

Efecto de la deshidratación corporal en individuos de *Pristimanstis bogotensis* sobre su desempeño locomotor y diferencias de pérdida y ganancia de agua en diferentes microhábitats en el páramo del PNN Chingaza

Autor

Natalia Pareja Henao

Directores

Jose Nicolas Urbina Cardona

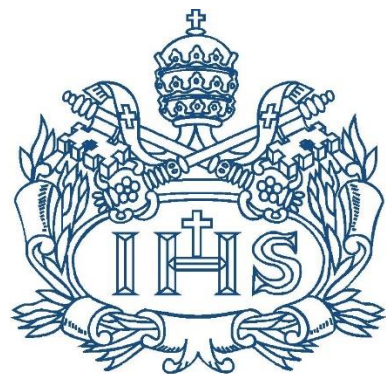
Liliana Patricia Saboyá Acosta

Programa académico

Biología

2022

Pontificia Universidad Javeriana



Pontificia Universidad
JAVERIANA
Bogotá

Pregunta de investigación

¿Como varía el desempeño locomotor y las presiones de deshidratación en individuos de *Pristimantis bogotensis* que se distribuyen en diferentes microhábitats en el páramo del PNN Chingaza?

Objetivo general

Evaluar el efecto de la deshidratación corporal en individuos de *Pristimantis bogotensis* sobre su desempeño locomotor y las diferencias de pérdida/ganancia de agua en diferentes microhábitats con el fin de evidenciar los posibles efectos de cambios ambientales sobre la especie en el PNN Chingaza.

Hipótesis

Los individuos de mayor tamaño corporal se verán menos afectados por la pérdida de agua en microhábitats expuestos y con baja estructura vegetal que presenten mayor fluctuación hídrica y baja retención de agua en el sustrato, debido a que los anuros utilizarán todos los microhábitats disponibles. En contraste, los individuos con menor tamaño corporal tendrán una mayor pérdida de agua viéndose más afectados por microhábitats con poca retención de agua, por lo que tenderán a ocupar microhábitats con alta disponibilidad hídrica como el musgo. Por otra parte, se espera que la pérdida de agua reduzca la locomoción de los individuos y que este patrón varíe en función del tamaño corporal del anuro.

Objetivo específico 1

Evaluar los cambios en la pérdida y ganancia de agua entre modelos de agar de diferentes tamaños corporales ubicados en microhábitats con diferentes grados de exposición, cobertura y estructura vegetal.

Hipótesis

Los microhábitats expuestos, y con baja estructura vegetal (ej. suelo desnudo o pasto), presentan poca retención de agua, por lo que los modelos de agar de mayor tamaño corporal no registrarán pérdidas de agua significativas, tanto en modelos ubicados en sitios expuestos como en la parte interna de estos microhábitats. En contraste, los microhábitats con mayor estructura vegetal (ej. puya o frailejón) que presentan alta retención de agua, generarán que los modelos de agar no ganen grandes cantidades de agua (tanto los expuestos como los internos). Por otro lado, los modelos de agar de menor tamaño presentarán pérdidas y ganancias significativas de agua en microhábitats con poca retención o alta retención de agua, respectivamente, viéndose una mayor variación de masa en los modelos expuestos que en los internos.

Objetivo específico 2

Determinar el efecto de la deshidratación corporal sobre el desempeño locomotor de individuos de *Pristimantis bogotensis* con diferente tamaño corporal.

Hipótesis

A mayor porcentaje de deshidratación en individuos de gran tamaño corporal de *P. bogotensis*, habrá menor número de saltos y más caminatas al compararlos con individuos pequeños.

RESUMEN

Los anfibios son organismos ectotermos que presentan pérdidas de agua en su cuerpo dependiendo del microhábitat en el que se distribuyan. El páramo presenta condiciones climáticas extremas que contribuyen, junto con las coberturas vegetales, a la heterogeneidad climática de los microhábitats, generando ambientes con diferente grado de estrés hídrico para los anuros. En el presente trabajo se evaluó el efecto de la deshidratación corporal en individuos de *Pristimantis bogotensis* sobre su desempeño locomotor y los cambios en pérdida/ganancia de agua en diferentes microhábitats. Para evaluar pérdidas/ganancias de agua, se distribuyeron 168 modelos de agar (grandes y pequeños) en 7 microhábitats, en la zona más expuesta e interna de estos, registrando la masa de cada modelo durante 24 horas en 4 intervalos de tiempo y se repitió el experimento al día siguiente en los mismos microhábitats. Para evaluar el desempeño locomotor, se capturaron 16 anuros, a los que se les evaluó la distancia de los saltos al 100%, 95%, 90% y 85% de hidratación. Los microhábitats más estresantes a nivel hídrico fueron la puya (solo para tamaños grandes), frailejón, arbusto, pasto y musgo, por su parte, los que pueden ser refugios son puya (solo para tamaños pequeños), necromasa y suelo. Al evaluar el desempeño locomotor, no se obtuvo un patrón claro que evidenciara cual puede ser el comportamiento de los individuos grandes y pequeños frente a la deshidratación. Lo anterior resalta la necesidad de evaluar las adaptaciones fisiológicas y el movimiento entre microhábitats de la especie, así como contar con un protocolo estándar para la evaluación del desempeño locomotor de los anuros *in situ* que permita reducir los posibles sesgos en la toma de los datos.

PALABRAS CLAVE: Locomoción, Desecación, Hábitat, Alta montaña, Anfibios, Balance hídrico

INTRODUCCIÓN

Los anfibios son un linaje de vertebrados ectotermos altamente sensibles a la temperatura y humedad relativa ambiental y que son dependientes de la disponibilidad de agua en sus microhábitats (Navas, 1996a; Navas, 1996b; Navas, 1996c; Navas, 1999; Duarte et al., 2012). La mayoría de estos organismos, pierden agua por la piel al mismo ritmo que una superficie de agua libre (Amey & Grigg, 1995). Sin embargo, la pérdida de agua por evaporación cutánea varía según el hábitat y la resiliencia de la piel a la desecación (Zegada-herbas et al., 2021; Titon et al., 2010). Esta pérdida de agua es afectada por la humedad ambiental, la temperatura ambiental y la velocidad del viento (Bradford, 1984; Navas, 1996a; Navas, 1996b; Navas, 1999), factores que también van a influir en la selección y uso de hábitat y

microhábitats por parte de los individuos (Huey, 1991). Por su parte, la selección de hábitat es una expresión de las capacidades fisiológicas y aspectos morfológicos de los individuos lo que, en última instancia, determinan el desempeño ecológico de una especie y su fitness (Huey, 1991).

Los anuros han podido colonizar una gran variedad de hábitats terrestres, incluyendo ambientes extremos (Pefaur & Duellman, 1980; Lynch, 1987; Amey & Grigg, 1995; Navas, 1997; Navas, 1999), a pesar de su baja capacidad de termoregulación y una mayor tendencia al termoconformismo (Navas, 1996a; Navas, 1997). Los anuros que habitan las montañas neotropicales se distribuyen en función del clima, así como su propia historia biogeográfica y sus rasgos funcionales (Tobar-Suárez et al. 2022). Concretamente, el ecosistema de páramo posee condiciones ambientales extremas como la baja temperatura media diaria, alto promedio de humedad relativa, baja presión atmosférica, escasa densidad del aire, alta radiación solar y cambios abruptos de temperatura y humedad (Bradford, 1984; Lynch, 1987; Navas, 1996a; Navas, 1996b; Navas, 1997; Navas, 1999; Díaz-Granados et al., 2005). No obstante, no es suficiente el uso de la información macroclimática para entender de presiones de deshidratación sobre el cuerpo de los anuros en sus microhábitats (Navas, 1999). A escala local, los microhábitats presentan gran heterogeneidad termal debido a que la alta y variable radiación solar no los alcanza a todos por igual, además, la exposición, la humedad o tipo de cobertura vegetal también contribuyen al aumento de la complejidad microclimática (Navas, 1999). El alto dinamismo local en condiciones ambientales hace que los anuros utilicen diferentes microhábitats y experimenten distintos microclimas que ocasionan que la temperatura de actividad de especies paramunas no sea uniforme (Navas, 1995; Navas, 1996a; Navas, 1996b; Navas, 1999).

Por otro lado, la pérdida de agua y el desempeño locomotor de los anuros está moldeado por su sensibilidad a la deshidratación (Navas, 1996b; Roznik et al., 2018), por lo que la temperatura ambiental, la radiación solar y la acción constante del viento son variables clave dado que reducen la humedad en los microhábitats (Duarte-Ballesteros et al., 2021; Roznik et al., 2018; Titon et al., 2010). Además, se ha demostrado que este efecto en la locomoción provoca una disminución de la longitud de los saltos, de la velocidad y la resistencia del individuo. Esto ocasiona una disminución en el rendimiento del animal, comprometiendo la capacidad de escape de los depredadores y la eficiencia de alimentación, trayendo como consecuencia una posible reducción en el fitness de la especie (Walton, 1988; Wassersug & Sperry, 1977; Prest & Pough, 2003; Roznik et al., 2018).

Para reducir la desecación cutánea los anuros han desarrollado adaptaciones conductuales y en su fisiología termal lo que involucra cambios fundamentales en la fisiología metabólica y muscular (Navas,

1999; Wells, 2007). Sin embargo, conductualmente, muchas especies se limitan a realizar sus actividades en microhábitats que retienen la humedad o les dan oportunidades de termorregulación por su poca capacidad para regular la pérdida de agua (Navas, 1997). Otras especies presentan la capacidad de generar secreciones cutáneas como ceras o aceites para evitar la deshidratación (Zegada-herbas et al., 2021). Normalmente un anfibio puede soportar una pérdida de agua entre el 3 y 10% de su masa corporal durante periodos cortos de tiempo, mientras que cuando pierden más del 30% casi siempre tiende a ocasionarse la muerte (Zegada-herbas et al., 2021). En contraste, otras especies de los géneros *Scaphiopus* y *Lithobates*, pueden tolerar pérdidas de su masa corporal hasta del 50% sin afectar su supervivencia debido a que presentan adaptaciones que permiten que su piel sea resistente a la pérdida de agua (Thorson, 1955; Claussen, 1969; Titon et al., 2010; Roznik et al., 2018).

Una de las técnicas que se han usado para evaluar la pérdida de agua en anfibios, son las réplicas de agar debido a que son modelos que pierden agua al igual que una superficie libre de agua (Buttemer, 1990; Amey & Grigg, 1995; Navas & Araujo, 2000; Young et al., 2005). Los modelos de agar tienen un comportamiento de pérdida de agua y masa como la mayoría de los anfibios, adicionalmente esta técnica no es invasiva, y ha demostrado ser adecuada para emular las presiones de deshidratación en anuros aunque no refleje el movimiento o el comportamiento del individuo (Zegada-herbas et al., 2021).

Aunque existen herramientas para estudiar las presiones de deshidratación en anfibios (Buttemer, 1990; Amey & Grigg, 1995; Navas & Araujo, 2000; Young et al., 2005), son pocos los trabajos que evalúan la pérdida o ganancia de agua en anfibios de alta montaña de los andes colombianos (Rueda-Almonacid, 2010) a pesar de su alta sensibilidad a la transformación antropogénica del paisaje y al cambio climático (Agudelo-Hz et al. 2019). La región andina de Colombia alberga el 95% de las familias y el 65% de las especies de anfibios del país de las cuales el 80% son endémicas a esta región (MADS et al.2022). Entre los géneros más representativos de la región andina, se encuentra el género *Pristimantis*, uno de los más diversificados del Neotrópico (cerca de 434 especies) y con mayor riqueza de especies, representando más del 12% de todas los anuros del país y por sí solo más del 20% de la diversidad herpetológica de los Andes (Rueda-Almonacid, 2010). Específicamente, *Pristimantis bogotensis* (Peters 1863), es una especie representativa del género, principalmente por su amplia distribución en páramos y bosques altoandinos en las dos vertientes de la cordillera Oriental y adicionalmente por ser endémica de Colombia (Caballero-Arias, et al., 2019; Rueda-Almonacid, 2010).

Concretamente, en este estudio se planteó la siguiente pregunta de investigación ¿Como varía el desempeño locomotor y las presiones de deshidratación en individuos de *Pristimantis bogotensis* que se

distribuyen en diferentes microhábitats en el páramo del PNN Chingaza?, lo que nos llevó al objetivo de evaluar el efecto de la deshidratación corporal en individuos de *Pristimantis bogotensis* sobre su desempeño locomotor y las diferencias de pérdida/ganancia de agua en diferentes microhábitats con el fin de evidenciar los posibles efectos de cambios ambientales sobre la especie en el PNN Chingaza.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especie de estudio

Pristimantis bogotensis (Figura 1 a-b), conocida comúnmente como la rana de lluvia bogotana, pertenece a la familia Strabomantidae y es endémica de la Cordillera Oriental de Colombia. Esta especie está registrada en el Parque Nacional Natural (PNN) Chingaza (Cortés, et al., 2017) y se distribuyó por los departamentos de Cundinamarca y sur de Boyacá (Acosta-Galvis, 2015). *P. bogotensis* se puede encontrar entre los 1750 a los 3600 m.s.n.m, y es una especie con una gran variedad de morfotipos (Caballero-Arias, et al., 2019). Sus individuos habitan formaciones de páramo y áreas abiertas en los bosques altoandinos (Cortés, et al., 2017; Caballero-Arias, et al., 2019). Dado que sus hábitos son nocturnos, durante el día se resguarda entre la vegetación circundante como bromelias (puyas), pastizales, troncos caídos y arbustos (Barrientos, 2010) o incluso bajo rocas, manteniendo posturas corporales que les permitan reducir la pérdida de agua por evaporación (Rueda-Almonacid, 2010), también se puede encontrar en frailejones y bordes de bosques (Caballero-Arias, et al., 2019).

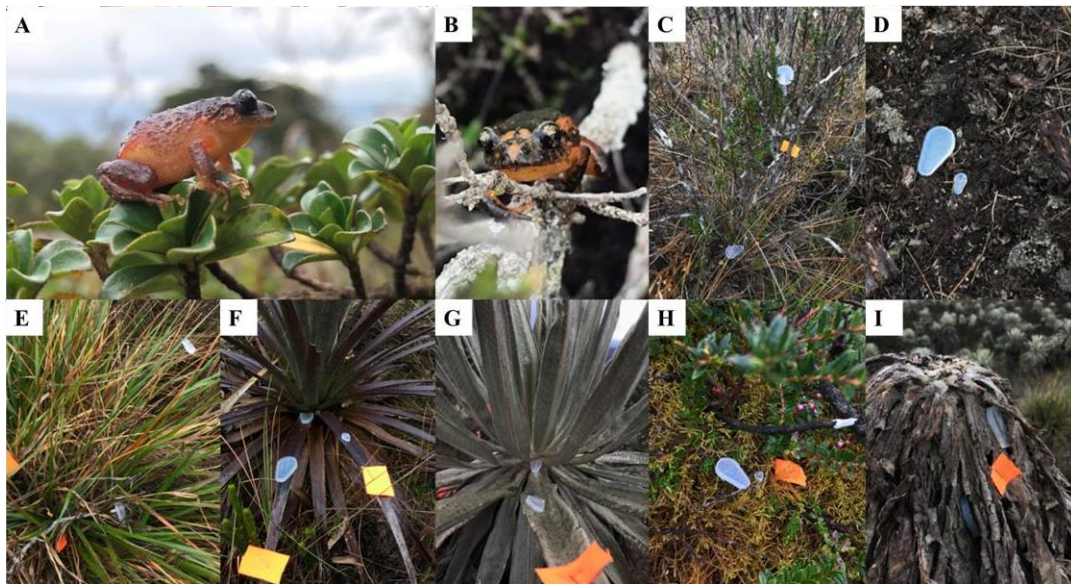
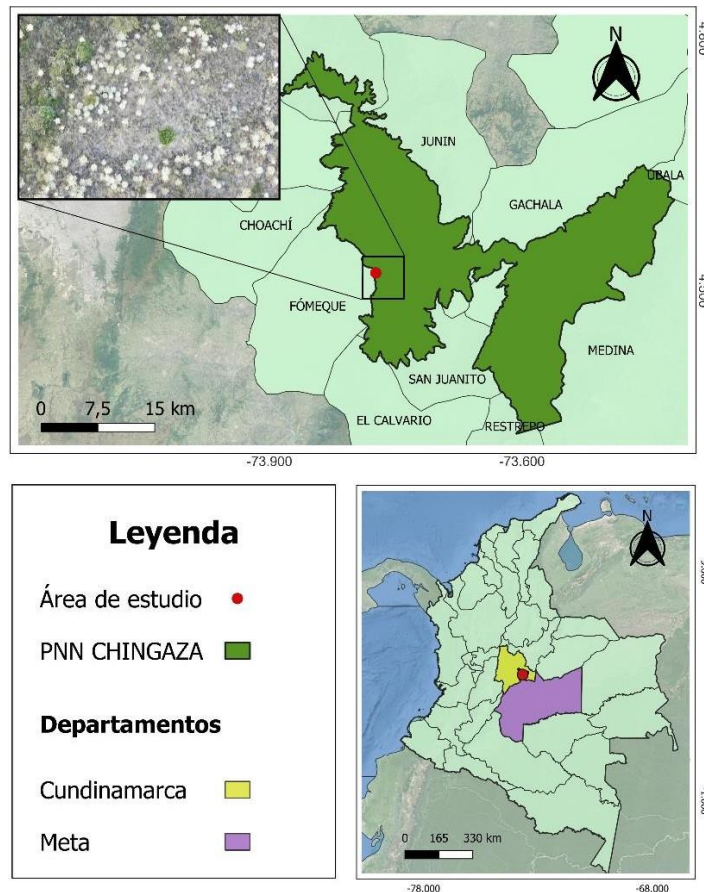


Figura 1. Especie de estudio, microhábitats utilizados y modelos de agar. (A-B) *Pristimantis bogotensis*. (C) Arbusto. (D) Suelo expuesto. (E) Pasto. (F) Puya. (G) Frailejón. (H) Musgo. (I) Necromasa. (C-I) Modelos de agar grandes y pequeños por microhábitat.

Área de estudio

El PNN Chingaza está situado entre el departamento de Cundinamarca y del Meta (Figura 2), en la franja altitudinal de los 800- 4.020 m.s.n.m en la cordillera oriental de los Andes, al noreste de Bogotá entre los 73°30' y los 73°55' de longitud oeste y los 4°20' y 4°50' de latitud norte (MADS, 2015). La temperatura mínima media mensual del parque puede variar entre 4°C a 6°C, mientras que la temperatura máxima media mensual puede variar entre 11°C y 12°C (Geotsy, 2022), y la precipitación promedio es de 4000 mm anuales. La época seca comprende los meses de diciembre a marzo y la época de lluvias comprende los meses de abril a noviembre (colparques, 2022). Con respecto al mes de abril, su temperatura mínima media es de 6°C, su temperatura máxima media durante el día es de alrededor de 12°C y la precipitación media anual es de 134 mm (Geotsy, 2022).

El estudio se desarrolló en el sector de La Paila ubicado a 3350 m.s.n.m en ecosistema de páramo, cercano al valle de los Frailejones. La distancia mínima y máxima a carretera fue 73, 771m y 165,943m, respectivamente. La distancia al sendero más próximo fue 59,741m y la distancia al cuerpo de agua más lejano fue 170, 695m.



microhábitat) (Tabla 1). Los modelos fueron ubicados a las 8am y se retiraron a las 24 horas de los días 4 y 5 de abril 2022.

Se registró la pérdida y ganancia de agua de los modelos de agar, utilizando como variable de respuesta la variación en la masa de cada modelo. Este cambio fue registrado en cinco bloques de tiempo: 8:00 – 12:00 – 16:00 – 20:00 – 8:00, una vez completado los cinco registros se reemplazaron todos los modelos en cada sitio y se repitió la actividad por otros cinco bloques de tiempo. Se utilizaron en total 156 modelos de agar (78 modelos grandes y 78 pequeños) (Tabla 1). A partir de los datos de cambios en la masa de cada modelo se calcularon tres variables de respuesta: masa corporal promedio, mediana y varianza.

Tabla1. Diseño experimental, experimento de presiones de deshidratación en los microhábitats. Número de modelos grandes y pequeños (internos y expuestos) utilizados por día en los diferentes microhábitats. R=réplica.

DÍA	MICROHÁBITAT	MODELOS GRANDES						MODELOS PEQUEÑOS						TOTAL POR RÉPLICA
		INTERIOR			EXPUESTO			INTERIOR			EXPUESTO			
		R1	R2	R3	R1	R2	R3	R1	R2	R3	R1	R2	R3	
1	FRAILEJÓN	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	78
	NECROMASA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	PUYA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	PATO	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	ARBUSTO	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	MUSGO	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	SUELO EXPUESTO	-	-	-	1	1	1	-	-	-	1	1	1	
2	FRAILEJÓN	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	78
	NECROMASA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	PUYA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	PATO	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	ARBUSTO	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	MUSGO	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	SUELO EXPUESTO	-	-	-	1	1	1	-	-	-	1	1	1	
MODELOS DE AGAR TOTALES												156		

En cada uno de los bloques de tiempo se registró con un ©Kestrel 3000 Weather Meter la velocidad del viento (Vv) a la altura de cada microhábitat, incluyendo sus réplicas. Adicionalmente, para caracterizar la información hídrica y térmica de los microhábitats se dispusieron 8 dataloggers que midieron la temperatura (T) y humedad relativa (Hr) en intervalos de 5 min desde el 3 al 8 de abril. En cada microhábitat se ubicó un datalogger en la parte externa y expuesta y otro datalogger en la parte interna.

De estas medidas se obtuvieron 1482 datos de T y Hr por datalogger y 2964 datos por sitio (un datalogger fuera y otro dentro del microhábitat). Los microhábitats seleccionados fueron frailejón, puya, pasto y musgo (en este microhábitat solo se obtuvo información de temperatura debido a que los dataloggers utilizados no proporcionaban la humedad relativa), ya que se consideró que entre ellos se podían presentar diferencias marcadas que nos permitieran generar un acercamiento a las dinámicas de pérdida y ganancia de agua que pueden sufrir individuos de *Pristimantis bogotensis*.

Deshidratación y desempeño locomotor de individuos de P. bogotensis

Con el fin de evidenciar el efecto de la deshidratación sobre la locomoción de *P. bogotensis*, se realizó una búsqueda libre por encuentros visuales sin restricciones (VES, Visual Encounter Survey; Crump & Scott, 1994) Para esto, dos observadores realizaron recorridos aleatorios buscando activamente en los microhábitats disponibles en el área. Se capturaron 3 individuos por noche (desde las 19:00 hrs a las 22:00 hrs) para un esfuerzo de muestreo de 16 individuos en 15 horas/persona de muestreo total. A cada uno se le registró el microhábitat (MH) en donde se encontró, la temperatura corporal (Tb) y la temperatura del sustrato (Ts) se registraron con un termómetro IR Extech 42510A, la humedad relativa (Hr), la velocidad del viento (Vv) y la temperatura del ambiente (Ta) fueron medidas con un ©Kestrel 3000 Weather Meter. Posteriormente, los ejemplares fueron transportados inmediatamente a las instalaciones del PNN Chingaza donde fueron ubicados en recipientes plásticos individuales enriquecidos con agua y sustrato. Una vez en las instalaciones, se procedió a registrar las siguientes variables a cada individuo: masa corporal (masa inicial), longitud rostro-cloacal (LRC), longitud del brazo (LRB), longitud del fémur (LF) y longitud de la tibia-fíbula (LT).

Antes de realizar los experimentos se hicieron ensayos previos de saltos a 16 de individuos de *P. bogotensis* entre los 13,41g y 29,98g en condiciones normales (sin ningún tipo de manipulación anterior, exceptuando las medidas corporales) a temperatura ($12.12 \pm 1^{\circ}\text{C}$) y humedad relativa ($89\% \pm 2\text{HR}$) constante, dentro de las instalaciones del PNN Chingaza sector la Paila, con el fin de observar el comportamiento de salto y las distancias que estos animales alcanzan sin ser sometidos a algún estrés hídrico. Para estos datos control no se usó ningún individuo de los 16 capturados para no generar fatiga que afectara la respuesta de los individuos que iban a ser sometidos a pérdida de agua.

Para la fase experimental, a cada individuo capturado se le retiró el exceso de agua cuidadosamente con una toalla de papel absorbente por aproximadamente 1min, se vació la vejiga urinaria presionando suavemente el abdomen y se volvió a registrar la masa corporal, la cual fue considerada como la masa estándar (hidratación al 100%). Posteriormente se puso a saltar tres veces al individuo en una pista de

salto de PVC (camino de cuadros transparente) de 2m x 0.7m. Si el animal se quedaba quieto o no quería saltar se estimulaba suavemente en la parte trasera cercana a la cloaca, utilizando una pinza, y para el análisis estadístico se excluyeron los datos de los individuos que no saltaron. Seguido de esto, se midieron las distancias entre cada salto, del punto de inicio (marcado previamente en la pista de salto) al salto 1, del salto 1 al 2 y del 2 al 3 utilizando un metro. A continuación, se puso a deshidratar la rana con el método propuesto por Saboyá-Acosta y colaboradores (datos no publicados), revisando los cambios en la masa de la rana cada 3 min, hasta que esta perdiera el 5 % de su masa corporal (hidratación al 95%) para ponerla nuevamente a saltar tres veces y hacer las respectivas mediciones de distancia entre saltos, así mismo se hizo hasta deshidratarla al 10% (hidratación al 90%) y al 15% (hidratación al 85%). Esto se repitió con cada uno de los individuos capturados. Así mismo, en cada experimento se corroboró la estabilidad de las condiciones de temperatura y humedad, para evitar fluctuaciones muy marcadas que pudieran influir en la respuesta del individuo

Adicionalmente, cada individuo fue grabado en video en la pista de salto. Finalmente, acorde se iban terminando los experimentos, se registró el bienestar de los individuos por uno o dos días antes de devolverlos al lugar de captura.

Análisis estadísticos

Para determinar las diferencias en las presiones de deshidratación presentadas entre microhábitats se realizó un análisis de varianza multivariado basado en permutaciones (PERMANOVA) con sumas parciales de cuadrados tipo III (Anderson, 2001, 2017). A partir de las variables de respuesta obtenidas de los datos de masa de cada modelo (promedio, mediana y varianza), se generó una matriz de distancias euclidianas. El diseño experimental para cada variable de respuesta tuvo en cuenta tres factores F1=Microhábitat_Exposición (factor fijo con trece niveles: suelo (expuesto), puya (interior y expuesto), necromasa (interior y expuesto), frailejón (interior y expuesto), pasto (interior y expuesto), musgo (interior y expuesto), arbusto (interior y expuesto)), F2= Tamaño corporal (factor fijo con dos niveles: grande y pequeño) y F3= Día_Réplica (factor aleatorio de la réplica de la medición anidada en los 168 modelos de agar utilizados (ver Tabla 1)). Se evaluó el efecto de los tres factores y sus interacciones a través de una prueba pseudo-F con la p permutada 9999 veces. Las diferencias detectadas entre factores fueron establecidas usando un pseudo t-student con la p permutada 9999 veces usando el software PRIMER-e y el complemento PERMANOVA (Anderson et al., 2008).

Por otro lado, para estimar el efecto de la deshidratación sobre el desempeño locomotor, también se realizó un PERMANOVA con sumas parciales de cuadrados tipo III. En este caso, se generó una matriz

de distancias euclidianas con los datos de masa obtenidos de los 16 individuos de anuros. En el diseño experimental se evaluaron dos factores fijos F1= Longitud corporal (factor fijo con 16 niveles que corresponde a la longitud rostro-cloacal tomada a cada uno de los individuos capturados) y F2= Porcentaje de hidratación (factor fijo con 4 niveles: Hidratación al 100%, al 95%, al 90% y al 85%). Para la evaluación de los factores e interacciones y la detección de diferencias entre factores, se realizó la misma metodología que el experimento anterior.

RESULTADOS

Presiones de deshidratación de modelos de agar en los microhábitats

La pérdida y ganancia de agua de los modelos de agar fue diferente entre los tamaños corporales evaluados ($F= 5319,7$; $p\text{-perm}= 0,0017$), en los microhábitats y la exposición a la que se sometieron los modelos ($F= 2,1241$; $p\text{-perm}= 0,04$), en cada modelo individual ($F= 5,5268$; $p\text{-perm}= 0,0001$) y en las interacciones entre Microhábitat_Exposición y el tamaño corporal de los modelos de agar ($F=2,745$, $p\text{-perm}= 0,0063$) y entre Microhábitat_Exposición y el modelo de agar específico ($F= 2,556$; $p\text{-perm}= 0,0001$) (Tabla 2). Según el componente estimado de variación, el tamaño corporal fue el factor que presentó el mayor tamaño del efecto en el experimento ($Var. Exp= 97,950\%$) seguido de los otros factores y sus interacciones (MH_Ex ($Var. Exp= 0,062\%$); ID individuo (Ta) ($Var. Exp= 0,091\%$); MH_Ex * Ta ($Var. Exp= 0,193\%$); MH_Ex * ID individuo (Ta) ($Var. Exp= 0,404\%$), por su parte, los residuales obtuvieron poca representatividad ($Var. Exp= 1,30\%$) (Tabla 2).

Basado en las pruebas de contraste realizadas entre los factores de Microhábitat_Exposición (MH_Ex) y Tamaño corporal se encontraron diferencias significativas, los valores más bajos de $p\text{-perm}$ se obtuvieron al comparar las diferencias de masa de los modelos grandes y pequeños en el microhábitat de suelo expuesto ($t= 61,523$; $p\text{-perm}= 0,0019$) y en el microhábitat de pasto_interior ($t=61,053$; $p\text{-perm}= 0,0019$) (Anexo 1). Al comparar entre los niveles del factor MH_Ex, teniendo en cuenta únicamente los modelos grandes, se obtuvieron 20 comparaciones con valores significativos, de estas, las que tuvieron diferencias con los $p\text{-perm}$ más bajos fueron suelo expuesto y pasto_interior ($t= 4,0918$; $p\text{-perm}= 0,0138$), puya_interior y arbusto_expuesto ($t= 4,2524$; $p\text{-perm}= 0,0097$), necromasa_interior y pasto_interior ($t= 3,6702$; $p\text{-perm}= 0,0153$), necromasa_interior y musgo_interior ($t= 3,8123$; $p\text{-perm}= 0,0169$), necromasa_expuesto y pasto_interior ($t= 4,0047$; $p\text{-perm}= 0,0118$) y pasto interior y arbusto expuesto ($t= 3,8319$; $p\text{-perm}= 0,0163$) (Anexo 2). Por otro lado, cuando se tuvo en cuenta únicamente los modelos pequeños, se obtuvieron 6 comparaciones con valores significativos, de estas, las que obtuvieron $p\text{-perm}$ más bajos fueron puya_interior y arbusto_expuesto ($t= 5,9211$; $p\text{-perm}= 0,0027$), musgo_interior y

arbusto_expuesto (t= 4,1778; p-perm= 0,0119) y arbusto _interior y arbusto _expuesto (t= 4,273; p-perm= 0,013) (Anexo 2).

Tabla 2. Resultados del análisis de PERMANOVA para probar las diferencias presentadas entre los factores de Microhábitat_Exposición (MH_Ex), Tamaño corporal (Tc), Día_Réplica (ID individuo (Tc)) y sus interacciones. Para cada factor se estimó el porcentaje de varianza explicada (*Var.Exp*), sumando 100% con la inclusión de residuos. El valor *p* se calculó mediante permutaciones (Anderson et al., 2008). Se encontraron diferencias significativas con un nivel de confianza del 99% (***). MH_Ex=Microhábitat_Exposición (factor fijo con trece niveles: suelo (expuesto), puya (interior y expuesto), necromasa (interior y expuesto), frailejón (interior y expuesto), pasto (interior y expuesto), musgo (interior y expuesto), arbusto (interior y expuesto). Ta= Tamaño corporal (factor fijo con dos niveles: grande y pequeño). ID individuo (Ta) = Día_Réplica (factor aleatorio de la réplica de la medición anidada en los 168 modelos de agar utilizados (ver Tabla 1)).

Factores	DF	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Estimaciones de componentes de variación			
						Estimate	Sq.root	Var. Exp (%)	
MH_Ex	12	1,3011	0,10842	2,1241	0,04 ***	0,00095628	0,030924	0,062	
Ta	1	587,15	587,15	5319,7	0,0017 ***	1,5052	1,2269	97,950	
Masa corporal	ID individuo(Ta)	10	1,1037	0,11037	5,5268	0,0001 ***	0,0013908	0,037293	0,091
	MH_Ex * Ta	12	1,6814	0,14012	2,745	0,0063 ***	0,002969	0,054489	0,193
	MH_Ex * ID individuo(Ta)	120	6,1254	0,051045	2,556	0,0001 ***	0,0062149	0,078835	0,404
	Residuales	624	12,461	0,01997			0,01997	0,14132	1,300
	Total	779	609,83					100	

En el boxplot (Figura 4) se observaron diferencias entre los tamaños corporales (grande y pequeño) independientemente del microhábitat y la exposición en donde se ubicó el modelo, lo que apoya los resultados obtenidos en la Tabla 2 y el Anexo 1. Entre los modelos grandes, los microhábitats en donde predominó la pérdida de agua fueron puya (interior y expuesto), frailejón (interior y expuesto), arbusto (interior y expuesto) y pasto (interior y expuesto), siendo los modelos expuestos los más afectados por esta pérdida, por el contrario, en musgo (interior y expuesto) se perdió agua en mayor proporción en el interior del microhábitat, en necromasa (interior y expuesto) se evidenció que los modelos ganaron más agua de la que perdieron, siendo mayor en los modelos expuestos, por su parte, en suelo expuesto se observaron valores similares entre la pérdida y ganancia de agua.

En cuanto a los modelos pequeños, los microhábitats de arbusto (expuesto), pasto (interior y expuesto), frailejón (interior y expuesto) y musgo (interior y expuesto), fueron los que más perdieron agua, siendo mayor en los modelos expuestos, excepto en pasto, donde la mayor pérdida fue a nivel interno, en necromasa (expuesto) se ganó más agua de la que se perdió, finalmente, con respecto a puya (interior y expuesto) y suelo expuesto los valores de pérdida y ganancia de agua de los modelos fue muy similar.

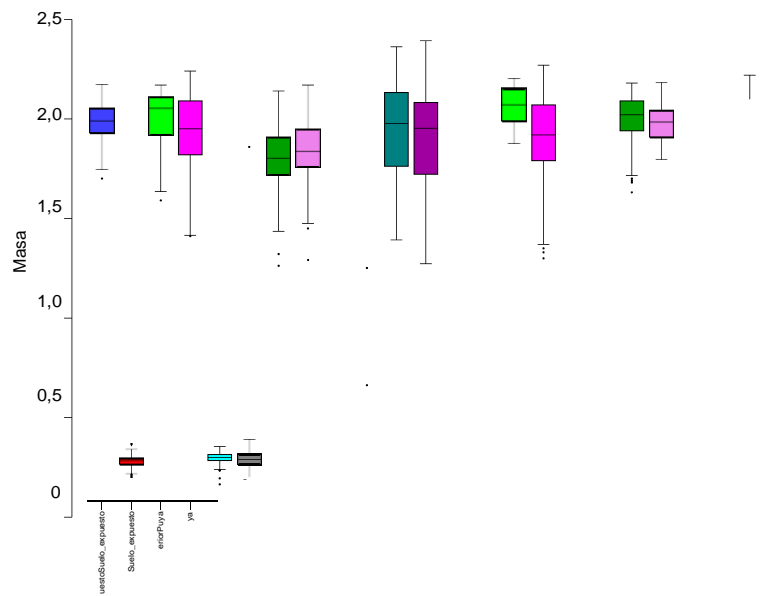


Figura 4. Boxplot con las diferencias entre la pérdida y ganancia de masa de los modelos de agar (grandes y pequeños) expuestos e internos en los 7 microhábitats. El bigote inferior de cada caja marca el valor mínimo de los datos y el bigote superior indica el valor máximo de los datos, la parte inferior de la caja marca la ubicación del primer cuartil y la parte superior de la caja marca la ubicación del tercer cuartil. La mediana de los datos está representada por una línea dentro de cada caja. La longitud de la caja y sus bigotes representan la variabilidad en los datos de masa obtenidos para cada grupo de modelos. Se utilizaron intervalos de confianza del 95%.

Adicionalmente, se evidenciaron diferencias en los datos de velocidad del viento registrados para cada microhábitat, en promedio, suelo expuesto obtuvo una velocidad de 1,8 m/s, puya un valor de 2,5 m/s, necromasa 2,0 m/s, frailejón 2,2 m/s, pasto 2,4 m/s, musgo 1,3 m/s y arbusto 2,3 m/s. Con respecto a la información proporcionada por los dataloggers (Figura 5), en frailejón tanto fuera como dentro se observaron picos específicos de aumento de temperatura durante el día (aproximadamente a medio día), momentos en los cuales la humedad relativa tuvo picos de disminución, siendo más marcados dentro del frailejón que fuera de este, en pasto también se evidenciaron picos similares de aumento de temperatura fuera y dentro del microhábitat, sin embargo, la humedad relativa tendió a ser muy constante, en mayor proporción dentro del pasto. En musgo se evidenciaron picos de aumento de temperatura más elevados fuera del microhábitat que dentro, finalmente, puya dentro tuvo los picos de aumento de temperatura más bajos entre todos los microhábitats, y la humedad relativa no tuvo picos de disminución muy marcados.

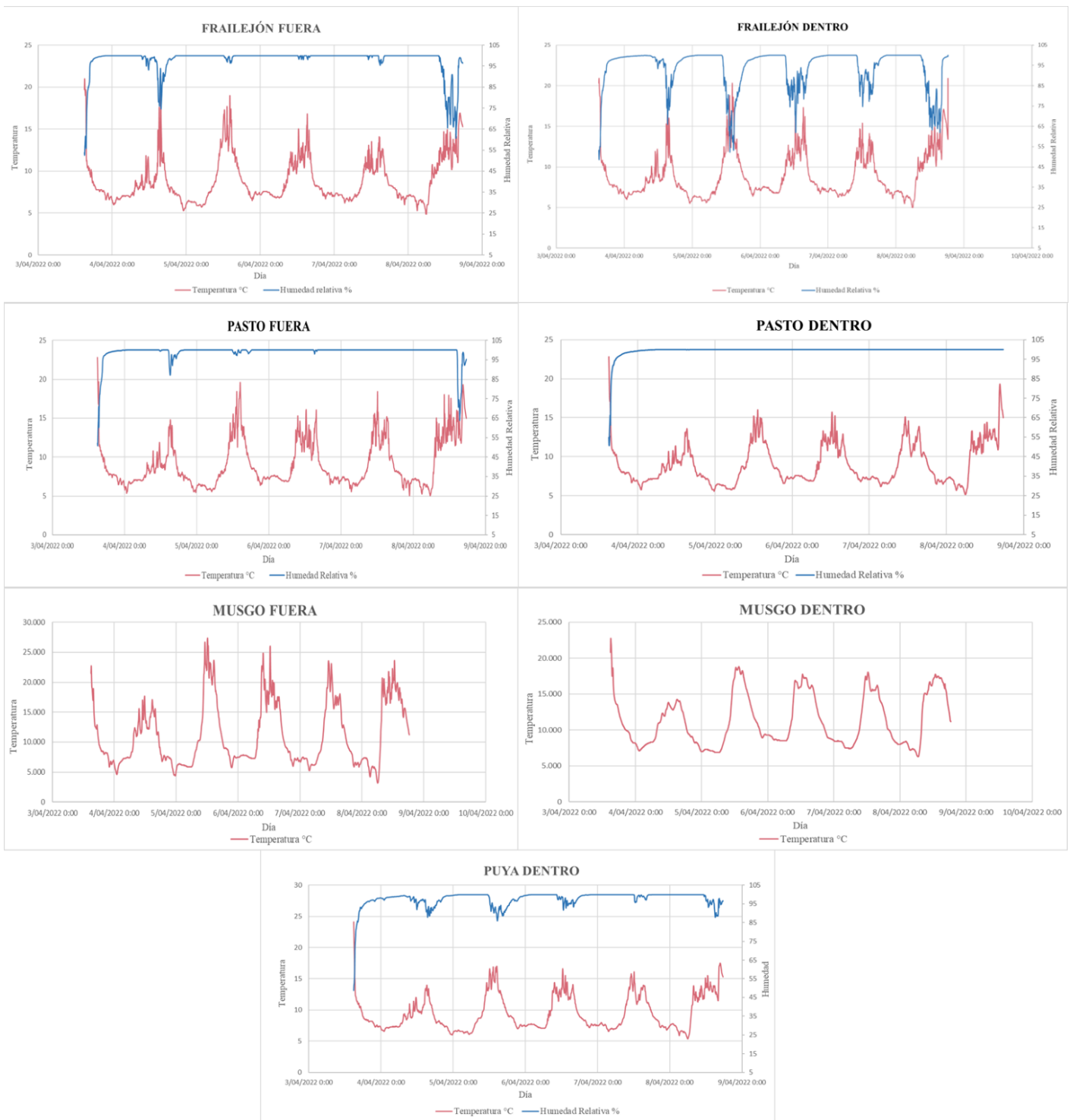


Figura 5. Datos obtenidos por los dataloggers para los microhábitats de frailejón, pasto, musgo y puya. En rojo se representa la temperatura ambiente (T) y en azul la humedad relativa (Hr) registrada para cada microhábitat en intervalos de 5 min, durante cinco días.

Deshidratación y desempeño locomotor de individuos de P. bogotensis

Con respecto a la información recopilada en el microhábitat de cada individuo capturado, se obtuvo en promedio, una temperatura del sustrato de 8,7°C, temperatura corporal de 9,22°C, temperatura ambiente de 12,16°C, un porcentaje de humedad relativa de 86,72% y una velocidad del viento de 0,475 m/s. Los microhábitats en donde se encontraron los individuos fueron: arbusto, pasto, puya y frailejón, siendo arbusto y pasto los microhábitats en donde se encontraron más individuos (7 anuros en cada uno). La longitud corporal (longitud rostro-cloacal o LRC), así como la longitud de las extremidades posteriores (LRP= LF+LT) y anteriores (LRB) fueron medidas para definir la talla corporal de los individuos en los análisis estadísticos posteriores (Anexo 3).

El desempeño locomotor fue diferente según la longitud corporal del individuo evaluado ($F= 5,1522$, $p\text{-perm}=0,0001$) y en la interacción entre longitud corporal y porcentaje de hidratación ($F= 1,9757$; $p\text{-perm}: 0,004$) (Tabla 3). Según el componente explicado de variación, la longitud corporal y la interacción entre longitud corporal y porcentaje de hidratación presentaron el 47% del tamaño del efecto ($Var. Exp= 25,682\%$; $Var. Exp= 22,209$, respectivamente), por otro lado, en este experimento los residuales tuvieron mayor representatividad ($Var. Exp= 50,823\%$) (Tabla3).

Con base en las pruebas de contraste entre los factores de longitud corporal y porcentaje de hidratación, se observó que en cada nivel de hidratación (85% ,90%, 95% y 100%) se obtuvieron diferencias significativas (Anexo 4), no obstante, al comparar las longitudes corporales, estas tuvieron diferencias significativas en algunos niveles de hidratación, mientras que en otros niveles no se observaron diferencias (**ej.** Al comparar las longitudes corporales de 21,55mm y 21,78mm se observaron diferencias significativas en los saltos al 85% y al 90% de hidratación ($t=15,827$, $P(MC)= 0,0009$; $t= 5,4328$; $P(MC)$, respectivamente), sin embargo, al 95% y al 100% de hidratación no hubo diferencias), esta dinámica en los datos se repitió en otras comparaciones (Anexo 4) el valor más bajo de $P(MC)$ fue registrado al comparar las longitudes corporales de 21,55mm y 23,8 mm al 90% de hidratación ($t= 14,383$, $P(MC)= 0,0001$). Por otra parte, al realizar la comparación entre los niveles de hidratación en cada una de las longitudes corporales se obtuvieron diferencias en los saltos, al comparar entre el 85% y 90% de hidratación (21,55mm ($t= 4,6677$, $P(MC)= 0,0195$); 22,38mm ($t=6,7858$, $P(MC)= 0,0205$)), entre el 85% y 95% (21,78mm ($t= 9,473$, $P(MC)= 0,0051$)), entre el 85% y 100% (21,78mm ($t=9,473$, $P(MC)= 0,008$); 22,18mm ($t=3,8433$, $P(MC)= 0,0179$)), entre el 90% y 95% (21,25mm ($t=4,0341$, $P(MC) = 0,0152$); 22,45mm ($t= 2,7231$, $P(MC)= 0,0502$)), entre el 90% y 100% (18,61mm ($t=3,1412$, $P(MC)= 0,0533$);

21,78mm (t= 5,0949, P(MC)= 0,0073); 22,45mm (t= 6,0263, P(MC)= 0,0044); 23,8mm (t= 8,4884, P(MC)= 0,0136)) y entre el 95% y 100% (21,25mm (t= 5,5263, P(MC)= 0,0111); 21,78mm (t= 3,6805, P(MC)= 0,0216); 21,97mm (t= 19,92, P(MC)= 0,0032)), pero no se encontraron diferencias en el salto entre los niveles de deshidratación para las longitudes corporales de 19,75mm, 22,85mm, 22,97mm, 23,16mm, 23,44mm, 23,8mm, 25,25mm y en 28, 01mm (Anexo 5).

Tabla 3. Resultados del análisis de PERMANOVA para probar las diferencias presentadas entre los factores de Longitud corporal (LRC), Porcentaje de Hidratación (%Hidra) y sus interacciones.

Para cada factor se estimó el componente explicado de variación (*Var.Exp*), sumando 100% con la inclusión de residuos. El valor *p* se calculó mediante permutaciones (Anderson et al., 2008). Se encontraron diferencias significativas con un nivel de confianza del 99% (***). LRC= longitud corporal (rostro a cloaca). %Hidra = nivel de deshidratación (cuatro niveles de 100% a 85%).

Factores		DF	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Estimaciones de componen
Distancia de Salto	LRC	15	4057	270,47	5,15		
	%Hidra	3	275,97				
	LRC*%Hidra	43					
	Residuales						

Al comparar las distancias de los saltos de cada individuo en los diferentes porcentajes de hidratación, no se obtuvo un patrón consistente entre las longitudes corporales (Figura 6). La distancia de los saltos tendió a ser muy diferente en cada individuo (en un mismo nivel de hidratación podían variar significativamente los saltos, Anexo 5) y, además no todos se comportaron de igual forma al exponerlos a los porcentajes de hidratación. Hubo algunos que presentaron mayor longitud de salto al tener 100% de hidratación, mientras que otros individuos que saltaron más al 95%, al 90% y al 85% de hidratación. Además, hubo individuos que fueron disminuyendo la distancia de sus saltos a medida que disminuía la hidratación (19,75mm; 21,55m; 21,78mm y 22,18mm), hubo otros que aumentaron la distancia de sus saltos en esas mismas condiciones (18,61mm y 23,16mm). Así mismo, en los distintos niveles de hidratación corporal, la distancia de los saltos podía aumentar o disminuir en individuos de cualquier tamaño corporal (21,25mm; 21,97mm; 22,38mm; 22,45mm; 22, 85mm; 22,97mm, 23,44mm, 23,80mm; 25,25mm y 28,01mm).

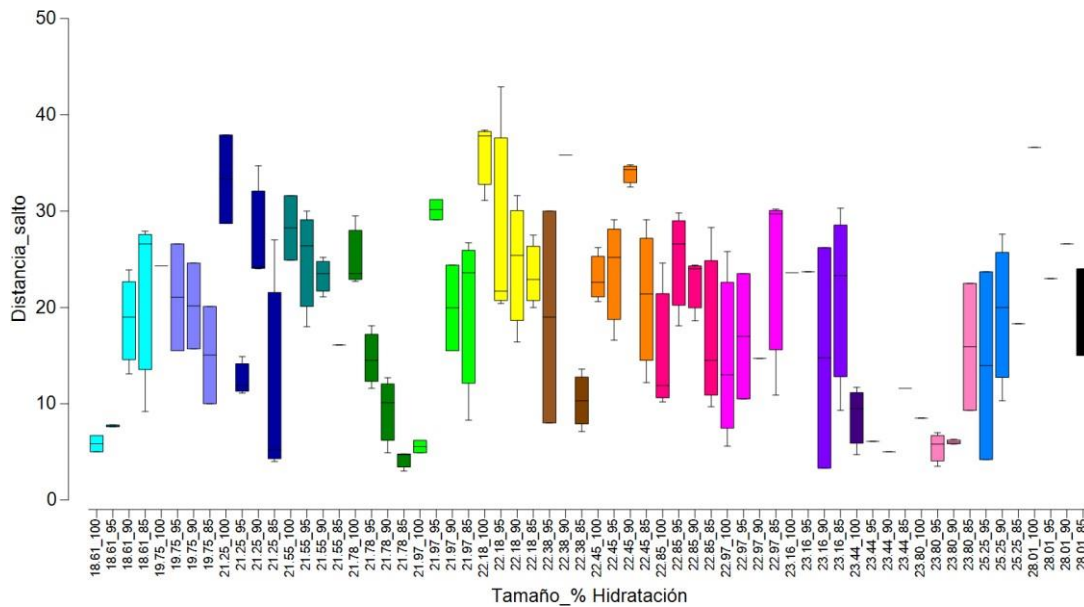


Figura 6. Diferencias entre la distancia de los saltos de cada individuo evaluado a diferentes porcentajes de hidratación (100%, 95%, 90% y 85%). El bigote inferior de cada caja marca el valor mínimo de los datos y el bigote superior indica el valor máximo de los datos, la parte inferior de la caja marca la ubicación del primer cuartil y la parte superior de la caja marca la ubicación del tercer cuartil. La mediana de los datos está representada por una línea dentro de cada caja. La longitud de la caja y sus bigotes representan la variabilidad en los datos de salto obtenidos para cada individuo. Se utilizaron intervalos de confianza del 95%.

DISCUSIÓN

Presiones de deshidratación de modelos de agar en los microhábitats

P. bogotensis es una especie que no limita su actividad por la temperatura, es termoconformista y que además, al tener en cuenta como factor principal la temperatura, esta especie presenta una distribución aleatoria en los microhábitats terrestres (Navas, 1996a). Esto puede deberse posiblemente a que las adaptaciones que desarrolló para soportar las fluctuaciones de temperatura en el páramo tuvieron diferentes orígenes que han generado que esta especie sea capaz de vivir en un amplio rango de temperatura (entre los -5°C a los 25°C) y por lo tanto, colonizar diferentes microhábitats (Navas, 1996a). Por su parte, las diferencias en la selección de microhábitat se relacionan más con el balance hídrico que con factores térmicos según (Navas, 1996a, 1997, 1999), una adaptación que se ha registrado en otras ranas, no necesariamente de páramo, la cuales minimizan la pérdida de agua por evaporación cutánea hidroregulando más que termorregulando (Mitchell & Bergmann, 2016). Por lo que es probable que *P. bogotensis* evite la exposición a los vientos deshidratantes al permanecer en el suelo expuesto (Navas,

1996a, 1997) y adicionalmente, utilice este microhábitat para vocalizar teniendo en cuenta el costo energético que esto conlleva (Navas, 1996c). Los resultados de la presente investigación soportan los hallazgos de Navas (1996a-c), dado que el suelo expuesto fue el microhábitat que menos varió en cuanto a pérdida y ganancia de agua tanto en modelos grandes como pequeños (Figura 4) y tuvo uno de los valores más bajos con respecto a velocidad del viento.

Así mismo, Barrios (2010) reporta vocalizaciones de *P.bogotensis* en arbusto, según los resultados obtenidos, es posible que la especie vocalice en este microhábitat, no obstante, dadas las pérdidas de masa registradas en los modelos grandes expuestos (Figura 4), es probable que los anuros de mayor tamaño vocalicen dentro del microhábitat, donde las pérdidas de agua fueron menores, y los anuros de tamaños pequeños vocalicen tanto dentro como fuera del microhábitat.

A comparación de los otros microhábitats, exceptuando suelo expuesto, se obtuvo que los modelos grandes y pequeños no tuvieron variaciones de masa marcadas en musgo (Figura 4), lo que podría explicar la abundancia registrada por Navas (1996a). Además, fue el microhábitat que obtuvo mayor aumento de temperatura al medio día (Figura 5) y menor velocidad del viento, por lo que puede que *P. bogotensis* utilice el musgo al igual que utiliza las rocas para aumentar su temperatura corporal de forma oportunista, permitiéndole aumentar la tasa de digestión de las presas capturadas durante la noche y posiblemente maximizar el rendimiento de salto como lo observado en otra especie por Mitchell & Bergmann (2016).

Por otro lado, se ha registrado para especies del género *Pristimantis* que las bromelias pueden ser usadas para retiros diurnos (Duellman & Lynch, 1997; Buitrago-González et al. 2016), probablemente por poseer un microclima que evita grandes pérdidas o ganancias de agua en su interior (tanto para individuos grandes y pequeños) (Figura 4). Así, la estructura vegetal y la baja variación en la temperatura y humedad relativa en las puyas hace de este un microhábitat con baja disminución en la humedad relativa durante los picos de aumento de temperatura, a diferencia de los observado en frailejón (el cual también presenta valores altos en la velocidad del viento) (Figura 5). Por su parte, Buitrago-González et al. (2016), también han registrado en *Pristimantis*, la utilización de necromasa de frailejón, como retiro diurno, lo que va acorde a los resultados, ya que tanto en modelos grandes (interior y expuesto) como pequeños (expuesto), se ganó más agua de la que se perdió.

Con respecto al pasto, puede que este no sea utilizado como microhábitat de retiro diurno, a pesar de que tiene la menor variación en la humedad relativa (tanto fuera como dentro) (Figura 5), debido a la exposición y la poca estructura vegetal que puede exponer a *P. bogotensis* a altas temperaturas durante

el día, ocasionando pérdidas importantes de agua por evaporación cutánea y al convertir a los individuos en una presa fácil para los depredadores. Sin embargo, *P. bogotensis* hace uso de este microhábitat por la noche (en su pico de actividad) dadas las bajas temperaturas idóneas para individuos de *Pristimantis* (Navas 1997, Buitrago-González et al. 2016) y además dado que en la oscuridad disminuye el riesgo de depredación.

En cuanto al tamaño corporal, se ha evidenciado que los tamaños corporales grandes soportan mejor la deshidratación por evaporación que los tamaños pequeños, los cuales son más sensibles a esta y prefieren ambientes húmedos y cubiertos (Pfeifer et al., 2017; Pincheira-Donoso et al., 2019). Según los resultados, se observaron diferencias importantes en cuanto a la pérdida y ganancia de agua entre los tamaños corporales (Tabla 2; Figura 4; Anexo 1), sin embargo, hubo mayor variación de masa en los modelos grandes (interior y expuesto) que en los pequeños (interior y expuesto) (Figura 4; Anexo2) en todos los microhábitats. Este resultado es contrario a la hipótesis inicial planteada en el presente trabajo, dado que se esperaba que los modelos grandes registraran menos variaciones de masa que los modelos pequeños. Lo anterior puede ser explicado por qué en el páramo son más abundantes las especies con tamaño corporal relativamente pequeño, que las especies con mayor tamaño (Duellman, W.E. & Trueb, 1986; Rueda-Almonacid, 2010; Buitrago-González et al.2016). Además, puede suponer entonces que, aunque los individuos grandes presenten mayor variación de masa, estén adaptados fisiológicamente para sobrellevar este cambio y responder mejor a la deshidratación que los individuos pequeños, los cuales evidenciaron menor variación (una condición que no se puede medir con los modelos de agar). Por otro lado, los individuos, grandes y pequeños, están en movimiento durante su periodo de actividad (factor que tampoco es posible evaluar con los modelos de agar) y utilizan diferentes microhábitats durante el día y la noche, lo que les permite disminuir esas pérdidas de agua (Navas, 1996a, 1996b, 1997; Mitchell & Bergmann, 2016).

Deshidratación y desempeño locomotor de individuos de P. bogotensis

Se ha demostrado que la deshidratación es un factor que puede afectar el desempeño locomotor de los anfibios (Beuchat et al., 1984; Moore & Gatten, 1989; Titon et al., 2010). Debido a las condiciones extremas en las que vive *P. bogotensis* (Bradford, 1984; Lynch, 1987; Navas, 1996a; Navas, 1996b; Navas, 1997; Navas, 1999; Díaz-Granados et al., 2005), la especie está expuesta a grandes variaciones de temperatura y humedad que pueden propiciar la deshidratación y por consiguiente un efecto en el desempeño locomotor (Navas et al., 2008). Sin embargo, los resultados del presente trabajo no soportan esta afirmación, ya que se pudo evidenciar que el cambio en el desempeño locomotor estaba

condicionado en mayor proporción por la longitud corporal del individuo, que por los niveles de hidratación utilizados (Tabla 3).

Esto se puede deber a que la longitud corporal y la longitud de las extremidades posteriores son importantes para determinar el desempeño locomotor de una especie (Emerson, 1985; Gomes et al., 2009; Titon et al., 2010), lo que se evidencia con mayor claridad en los resultados, ya que los individuos tuvieron diferencias significativas en la distancia de los saltos, al comparar entre tamaños (Anexo 3; Anexo 4).

En los resultados no se encontró un patrón claro del efecto de la deshidratación sobre el desempeño locomotor (Figura 6), lo que va en contra de lo propuesto en la hipótesis del presente trabajo. Hubo algunos individuos que se comportaron acorde con los patrones descritos por otros autores (Beuchat et al., 1984; Titon et al., 2010), en donde la distancia de los saltos disminuyó a medida que aumentaba el nivel de deshidratación. En cambio, hubo otros individuos que a medida que aumentaba la deshidratación aumentaban la distancia de sus saltos, al igual que los resultados obtenidos por Beuchat et al. (1984) en donde se encontraron ranas del género *Pristimantis* que a altas temperaturas y altos niveles de deshidratación tuvieron saltos más largos que los registrados al 100% de hidratación. Por último, hubo individuos que presentaron mayor variación y aumentaron o disminuyeron sus saltos independientemente del nivel de hidratación, lo cual puede ser explicado por cambios en niveles de deshidratación donde las ranas evaluadas no variaron la distancia de sus saltos y otros en los que si hubo variación. Un patrón similar fue descrito por Moore & Gatten (1989), en donde las especies *Rana pipiens*, *Rana clamitans*, *Bufo americanus* y *Bufo marinus*, provenientes de varios lugares de Estado Unidos (Kons Scientific Co.; Carolina Biological Supply Co. y Van Pond in Emmet Co., Michigan), no presentaron efecto sobre la distancia recorrida en sus saltos, cuando se encontraban al 80% de hidratación, mientras que en otras hidrataciones si se observó un efecto de aumento o disminución de los saltos.

CONCLUSIONES

En todos los microhábitats evaluados para *Pristimantis bogotensis* se presentaron variaciones en la pérdida y ganancia de agua, cambios también relacionados con el grado de exposición del modelo, el tamaño corporal y la cobertura/estructura vegetal del microhábitat. Se puede concluir que el tamaño es el factor principal que afecta la pérdida y ganancia de agua, encontrándose mayor variación en tamaños corporales grandes. Con respecto a la exposición, en los modelos grandes, los microhábitats de puya (interior y expuesto), frailejón (interior y expuesto), arbusto (interior y expuesto) y musgo (interior) pueden ser considerados microhábitats estresantes a nivel hídrico debido a las pérdidas de agua

evidenciadas, con respecto a necromasa y suelo expuesto, podrían ser considerados buenos refugios debido a la ganancia de agua y a los valores similares entre la pérdida/ganancia de agua, respectivamente. En los modelos pequeños, los microhábitats de arbusto (expuesto), pasto (interior y expuesto), frailejón (interior y expuesto) y musgo (interior y expuesto), pueden ser considerados microhábitats estresantes debido a las pérdidas de agua observadas, por su parte, necromasa, puya y suelo expuesto pueden ser buenos refugios por la ganancia de agua y la poca variación entre la pérdida y ganancia de agua. Sin embargo, la cobertura/estructura vegetal, también puede afectar esta pérdida ya que la temperatura, la humedad relativa y la velocidad del viento varía por cada microhábitat, condición que la especie utiliza a su favor, para hacer uso de uno o varios microhábitats durante el día y la noche según la actividad que decida realizar (canto, reposo, digestión, etc).

En cuanto al desempeño locomotor, no se obtuvo un patrón claro que evidenciara cual puede ser el comportamiento de los individuos grandes y pequeños frente a la deshidratación, sino que por el contrario fue muy variable en todos los tamaños corporales. Esto puede suponer que los individuos reaccionan de diversas maneras frente a la deshidratación independientemente de que sean grandes o pequeños. Lo anterior resalta la necesidad de contar con un protocolo estándar para la evaluación del desempeño locomotor de los anuros *in situ* que permita reducir los posibles sesgos en la toma de los datos.

AGRADECIMIENTOS

Le doy las gracias especialmente a mi hermana y a mi familia por estar presentes cuando más lo necesitaba. A mi compañera de campo y directora Liliana Patricia Saboyá por los innumerables consejos y apoyo en todo momento, a Juan Manuel Carvajalino por sus consejos y observaciones, a mi director Jose Nicolas Urbina, por la paciencia y acompañamiento en mi proceso. A Juan Diego Bolivar, Daniel Mancera, María Fernanda Rozo y al profesor William Ricardo Rugeles por su apoyo en las actividades de campo. A mis amigos Germán Alfonso, Catalina Cubillos, Pedro Camargo, Javier Vega, Juan Pablo Romero y Laura Rincón por ser un pilar incondicional en mi proceso. En general, gracias a todos mis amigos por su cariño y acompañamiento constante que me ayudaron a salir adelante.

REFERENCIAS

- Acosta-Galvis, A. R. (2015). *Una nueva especie del género Pristimantis (Anura: Craugastoridae) del complejo de páramos Merchán-Iguaque (Boyacá, Colombia)*. 1, 107–127.
- Agudelo-Hz, W. J., Urbina-Cardona, N., & Armenteras-Pascual, D. (2019). Critical shifts on spatial traits and the risk of extinction of Andean anurans: an assessment of the combined effects of climate and land-use change in Colombia. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 17(4), 206–219.
- Amey, A. P., & Grigg, G. C. (1995). Lipid-reduced evaporative water loss in two arboreal hyloid frogs.

Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology, 111(2), 283–291.
[https://doi.org/10.1016/0300-9629\(94\)00213-D](https://doi.org/10.1016/0300-9629(94)00213-D)

- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32–46.
- Anderson, M. J. (2017). Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*, 1–15. <https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07841>
- Anderson, M. J., Gorley, R. N., & Clarke, K. R. (2008). PERMANOVA+ Primer V7: User Manual. *Primer-E Ltd., Plymouth, UK*, 93.
- Barrientos, L. S. (2010). *Evaluación de los Caracteres Acústicos en Pristimantis bogotensis*.
- Beuchat, C. A., Pough, F. H., & Stewart, M. M. (1984). Response to simultaneous dehydration and thermal stress in three species of Puerto Rican frogs. *Journal of Comparative Physiology B*, 154(6), 579–585. <https://doi.org/10.1007/BF00684411>
- Bradford, D. F. (1984). Temperature Modulation in a High-Elevation Amphibian, *Rana muscosa*. *Copeia*, 1984(4), 966. <https://doi.org/10.2307/1445341>
- Buitrago_González, W., López-Guzmán, J. & Vargas-Salinas, F. (2016). Anuros en los complejos paramunos Los Nevados, Chilí-Barragán y Las Hermosas, Andes centrales de Colombia. *Biota Colombiana*, 17(2), 52–76. <https://doi.org/10.21068/c001>
- Buttemer, W. A. (1990). Effect of temperature on evaporative water loss of the Australian tree frogs *Litoria caerulea* and *Litoria chloris*. *Physiological Zoology*, 63(5), 1043–1057. <https://doi.org/10.1086/physzool.63.5.30152628>
- Caballero-Arias, MA., Saboyá-Acosta Liliana P., López-Perilla YR., Hernández-Rodríguez David E., Bernal Castro EA., Cruz-Rodríguez EX., M.-G. S. & L.-H. C. (2019). *Guía de anfibios y reptiles del Parque Nacional Natural Chingaza* (1st ed.). Parques Nacionales Naturales de Colombia (Parque Nacional Natural Chingaza. Dirección Territorial Orinoquia).
- colparques. (2022). *CHINGAZA. Parque Nacional Natural*. <http://www.colparques.net/CHINGAZA#acceptar>
- Cortés, J.C., Ardila, I.A., Anganoy, M.A & Duque, R. (2017). *Guía ilustrada de herpetos y mamíferos, fauna de las Reservas Naturales de la Sociedad Civil*.
- Crump, M. L. & N. J. S. (1994). Visual encounter surveys. In M. S. Heyer, W. R. and Foster (Ed.), *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians* (pp. 84–92). Smithsonian Institution Press.
- Díaz-Granados, M., Navarrete González, J., & Suárez López, T. (2005). Páramos: Sensitive Hydrosystems. *Revista de Ingeniería*, 22(22), 64–75.
- Duarte-Ballesteros, L., Urbina-Cardona, J. N., & Saboyá-Acosta, L. P. (2021). Anuran assemblages and spatial heterogeneity in a paramo ecosystem of Colombia. *Caldasia*, 43(1), 126–137. <https://doi.org/10.15446/caldasia.v43n1.84860>
- Duarte, H., Tejedo, M., Katzenberger, M., Marangoni, F., Baldo, D., Beltrán, J. F., Martí, D. A., Richter-Boix, A., & Gonzalez-Voyer, A. (2012). Can amphibians take the heat? Vulnerability to climate warming in subtropical and temperate larval amphibian communities. *Global Change Biology*, 18(2), 412–421. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02518.x>
- Duellman, W.E. & Trueb, L. (1986). *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA and London.
- Duellman, W. E., & Lynch, J. D. (1997). Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in western

Ecuador : Systematics, Ecology, and Biogeography. In *Frogs of the genus Eleutherodactylus (Leptodactylidae) in western Ecuador : systematics, ecology, and biogeography* / John D. Lynch, William E. Duellman. (Vol. 23). Lawrence, Kan, Natural History Museum, University of Kansas, c1997. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.7951>

Emerson, S. B. (1985). *Functional Vertebrate Morphology* (D. Hildebrand, M.E., Bramble, D., Leim, K., Wake (ed.)). Harvard University Press, Cambridge, M.A.

Esri Colombia. (2020a). *Datos abiertos Esri Colombia*. Parques Nacionales Naturales de Colombia. <https://datosabiertos.esri.co/datasets/parques-nacionales-naturales-de-colombia/explore?location=4.732340%2C-74.909550%2C5.53>

Esri Colombia. (2020b). *Datos abiertos Esri Colombia*. Servicios Públicos- Departamentos. <https://datosabiertos.esri.co/datasets/servicios-p%C3%BAblicos-departamentos/explore?location=4.529857%2C-74.291500%2C5.50>

Geotsy. (2022). *Parque Nacional Natural Chingaza, Colombia. Tiempo y clima*. <https://geotsy.com/es/colombia/parque-nacional-natural-chingaza-12203/tiempo-y-clima>

Gomes, F. R., Rezende, E. L., Grizante, M. B., & Navas, C. A. (2009). The evolution of jumping performance in anurans: Morphological correlates and ecological implications. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(5), 1088–1097. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01718.x>

Huey, R. B. (1991). Physiological Consequences of Habitat Selection. *The American Naturalist*, 137, S91–S115. <https://doi.org/10.1086/285141>

Lynch, J. D. (1987). Origins of the high Andean herpetological fauna. In M. Vuilleumier, F. & Monasterio (Ed.), *High altitude tropical biogeography* (pp. 478–499). Oxford University Press, Oxford.

Medina-Rangel, G. F., & López-Perilla, Y. R. (2014). *Montaña Del Suroriente De La Sabana De Bogotá*, . December.

Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Asociación Colombiana de Herpetología, Wildlife Conservation Society, G. de E. en A. C. de supervivencia de especies-U. I. para la C. de la N. (2022). *Programa Nacional para la Conservación de los Anfibios en Colombia. Plan de Acción 2022-2032*. Bogotá: Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.

Mitchell, A., & Bergmann, P. J. (2016). Thermal and moisture habitat preferences do not maximize jumping performance in frogs. *Functional Ecology*, 30(5), 733–742. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12535>

Moore, F. R., & Gatten, R. E. (1989). *Locomotor Performance of Hydrated , Dehydrated , and Osmotically Stressed Anuran Amphibians Published by : Allen Press on behalf of the Herpetologists ' League Stable URL : https://www.jstor.org/stable/3892224 REFERENCES Linked references are available on. 45(1), 101–110.*

Navas, C. A. (1995). Ecological implications of behavior and physiology in high-elevation neotropical anurans. *University of Connecticut, Storrs*, 130(2), 556. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaci.2012.05.050>

Navas, C. A. (1996a). International Association for Ecology Implications of Microhabitat Selection and Patterns of Activity on the Thermal Ecology of High Elevation Neotropical Anurans Published by : Springer in cooperation with International Association for Ecology Stable URL. *Oecologia*, 108(4), 617–626.

Navas, C. A. (1996b). Metabolic physiology, locomotor performance, and thermal niche breadth in neotropical anurans. *Physiological Zoology*, 69(6), 1481–1501. <https://doi.org/10.1086/physzool.69.6.30164271>

Navas, C. A. (1996c). The Effect of Temperature on the Vocal Activity of Tropical Anurans: A comparison of High and Low-Elevation Species. *Journal of Herpetology*, 11(1), 51–59.

Navas, C. A. (1997). Thermal extremes at high elevations in the andes: Physiological ecology of frogs. *Journal*

of *Thermal Biology*, 22(6), 467–477. [https://doi.org/10.1016/S0306-4565\(97\)00065-X](https://doi.org/10.1016/S0306-4565(97)00065-X)

- Navas, C. A. (1999). Biodiversidad de anfibios y reptiles en el páramo: una visión eco-fisiológicas. In *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* (Vol. 23, Issue Suplemento especial, pp. 465–474).
- Navas, C. A. & Araujo, C. (2000). The Use of Agar Models to Study Amphibian Thermal Ecology. *Journal of Herpetology*, 34(2), 330–334.
- Navas, C. A., Gomes, F. R., & Carvalho, J. E. (2008). Thermal relationships and exercise physiology in anuran amphibians: Integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 151(3), 344–362. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.07.003>
- Pefaur, J. E., & Duellman, W. E. (1980). Community Structure in High Andean Herpetofaunas. *Transactions of the Kansas Academy of Science (1903-)*, 83(2), 45. <https://doi.org/10.2307/3627715>
- Pfeifer, M., Lefebvre, V., Peres, C. A., Banks-Leite, C., Wearn, O. R., Marsh, C. J., Butchart, S. H. M., Arroyo-Rodríguez, V., Barlow, J., Cerezo, A., Cisneros, L., D’Cruze, N., Faria, D., Hadley, A., Harris, S. M., Klingbeil, B. T., Kormann, U., Lens, L., Medina-Rangel, G. F., ... Ewers, R. M. (2017). Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature*, 551(7679), 187–191. <https://doi.org/10.1038/nature24457>
- Pincheira-Donoso, D., Meiri, S., Jara, M., Olalla-Tárraga, M. Á., & Hodgson, D. J. (2019). Global patterns of body size evolution are driven by precipitation in legless amphibians. *Ecography*, 42(10), 1682–1690. <https://doi.org/10.1111/ecog.04644>
- Porto, C. E. (2015). *Efrain Maps*. América. Orogénesis Soluciones Geográficas. <https://www.efrainmaps.es/descargas-gratuitas/américa/>
- Preest, M. R., & Pough, F. H. (2003). Effects of body temperature and hydration state on organismal performance of toads, *Bufo americanus*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76(2), 229–239. <https://doi.org/10.1086/367948>
- QGIS.org. (2022). *QGIS Geographic Information System*. QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- Roznik, E. A., Rodriguez-Barbosa, C. A., & Johnson, S. A. (2018). Hydric balance and locomotor performance of native and invasive frogs. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6(OCT), 1–8. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00159>
- Rueda-Almonacid, J. V. (2010). Anfibios y reptiles de los bosques de La Aguadita, región Salto del Tequendama y Puerto Salgar, departamento de Cundinamarca. *Conservación Internacional Colombia*, 86.
- Thorson, T. . (1955). The Relationship of Water Economy to Terrestrialism in Amphibians. *Ecological Society of America*, 36(1), 100–116.
- Titon, B., Navas, C. A., Jim, J., & Gomes, F. R. (2010). Water balance and locomotor performance in three species of neotropical toads that differ in geographical distribution. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 156(1), 129–135. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.01.009>
- Tobar-Suárez, C., Urbina-Cardona, N., Villalobos, F. & Pineda, E. (2022). Amphibian species richness and endemism in tropical montane cloud forests across the Neotropics. *Biodiversity and Conservation*, 31(1), 259–313.
- Walton, M. (1988). Relationships among Metabolic , Locomotory , and Field Measures of Organismal Performance in the Fowler ’ s Toad (*Bufo woodhousei fowleri*) Published by : *The University of Chicago Press. Sponsored by the Division of Compara.*, 61(2), 107–118.
- Wassersug, R. J. & Sperry, D. G. (1977). The Relationships of Locomotion to Differential Predation on

Pseudacris Triseriata (Anura : Hylidae) Author (s): Richard J . Wassersug and David G . Sperry
 Published by : Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1936218> . America,
 58, 830–839.

Wells, K. D. (2007). *The Ecology and Behavior of Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago.

Young, J. E., Christian, K. A., Donnellan, S., Tracy, C. R., & Parry, D. (2005). Comparative analysis of cutaneous evaporative water loss in frogs demonstrates correlation with ecological habits. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78(5), 847–856. <https://doi.org/10.1086/432152>

Zegada-herbas, L. J., Ocampo, M., & Aparicio, J. (2021). *Revista Mexicana de Biodiversidad y Pleurodema cinereum en un valle seco altoandino*. 92.

ANEXOS

Anexo 1. Comparaciones por pares de la pérdida de masa de los modelos de agar entre los tamaños corporales (grande y pequeño) por cada nivel del factor Microhábitat_Exposición. Cada comparación presenta el valor del pseudo t-student y el valor del p-perm (Anderson et al., 2008). En rojo se señalan los p-perm significativos ($p\text{-perm} < 0,05$).

POR MICROHÁBITAT

Dentro del nivel 'expuestoSuelo_expuesto'/ Factor: Microhábitat_Exposición

Grupos	t	P(perm)
Grande, Pequeño	61,523	0,0019

Dentro del nivel 'interiorPuya'/ Factor: Microhábitat_Exposición

Grupos	t	P(perm)
Grande, Pequeño	38,776	0,0022

Dentro del nivel 'expuestoPuya'/ Factor: Microhábitat_Exposición

Grupos	t	P(perm)
Grande, Pequeño	23,823	0,0023

Dentro del nivel 'interiorNecromasa'/ Factor: Microhábitat_Exposición

Grupos	t	P(perm)
Grande, Pequeño	25,644	0,0026

Dentro del nivel 'expuestoNecromasa'/ Factor: Microhábitat_Exposición

Grupos	t	P(perm)
Grande, Pequeño	27,293	0,0021

Dentro del nivel 'interiorFrailejon' / Factor: Microhábitat_Exposición

Grupos	t	P(perm)
Grande, Pequeño	22,594	0,0025

Dentro del nivel 'expuestoFrailejon' / Factor: Microhábitat_Exposición

Grupos	t	P(perm)
Grande, Pequeño	16,764	0,0022

Dentro del nivel 'interiorPasto' / Factor: Microhábitat_Exposición

Grupos	t	P(perm)
Grande, Pequeño	61,053	0,0019

Dentro del nivel 'expuestoPasto' / Factor: Microhábitat_Exposición

Grupos	t	P(perm)
Grande, Pequeño	18,676	0,0024

Dentro del nivel 'interiorMusgo' / Factor: Microhábitat_Exposición

Grupos	t	P(perm)
Grande, Pequeño	27,951	0,0027

Dentro del nivel 'expuestoMusgo' / Factor: Microhábitat_Exposición

Grupos	t	P(perm)
Grande, Pequeño	58,649	0,002

Dentro del nivel 'interiorArbusto' / Factor: Microhábitat_Exposición

Grupos	t	P(perm)
Grande, Pequeño	58,995	0,0022

Dentro del nivel 'expuestoArbusto' / Factor: Microhábitat_Exposición

Grupos	t	P(perm)
Grande, Pequeño	36,858	0,0021

Anexo 2. Comparaciones por pares de la pérdida de masa de los modelos de agar entre los niveles del factor Microhábitat_Exposición por cada nivel del factor Tamaño corporal (grande y pequeño). Cada comparación presenta el valor del pseudo t-student y el valor del p-perm (Anderson et al., 2008). Solo en rojo se señalan los p-perm significativos ($p\text{-perm} < 0,05$), los valores en rojo y negrilla representan los p-perm más bajos obtenidos en las comparaciones.

POR TAMAÑO

Dentro del nivel 'Grande'/ Factor: Tamaño corporal

Grupos	t	P(perm)
expuestoSuelo_expuesto, interiorNecromasa	3,2605	0,0242
expuestoSuelo_expuesto, expuestoNecromasa	3,3291	0,0262
expuestoSuelo_expuesto, interiorPasto	4,0918	0,0138
expuestoSuelo_expuesto, expuestoArbusto	2,6112	0,0504
interiorPuya, interiorNecromasa	2,6232	0,0482
interiorPuya, expuestoFrailejon	2,6708	0,0484
interiorPuya, expuestoArbusto	4,2524	0,0097
expuestoPuya, interiorPasto	2,9576	0,0381
interiorNecromasa, interiorPasto	3,6702	0,0153
interiorNecromasa, interiorMusgo	3,8123	0,0169
interiorNecromasa, expuestoMusgo	2,3077	0,0586
expuestoNecromasa, interiorPasto	4,0047	0,0118
expuestoNecromasa, interiorMusgo	2,8872	0,0397
interiorFrailejon, interiorPasto	2,6827	0,0496
expuestoFrailejon, interiorPasto	2,6858	0,0492
interiorPasto, expuestoMusgo	2,9134	0,0324
interiorPasto, expuestoArbusto	3,8319	0,0163
interiorMusgo, expuestoArbusto	2,473	0,0568
expuestoMusgo, expuestoArbusto	2,6647	0,0461
interiorArbusto, expuestoArbusto	2,7359	0,0509

Dentro del nivel 'Pequeño'/ Factor: Tamaño corporal

Grupos	t	P(perm)
interiorPuya, interiorMusgo	3,5503	0,0208
interiorPuya, expuestoMusgo	2,5267	0,0598
interiorPuya, interiorArbusto	2,7622	0,043
interiorPuya, expuestoArbusto	5,9211	0,0027
interiorMusgo, expuestoArbusto	4,1778	0,0119
interiorArbusto, expuestoArbusto	4,273	0,013

Anexo 3. Registro de las variables de longitud de cada individuo de *P. bogotensis* capturado. Se presentan los valores de Longitud Rostro-Cloacal (LRC), Longitud de la pierna (LRP) y Longitud del Brazo (LRB) organizados de menor a mayor.

INDIVIDUO	LRC	LRP	LRB
LP-01	18,61	18,8	10,17
LP-02	19,75	15,4	8,16
LP-03	21,25	22,44	10,27
LP-04	21,55	16,38	10,28
LP-05	21,78	17,23	8,21
LP-06	21,97	14,82	7,86
LP-07	22,18	18,03	9,79
LP-08	22,38	18,76	11,41
LP-09	22,45	20,9	8,99
LP-10	22,85	17,93	9,88
LP-11	22,97	16,91	8,27
LP-12	23,16	20,48	9,89
LP-13	23,44	17,53	8,96
LP-14	23,8	17,49	8,0
LP-15	25,25	20,02	11,49
LP-16	28,01	27,47	9,16

Anexo 4. Comparaciones por pares de la longitud de salto de individuos de *Pristimantis bogotensis* entre los niveles del factor Longitud corporal por cada nivel del factor % de Hidratación (100, 95, 90 y 85). Cada comparación presente el valor del pseudo t-student, el valor del p-perm, el número de permutaciones realizadas por comparación y el P de Monte-Carlo (Anderson et al., 2008). Solo en rojo se señalan los P(MC) significativos ($P(MC) < 0,05$), los valores en rojo y negrilla representan los P(MC) más bajos obtenidos en las comparaciones.

POR HIDRATACIÓN

Dentro del nivel '85'/ Factor: % Hidratación					Dentro del nivel '95'/ Factor: % Hidratación				
Grupos	t	P(perm)	Unique perms	P(MC)	Grupos	t	P(perm)	Unique perms	P(MC)
18,61, 21,78	2,8179	0,0999	10	0,0459	18,61, 21,25	3,2998	0,1048	10	0,0505
21,55, 21,78	15,827	0,1001	7	0,0009	18,61, 21,55	3,7251	0,1052	10	0,0317
21,78, 21,97	2,6877	0,1012	10	0,0514	18,61, 21,97	21,285	0,3324	3	0,0019
21,78, 22,18	8,5387	0,0997	10	0,0012	18,61, 22,45	3,342	0,1972	10	0,0424
21,78, 22,38	3,1378	0,1006	10	0,0348	18,61, 22,85	3,801	0,0974	10	0,0317
21,78, 22,45	3,4012	0,0945	10	0,0279	18,61, 23,16	92,376	0,3401	3	0,0077
21,78, 22,97	3,0467	0,0988	10	0,0372	18,61, 28,01	88,335	0,3286	3	0,0065
21,78, 23,16	2,7092	0,0996	10	0,0552	19,75, 23,8	3,595	0,0964	10	0,0362
21,78, 23,44	6,3636	0,2511	4	0,0235	21,25, 21,55	3,2543	0,0983	10	0,0313
21,78, 25,25	12,099	0,2545	4	0,0078	21,25, 21,97	10,39	0,0996	10	0,0021
21,78, 28,01	4,4602	0,0969	10	0,0198	21,25, 22,45	2,8428	0,1051	10	0,0467
22,18, 22,38	4,5617	0,1017	10	0,0111	21,25, 22,85	3,3173	0,1031	9	0,0332
					21,25, 23,16	4,784	0,2558	4	0,0439
					21,25, 23,8	4,6551	0,1011	10	0,0098
					21,25, 28,01	4,4814	0,2485	4	0,0467
					21,55, 23,8	5,2334	0,1009	10	0,0058
					21,78, 21,97	6,0454	0,0994	10	0,0087
					21,78, 23,8	4,3414	0,1028	10	0,0137
					21,97, 23,44	13,224	0,3386	3	0,0449
					21,97, 23,8	16,056	0,1016	10	0,0008
					22,18, 23,8	3,1093	0,1028	10	0,0378
					22,45, 23,8	4,7487	0,0945	10	0,0102
					22,85, 23,8	5,3312	0,1025	10	0,0067
					23,16, 23,8	8,8944	0,253	4	0,0121
					23,8, 28,01	8,5536	0,2447	4	0,0122
Dentro del nivel '90'/ Factor: % Hidratación					Dentro del nivel '100'/ Factor: % Hidratación				
Grupos	t	P(perm)	Unique perms	P(MC)	Grupos	t	P(perm)	Unique perms	P(MC)
18,61, 22,45	4,751	0,0969	10	0,0084	18,61, 19,75	12,532	0,324	3	0,0553
18,61, 23,8	4,042	0,1057	10	0,0153	18,61, 21,25	5,8681	0,3336	3	0,0286
19,75, 22,45	3,9906	0,0995	10	0,0276	18,61, 21,55	6,4812	0,3363	3	0,0218
19,75, 23,8	4,2493	0,0982	10	0,0215	18,61, 21,78	6,8209	0,1011	10	0,0066
21,25, 21,78	4,3679	0,1002	10	0,0141	18,61, 22,18	9,6933	0,1003	10	0,0024
21,25, 23,8	6,1072	0,1023	9	0,0049	18,61, 22,45	7,8274	0,1071	10	0,0046
21,55, 21,78	5,4328	0,1036	10	0,006	18,61, 23,16	12,056	0,3313	3	0,0549
21,55, 22,38	5,2692	0,2499	4	0,0346	18,61, 28,01	20,886	0,3257	3	0,0291
21,55, 22,45	7,6856	0,0957	10	0,0019	19,75, 21,97	16,654	0,3316	3	0,0411
21,55, 23,44	7,6796	0,2502	4	0,0174	21,25, 21,97	5,9733	0,3347	3	0,0233
21,55, 23,8	14,383	0,0999	10	0,0001	21,25, 23,44	5,6778	0,1005	10	0,0097
21,78, 22,18	3,0633	0,1013	10	0,0402	21,55, 21,97	6,6521	0,3283	3	0,0223
21,78, 22,38	5,793	0,2564	4	0,0303	21,55, 23,44	5,3682	0,1002	10	0,0146
21,78, 22,45	10,277	0,0962	10	0,0006	21,78, 21,97	6,9991	0,0998	10	0,008
21,78, 22,85	4,4272	0,1024	10	0,0116	21,78, 22,18	3,3179	0,1012	10	0,0324
21,97, 22,45	4,0488	0,103	10	0,0277	21,78, 23,44	5,572	0,104	10	0,0052
21,97, 23,8	4,1891	0,1031	10	0,0247	21,97, 22,18	9,8773	0,1001	10	0,0033
22,18, 23,8	4,1752	0,0995	10	0,014	21,97, 22,45	8,103	0,104	10	0,0049
22,38, 23,8	102,43	0,2497	4	0,0002	21,97, 23,16	16,033	0,332	3	0,0387
22,45, 22,85	5,7771	0,1009	10	0,0031	21,97, 28,01	27,58	0,3303	3	0,021
22,45, 22,97	13,722	0,2572	4	0,006	22,18, 22,45	4,4229	0,106	10	0,0107
22,45, 23,44	20,666	0,2566	4	0,0022	22,18, 22,85	3,9528	0,0999	10	0,0155
22,45, 23,8	39,017	0,1029	9	0,0001	22,18, 22,97	3,3033	0,1008	10	0,0303
22,45, 25,25	2,8817	0,1012	10	0,0453	22,18, 23,44	8,6916	0,0996	10	0,0009
22,45, 28,01	5,2023	0,2443	4	0,0343	22,18, 23,8	5,8268	0,2522	4	0,0297
22,85, 23,44	4,634	0,2482	4	0,0442	22,45, 23,44	5,498	0,1022	10	0,0046
22,85, 23,8	8,6893	0,0997	10	0,0014	22,45, 23,8	4,4657	0,2469	4	0,043
22,97, 23,8	29,824	0,255	4	0,0017	22,45, 28,01	4,1096	0,2505	4	0,0544
23,8, 25,25	2,6489	0,1009	10	0,0553	23,44, 28,01	6,7661	0,2472	4	0,0206
23,8, 28,01	70,775	0,2556	4	0,0003					

Anexo 5. Comparaciones por pares de la longitud de salto de individuos de *Pristimantis bogotensis* entre los niveles del factor % de Hidratación por cada nivel del factor Longitud corporal. Cada comparación presente el valor del pseudo t-student, el valor del p-perm, el número de permutaciones realizadas por comparación y el P de Monte-Carlo (Anderson et al., 2008). Solo en rojo se señalan los P(MC) significativos (***), los valores en rojo y negrilla representan los P(MC) más bajos obtenidos en las comparaciones. Los valores de 0,05 se consideraron significativos.

POR LONGITUD CORPORAL

Dentro del nivel '18,61' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	0,37807	0,6998	10	0,7243
85, 95	1,7388	0,2019	10	0,1868
85, 100	1,9701	0,1971	10	0,1481
90, 95	2,7203	0,2051	10	0,0675
90, 100	3,1412	0,2011	10	0,0533
95, 100	2,1616	0,3424	3	0,158

Dentro del nivel '19,75' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	0,7577	0,6719	3	0,5289
85, 95	0,79961	0,6594	3	0,5027
85, 100	1,0575	0,6668	3	0,4902
90, 95	0,12652	1	3	0,911
90, 100	0,53843	1	3	0,6855
95, 100	0,33809	1	3	0,7906

Dentro del nivel '21,25' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	1,8828	0,3067	10	0,1287
85, 95	0,07492	1	10	0,9382
85, 100	2,0734	0,2119	10	0,1303
90, 95	4,0341	0,1015	10	0,0152 ***
90, 100	0,99295	0,4959	10	0,3925
95, 100	5,5263	0,0959	10	0,0111 ***

Dentro del nivel '21,55' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	4,6677	0,1048	7	0,0195 ***
85, 95	1,8955	0,2051	7	0,1559
85, 100	3,6269	0,3319	2	0,0669
90, 95	0,40901	0,8086	10	0,6996
90, 100	1,7001	0,1987	10	0,1895
95, 100	0,66028	0,6083	10	0,5522

Dentro del nivel '21,78' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	2,1413	0,1019	10	0,0934
85, 95	5,3675	0,1048	10	0,0051 ***
85, 100	9,473	0,0981	10	0,0008 ***
90, 95	1,8549	0,2049	10	0,1348
90, 100	5,0949	0,1008	10	0,0073 ***
95, 100	3,6805	0,1036	10	0,0216 ***

Dentro del nivel '21,97' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	0,051715	0,9078	10	0,9629
85, 95	1,4378	0,2	10	0,2559
85, 100	1,9003	0,2049	10	0,1487
90, 95	2,2309	0,3341	3	0,1543
90, 100	3,202	0,339	3	0,0839
95, 100	19,92	0,3268	3	0,0032 ***

Dentro del nivel '22,18' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	0,20312	0,9029	10	0,8482
85, 95	0,63927	0,8017	10	0,5635
85, 100	3,8433	0,1036	10	0,0179 ***
90, 95	0,45362	0,6967	10	0,6759
90, 100	2,2625	0,1959	10	0,0831
95, 100	0,97052	0,3967	10	0,386

Dentro del nivel '22,38' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	6,7858	0,2457	4	0,0205 ***
85, 95	1,0137	0,3969	10	0,3837
90, 95	0,88177	0,667	3	0,5381

Dentro del nivel '22,45' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	2,6277	0,0971	10	0,0592
85, 95	0,44636	0,6998	7	0,6812
85, 100	0,43345	0,8033	10	0,6951
90, 95	2,7231	0,0956	10	0,0502
90, 100	6,0263	0,0986	10	0,0044 ***
95, 100	0,12377	1	10	0,9051

Dentro del nivel '22,85' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	0,82196	0,5051	10	0,4526
85, 95	1,1149	0,2968	10	0,3289
85, 100	0,26883	0,7021	10	0,795
90, 95	0,63123	0,6018	9	0,5631
90, 100	1,3773	0,4077	10	0,2423
95, 100	1,6173	0,2037	10	0,1835

Dentro del nivel '22,97' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	0,70061	1	4	0,5556
85, 95	0,69297	0,5083	10	0,5389
85, 100	1,0151	0,2994	10	0,3691
90, 95	0,20429	1	3	0,8684
90, 100	0,0084742	1	4	0,9942
95, 100	0,2437	0,7953	10	0,8191

Dentro del nivel '23,16' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	0,53238	0,5953	10	0,6361
85, 95	0,22138	0,7508	4	0,848
85, 100	0,21328	0,7515	4	0,8539
90, 95	0,45129	1	3	0,7259
90, 100	0,44625	1	3	0,7254
95, 100	No test			

Dentro del nivel '23,44' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	No test			
85, 95	No test			
85, 100	0,71774	0,7536	4	0,5441
90, 95	No test			
90, 100	0,87903	0,7466	4	0,4764
95, 100	0,6129	0,7493	4	0,5975

Dentro del nivel '23,8' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	2,0042	0,0997	10	0,1411
85, 95	2,0544	0,1046	9	0,1348
85, 100	0,64733	0,6637	3	0,6438
90, 95	0,57854	0,7967	7	0,6026
90, 100	8,4884	0,2542	4	0,0136 ***
95, 100	1,4932	0,5047	4	0,2732

Dentro del nivel '25,25' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	0,099874	1	4	0,9293
85, 95	0,25759	1	3	0,8379
90, 95	0,5501	0,6021	10	0,6196

Dentro del nivel '28,01' / Factor: Longitud Corporal

Grupos	t	P(perm)	Únique perms	P(MC)
85, 90	0,91093	0,6687	3	0,5415
85, 95	0,44905	1	3	0,7316
85, 100	2,1939	0,3322	3	0,276
90, 95	No test			
90, 100	No test			
95, 100	No test			