $\log LM : r^2 = 0.8638$; $\log AC : r^2 = 0.8662$ y $\log ALC : r^2 = 0.4972$.

En el desarrollo teórico de la morfometría y la alometría, se ha reconocido que el tamaño corporal debe ser considerado como una fuente contingente de variabilidad dado su eminente asociación con el crecimiento individual y el objetivo con frecuencia se enfoca en la forma que debe estar “libre” del tamaño corporal (Gould, 1966; Bookstein et al., 1985; Somers, 1986; Lleonart et al., 2000). Este estudio es un ejemplo de esto, puesto que el análisis anterior muestra una estrecha relación alométrica de las dimensiones de la cabeza con el tamaño corporal y se desea comparar la forma de la cabeza pero intentando aislar el tamaño corporal de dicha comparación. Se realizó un análisis

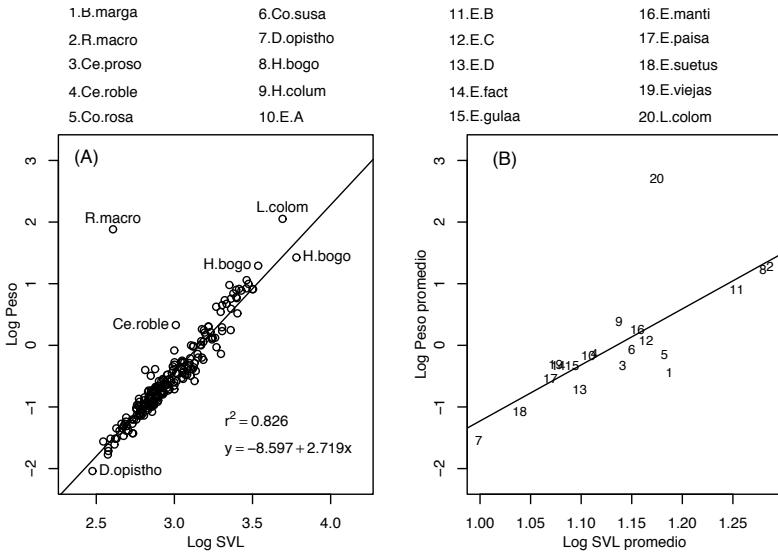


Figura 5: (A) Relación entre el *SVL* y el peso para 219 ejemplares de ranas. Se indica la especie de algunos puntos relativamente alejados. La línea fue ajustada por regresión lineal que resultó altamente significativa (valor $p < 0.001$). (B) Igual que (A) pero con los promedios por especie de cada variable. Son 20 especies en total.

de componentes principales (ACP) incluyendo el *SVL* y las tres dimensiones de la cabeza con las mediciones de 320 individuos que incluyen las 20 especies estudiadas. Para el ACP, las variables fueron transformadas con logaritmo natural y el análisis fue realizado a partir de la matriz de covarianzas como lo sugiere la literatura. Como resultado se obtiene una primera componente principal (PC1) que explica el 78.7% de la variación total y cuyo vector propio (normalizado) está dado por:

$$\hat{\mathbf{e}}'_1 = \begin{bmatrix} -0.514 & -0.487 & -0.514 & -0.483 \end{bmatrix}^T, \quad \begin{matrix} SVL & LM & AC & ALC \end{matrix}$$

el cual da una ponderación similar a las cuatro variables y además tienen el mismo signo. Con esto se concluye que la PC1 representa un tamaño corporal general que incluye no sólo el tamaño (el *SVL* en este caso) sino también la forma de la cabeza. Jolicoeur (1963), propuso una generalización multivariada de la alometría bivariada, establece que el vector propio de la primera componente puede ser interpretado como un índice del tamaño corporal en una muestra multivariada si los coeficientes tienen el mismo signo y son relativamente similares; no obstante, ha sido aceptado que el primer componente también incluye explicación de la forma (Mosimann, 1970; Shea, 1985; Somers, 1986; Lleonart et al., 2000). Al ordenar los promedios de las especies de cada variable de acuerdo al orden ascendente de la PC1, se observa que efectivamente la PC1 intenta ordenar no sólo el *SVL*, sino también las otras tres variables de la cabeza, con esto se concluye que la PC1 efectivamente actúa como un índice del tamaño corporal y forma de la cabeza; en este sentido su utilidad para comparar la forma de la cabeza se reduce. Resultados similares son reportados por Shea (1985).

Se han propuesto varias técnicas para remover el efecto del tamaño en una muestra morfométrica

multivariada (Bookstein et al., 1985; Somers, 1986; Lleonart et al., 2000). En este trabajo se emplea el método propuesto por Lleonart et al. (2000) que emplea la fórmula de alometría y es relativamente simple. El primer componente principal (PC1) explica un 47.5% de la variación total y de acuerdo a los coeficientes de dicho componente (es decir, el primer vector propio $\hat{\mathbf{e}}_1$), la PC1 representa un índice de la altura de la cabeza. La correlación de este componente con el *ALC* es bastante alta ($r_{\hat{y}_3, x_4} = 0.99$).

El segundo componente principal (PC2) explica un 43.5% de la variación total y de acuerdo a $\hat{\mathbf{e}}_2$, es índice únicamente del tamaño corporal (*SVL*) sin inclusión de la forma de la cabeza. Los dos primeros componentes explican, en conjunto, un 91% de la variación total. El tercer componente (PC3), a pesar de que solo ayuda a explicar un 7% de la variación total, parece actuar como un índice del largo de la mandíbula (*LM*) y del ancho de la cabeza (*AC*); la correlación de tales variables con el tercer componente es relativamente buena, y los promedios de estas dos variables por especie se tienden a ordenar (inversamente) con la PC3, aunque no de una manera tan clara como lo hace la PC1 para la *ALC*. Este análisis, produce entonces dos componentes (PC1 y PC3) que actúan como índices de forma de la cabeza sin efecto alguno del tamaño corporal (*SVL*); el efecto del tamaño corporal queda aislado o separado completamente en la PC2.

En la Figura 6 se muestran los gráficos bivariados de las tres primeras componentes principales utilizando los promedios por especie. Estos gráficos revelan diferencias y similitudes entre las familias, géneros y especies de ranas de La Forzosa. Se observa que, en promedio, el bufónido *R. macrorhina*, además de ser la especie más grande, presenta la cabeza más alta, con una mandíbula más larga y una cabeza más ancha. El promedio de *B. margaritifer*, también bufónido, se haya alejado de *R. macrorhina*, con altura de la cabeza media pero una mandíbula muy corta y una cabeza muy estrecha; nótese que *Dendrobates ophistomelas* y *B. margaritifer* a pesar de tener tamaños corporales muy distintos, su cabeza tiene una forma similar. Los cuatro centrolénidos se encuentran relativamente juntos en el espacio morfométrico; *Centrolene robledo* presenta la mandíbula más corta y la cabeza más angosta de los cuatro centrolénidos y además, presenta la cabeza más baja de todas las especies evaluadas. Los dos hylidos, a pesar de tener tamaños corporales bastante diferentes, están muy juntos en el gráfico C de la Figura 6 de modo que su forma de la cabeza es muy similar.

Las especies del género *Eleutherodactylus* se encuentran repartidas en todo el espacio morfométrico y mezcladas con las otras especies. Se debe resaltar a *Eleutherodactylus* B (la especie número 11 en la Figura 6, un solo individuo), cuya ubicación sugiere una especie grande con una cabeza alta y ancha y con una mandíbula larga. Este individuo de *Eleutherodactylus* B se encuentra bastante alejado del resto de Leptodactylidos, los cuales tienden a ubicarse hacia el centro de los ejes coordinados en una progresión de especies con cabezas relativamente bajas a especies con cabezas más altas, pero con poca variación del largo de la mandíbula y el ancho de la cabeza. *E. factiosus*, *E. paisa* y *E. viejas* tienen tamaños corporales y cabezas de forma muy similar dado su cercanía en las gráficas de la Figura 6.

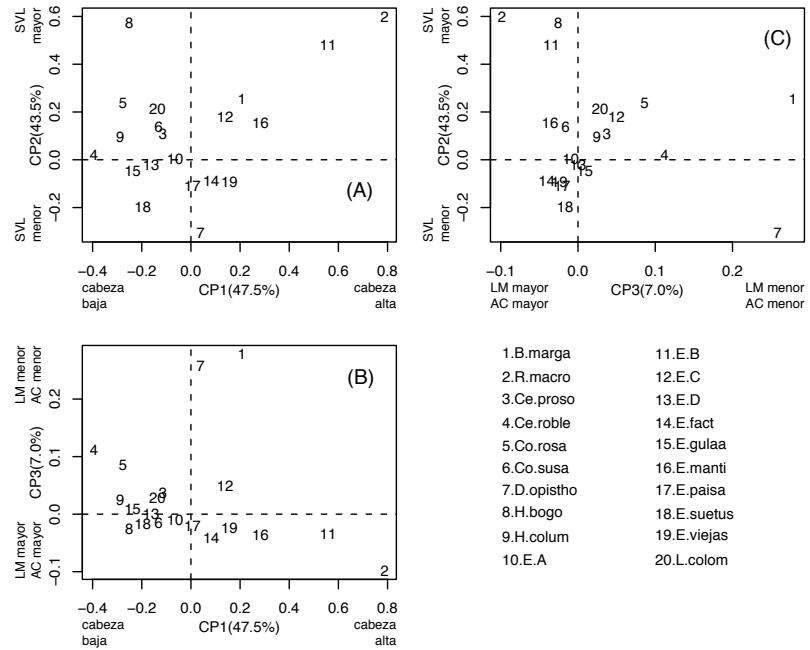


Figura 6: (A) La primera componente principal (PC1) contra la segunda (PC2); (B) La PC1 contra la tercera componente (PC3) y (C) la PC3 contra la PC2. Se explican en el texto.

3.4 Descripción general del contenido estomacal

De un total de 753 registros de ítems de presa, un 13.9% de los registros corresponden a estómagos vacíos (esto equivale a los 105 individuos sin presa de la Tabla 1). El resto, 86.1% (648 registros), representan algún ítem de presa. Un 28.0% (211) no se pudo asignar a ninguna categoría taxonómica, y fueron etiquetados como “n.n.”, mientras que al resto (437) de los registros de presa, se les pudo determinar al menos el Phylum. A excepción de sólo cinco registros que corresponden al Phylum Mollusca (moluscos), todos los ítems de presa fueron artrópodos. No se encontró en la dieta ningún vertebrado.

Dentro de los artrópodos se reconocieron cinco clases, de las cuales los Milpies (Diplopoda), los Ciempies (Chilopoda) y los crustáceos (solo del orden Isopoda) fueron las que tuvieron menor presencia en la dieta. Por otro lado, los arácnidos y los insectos tuvieron la mayor presencia. Se reconocieron 59 familias de invertebrados. Dentro de los artrópodos no insectos, se identificó una familia de escorpión (Buthidae), ocho familias de arañas (de las cuales Salticidae fue la más abundante) y dos órdenes de ácaros (Astigmata y Prostigmata). Dentro de los insectos se reconocieron 48 familias, de las cuales Formicidae (hormigas) tienen la mayor presencia en la base de datos.

3.5 Relaciones de tamaño y forma entre el predador y la presa

La relación entre el tamaño (*SVL*) de las ranas y el volumen de las presas resultó significativa, aunque con una variación alta no explicada (Figura 7A, $r^2 = 0.328$, valor $p < 0.0001$). Esto indica que ranas más grandes consumen un mayor volumen. La pendiente de la recta ajustada por

regresión tiene un IC del 95% de [2.53, 3.57], que incluye el valor de 3, de modo que el volumen medio de presas se incrementa de forma isométrica en relación con el tamaño corporal entre las especies de ranas.

La Figura 7B grafica el mismo espacio de la Figura 7A pero con los promedios por especie. Se observa que *E. factiosus*, *E. paisa*, *E. suetus* y *E. viejas* consumen volúmenes similares y bastante grandes en relación con su tamaño corporal, mientras que otras especies como *D. ophistomelas*, las dos especies de *Cochranella* y las dos especies de *Hyla* consumen volúmenes relativamente bajos en relación con su tamaño corporal. El volumen medio de presa muestra un incremento alométrico positivo con el peso de los ejemplares de ranas (Figura 7C) dado que el IC del 95% para la pendiente de la recta fue de [1.06, 1.64] y no incluye el 1 (valor teórico para un incremento isométrico).

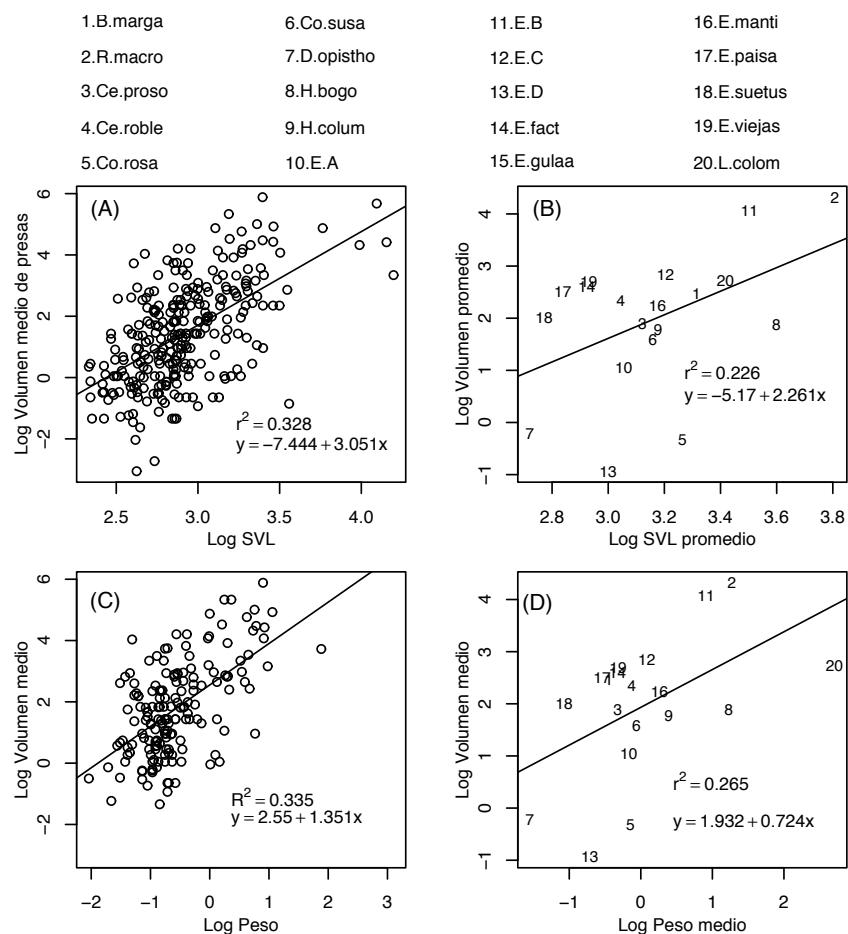


Figura 7: (A) Variación del volumen medio de presa en relación con el SVL para 277 ejemplares de ranas con alguna presa en el estómago. (B) Igual que A pero con los valores medios por especie. (C) Variación del volumen medio de presa en relación con el peso de 169 ejemplares de ranas con alguna presa en el estómago. (D) Igual que C pero con los valores medios por especie.

Las variables de la cabeza de las ranas tienen una relación significativa con todas las variables de las presas (esto es, el ancho, el largo, el volumen y la frecuencia de presas) tomado el promedio y el

máximo de las mismas por individuo, con excepción de la altura de la cabeza cuya regresión contra la frecuencia de presas no resultó significativa. Esto en parte es consecuencia de que las variables de la cabeza están estrechamente asociadas con el incremento en el tamaño corporal (*SVL*) como se observa en la Figura 4.

Un modo de examinar la influencia de la forma de la cabeza sin incluir el efecto del tamaño corporal sobre las variables de presa tales como el volumen medio de presa y la frecuencia media de presas, es considerando las componentes principales PC1 y PC3 que representan un índice de la altura de la cabeza (PC1) y del largo de la mandíbula y ancho de la cabeza (PC2). Así, se graficó la PC1 y el PC3 contra estas dos variables de presa (Figura 8). Los diagramas de dispersión y los coeficientes de determinación sugieren una relación muy baja de tales componentes principales y estas dos variables de presa, sin embargo, las regresiones resultaron significativas. La regresión de la PC1(*x*) contra el log volumen medio de presa resultó significativa (Figura 8A, $b = -1.08$, valor $p < 0.001$, $r^2 = 0.047$), mientras que contra el log frecuencia media de presa no se encontró significativa (Figura 8B, $b = -0.07$, valor $p = 0.407$, $r^2 = 0.003$). Por otra parte, la regresión del PC3 contra el log volumen medio de presa resultó significativa (Figura 8C, $b = 2.17$, valor $p = 0.007$, $r^2 = 0.031$), así como también la regresión contra el log frecuencia media de presa (Figura 8D, $b = -0.99$, valor $p < 0.0001$, $r^2 = 0.098$).

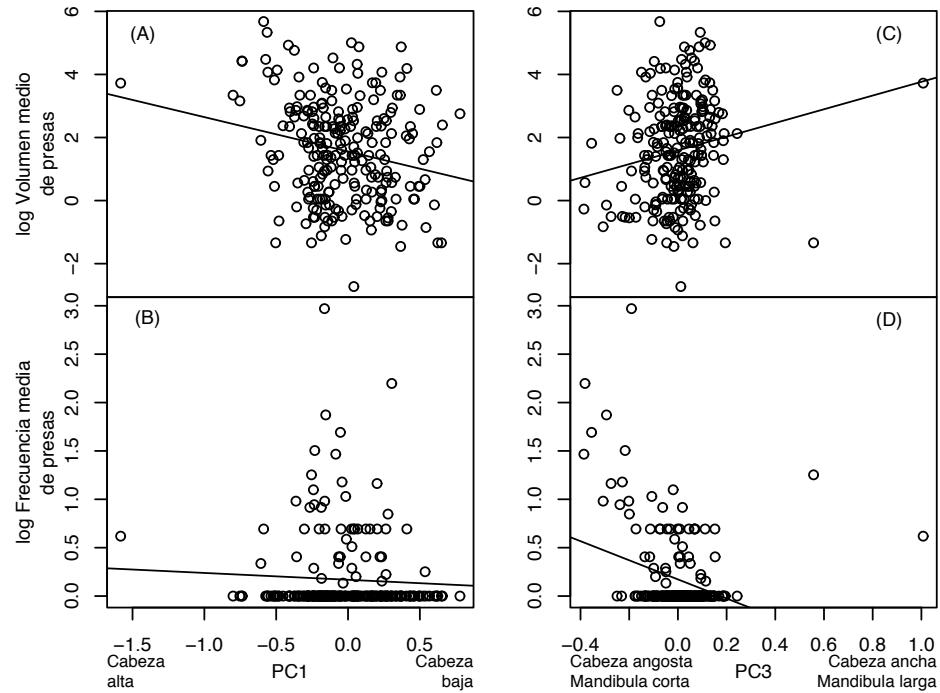


Figura 8: Variación del volumen medio de presa (A y C) y de la frecuencia media de presa (B y D) en relación con la primera componente principal (PC1) y la tercera componente principal (PC3) respectivamente, para 230 ejemplares de ranas con alguna presa en el estómago.

4 CONCLUSIONES

En general, se espera que exista una relación más o menos estrecha entre algún par de dimensiones corporales por las características intrínsecas del crecimiento corporal (Simpson, 1960). Las especies de ranas de la reserva La Forzosa no son la excepción dada la alta correlación observada entre el tamaño corporal y las dimensiones de la cabeza, principalmente con el ancho de la cabeza y largo de la mandíbula. La altura de la cabeza presentó la mayor variabilidad entre las especies de modo que su correlación con el tamaño corporal fue mucho más baja. En otros estudios como el de Parmelee (1999), se encontró el largo de la mandíbula como la dimensión más variable, pero aún con una alta correlación con el *SVL*. Estas diferencias no son inesperadas dado que Parmelee (1999) estudió especies diferentes, con un tamaño de muestra mucho mayor y con un rango de tamaños mucho más amplio. En particular, se debe resaltar la variación similar del largo de la mandíbula y el ancho de la cabeza. Esta variación también resultó similar entre las especies estudiadas por Parmelee (1999).

El análisis de componentes principales (ACP) se ha utilizado desde los 60s (Jolicoeur, 1963) para describir muestras multivariadas de datos morfométricos. Se espera que grupos de individuos similares en tamaño/forma queden relativamente juntos en el espacio ortogonal de un par de componentes principales, aunque la discriminación de grupos tiene, inevitablemente, un componente subjetivo (Bookstein et al., 1985). El ACP en este estudio, ayudó a evidenciar ciertas diferencias en la forma de la cabeza entre especies tanto del mismo género como de géneros y familias distintas.

El supuesto básico es que predadores grandes toman presas grandes y predadores pequeños toman presas pequeñas (Hespenheidae, 1973). Esta relación fue demostrada para las ranas de La Forzosa al encontrar una relación significativa y positiva entre el tamaño de las ranas y el volumen medio de presas y entre el peso de las ranas y el mismo volumen medio de presas. No obstante tales relaciones fueron débiles (i.e., valores bajos del coeficiente de determinación) debido a la alta variación de las dimensiones de las presas consumidas. Parmelee (1999) también observó esta alta variación y bajos coeficientes de determinación. Las ranas pequeñas (y los estados juveniles de todas las ranas) están limitados a presas pequeñas, mientras es claro que muchas ranas grandes consumen tanto presas grandes como presas pequeñas; esto causa que el tamaño máximo y medio de presas consumido se incremente con el tamaño de la rana, más que con el tamaño mínimo (Parmelee, 1999). Esto explica en parte la significancia de las regresiones comentadas anteriormente. Se espera también que la forma de la cabeza afecte alguna(s) de las dimensiones de la presa. Por ejemplo, una mandíbula más larga y una cabeza más ancha contribuyen para producir una mayor abertura en la boca (Emerson, 1985), lo cual puede ser necesario para consumir presas relativamente más grandes.

Por otro lado, una mandíbula corta y una cabeza ancha facilita un ciclo alimenticio más rápido y esto puede ser ventajoso para animales que consumen cantidades grandes de presas relativamente pobres en calidad como las hormigas (Parmelee, 1999). En este trabajo, se encontró una relación significativa de las variables de la cabeza con las variables de las presas. Se observa que: (1) existe un r^2 levemente mayor para los valores medios que para los valores máximos del largo y ancho de la presas; (2) que las relaciones para el largo de la mandíbula y el ancho de la cabeza se comportaron muy similar, debido a que tales variables están muy correlacionadas, mientras que la altura de la cabeza presenta una relación más débil con las variables de la presa (esto también fue observado por Parmelee (1999)), y (3) que la frecuencia media de presas disminuye con el incremento en el

largo de la mandíbula y en el ancho de la cabeza. Esto revela que ranas con mandíbulas más largas y cabezas más anchas, tienden a consumir un menor número de presas, posiblemente porque consumen pocas presas con una importancia volumétrica más alta, puesto que en general, estas mismas ranas tienden a consumir volúmenes mayores. Sin embargo, esto es solo una tendencia muy general, ya que fácilmente se encuentran casos donde parece no cumplirse esto. Por ejemplo, tres especies de *Eleutherodactylus*: *E. factiosus*, *E. paisa* y *E. viejas*, que tienen la forma de la cabeza muy similar (mandíbulas largas y cabezas anchas) consumen hormigas principalmente en la dieta. De hecho, las hormigas son un componente importante en la dieta de varias de las especies pero hacen un volumen relativamente bajo.

Uno de los objetivos del ACP era el de conseguir nuevas variables que estuvieran libres del efecto del tamaño corporal. Las conclusiones extraídas arriba se hicieron con las variables originales de la cabeza de las ranas, las cuales tienen incluido el efecto del tamaño corporal. Teóricamente, las CPs 1 y 3 son índices de la altura de la cabeza, el largo de la mandíbula y el ancho de la cabeza, sin embargo, mostraron una relación demasiado débil con el volumen medio de presas y con la frecuencia media de presas. De nuevo, esta débil relación también fue encontrada por Parmelee (1999).

Este estudio reporta un análisis exploratorio de la morfometría de las ranas de La Forzosa y algunas de sus posibles relaciones con las dimensiones de sus presas. Un análisis más detallado de los mismos datos puede incluir una análisis por grupos similares como de la misma especie, de géneros distintos y de familias distintas.

AGRADECIMIENTOS

Al profesor de la Universidad de Caldas, Paul David Alfonso Gutiérrez Cárdenas, quien amablemente facilitó los datos para realizar los análisis. A la Escuela de Estadística de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia-Sede Medellín.

Referencias

- Álvarez, M. D. (2002), Illicit crops and bird conservation priorities in Colombia. *Conservation Biology*. 16: 1086–1096.
- Bookstein, F. L., Chernoff, B., Elder, R. L., Humphries, J. M., Smith, G. R. & Trauss, R. E. (1985), *Morphometrics in Evolutionary Biology. The Geometry of Size and Shape Change, with Examples from Fishes*. Special Publication 15, 277 págs. Philadelphia: The Academy of Natural Sciences.
- Díaz, L. G. (2002), *Estadística multivariada: inferencia y métodos*, Publicación Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. 529 págs.
- Emerson, S. B. (1985), Skull shape in frogs. Correlations with diet. *Herpetologica* 41: 177–188.
- Gould, S. J. (1966), Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews* 41: 587–640.

- Gutiérrez, P. D. (2005), Diversidad y segregación de nichos en anfibios de montaña en la reserva La Forzosa (Anorí, Antioquia). Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín.
- Hespenheide, H. A. (1973), Ecological inferences from morphological data. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 213–229
- Johnson, R. A. & Wichern, D. W. (2002), *Applied Multivariate Statistical Analysis*. 5ed. Prentice Hall, Inc. USA. 767 pág.
- Jolicoeur, P. (1963), The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics* 19: 497–499.
- Lleonart, J., Salat, J. & Gabriel, J. T. (2000), Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *J. theor. Biol.* 205: 85–93.
- Mosimann, J. E. (1970), Size allometry: Size and shape variables with characterizations of the lognormal generalized Gamma distributions. *Journal of the American Statistical Association* 36(330): 930–945
- Parmelee, J. R. (1999), Trophic ecology of a tropical anuran assemblage. *Scientific Papers, Natural History Museum The University of Kansas* 11: 1–59
- R Development Core Team (2005), R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. Disponible en la URL <http://www.R-project.org>.
- Shea, B. T. (1985), Bivariate and multivariate growth allometry: statistical and biological considerations. *J. Zool. Lond.* (A) 206: 367–390
- Simpson, G. G., Roe, A. & Lewontin, R. C. (1960), Quantitative zoology. Harcourt, Brace & World, Inc. USA. 440 pág.
- Somers, K. M. (1986), Multivariate allometry and removal size with principal components analysis. *Systematic Zoology* 35(3): 359–368
- Sundberg, P. (1989), Shape and Size-Constrained Principal Components Analysis. *Systematic Zoology* 38(2): 166–168.