

COMPARACIÓN MORFOLÓGICA DE LOS RENACUAJOS DE CUATRO
ESPECIES DE RANAS VENENOSAS CRÍPTICAS (ANURA:
DENDROBATOIDEA) DE COLOMBIA

MARVIN ALFREDO ANGANÓY CRIOLLO

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
PASTO
2010

COMPARACIÓN MORFOLÓGICA DE LOS RENACUAJOS DE CUATRO
ESPECIES DE RANAS VENENOSAS CRÍPTICAS (ANURA:
DENDROBATOIDEA) DE COLOMBIA

MARVIN ALFREDO ANGANÓY CRIOLLO

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de Biólogo

DIRECTOR
Ph. D. JOHN D. LYNCH

CODIRECTOR
Ph. D. DORA NANCY PADILLA

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
PASTO
2010

“Las ideas, resultados y conclusiones aportados en el presente trabajo de grado son responsabilidad del autor”

“Artículo 1 del acuerdo No. 324 de octubre 11 de 1966, emanada por el honorable Consejo Directivo de la Universidad de Nariño”

Nota de aceptación

Director

Director

Jurado

Jurado

San Juan de Pasto, Febrero de 2010.

AGRADECIMENTOS

A mis directores, el profesor John D. Lynch por todo su apoyo, enseñanza y constancia en la investigación, y a Dora Nancy Padilla por su colaboración en el desarrollo del proyecto.

A David Sánchez, Biólogo Universidad Nacional, por la motivación, apoyo, y por ser el promotor de esta investigación.

A mis jurados evaluadores, Fernando Castro, profesor de Biología de la Universidad del Valle y Aquiles Gutiérrez, profesor de Biología de la Universidad de Nariño, por sus recomendaciones y críticas al trabajo.

A mis amigos, Belisario Cepeda por sus consejos y ayuda, a Diana Mora por su apoyo en mi investigación y su ayuda en la ciudad de Pasto.

A mis compañeros del Laboratorio de Anfibios, Sandy Arroyo, Gustavo Ballen, Lucas Barrientos, Rances Caicedo, Belisario Cepeda, Angélica Cuevas, Cesar Mongui, Lina María Escobar, John Jairo Museses, Raúl Pedroza, Herón Romero y David Sánchez.

A Andrés Acosta, Curador Colección de Anfibios (MUJ) Pontificia Universidad Javeriana, por el acceso al material de investigación y su amabilidad.

A las instituciones. La Vicerrectoria de investigaciones y postgrados (VIPRI) de la Universidad de Nariño por la financiación parcial de la investigación, a la Universidad Nacional de Colombia y a la Pontificia Universidad Javeriana por permitir el acceso a las colecciones biológicas y un agradecimiento especial al Laboratorio de Anfibios, Instituto de Ciencias Naturales (ICN) de la Universidad Nacional de Colombia por abrirme las puertas y ser el lugar donde desarrollé mi investigación.

A la profesora Luz Estela Lagos y Martha Sofía Gonzales, ex –directora y directora del departamento Biología de la Universidad de Nariño, por su apoyo, gestión y ayuda durante el desarrollo de proyecto.

A la familia Cepeda Solarte por su hospitalidad durante mi estadía en la ciudad de Bogotá.

A mi familia, mi mamá Luz Marina Criollo, mi papá Alfredo Anganoy y mis hermanos Jonathan y Daissy por su incondicional apoyo.

A mis amigos y compañeros de la Universidad de Nariño, gracias por su apoyo, consejos y entusiasmo. Diana M, Diana G, Fiorela D, Johana C, Jurany A, Marian

C, Mónica C, Natalia B, Patricia B, Sandra U, Yuly C; Alberto D, Alejandro C, Andrés M, Brian C, David C, Diego M y José P.

Y a todos los colegas, en el área de la Biología y Herpetología que contribuyeron a la consecución y desarrollo de mi investigación.

DEDICATORIA

A mi familia.

A mis amigos herpetólogos del sur de Colombia, el Grupo de Herpetología de la Universidad de Nariño.

A la comunidad científica, el gremio de Herpetólogos, gracias por sus aportes, los cuales han generado mis ideas, mis preguntas investigativas y mis hipótesis.

RESUMEN

Describo y comparo los renacuajos de cuatro especies de ranas venenosas crípticas de Colombia, *Allobates juanii* y *Rheobates palmatus* de la familia Aromobatidae, e *Hyloxalus subpunctatus* e *H. vergeli* de la familia Dendrobatidae. Los renacuajos de las cuatro ranas venenosas crípticas presentan variación ontogénica (en el número de hileras de papilas marginales), variación asociada al periodo endotrófico (cuando se encuentran sobre la espalda del adulto) y los cambios inducidos por la metamorfosis, y variación independiente de algún periodo de desarrollo; a diferencia de la estabilidad morfológica observada en los estadios de vida libre, lo cual permite hacer comparaciones entre renacuajos de diferentes especies. Además, la comparación morfológica demuestra que los renacuajos de las ranas venenosas crípticas son distinguibles y diagnosticables a nivel de especies; pero a nivel supraespecífico, la morfología externa y del disco oral es similar a la de los renacuajos descritos de otras especies de ranas venenosas crípticas y no se diferencian por la actual separación genérica y/o familiar de estas ranas. Renacuajos de otras ranas venenosas (*Allobates femoralis* y *A. talamancae*) poseen otro tipo de larva, morfológicamente diferenciable de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas.

Los renacuajos de espalda de *Hyloxalus subpunctatus* exhiben un patrón de formación de las hileras dentales labiales particular a este grupo. Las diferencias morfológicas larvales encontradas entre poblaciones de *H. vergeli* y *Rheobates palmatus* soportan la hipótesis que bajo su nombre hay más de una especie, y la observación y análisis de la morfología de los renacuajos del género *Allobates*, prueba la heterogeneidad de este grupo. En general, la morfología de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas ayuda a la solución de los problemas taxonómicos, suministra información de patrones de variación y prueba las relaciones de parentesco en este complicado grupo.

ABSTRACT

I describe and compare the tadpoles of four species cryptic dart-poison frogs from Colombia, *Allobates juanii* and *Rheobates palmatus* are of the Aromobatidae family, and *Hyloxalus subpunctatus* and *H. vergeli* are of the Dendrobatidae family. Tadpoles of four cryptic dart-poison frogs have ontogeny variation (in the number of rows of marginal papillae), variation associated with endotrophic period (when are back-riding tadpoles) and changes induced by metamorphosis, and independent variation of some development timing; in contrast with the morphological stability observed in free-living stages, which allows comparisons between tadpoles of different species. Furthermore, the morphological comparison shows that the tadpoles of cryptic poison frogs are distinguishable and diagnosable at the species level, but at supraspecific level, the external morphology and of oral disk is similar to others tadpoles described of other species cryptic dart-poison frogs and are not differentiated by the current classification of the genus or families of these frogs. Tadpoles of other poisonous frogs (*Allobates femoralis* and *A. talamancae*) have another type of larva, morphologically distinguishable from the tadpoles of cryptic poison frogs.

Back-riding tadpoles of *Hyloxalus subpunctatus* show a particular pattern to this frogs group in the formation of the labial tooth row. The differences found in larval morphology between populations of *Rheobates palmatus* and *H. vergeli* support the hypothesis that under his names there is more than one species, and the observation and analysis of the tadpoles morphology of the *Allobates* genus, test the heterogeneity of this group. In general, the tadpoles' morphology of the cryptic poison frogs help to solve taxonomic problems, provides information on variation patterns and tests the relationships in this complicated group.

TABLA DE CONTENIDO

	Pág
1. INTRODUCCION Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.	19
1.1. Introducción general.	19
1.2. Planteamiento del problema.	21
1.3. Pregunta de investigación.	23
1.4. Hipótesis de trabajo.	23
1.5. Objetivos.	24
1.5.1. Objetivo general.	24
1.5.2. Objetivos específicos.	24
1.6. Justificación.	25
2. MARCO TEORICO.	26
2.1. Antecedente.	26
2.1.1. El género <i>Colostethus sensu lato</i> .	26
2.1.2. Los renacuajos de las ranas venenosas.	26
2.2. Bases teóricas.	28
2.2.1. Morfología de los renacuajos.	28
2.2.2. Los renacuajos de las ranas venenosas crípticas.	29
2.2.3. Diferenciación interespecífica por medio de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas.	29
3. MATERIALES Y METODOS.	32
3.1. Materiales.	32
3.1.1. Renacuajos.	32

3.1.2. Instrumentos.	33
3.2. Métodos.	33
3.2.1. Descripción de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas.	34
3.2.2. Comparación de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas.	36
3.3. Análisis estadísticos.	37
4. RESULTADOS GENERALES.	38
4.1. Comentarios de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas.	39
4.1.1. Gremio ecomorfológico.	39
4.1.2. Estadios de desarrollo y variación en los renacuajos.	39
4.1.3. Crecimiento de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas.	41
4.1.4. Medidas morfométricas en los renacuajos, un llamado de precaución.	42
5. DESCRIPCION DE LOS RENACUAJOS DE <i>Hyloxalus vergeli</i> (ANURA: DENDROBATOIDEA: DENDROBATIDAE) DE COLOMBIA.	46
5.1. Descripción.	47
5.1.1. Medidas de los renacuajos de <i>Hyloxalus vergeli</i> .	49
5.1.2. Coloración en vida.	49
5.1.3. Coloración en preservativo.	50
5.2. Variación en los renacuajos de <i>Hyloxalus vergeli</i> .	52
5.2.1. Disposición de las hileras de papilas marginales en el disco oral de los renacuajos de vida libre de <i>Hyloxalus vergeli</i> .	54
5.3. Renacuajos de otras poblaciones de <i>Hyloxalus vergeli</i> .	54
5.4. Discusión.	57
6. DESCRIPCION DE LOS RENACUAJOS DE <i>Rheobates palmatus</i> (ANURA: DENDROBATOIDEA: AROMOBATIDAE) DE COLOMBIA	61

6.1. Descripción.	62
6.1.1. Medidas de los renacuajos de <i>Rheobates palmatus</i> .	64
6.1.2. Coloración en vida.	65
6.1.3. Coloración en preservativo.	65
6.2. Variación en los renacuajos de <i>Rheobates palmatus</i> .	67
6.2.1. Disposición de las hileras de papilas marginales en el disco oral de los renacuajos de vida libre de <i>Rheobates palmatus</i> .	70
6.3. Discusión.	70
7. DESCRIPCION DE LOS RENACUAJOS DE <i>Hyloxalus subpunctatus</i> (ANURA: DENDROBATOIDEA: DENDROBATIDAE) DE COLOMBIA.	74
7.1. Descripción.	75
7.1.1. Medidas de los renacuajos de <i>Hyloxalus subpunctatus</i> .	76
7.1.2. Coloración en vida.	77
7.1.3. Coloración en preservativo.	77
7.2. Variación en los renacuajos de <i>Hyloxalus subpunctatus</i> .	77
7.2.1. Formación de hileras dentales labiales en <i>Hyloxalus subpunctatus</i> .	81
7.2.2. Disposición de las hileras de papilas marginales en el disco oral de los renacuajos de vida libre de <i>Hyloxalus subpunctatus</i> .	81
7.3. Discusión.	82
8. DESCRIPCION DE LOS RENACUAJOS DE <i>Allobates juanii</i> (ANURA: DENDROBATOIDEA: AROMOBATIDAE) DE COLOMBIA.	86
8.1. Descripción.	87
8.1.1. Medidas de los renacuajos de <i>Allobates juanii</i> .	88
8.1.2. Coloración en vida.	89
8.1.3. Coloración en preservativo.	89

8.2. Variación en los renacuajos de <i>Allobates juanii</i> .	90
8.2.1 Disposición de las hileras de papilas marginales en el disco oral de los renacuajos de vida libre de <i>Allobates juanii</i>	91
8.3. Discusión.	93
9. COMPARACION MORFOLOGICA A NIVEL DE ESPECIE, GÉNERO Y FAMILIA DE LOS RENACUAJOS DE CUATRO ESPECIES DE RANAS VENENOSAS CRÍPTICAS.	96
9.1. Resultados.	97
9.1.1. Comparación de la morfología de los renacuajos de <i>Allobates juanii</i> , <i>Hyloxalus subpunctatus</i> , <i>H. vergeli</i> y <i>Rheobates palmatus</i> .	97
9.1.1.1. Morfología general de los renacuajos de las cuatro especies de las ranas venenosas crípticas.	97
9.1.1.2. Variación a través de los estadios de desarrollo de los renacuajos de las cuatro especies de ranas venenosas.	97
9.1.1.3. Diferencias morfológicas en los renacuajos de las cuatro especies de ranas venenosas crípticas ó diferenciación a nivel de especie.	98
9.1.2. Comparación de los renacuajos de <i>Allobates juanii</i> , <i>Hyloxalus subpunctatus</i> , <i>H. vergeli</i> y <i>Rheobates palmatus</i> a nivel genérico y familiar.	101
9.2. Discusión.	102
CONCLUSIONES GENERALES	110
RECOMENDACIONES	113
BIBLIOGRAFÍA	114
ANEXOS	121

LISTA DE TABLAS

	Pág
1. Número de renacuajos empleados en las descripciones.	33
2. Estadística descriptiva para la longitud total y longitud del cuerpo de diez renacuajos de <i>Colostethus</i> sp.	44
3. Prueba de Tukey, comparación de la longitud total entre renacuajos.	45
4. Variación del número de hileras de papilas marginales en los renacuajos de <i>Hyloxalus vergeli</i> .	56
5. Variación del número de hileras de papilas marginales en los renacuajos de <i>Rheobates palmatus</i> .	72
6. Formula de hileras dentales labiales en los renacuajos de espalda de <i>Hyloxalus subpunctatus</i> .	82
7. Variación del número de hileras de papilas marginales en los renacuajos de <i>Hyloxalus subpunctatus</i> .	84
8. Variación del número de hileras de papilas marginales en los renacuajos de <i>Allobates juanii</i> .	93
9. Variación morfológica a través de los estadios de desarrollo larval en los renacuajos de las cuatro especies de ranas venenosas crípticas colombianas.	99
10. Diferencias en los renacuajos endotróficos de tres ranas venenosas crípticas de Colombia.	100
11. Diferencias morfológicas en los renacuajos de vida libre de las cuatro especies de ranas venenosas crípticas de Colombia.	103
12. Diferencias en los renacuajos metamórficos de las cuatro especies de ranas venenosas crípticas de Colombia.	105
13. Caracteres larvales empleados por Grant <i>et al</i> (2006) para los renacuajos de cuatro especies de ranas venenosas crípticas de Colombia.	109

LISTA DE FIGURAS

	Pág
1. <i>Colostethus sensu lato</i> .	27
2. Morfología y medidas del renacuajo.	30
3. Sectores de las papilas marginales en el disco oral y sus medidas morfométricas.	35
4. Representación esquemática del número de hileras de papilas marginales.	36
5. Promedio de la longitud total de los renacuajos las ranas venenosas crípticas.	42
6. Longitud total de los renacuajos de espalda de <i>Hyloxalus subpunctatus</i> .	43
7. Dispersión de la longitud total y longitud del cuerpo de diez renacuajos de <i>Colostethus</i> sp.	44
8. Longitud total, longitud del cuerpo y altura máxima de la cola de los renacuajos de vida libre de <i>Hyloxalus vergeli</i> .	50
9. Renacuajo y disco oral de <i>Hyloxalus vergeli</i> .	51
10. Disposición de las hileras de papilas marginales en el disco oral de los renacuajos de <i>Hyloxalus vergeli</i> .	55
11. Distribución geográfica de los renacuajos de <i>Hyloxalus vergeli</i> y <i>Rheobates palmatus</i> .	57
12. Longitud total, longitud del cuerpo y altura máxima de la cola de los renacuajos de vida libre de <i>Rheobates palmatus</i> .	65
13. Renacuajo y disco oral de <i>Rheobates palmatus</i> .	66
14. Disposición de las hileras de papilas marginales en el disco oral de los renacuajos de <i>Rheobates palmatus</i> .	71
15. Longitud total, longitud del cuerpo y altura máxima de la cola de los renacuajos de vida libre de <i>Hyloxalus subpunctatus</i> .	78
16. Renacuajo y disco oral de <i>Hyloxalus subpunctatus</i> .	79
17. Disposición de las hileras de papilas marginales en el disco oral de los renacuajos de <i>Hyloxalus subpunctatus</i> .	84
18. Longitud total, longitud del cuerpo y altura máxima de la cola de los renacuajos de vida libre de <i>Allobates juanii</i> .	89
19. Renacuajo, disco oral y narina de <i>Allobates juanii</i> .	90
20. Disposición de las hileras de papilas marginales en el disco oral de los renacuajos de <i>Allobates juanii</i> .	92
21. Distribución geográfica de los renacuajos de <i>Allobates juanii</i> e <i>Hyloxalus subpunctatus</i> .	92
22. Forma del pico superior de <i>Allobates juanii</i> , <i>Hyloxalus subpunctatus</i> , <i>H. vergeli</i> y <i>Rheobates palmatus</i> .	104
23. Disco oral de tres dendrobatidos y tres arromoatidos.	106

LISTA DE FOTOS

	Pág
1. Narina, neuromastos e intestinos de los renacuajos de <i>Hyloxalus vergeli</i> .	52
2. Narina, neuromastos e intestinos de los renacuajos de <i>Rheobates palmatus</i> .	67
3. Narina, neuromastos e intestinos de los renacuajos de <i>Hyloxalus subpunctatus</i> .	80
4. Intestinos de los renacuajos de <i>Allobates juanii</i> .	91

LISTA DE ANEXOS

	Pág
A. Material examinado.	121
B. Morfología de los renacuajos de diez especies de ranas venenosas de Colombia.	125
C. Variación en la longitud total, longitud del cuerpo y altura máxima de la cola de <i>Allobates juanii</i> , <i>Rheobates palmatus</i> , <i>Hyloxalus subpunctatus</i> e <i>H. vergeli</i> .	126

GLOSARIO

- Bordes carnosos de las hileras dentales (Ridges): Son pliegues carnosos que se forman temprano en la ontogenia, sobre los labios del disco oral. Los pliegues carnosos dan origen y sostienen los dentículos (Altig y McDiarmid, 1999a; Mijares-Urrutia, 1998). En los renacuajos de las ranas venenosas crípticas, comúnmente hay dos pliegues (= a dos hileras de dentículos) en el labio anterior y tres pliegues (= a tres hileras de dentículos) en el labio posterior.
- Hilera de papilas marginales biseriada o alterna: Las papilas marginales biseriadas se observan como dos hileras de papilas, pero una muy unida a la otra y entre hilera e hilera no espacio que las separe, a diferencia de dos hileras de papilas, y dan la apariencia de zig – zag (Mijares-Urrutia, 1998).
- Neuromastos (Stitches): Son células mecanoreceptoras que confieren la sensibilidad al desplazamiento y movimiento del agua, innervadas por múltiples células ciliares que conforman el sistema de líneas laterales (Lannoo, 1999).
- Picos (Jaw sheath): Estructuras formadas por células queratinizadas que recubre los cartílagos mandibulares adyacentes a la boca. El cartílago mandibular suprarrostral está cubierto por la queratinización del pico superior (upper jaw sheath) y el cartílago mandibular infrarrostral está cubierto por la queratinización del pico inferior (lower jaw sheath) (Altig y McDiarmid, 1999a).
- Repisa queratinizada (Shelf): Estructura queratinizada asociada a la base posterior del pico superior (Altig y McDiarmid, 1999a). Esta estructura es escasamente visible a simple vista por el grado de desarrollo y pigmentación; sin embargo, es notable cuando los renacuajos son manipulados y posicionados adecuadamente.
- W o hendidura en el borde libre del pico superior: Sánchez (in prep) se refiere a pico superior en forma W, a la figura que produce la hendidura presente en el borde libre del pico superior. En este trabajo también se emplea en la misma esencia y también hace referencia a la hendidura como tal.

1. INTRODUCCION Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

1.1 INTRODUCCIÓN GENERAL

Las ranas dardo-venenosas pertenecen a la antes conocida familia Dendrobatidae, comunes por su coloración aposemática y segregación de sustancias altamente tóxicas de la piel; en este grupo de ranas, también se encuentran especies de colores crípticos (café y/o marrón) sin aparente producción de toxinas, las cuales se incluían en el género *Colostethus sensu lato*. Este género poseía el mayor número de especies en la familia (138 especies) pero fue considerado como un grupo de conveniencia para las especies cuya asignación a un género específico en las ranas venenosas era ambigua (Grant y Rodríguez, 2001; Lynch, 1982); además, su reestructuración no era posible por la ausencia de evidencia.

Recientemente, Grant *et al* (2006) con base en datos moleculares, morfológicos, ecológicos y reproductivos, reubicaron las especies de *Colostethus sensu lato* en ocho géneros (*Allobates*, *Anomaloglossus*, *Aromobates*, *Colostethus*, *Epipedobates*, *Hyloxalus*, *Rheobates* y *Silverstoneia*) y dos familias (Aromobatidae y Dendrobatidae) de la superfamilia Dendrobatoidea. Hoy, *Colostethus sensu stricto* está conformado únicamente por 18 especies que se caracterizan por tener el disco del segundo dedo del pie moderadamente expandido y abdomen del macho color pálido libre de melanóforos.

El renacuajo de las ranas venenosas es de tipo exotrófico (Altig y McDiarmid, 1999b) y a diferencia de las ranas neotropicales, es transportado sobre la espalda del adulto a un cuerpo de agua apenas eclosiona (Dunn, 1944; Stebbins y Hendrickson, 1959), donde se desarrollarán los estadios larvales. En estos estadios (25 a 42 *sensu* Gosner, 1960) el renacuajo se alimenta por sí mismo como organismo de vida libre, y soporta las diferentes presiones externas, que se reflejan en las estructuras morfológicas orales de las diferentes familias (Gosner, 1960; McDiarmid y Altig, 1999); sin embargo, el conocimiento en relación al renacuajo de las ranas venenosas no permite detectar las diferencias a nivel de familia, género o especie. De igual forma, en las ranas venenosas crípticas la morfología del renacuajo es desconocida y limitada (Coloma, 1995), puesto que mucha de la información disponible proviene de renacuajos endotróficos de la espalda del adulto y/o son con base en un solo renacuajo y estadio; información que al ser comparada entre renacuajos de diferentes especies de *Colostethus* (como por ejemplo Coloma, 1995) no permiten detectar diferencias larvales claras a nivel específico.

Trabajos en especies de ranas arborícolas neotropicales de la familia Hylidae han documentado variación morfológica en los renacuajos a través o en los estadios de desarrollo larval (Kolench *et al.*, 2008; Sánchez in press.); pero en otros casos, como por ejemplo *Bufo americanus* (Tubbs *et al.*, 1993) documentan un “estasis” o estabilidad morfológica, únicamente con desarrollo de las estructura orales, entre la post-eclosión y la pre-metamorfosis (estadios Gosner 26 a 39), a diferencia de los cambios abruptos en los estadios de la eclosión. En el caso de las ranas venenosas, ocasionalmente se han realizado apuntes sobre variación morfológica (Papilas: Caldwell *et al.*, 2002a; Castillo-Trenn, 2004 y Myers *et al.*, 1978. Picos: Myers *et al.*, 1978. Tuvo ventral: Caldwell y Myers, 1990; Donnelly *et al.*, 1990 y Myers y Daly, 1979); pero la mayoría, no incluyen todos los estadios larvales (con repeticiones por estadio) y por lo tanto se desconoce que tendencia tienen la variación del renacuajo de las ranas venenosas.

En los alrededores de la ciudad de Bogotá (Colombia) se encuentran por lo menos cuatro especies conocidas de Dendrobatoideos, dos especies de la familia Aromobatidae (*Allobates jurnii* y *Rheobates palmatus*) y dos de la familia Dendrobatidae (*Hyloxalus subpunctatus* e *H. vergeli*), y bajo la clasificación actual de las ranas venenosas, estas especies se incluyen en tres géneros, tres subfamilias (Anomaloglossinae, Allobatinae e Hyloxalinae) de las dos familias de Dendrobatoidea. Respecto al renacuajo de estas especies, desde que Hellmich (1940) describió a *Hyloxalus vergeli* y Morales (1994) a *Allobates jurnii*, se desconocen sus estadios larvales. En el caso de *Rheobates palmatus*, Dunn (1944) describió brevemente el renacuajo de vida libre, bajo el nombre de *Hyloxalus granuliventris*, de la vertiente oriental de la Cordillera Oriental (Buenavista, Villavicencio. 1230 m.); además, realizó aportes de la embriología y el desarrollo de la especie. Stebbins y Hendrickson (1959) describieron el renacuajo de vida libre de *H. subpunctatus* con diecinueve larvas de Bogotá, haciendo comentarios sobre variación en el número de hileras de denticulos y proporcionando datos del transporte de los renacuajos en la espalda del adulto; sin embargo, los renacuajos de estas cuatro especies a través de todos los estadios larvales son desconocidos.

Los aportes de esta investigación se presentan seccionados por resultados, de acuerdo a las descripciones de cada uno de los renacuajos de las cuatro especies y su comparación morfológica. En cada descripción se maneja un problema diferente, pero todos los capítulos responden la pregunta de investigación y los objetivos planteados.

1.2 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Las ranas venenosas crípticas son un componente habitual de la fauna neotropical de Centro y Suramérica. Antes a Grant *et al* (2006) éstas ranas se incluían tradicionalmente en el género *Colostethus* (*sensu lato*); sin embargo, el grupo no era natural y fue considerado como un grupo de conveniencia (Coloma, 1995; Grant y Rodríguez, 2001; Lynch, 1982).

En Colombia se registran 86 especies de ranas venenosas crípticas (Acosta-Galvis, 2000; Frost, 2009), de las cuales, para más de las dos terceras partes no se ha descrito hasta la fecha su renacuajo, dejando en claro el vacío del conocimiento respecto a morfología larval de estas ranas. Coloma (1995) detecta este fenómeno en los renacuajos de las ranas venenosas crípticas del Ecuador, él menciona que pocos renacuajos de las especies son conocidos y por ello la morfología larval carece de importancia en la taxonomía (limitado valor taxonómico) de este grupo.

Así mismo, las descripciones disponibles de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas no suministran información suficiente y necesaria para distinguir entre una u otra especie (excepto Caldwell *et al.*, 2002a y Castillo-Trenn, 2004), puesto que están enmarcadas sobre un mismo modelo y no permiten detectar diferencias interespecificas, ya que no son comparativas, mostrando la morfología del renacuajo de las ranas venenosas crípticas general y común para todas las especies.

Otro de los problemas con las descripciones de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas de Colombia, es que una tercera parte de estas, emplean renacuajos endotróficos transportados en la espalda del adulto, lo cual asegura la determinación a especie, pero no garantizan detectar cambios a través del desarrollo larval y carecen de una caracterización morfológica de los estadios de vida libre; probablemente, a causa del número de renacuajos empleados y los estadios evaluados en las descripciones. Un problema más, puesto que un tercio de las descripciones utilizan un número mínimo de renacuajos ($n = <10$), de las cuales un poco más de las tres cuartas partes tienen renacuajos en un mismo estadio de desarrollo.

Además, en los grandes grupos taxonómicos (familia) se ven reflejadas las diferencias morfológicas en los renacuajos (Gosner, 1960; McDiarmid y Altig, 1999; Lynch com. pers.). Entonces, teniendo en cuenta la disponibilidad de los renacuajos de cuatro especies de ranas venenosas de géneros y familias diferentes, y que la información y el conocimiento de los renacuajos de las ranas venenosas no permite dilucidar este planteamiento, propongo evaluar la morfología de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas en especies Colombianas, incluidas en tres géneros (*Allobates*, *Hyloxalus* y *Rheobates*) y tres

subfamilias (Allobatinae, Anomaloglossinae e Hyloxalinae) de las dos familias (Aromobatidae y Dendrobatidae) de Dendrobatoidea.

1.3 PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

Con base en el problema de los renacuajos de las ranas crípticas de Colombia, anteriormente descrito, formulo la siguiente pregunta:

¿Existen diferencias morfológicas entre los renacuajos de especies de ranas venenosas crípticas en géneros de la superfamilia Dendrobatoidea? y de haberlas ¿es posible usarlas para identificar y distinguir los renacuajos a nivel de especie, género y familia?

1.4 HIPÓTESIS DE TRABAJO

La morfología de los renacuajos en especies de ranas venenosas crípticas de diferentes géneros y subfamilias de las dos familias de Dendrobatoidea, presentan diferencias que permiten la distinción y diferenciación en los tres niveles taxonómicos, especie, género y familia.

Fundamento de la hipótesis: La hipótesis de trabajo tiene fundamento y respaldo con base en los siguientes hallazgos y observaciones de las descripciones disponibles de las ranas venenosas crípticas. A nivel de especie, tengo dos supuestos, el primero es con base las descripciones de los renacuajos de ranas venenosas crípticas ecuatorianas de Coloma (1995), donde aparentemente no hay diferencias morfológicas o las diferencias son mínimas entre renacuajos endotróficos de una u otra especie, y así mismo, en renacuajos de vida libre (Duellman, 2004; Mijares-Urrutia y La Marca, 1997). Y el segundo supuesto, donde es posible encontrar diferencias entre los renacuajos que me permiten distinguir entre una u otra especie (Caldwell *et al.*, 2002a; Castillo-Trenn, 2004; Edward, 1971, 1974).

A nivel genérico y supragenérico, las descripciones de los renacuajos de tres especies de ranas venenosas crípticas (Edwards, 1974), que actualmente perteneces a dos géneros (*Allobates* e *Hyloxalus*); la comparación entre el renacuajo de *Epipedobates machalilla* con los otros siete renacuajos de ranas crípticas ecuatorianas (ahora *Hyloxalus*) descritos por Coloma (1995) y los renacuajos de *Mannophryne* (La Marca, 1994, 1995) en comparación con los renacuajos de *Aromobates* (Mijares-Urrutia y La Marca, 1997) no demuestran grandes y marcadas diferencias morfológicas larvales entre géneros y menos entre familias; pero, Sánchez (in prep) encuentra diferencias morfológicas larvales entre los renacuajos de las ranas venenosas crípticas y aposemáticas. Este caso se presenta en las ranas de la familia Hylidae, donde las diferencias morfológicas son evidentes al comparar entre renacuajos de los géneros *Dendropsophus* y *Scinax* (*Dendropsophini*), e *Hyloscirtus* e *Hypsiboas* (*Cophomantini*) (con base en los trabajos de Faivovich, 2002; Kolench *et al.*, 2008; Lynch com. pers., y obs. pers.).

1.5 OBJETIVOS

1.5.1 Objetivo General

Estudiar y caracterizar la morfología de los renacuajos de cuatro especies de ranas venenosas crípticas actualmente dispuestos en tres géneros y dos familias de Dendrobatoidea, para evaluar su utilidad como herramienta en la diferenciación interespecífica, genérica y familiar.

1.5.2 Objetivos Específicos

Describir la morfología externa y del disco oral a través de los estadios larvales (*sensu* Gosner, 1960) de dos especies de Aromobatidae (*Allobates juanii* y *Rheobates palmatus*) y dos especies de Dendrobatidae (*Hyloxalus subpunctatus* e *H. vergeli*) de Colombia.

Analizar la información de las descripciones y comparar entre estadios de desarrollo larval y entre especie la morfología de los renacuajos de *Allobates juanii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus*.

Proporcionar herramientas a partir de la morfología de los renacuajos que faciliten la identificación, descripción y diferenciación de los renacuajos en especies de ranas venenosas crípticas de Colombia.

1.6 JUSTIFICACIÓN

El complejo ciclo de vida de las ranas venenosas incluye dos fases de desarrollo (renacuajo y adulto) y un elaborado cuidado parental con transporte de larvas por el adulto sobre su espalda, una vez el renacuajo eclosiona y comienzan los estadios larvales (Dunn, 1944; Stebbins y Hendrickson, 1959). Cuando los renacuajos están sobre la espalda de un adulto son organismos endotróficos, pero cuando son nadadores libres, estos se alimentan por sí mismos y ocupan diferentes ambientes ecológicos; sin embargo, bajo los resultados de Coloma (1995), aparentemente los renacuajos endotróficos de las ranas venenosas crípticas Ecuatorianas no presentan diferencias morfológicas marcada entre una y otra especie, pero ¿qué sucede con la morfología de los renacuajos de vida libre de estas ranas?, ¿siguen esta tendencia o son diferentes uno del otro?, como los renacuajos de *Allobates marchesianus* y *A. caeruleodactylus* (Caldwell *et al.*, 2002a). Estas preguntas y hallazgos, me brindan evidencias para comenzar a explorar los renacuajos de las ranas venenosas crípticas en Colombia.

Además, es conocido que la taxonomía de los adultos del antes llamado *Colostethus sensu lato* es compleja (Grant y Castro-Herrera, 1998). Sumado a este problema, se encuentra el de sus renacuajos (descrito anteriormente), lo cual oscurece más el conocimiento de estas ranas; de manera, que la ausencia del conocimiento general de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas es una necesidad de investigación en la búsqueda de soluciones de este diverso grupo; puesto que recientemente, los caracteres larvales han surgido como ayuda para la solución de complejidad taxonómicas y filogenéticas, mas aun cuando las diferencias morfológicas son mas conspicuas en los renacuajos que en los adultos (Conte *et al.*, 2007).

Dos Aromobatidos (*Allobates juanii* y *Rheobates palmatus*) y dos Dendrobatidos (*Hyloxalus subpunctatus* y *H. vergeli*) habitan los alrededores de Bogotá (Colombia), los renacuajos de estas cuatro especies son prácticamente desconocidos. Esta cercanía geográfica, en primer lugar, en términos metodológicos, permite obtener y completar las series de desarrollo de los renacuajos para cada una de las especies, y en segundo lugar, me asegura la identificación de los renacuajos de vida libre, puesto que provienen de localidades donde la fauna anura es conocida. En términos investigativos, a consecuencia de las anteriores ventajas, me permitirá caracterizar cada uno de los estadios de desarrollo de los renacuajos de estas cuatro especies de ranas venenosas crípticas, para responder las cuestiones planteadas sobre la diferenciación morfológica de sus renacuajos a nivel de especies, género y familia; conocer y direccionar la variación, y emplear la morfología larval en los problemas taxonómicos de las ranas venenosas.

2. MARCO TEORICO

2.1 ANTECEDENTES

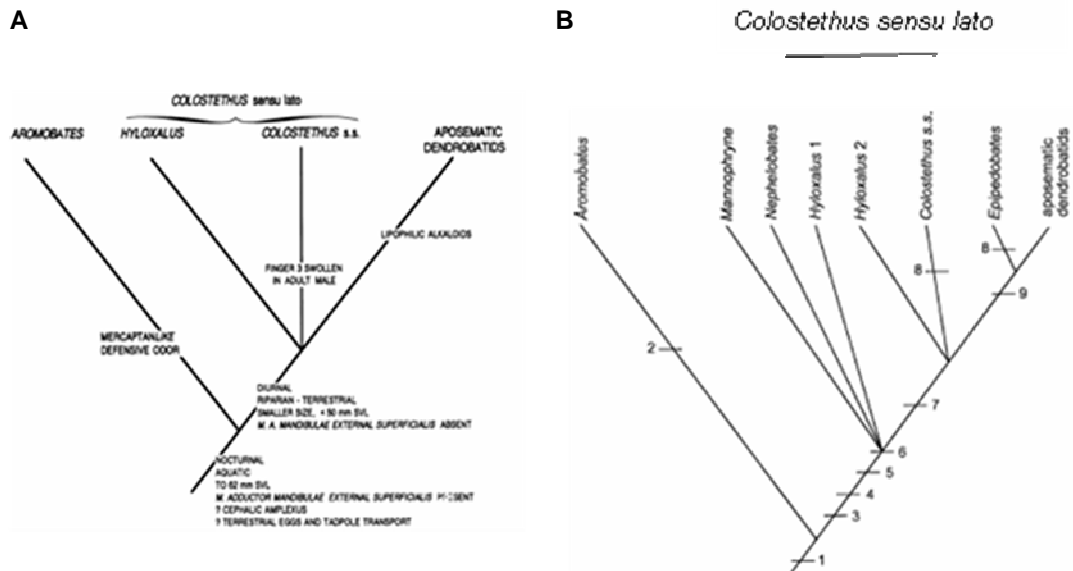
2.1.1 El género *Colostethus sensu lato*. Los dendrobatidos actualmente poseen 264 especies (Santos *et al.*, 2009). Este número a incrementado considerablemente debido al constante hallazgo y descripción de nuevas especies cada año (Grant *et al.*, 2006). Dentro de las ranas venenosas uno de los grupos más diversos son las especies de color críptico pertenecientes al antes conocido género *Colostethus sensu lato*, con 138 especies reconocidas de la totalidad de Dendrobatoidea.

Sin embargo, desde que Savage (1968) resucitó el género *Colostethus*, éste se ha considerado como un grupo de conveniencia (Lynch, 1982). Además, muchos de los intentos por entender y solucionar las relaciones dentro de la familia de las ranas venenosas han fracasado (e. g. Myers *et al.*, 1991) y han terminado aceptando un polifiletico *Colostethus sensu lato* (Kaplan, 1997; Myers *et al.*, 1991. Figura 1).

Recientemente, Grant *et al* (2006) realizaron un análisis sistemático de la familia de las ranas venenosas y propusieron elevar el grupo al nivel de superfamilia; además, reubicaron las especies incluidas en *Colostethus (sensu lato)* en ocho géneros, de las dos familias de ranas venenosas: Aromobatidae (*Allobates*, *Anomaloglossus*, *Aromobates* y *Rheobates*) y Dendrobatidae (*Colostethus*, *Epipedobates*, *Hyloxalus* y *Silverstoneia*); y redefinieron *Colostethus sensu stricto* para las especies que presentan disco del segundo dedo del pie moderadamente expandido con abdomen del macho color pálido, libre de melanóforos (mirar comentarios en Grant *et al*, 2006, pág. 165).

2.1.2 Los renacuajos de las ranas venenosas. Tradicionalmente dentro de las ranas venenosas, los investigadores se encaminaron por el estudio del estado adulto a causa del abundante descubrimiento de nuevas especies y con ello el surgimiento de nuevos “caracteres”; sin embargo, la morfología del renacuajo ha aportado información a la biología de las ranas venenosas paralelamente, aunque de forma aislada y esporádica.

Figura 1. *Colostethus sensu lato*. (A) Ubicación filogenética del género *Aromobates* y definición de *Colostethus sensu stricto* (Myers *et al.*, 1991). Tomado de Myers *et al* (1991: 29, fig. 20). (B) Hipótesis filogenética de las ranas venenosas (Kaplan, 1997). Para las sinapomorfías mirar Kaplan (1997). Tomado y modificado de Kaplan (1997: 373, fig. 3).



En 1931, Dunn empleó el disco oral umbeliforme del renacuajo para describir una nueva especie de *Phyllobates* (*P. flotator*) y diferenciar dos especies dentro del género (*P. flotator* y *P. nubicola*). Posteriormente, Savage (1968) utiliza el disco oral y la posición del tubo cloacal para distinguir tres grupos genéricos (*Colostethus*, *Dendrobates* y *Phyllobates*) de ranas venenosas centroamericanas.

Silverstone (1975a) relaciona el grupo *Dendrobates histrionicus* con el grupo *D. pumilio* porque poseen disco oral no emarginado, así mismo considera que *D. minutus* y *D. opisthomelas* son especies emparentadas por la emarginación del disco oral y ano en posición diestra dentro del género.

Myers y Daly (1980) proponen un grupo natural para *Dendrobates abditus*, *D. bombetes* y *D. opisthomelas*, puesto que sus larvas poseen un abertura en las papilas marginales del labio posterior. Posteriormente Ruiz-Carranza y Ramírez-Pinilla (1992) incluyen a *Minyobates virolinensis* en el grupo, porque sus renacuajos tienen esta característica morfológica.

Los géneros *Epipedobates* y *Minyobates* fueron propuestos por Myers (1987), basado en la morfología del adulto y del renacuajo, pero los caracteres larvales empleados son comunes al grupo de las ranas venenosas, excepto el carácter que diferencia *Minyobates* de *Dendrobates*. Los renacuajos de *Dendrobates* tienen

disco oral no emarginado (restringido al grupo *Dendrobates histrionicus sensu Myers et al.*, 1984).

Coloma (1995) describe 8 renacuajos de 32 especies de ranas venenosas crípticas ecuatorianas y demarca el problema relacionado con la morfología del renacuajo (valor taxonómico limitado por ausencia de información y conocimiento de los renacuajos), evitando hacer comparaciones entre renacuajos de diferentes estadios de desarrollo. Él, únicamente emplea renacuajos de la espalda de los adultos (Gosner 24 y 25); puesto que, los renacuajos son identificados con certeza.

La Marca (1995) emplea las papilas del renacuajo de las especies del género *Mannophryne* como carácter en el análisis cladístico cuantitativo de este grupo. Considera que la presencia de papilas pequeñas en el renacuajo es ancestral dentro del género y papilas largas (*M. neblina*) son derivadas; sin embargo, el disco oral del renacuajo de *M. neblina* tiene papilas bajas al igual que las demás especies (La Marca, 1994, pág. 34).

Muchas, si no todas las descripciones de los renacuajos de las ranas venenosas son uniformes, generales y enmarcadas en un modelo establecido de forma tradicional; pero recientemente, las descripciones de los renacuajos de *Allobates marchesianus* y *A. caeruleodactylus* (Caldwell *et al.*, 2002a) muestran evidencias de las relaciones de parentesco de estas dos especies de ranas venenosas crípticas, con base en nuevos y novedosos caracteres larvales.

Recientemente Sánchez (in prep.) cuestiona la polarización propuesta por Grant *et al* (2006) para las ranas venenosas neotropicales con base en evidencia larval. Separa Dendrobatoidea en dos grupos definidos por la presencia de hendidura sobre la mitad del borde libre del pico superior (forma W). El primero grupo, está conformado por las especies que tienen renacuajos con pico superior en forma W (*Colostethus sensu lato* mas *Phyllobates*) y el segundo grupo, está conformado por las especies que ausentan de la hendidura media sobre el pico superior (forma U) o especies de la subfamilia Dendrobatinae.

2.2 BASES TEÓRICAS

2.2.1 Morfología de los renacuajos. La diversidad estructural del renacuajo no es reconocida en muchas ocasiones, puesto que el conocimiento de las larvas de la fauna anura de los ecosistemas de la región neotropical recién está comenzando.

La morfología del renacuajo se puede dividir en dos. La primera es la morfología externa o del cuerpo, que comprende el cuerpo en sí, la cola, el espiráculo, el tubo ventral, los ojos, las narinas, un sistema de líneas laterales nerviosas junto a células mecanoreceptoras conocidas como neuromastos, y el desarrollo de los miembros posteriores. La segunda, es la morfología del disco oral, que incluye

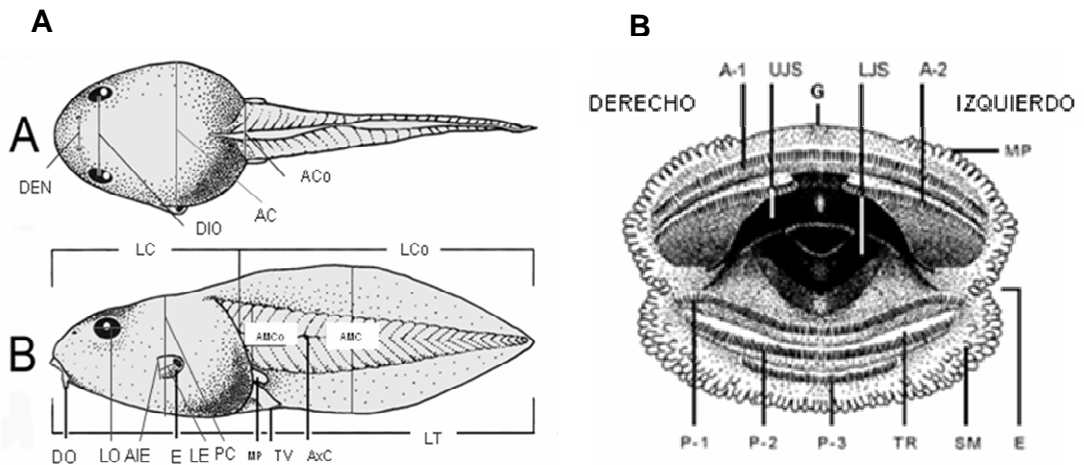
estructuras blandas como los labios y las papilas marginales y estructuras queratinizadas como los dentículos de las hileras dentales labiales y los picos (Figura 2) (Altig y McDiarmid, 1999a).

2.2.2 Los renacuajos de las ranas venenosas crípticas. En las especies del antes conocido género *Colostethus* hay renacuajos tanto endotrófico (*Allobates chalcopis*, *A. nidicola*, *Anomaloglossus degranvillei* y *A. stepheni*) como exotrófico (la mayoría de especies) (Caldwell y Lima, 2003). En los renacuajos exotróficos, una vez eclosionan los huevos, los renacuajos son transportados sobre la espalda del adulto a una sitio acuático donde ellos posteriormente se desarrollaran hasta alcanzar el estado adulto (Caldwell y Lima, 2003; Lüddecke, 2000; Stebbins y Hendrickson, 1959).

Morfológicamente, los renacuajos de las ranas venenosas crípticas son de cuerpo ovalado, más ancho que profundo; hocico redondeado en vista dorsal y lateral; narinas localizadas entre los ojos y la punta del hocico; ojos dorsales con dirección dorsolateral; espiráculo siniestro y tubo ventral corto y cónico. La musculatura caudal es robusta y se adelgaza gradualmente hacia la punta de la cola. El disco oral se ubica ventralmente en el cuerpo de los renacuajos, con dos hileras de dientes anteriores y tres hileras posteriores (2/3), por lo general la segunda hilera anterior es interrumpida medialmente, las papilas marginales rodean todo el disco oral, excepto la parte media del labio anterior (Coloma, 1995; Edwards 1971, 1974). Coloma (1995) menciona que el cuerpo y la cola son arqueados cuando el renacuajo es llevado sobre la espalda del adulto y Sánchez (in prep.) que los renacuajos del antes *Colostethus sensu lato*, tienen una hendidura en la mitad del borde libre del pico superior (W).

2.2.3 Diferenciación interespecífica por medio de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas. La taxonomía de las especies de ranas venenosas crípticas es dificultosa (Grant y Castro-Herrera, 1998; Caldwell *et al.*, 2002a). Además, en términos de morfología larval, pocos renacuajos de este grupo ampliamente diverso han sido descritos (Coloma, 1995) y de aquellos que existe información, está no incluye toda la serie de desarrollo o únicamente son renacuajos en estadios muy tempranos (Gosner 24 a 26) capturados sobre la espalda del adulto, las cuales no ofrecen suficiente detalle e información para reconocer y diferenciar especie por medio de sus renacuajos.

Figura 2. Morfología y medidas del renacuajo (A), y estructuras blandas y queratinizadas del disco oral (B). Abreviaturas en ingles; **A:** AC (ancho del cuerpo), ACo (ancho de la cola), AIE (altura del espiráculo), AMC (altura máxima de la cola), AMuC (altura del músculo de la cola), AxC (axis muscular de la cola), DEN (distancia entre narinas), DIO (distancia interorbital), DO (disco oral), E (espiráculo), LE (longitud del espiráculo), LT (longitud total), LCo (longitud de la cola), LC (longitud de cuerpo), LO (diámetro del ojo), MP (yema de los miembros posteriores), PC (altura del cuerpo), TV (tubo ventral). **B:** Disco oral con formula de hileras de dientes 2(1)/3; A-1 y A-2 (primera y segunda hilera de dientes anteriores), E (emarginación del disco oral), G (abertura dorsal en papilas marginales), LJS (pico inferior), MP (papilas marginales), P-1 a 3 (primera a tercera hilera de dientes posteriores), SM (papilas submarginales), TR (borde carnoso de P-2), UJS (pico superior). Tomado y modificado de Altig. 2007 y McDiarmid y Altig. 1999.



Uno de los puntos centrales del trabajo es buscar evidencias que permitan la diferenciación de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas (antes *Colostethus sensu lato*) a nivel de especie. En cuanto a la literatura disponible, el caso mejor documentado es el de los renacuajos de las ranas venenosas del Ecuador. Coloma (1995) describe el renacuajo de espalada de ocho especies de ranas venenosas crípticas ecuatorianas (excepto el renacuajo de *Hyloxalus awa*, Gosner 35); sin embargo, aunque en las descripciones se detectan ciertas diferencias como presencia de la abertura del espiráculo (no visible en *H. anthracinus*, *H. delatorreae*, *H. infraguttatus* y *H. vertebralis*), formula de las hileras dentales comúnmente 2/3 (2/2 en *Hyloxalus pulchellus*), desarrollo de P-3 y diferencias en el número de hileras de papilas marginales en *H. anthracinus* (2 hileras), no permiten la diferenciación de los renacuajos, puesto que son caracteres morfológicos que están afectados por variación ontogénica (ver Capítulo 5 a 8). Aparentemente, esta información deja la impresión que los renacuajos de espalada de diferentes especies de ranas venenosas crípticas son idénticos y por lo tanto no diferenciables el uno del otro.

En los renacuajos de vida libre de las ranas venenosas ecuatorianas, ocurre el caso contrario, puesto que en los renacuajos de *Colostethus taeniatus* (ahora *Hyloxalus pulchelus*), *C. marchesianus* (ahora *Colostethus* sp.), *Hyloxalus sauli* e *H. elachyhistus*, descritos por Edwards (1971, 1974), se aprecian diferencias a nivel de especie en sus renacuajos, como en la forma del cuerpo, dirección de los ojos, amplitud de la separación de los ojos, posición de las narinas, posición del espiráculo, forma de la punta de la cola, inicio de la aleta dorsal, dirección del disco oral, el tamaño del abertura de A-2, papilas marginales anteriores versus papilas posteriores, forma y robustez del los picos superiores y presencia de la W. Características que son constantes y no varían en los renacuajos de vida libre de *Allobates juanii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus* (ver Capítulo 5 a 8).

Recientemente, Caldwell *et al* (2002a) describe los renacuajos de dos ranas venenosas crípticas amazónicas (*Allobates marchesianus* y *A. caeruleodactylus*) y basados principalmente en morfología del disco oral de sus renacuajos, reconoce y diferencia estas dos especie, a tal punto de mencionar que posiblemente son especies hermanas. Así mismo, Castillo-Trenn (2002) diferencia los renacuajos de *A. kingsburyi* de los renacuajos de cuatro especies más de ranas venenosas crípticas, y Grant *et al* (2007) encuentran diferencias entre los renacuajos de *A. niputidea* y *A. talamancae*. Esto resultados dejan una perspectiva distinta a la proyectada por Coloma (1995), puesto que los renacuajos de vida libre reflejan diferencias larvales. Además, son evidencia de la utilidad de la morfología de los renacuajos para diferenciar y distinguir las especies de ranas venenosas crípticas.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 MATERIALES

3.1.1 Renacuajos. En las descripciones de los renacuajos de *Allobates juanii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus*, utilicé renacuajos previamente fijados y preservados en Formol al 10% y muestras frescas colectadas en los alrededores de Bogotá entre los meses de mayo a septiembre de 2009.

Completé las series de desarrollo de los renacuajos de cada una de las especies con la comparación entre los renacuajos previamente fijados de las cuatro especies de ranas venenosas crípticas con lotes de renacuajos que se encontraban sin identificar a especie y con la búsqueda de los renacuajos en las localidades tipo de *Allobates juanii* (Villavicencio, Meta) e *Hyloxalus vergeli* (Fusagasugá y Tibacuy, Cundinamarca). En el caso de *H. subpunctatus* y *R. palmatus* solo colecté renacuajos para el estudio de la variación de las papilas marginales; puesto que, las series de desarrollo se completaron con el material previamente colectado (Tabla 1).

Para la comparación de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas a nivel genérico y familiar, observé los renacuajos de *Allobates femoralis*, *A. talamancae* y *A. wayuu* de la familia Aromobatidae, y los renacuajos de *Colostethus fraterdanieli*, *C. ruthveni* e *Hyloxalus bocagei* de la familia Dendrobatidae, previamente colectados.

Los renacuajos cubren las distribuciones conocidas de *Allobates juanii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus* (Acosta-Galvis, 2000; Frost, 2009). Para localidades específicas, número de renacuajos y rangos de estadios observados, ver Anexo A. El material larval observado de las especies de ranas venenosas crípticas se encuentra depositado en la Colección de Anfibios del Instituto de Ciencias Naturales (ICN) de la Universidad Nacional, el Museo Javeriano de Historia Natural (MUJ), Colección de Anfibios, Pontificia Universidad Javeriana y el Museo de Historia Natural, Colección Zoológica (PSO-CZ) de la Universidad de Nariño.

Tabla 1. Número de larvas empleadas en la descripción de los renacuajos de las especies de ranas venenosas crípticas.

	Aromobatidae		Dendrobatidae	
	<i>Allobates juanii</i>	<i>Rheobates palmatus</i>	<i>Hyloxalus subpunctatus</i>	<i>Hyloxalus vergeli</i>
Renacuajos cargados por los adultos	0	9	143	23
Renacuajos de vida libre	65	236	196	99
Renacuajos metamórficos	3	4	8	1
Total	68	249	347	123

3.1.2 Instrumentos. En la observación de la morfología de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas usé un microscopio estereoscopio Wild M8. Tomé la longitud total, longitud del cuerpo y la altura máxima de la cola con un calibrador Helios (0.01 mm.) y Koala (0.02), y utilicé el micrómetro ocular del microscopio estereoscopio Wild M8 (0.001 mm) para el resto de las medidas de la morfología externa y del disco oral. Realicé los dibujos con la cámara lucida del microscopio estereoscopio Wild M8 y las fotografías las tomé con un microscopio estereoscopio Leica, acompañado de una cámara nikon de 5 mp, y con una cámara Samsung Digimax nv40 (10.5 mp y 3x) y un microscopio estereoscopio Wild M8. Las fotos del estereoscopio Leica fueron manejadas con el programa combine versión ZP.

Los renacuajos fueron manipulados con pinzas de punta fina y alfileres entomológicos.

3.2 MÉTODOS

Observé los renacuajos con las recomendaciones de McDiarmid y Altig (1999), de la siguiente forma. Tomé, con pinzas de punta fina, los renacuajos por la parte anterior de la cola para observa su morfología externa, y en el disco oral, utilicé alfileres entomológicos y pinzas de punta fina para apreciar sus estructuras internas. Determine el estadio de desarrollo de cada uno de los renacuajos de acuerdo al sistema Gosner (1960).

Seleccioné dos renacuajos de vida libre, uno en estadios tempranos (Gosner 25 a 27) y otro en estadios tardíos (Gosner 36 a 40) de cada una de las especie y los teñí con azul de metileno en una concentración 1:1 con agua destilada, para visualizar el sistema de líneas laterales y neuromastos.

3.2.1 Descripciones de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas. Para las descripciones de los renacuajos utilicé como modelo base las descripciones de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas de Caldwell *et al* (2002a), Castillo-Trenn (2004) y Coloma (1995) y con la información de estas descripciones, desarrollé una descripción que refleje todos los atributos morfológicos de los renacuajos de cada una de las especies (ver Capítulo 5 a 8). La terminología empleada es con base a Altig y McDiarmid (1999a). Para la cuantificación de las membranas interdigitales del pie sigo a Savage y Heyer (1967), con modificaciones de Myers y Duellman (1982).

De cada especies de rana venenosa críptica, separé los renacuajos en tres grupos de estadios de desarrollo Gosner (Fase I: renacuajos de la espalada del adulto; Fase II: renacuajos de vida libre y Fase III: renacuajos metamórficos, ver Capítulo 4), y de cada uno de los grupos de estadios de desarrollo, realicé una descripción morfológica. Pero, inicialmente de cada fase de desarrollo seleccioné el estadio Gosner con mayor número de renacuajos para realizar la descripción, después comparé esta descripción con los renacuajos de diferentes estadios de la misma fase y entre fases, para detectar variación; de esta forma, generé una descripción que incluye todos los renacuajos a través de los estadios de desarrollo y destaco la variación en cada uno de los grupos de estadios Gosner (1960). Además, tomé la longitud total, longitud del cuerpo, altura máxima de la cola y la LTRF a cada uno de los renacuajos de las cuatro especies.

En cada una de las descripciones reporto la fracción y el rango de variación (en %) de las proporciones. En el caso de las medidas morfométricas, las tomé de diez renacuajos en un mismo estadio de desarrollo de cada una de las especies (Figura 2A y 3); de estas, reporto el rango de variación y su promedio más o menos la desviación estándar (todas las medidas en mm).

Con el fin de determinar el rango de error de las medidas morfométricas en tejidos blandos, en este caso los renacuajos, y la repetitividad de las medidas o error intraobservador al tomar medidas, seleccioné diez renacuajos en estadio Gosner 26 de un lote de *Colostethus sp.* de Villavicencio (ICN 55300, ver comentarios en Capítulo 6); de cada uno de los renacuajos tomé la longitud total y la longitud del cuerpo por diez días, una medición por día. Estos renacuajos fueron ordenados por su tamaño, antes de la medición, para no confundir una medida de un renacuajo con la de otro y tener valores reales de las medidas de cada renacuajo. Una persona tomo los datos.

Los datos de variación del número de hileras de papilas marginales sobre el disco oral de los renacuajos los obtuve de lotes de renacuajos colectados recientemente (material fresco) y de lotes de renacuajos colectados previamente. Solo determiné el número de papilas marginales en cierto número de renacuajos que cubrieran toda la serie de desarrollo larval (para número de renacuajos ver Capítulo 5 a 8).

Además, para cuantificar el número de papilas marginales y determinar su variación establecí el siguiente método:

Primero, dividí el disco oral en tres sectores y los nombré dependiendo de su ubicación y del labio en el cual se encontrara. Entonces, el primer sector (A) son las papilas antero-laterales del labio anterior, las cuales se ubican en los márgenes laterales del labio anterior; el segundo sector (B) son las papilas postero-laterales del labio posterior, que se ubican sobre los márgenes laterales del labio posterior y el ultimo sector (C) son las papilas posteriores del labio posterior, que están sobre la parte más posterior del labio posterior (Figura 3). El número de hileras de papilas marginales antero y postero-laterales los cuantifiqué tanto para el lado derecho como izquierdo.

Segundo, enumeré las hileras de papilas marginales así: modo 1 = una hilera de papilas marginales, modo 2 = una hilera biseriada de papilas marginales, modo 3 = dos hileras de papilas marginales, modo 4 = tres o más hileras de papilas marginales (Figura 4).

Los datos de coloración en vida de los renacuajos son con base en lotes recientemente colectados (datos de campo Marvin Anganoy Criollo, MAA y Mariela Osorno, MOM) y la coloración en preservativo (Formol 10%) la tomé junto con las descripciones para cada lote de renacuajos revisado.

Figura 3. Sectores de las papilas marginales y medidas morfométricas del disco oral. A = papilas antero-laterales del labio anterior, B = papilas postero-laterales del labio posterior y C = papilas posteriores del labio posterior. Abreviaturas en ingles: A-2 Gap (longitud de la abertura de A-2), AL Gap (abertura del labio anterior), ODW (ancho del disco oral), P-3L (longitud de P-3), UJS (ancho del pico inferior).

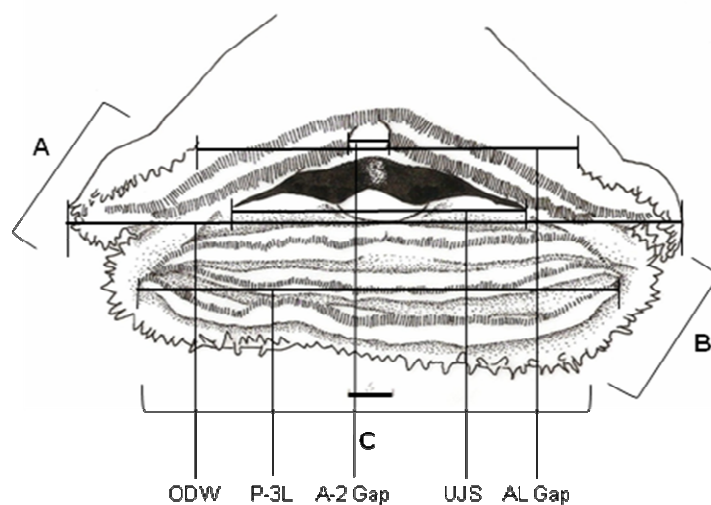
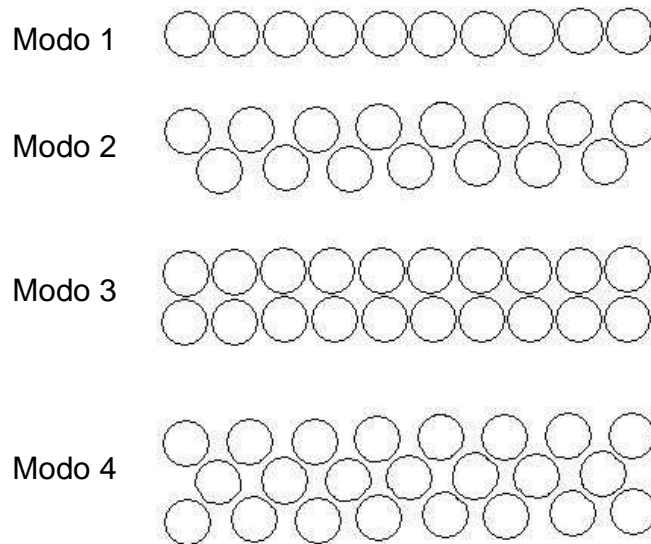


Figura 4. Representación esquemática del número de hileras de papilas marginales (modos) sobre el disco oral de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas. Vista dorsal



Las características morfológicas que observé en los renacuajos de las seis especies de ranas venenosas adicionales (*Allobates femoralis*, *A. talamancae* y *A. wayuu*, *Colostethus fraterdanieli*, *C. ruthveni* e *Hyloxalus bocagei*), fueron únicamente los caracteres de importancia en las relaciones de parentesco de las especies ó que a mi consideración son caracteres larvales útiles en el reconocimiento y distinción genérica y/o familiar.

En los resultados y discusión empleo las siguientes abreviaturas. LC: longitud del cuerpo, PC: altura o profundidad del cuerpo, AC: ancho del cuerpo, LCo: longitud de la cola, H-E: longitud desde el hocico a la abertura del espiráculo, UJS: pico superior, W: hendidura en la mitad del borde libre del pico superior, LJS: pico inferior, A-1 y A-2: primera y segunda hilera de dentículos del labio anterior, P-1 a P-3: primera, segunda y tercera hilera de dentículos del labio posterior, LTRF: formula de hileras dentales labiales, TV: tubo ventral.

3.2.2 Comparación de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas. La diferenciación morfológica entre los renacuajos de *Allobates juanii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus*, la realicé por medio de comparaciones directas entre los renacuajos en un mismo estadio Gosner (1960) de cada una de las especies y por medio de las descripciones de sus renacuajos (presentadas a continuación). Describo la morfología general de los renacuajos, las diferencias y semejanzas encontradas en los renacuajos de cada uno de los grupos de estadio de desarrollo y posteriormente distingo y diferencio los

renacuajos de *A. juanii*, *H. subpunctatus*, *H. vergeli* y *R. palmatus* a través de los estadios de desarrollo.

La variación a través de los estadios de desarrollo o variación ontogénica es con base los datos obtenidos de las descripciones de cada fase de desarrollo de los renacuajos de las cuatro especies de ranas venenosas crípticas; puntualizo en las diferencias morfológicas en común de los renacuajos de las cuatro especies.

Para la comparación entre los renacuajos de las cuatro especies problema y los renacuajos de las seis especies adicionales de ranas venenosas crípticas, y la diferenciación a nivel de género y familia de las larvas, utilicé la comparación directa de los renacuajos, las descripciones propuestas aquí, las descripciones disponibles y las ilustraciones de su disco oral.

3.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

En las descripciones de los renacuajos empleo estadística descriptiva para las medidas morfométricas y para la variación en el número de hileras de papilas marginales.

Para determinar si existe diferencia significativa en la longitud total de los renacuajos de espalda *Hyloxalus subpunctatus* entre los estadios Gosner 25, 26, 27, utilice un análisis de varianza (ANOVA) de un factor o prueba F con un intervalo de confianza del 95%, puesto que los datos son aleatorios ($z_{0,05} = 1,23$; $P = 0,21$), normales ($D_{0,05} = 0,06$; $P = 0,75$) y las varianzas son homogéneas (Bartlett $_{0,05} = 0,13$; $P = 0,13$); de igual forma, se empleo un análisis de varianzas de un factor, para establecer si existen diferencias significativas entre la longitud total, tomada por diez días, de diez renacuajos en estadio Gosner 26, porque los datos son aleatorios ($P > 0,05$), normales ($P > 0,05$) y las varianzas son homogéneas ($P > 0,05$).

Las pruebas estadísticas se realizaron en los programas Statgraphics plus 4.0 y Statistix 9.0.

4. RESULTADOS GENERALES

En total revisé 1095 renacuajos en 104 lotes de las cuatro especies de ranas venenosas crípticas, provenientes de ocho departamentos de Colombia que incluyen la Cordillera Central y Oriental de los Andes; de los cuales, para las descripciones de los renacuajos de *Allobates juanii* se revisaron 68 larvas en ocho lotes provenientes del pie de monte de la Cordillera Oriental del departamento del Meta; de *Hyloxalus vergeli* se revisaron 123 renacuajos en diez lotes del departamento de Cundinamarca y adicionalmente se observaron 108 renacuajos en seis lotes de Huila y Tolima; de *Rheobates palmatus* para la descripción se incluyen 249 renacuajos en 28 lotes de los departamentos de Boyacá, Cundinamarca y Santander, y 200 larvas en 16 lotes de los departamentos de Antioquia, Caldas, Meta y Tolima para variación; y para la descripción de los renacuajos de *Hyloxalus subpunctatus* se revisaron 347 larvas en 36 lotes de Boyacá, Cundinamarca y Santander (Anexo A).

Observé un total de 427 renacuajos de las seis especies adicionales empleadas en la comparación de los renacuajos a nivel de género y de familia de las ranas venenosas neotropicales. En la familia Aromobatidae, se revisaron 110 renacuajos en ocho lotes de *Allobates talamancae*, 51 renacuajos en cinco lotes de *A. wayuu* y once renacuajos en tres lotes de *Allobates femoralis*; en la familia Dendrobatidae, 47 renacuajos en siete lotes de *Colostethus fraterdanieli* y 160 renacuajos en cinco lotes de *C. ruthveni*, y del género *Hyloxalus*, 48 renacuajos en cuatro lotes de *H. bocagei* (Anexo A).

Los siguientes comentarios son con base en los resultados obtenidos de la observación y las descripciones (Capítulo 5 a 8) de los renacuajos de las cuatro especies de ranas venenosas crípticas de Colombia: *Allobates juanii* y *Rheobates palmatus* de la familia Aromobatidae e *Hyloxalus subpunctatus* e *H. vergeli* de la familia Dendrobatidae. En cada sección se discute los resultados.

4.1 COMENTARIOS DE LOS RENACUAJOS DE LAS RANAS VENENOSAS CRÍPTICAS

4.1.1 Gremio ecomorfológico. Los renacuajos cuando están sobre la espalda de los adultos (renacuajos endotróficos) tienen menor número (de enrollamientos o vueltas) y grosor de los intestinos que los renacuajos de vida libre (renacuajos exotróficos). Por ejemplo, en *Hyloxalus subpunctatus* el número de vueltas es de 3 a 4 y el grosor (intestino más grueso) es el 20% del ancho del cuerpo en renacuajos endotróficos y de 5 a 7 vueltas y 15% del ancho del cuerpo en renacuajos exotróficos; en los renacuajos de *H. vergeli* el número de vueltas es de 5 y el grosor es el 24% del AC en renacuajos endotróficos y de 4 a 6 vueltas y el grosor es el 15% en renacuajos exotróficos; y en los renacuajos endotróficos de *Rheobates palmatus* el número de vueltas es de 4 y el grosor es el 23% del ancho del cuerpo, mientras que el número de vueltas es de 5 a 7 y grosor es el 11% del AC en los renacuajos exotróficos.

Además, los renacuajos de la espalda de los adultos *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus* no tienen totalmente desarrollada la fórmula de hileras dentales labiales y los picos son parcialmente pigmentados y sin bordes aserrados.

Altig y Johnston (1989) y posteriormente Mcdiarmid y Altig (1999b) caracterizaron las larvas de la familia de las ranas venenosas (Aromobatidae y Dendrobatidae) como renacuajos de tipo exotrófico (excepto *Anomaloglossus degranvillei*, *A. stepheni*, *Allobates chalcopis* y *A. nidicola*. Caldwell y Lima, 2003); sin embargo, los renacuajos de las ranas venenosas crípticas cuando están en la espalda de los adultos son de tipo endotrófico, puesto que el número de vueltas o enrollamientos es menor que en los renacuajos de vida libre (hasta el estadio 40) y el grosor de sus intestinos es mayor respecto al ancho del cuerpo en renacuajos de espalda que en los renacuajos de vida libre; además, estos renacuajos no poseen las estructuras del disco oral totalmente desarrolladas. Esto me sugiere que los renacuajos cuando se encuentran en la espalda del adulto de las ranas venenosas crípticas, no tienen la capacidad de procesar alimento de fuentes externas y que su fuente de nutrientes proviene de los intestinos, que probablemente aun mantienen vitelo de sus estados embrionarios. Por estos motivos, considero los renacuajos de espalda de los adultos de las ranas venenosas crípticas como renacuajos endotróficos. Es necesario estudios adicionales que apoyen este supuesto.

4.1.2 Estadios de desarrollo y variación en los renacuajos. Con respecto a la variación observada en los renacuajos de las cuatro especies de ranas venenosas crípticas de Colombia, los estadios más afectados por los cambios morfológicos, son los estadios de desarrollo temprano o renacuajos de espalda de los adultos (desde la eclosión hasta el inicio de la vida libre) y los estadios donde el renacuajo

comienza la metamorfosis (desde el estadio Gosner 41 hasta la transformación en adulto).

En los estadios donde el renacuajo es nadador libre (Gosner 25 a 40) se presenta variación en la disposición de los intestinos, la longitud de las hileras dentales del labio posterior y el número de papilas marginales. Esta variación no afecta la apariencia general de los renacuajos en este grupo de estadios de desarrollo.

Con base en esta sectorización de la variación en los estadios Gosner (1960), es necesario, para mejor manejo, dividir y describir la variación de los renacuajos de las cuatro especies de ranas venenosas crípticas, en los siguientes grupos de estadios de desarrollo Gosner (1960).

Fase I. Renacuajo endotrófico o renacuajo de espalda (Gosner 25, 26 o 27). Estructuras como la LTRF, el UJS y LJS y las papilas marginales no están totalmente desarrollados y/o presentan una condición diferente a los renacuajos de vida libre. Además, la abertura del espiráculo y del TV en algunos renacuajos no es notable.

Fase II. Renacuajo de vida libre (Gosner 25 a 40). Todas las estructuras del disco oral y de la morfología externa se encuentran desarrolladas y definidas. Además, la variación no afecta la apariencia general de los renacuajos, excepto por la aparición de los miembros posteriores y el crecimiento en tamaño. Desde el estadio Gosner 40 la membrana interdigital del pie es totalmente desarrollada, como en el caso de *Hyloxalus vergeli* y *Rheobates palmatus*.

Fase III. Individuos metamórficos y post-metamórfico (Gosner 41 a 45). Las estructuras del disco oral como LTRF, UJS, LJS, su emarginación y papilas marginales están atrofiadas, al igual que el tubo ventral y el espiráculo, lo cuales han desaparecido. La cola y sus aletas son reabsorbidas y los miembros anteriores comienzan aparecer. Características típicas de los renacuajos metamórficos (cuerpo en vista dorsal, más ancho a la altura de los ojos y presencia de línea naso-orbital) comienzan aparecer desde el estadio Gosner 40.

Tubbs *et al* (1993) describen un éxtasis o relativa estabilidad en la morfología de los renacuajos de *Bufo americanus* entre los estadios 26 a 39, y detectan variación ontogénica entre los estadios 20 a 24 (eclosión) y 41 a 42 (metamorfosis). Los renacuajos de las ranas venenosas crípticas describen este mismo patrón, puesto los renacuajos de vida libre (Fase II) han adquirido todas sus estructuras morfológicas y la variación en este periodo no afecta el aspecto general de los renacuajos; de igual forma, en esta fase de desarrollo los renacuajos incrementan de tamaño y almacenan energías para la metamorfosis. Esto permite hacer comparaciones entre diferentes estadios en los renacuajos de vida libre de las diferentes especies de ranas venenosas. Los cambios radicales en el morfología de los renacuajos endotróficos (Fase I) y de los renacuajos metamórficos (Fase III)

son debidos a cambio a través del desarrollo; estos cambios afectan y distorsionan la morfología real de los renacuajos de determinada especie.

Así que descripciones con base un renacuajo o con renacuajos que solo incluyan una sola fase de desarrollo no reflejan la morfología real de los renacuajos, no permiten detectar patrones de variación y no son adecuadas para hacer comparaciones entre renacuajos de las ranas venenosas crípticas.

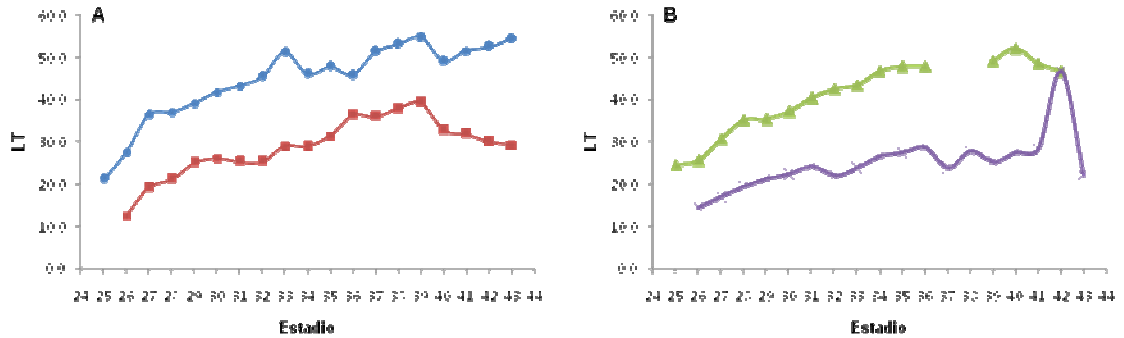
4.1.3 Crecimiento de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas. Las curvas de longitud total de los renacuajos de vida libre de *Hyloxalus subpunctatus* ($n = 196$) y *Rheobates palmatus* ($n = 226$) demuestran que hay un marcado crecimiento entre el estadio Gosner 25 a 27; posteriormente, el crecimiento continua pero se regula y es constante hasta el estadio Gosner 39, en este estadio comienzan a decrecer los renacuajos por causa de la metamorfosis (Figura 5A). Además, en los renacuajos de vida libre de estas dos especies, el crecimiento se concentra en los primeros estadios de desarrollo (Gosner 25 a 27); puesto que, solo en el estadio Gosner 26, los renacuajos de *H. subpunctatus* pueden tener desde 7,4 hasta 26,1 mm de longitud total y en los renacuajos de *R. palmatus* tienen desde 16,1 hasta 44,2 mm de longitud total.

En cambio los renacuajos de *Allobates juanii* ($n = 68$) e *Hyloxalus vergeli* ($n = 100$) el crecimiento es constante, puesto que desde el estadio Gosner 25 y 26 hasta el Gosner 40 la curva es regular y después disminuye. En los renacuajos de *A. juanii* entre el Gosner 41 y 43 hay una variación drástica en el crecimiento (Figura 5B).

Los datos del promedio de la longitud total de los renacuajos de *Hypsiboas pugnax* de Chacón-Ortiz *et al* (2004), muestran un crecimiento exponencial en tamaño entre los estadios 25 ($10 \pm 0,4$ mm.) a 29 ($36,5 \pm 0,4$ mm.); estadios en los cuales hay una diferencia de más o menos 26 mm. Los renacuajos de *Hyloxalus subpunctatus* y *Rheobates palmatus* también tienen un acelerado crecimiento en los primeros estadios de desarrollo, pero en los renacuajos de *Allobates juanii* e *Hyloxalus vergeli* el crecimiento es moderado y constante a través de los estadios de desarrollo.

En los renacuajos de espalda de *Hyloxalus subpunctatus*, no hay diferencia significativa en la longitud total de los renacuajos entre los estadios Gosner 25, 26 y 27 ($F_{0,05} = 1.88$, $gl = 130$; $P > 0,15$); además, los promedios (Gosner 25 y 26), las desviaciones estándar y sus rangos de variación se superponen (Figura 6). Esto quiere decir que los renacuajos no crecen en tamaño mientras se encuentran sobre la espalda de los machos adultos de *H. subpunctatus*, sino que acondicionan las estructuras del disco oral y desarrollan los miembros posteriores.

Figura 5. Promedio de la longitud total de los renacuajos (mm.) de *Hyloxalus subpunctatus* (cuadros) y *Rheobates palmatus* (circulos) (A), y de *Allobates juanii* (cruces) e *Hyloxalus vergeli* (triangulos) (B) a través de los estadios Gosner (1960).

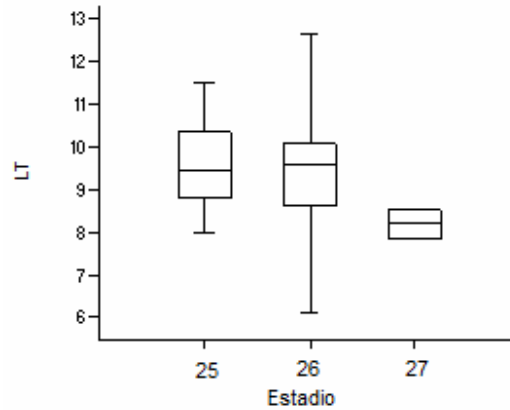


Wells (1980b) encuentra relación entre el tamaño de los renacuajos y el número de renacuajos sobre la espalda de las hembras de *Colostethus inguinalis*; de forma que, entre menor número de renacuajos sobre la espalda mayor tamaño de la larva. Mis datos no confrontan o apoyan sus hallazgos, pero demuestran crecimiento, no en tamaño, sino en el desarrollo y adecuación de las estructuras morfológicas necesarias para la vida libre, y progreso en el tiempo del desarrollo ontogénico.

4.1.4 Medidas morfométricas en los renacuajos, un llamado de precaución. Las medidas de longitud total y longitud del cuerpo de diez renacuajos de *Colostethus* sp. en estadio Gosner 26, demuestran el error intraobservador en la toma de medidas en tejidos blandos; puesto que, una medida morfométrica no se repite en un mismo renacuajo a través del periodo de evaluación (diez días) (Tabla 2); esto se observa en la Figura 7, donde las medidas de un renacuajo están dispersas la una de la otra. Esta dispersión es mayor en la longitud del cuerpo.

Al comparar medidas entre renacuajos de un mismo estadio Gosner (1960), el análisis de variancia demuestra una diferencia significativa en la longitud total entre renacuajos ($F_{0,01} = 16,3$; $gl = 99$; $P < 0,01$), aunque los renacuajos se encuentren en un mismo estadios de desarrollo. Estas diferencias son notables en la longitud total, la cual posee datos menos dispersos que la longitud del cuerpo; por lo tanto, la longitud del cuerpo también debe presentar diferencias significativa. En general, los renacuajos que presentan diferencias de los demás (prueba de Tukey), son los que poseen rango de 36.6 a 37.1 mm (renacuajos 1 y 2) en la media de la longitud total ($Q_{0,05} = 4.6$, $gl = 99$, cinco grupos) (Tabla 3).

Figura 6. Longitud total de los renacuajos de espalda de *Hyloxalus subpunctatus* ($n = 131$). Número de renacuajos: Gosner 25 = 16, Gosner 26 = 111 y Gosner 27 = 3.



La variabilidad de las medidas de longitud total y longitud del cuerpo en un renacuajo, muestran que la repetitividad de una medida es casi nula; aunque, un observador, con la misma técnica e instrumentos, haya tomado las medidas. Así mismo, si la variación se presenta en las medidas tomadas con un solo decimal, entonces mayor número de decimales en las medidas, no dan mayor precisión, sino que aumentan el rango de error en las mediciones (Hayek *et al.*, 2001).

Las diferencias morfométricas entre renacuajos en un mismo estadio, dan pie a una interpretación biológica inadecuada de los resultados; puesto que, si no se conoce el crecimiento y desarrollo de los renacuajos de una especie y si se prioriza los datos estadísticos sobre los morfológicos u otros, se considerarían estos renacuajos como de un estadio de desarrollo diferente o en el peor de los casos como renacuajos de especies distintas.

Estos resultados demuestran que expresar el rango de variación de una variable morfométrica o proporción, es más preciso que una medida exacta de esa variable; más aun, cuando los renacuajos (tejidos blandos) son afectados por los reactivos, métodos de sacrificio, preservación, tiempo de almacenamiento y error intraobservador. Además, hace un llamado de atención en la interpretación de datos morfométricos tomados en tejidos blandos, como los renacuajos y en tener precaución en el momento de tomar una posición sobre el tamaño y las dimensiones de los renacuajos de alguna u otra especie a partir de las descripciones donde las medidas morfométricas provienen de una larva.

Figura 7. Dispersión de la longitud total (TL) y longitud del cuerpo (BL) de diez renacuajos de *Colostethus* sp. (ICN 55300) en estadio Gosner 26.

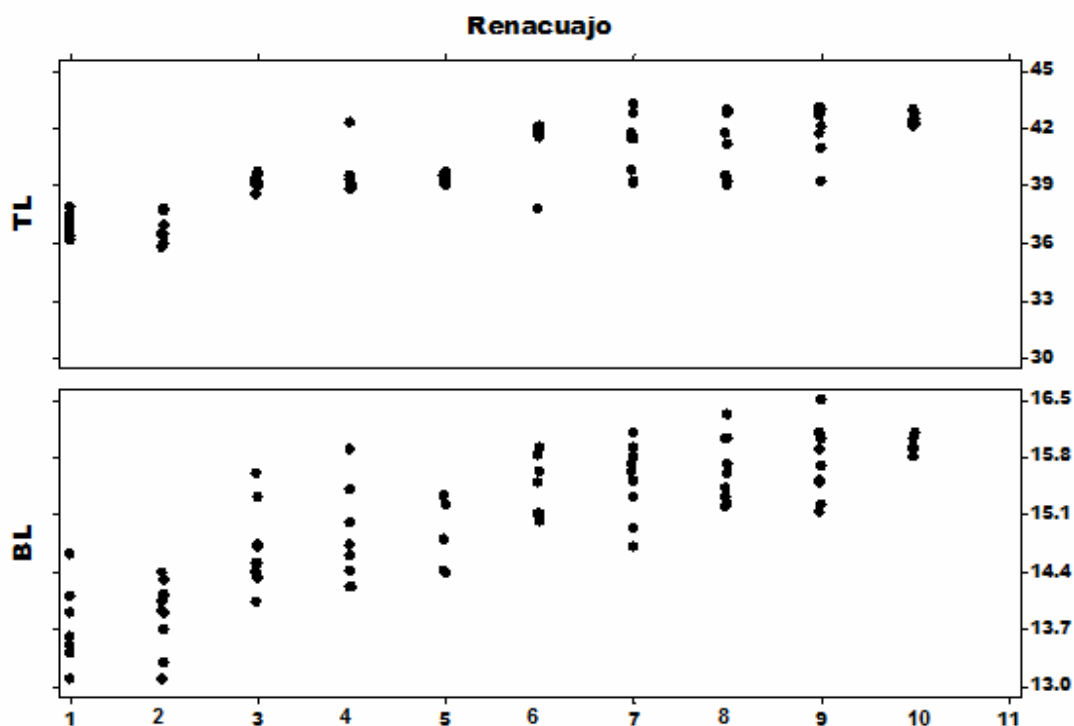


Tabla 2. Estadística descriptiva para la longitud total y longitud del cuerpo de diez renacuajos de *Colostethus* sp. con diez repeticiones en cada renacuajo. Medidas en milímetros.

Renacuajo	n	Longitud total						Longitud del cuerpo					
		Min	Max	Media	SD	SE	Varianza	Min	Max	Media	SD	SE	Varianza
1	10	36,2	37,8	37,1	0,5	0,2	0,3	13,1	14,6	13,6	0,4	0,1	0,2
2	10	35,8	37,8	36,6	0,7	0,2	0,5	13,1	14,4	13,9	0,4	0,1	0,2
3	10	38,6	39,6	39,1	0,3	0,1	0,1	14	15,6	14,7	0,5	0,1	0,2
4	10	38,8	42,3	39,4	1	0,3	1,1	14,2	15,9	14,7	0,6	0,2	0,3
5	10	38,9	39,6	39,2	0,2	0,1	0,05	14,4	15,3	14,6	0,4	0,1	0,1
6	10	37,8	42,1	41,4	1,3	0,4	1,7	15	15,9	15,5	0,4	0,1	0,1
7	10	39	43,2	41,1	1,4	0,4	1,9	14,7	16,1	15,5	0,4	0,1	0,2
8	10	39	43	40,7	1,7	0,5	2,9	15,2	16,3	15,6	0,4	0,1	0,1
9	10	31,1	43	40,9	3,6	1,1	13,3	15,1	16,5	15,7	0,4	0,1	0,2
10	10	42	43	42,4	0,3	0,1	0,1	15,8	16,1	15,9	0,1	0,03	0,01

Tabla 3. Prueba de Tukey, comparación de la longitud total entre renacuajos. Observar que la media del grupo E se diferencia de las demás medias.

Renacuajos	Media	Grupos
10	42,4	A
6	41,4	A B
7	41,1	A B C
9	40,9	A B C
8	40,7	A B C
4	39,4	B C
5	39,2	C
3	39,1	C D
1	37,1	D E
2	36,6	E

5. DESCRIPCIÓN DE LOS RENACUAJOS DE *Hyloxalus vergeli* (ANURA: DENDROBATOIDEA: DENDROBATIDAE) DE COLOMBIA

La rana venenosa críptica palmeada *Hyloxalus vergeli*, fue descrita por Hellmich (1940), de Fusagasugá, Cundinamarca, Colombia; posteriormente, Cochran y Goin (1970) re-describen adultos de la misma localidad. Esta rana es endémica a Colombia y se restringe a la vertiente occidental de la Cordillera Oriental entre Fusagasugá (Cundinamarca) e Icononzo (Tolima), en un rango altitudinal de 1200 a 2100 metros (Bernal y Lynch, 2008). Hasta la fecha, ningún trabajo incluye los renacuajos de la especie, por lo tanto son desconocidos.

En Abril del 2009, realice exploraciones a su localidad tipo y a localidades de sus alrededores en busca de sus renacuajos, sin tener éxito; puesto que el hábitat y toda la vegetación típica ha sido destruida por los habitantes de este municipio; sin embargo, a finales de agosto y principios de septiembre del 2009, emprendí búsquedas a una localidad cercana, al occidente de Fusagasugá (vereda La Cajita, Tibacuy, Cundinamarca) a 32 Km de distancia por carretera y a 12 km en línea recta aérea de la localidad tipo, donde aún se conserva los ecosistemas. En esta localidad (Quebrada La Cajita, Vereda La Cajita. 4°20' 55"N 74°29'19"E, Tibacuy, Cundinamarca, Colombia) encontré tanto adultos y renacuajos de *H. vergeli*.

A continuación describo los renacuajos de *Hyloxalus vergeli*, con base en renacuajos de espalda (23 renacuajos de la espalda del macho adulto de *H. vergeli*), 99 renacuajos de vida libre y un renacuajo metamórfico; discuto el problema en relación a los renacuajos provenientes de otras localidades encontrados junto a adultos de *H. vergeli*, establezco y direcciono la variación a través de los estadios de desarrollo y la variación en la disposición de las papilas marginales. En la descripción reporto el rango, el promedio y la desviación estándar de la longitud total y longitud del cuerpo de diez renacuajos en estadio Gosner 26, medidas en milímetros.

5.1 DESCRIPCIÓN

Renacuajo grande (Figura 8, 9), longitud total de 21,2 a 28 ($25,2 \pm 2,1$) y longitud del cuerpo 7,6 a 11 ($9,7 \pm 1$), el cuerpo es dos quintos de la longitud total (36 - 40%). Cuerpo en vista dorsal ovalado, de igual ancho en todo el cuerpo hasta más ancho a la altura del medio cuerpo o apenas posterior a la mitad; el ancho del cuerpo es dos tercios de la longitud del cuerpo (62 - 76%). En vista lateral el cuerpo es levemente comprimido, más alto a la altura de los intestinos; la altura del cuerpo es cuartos quintos del ancho del cuerpo (72 - 89%). Margen del hocico en vista dorsal y lateral redondeada.

Sistema de líneas laterales simétrico en cada lado del cuerpo. Presencia de línea angular anterior oral, longitudinal oral, supraorbital, infraorbital, posterior-supraorbital, posterior-infraorbital, dorsal, media, ventral. Neuromastos ovalados hasta apenas alargados, ubicados en el mismo sentido de las líneas laterales; sobre la línea media e infraorbital, los neuromastos son generalmente redondeados u ovalados; en la línea ventral, únicamente neuromastos sobre el espiráculo y en la misma posición en el lado dextral. Neuromastos separados por igual distancia el uno del otro. Presencia de dos pares de manchas blancas (concentraciones de neuromastos), un par sobre la línea angular en la región ventral del cuerpo y el segundo sobre la línea ventral en la región postero-ventral del cuerpo (Foto 1. A. B).

Narina dorsal con dirección dorsolateral. Narina grande, un tercio del diámetro del ojo (30 - 44%), de forma alargada, más larga que alta, alto de la narina es el 67 al 80% del largo de la narina. Borde entero de la narina rodeado por un anillo carnoso, muy delgado y de borde liso con papila notable dorso-medial sobre la narina, la papila no alcanza un medio de la altura de la narina (Foto 1. A). Narina más cercana al borde anterior del hocico que al ojo. Distancia entre narinas tres quintos de la distancia interorbital (51 - 67%) y distancia interorbital aproximadamente un medio del ancho del cuerpo (41 - 53%). Ojo dorsal con dirección dorsolateral, diámetro del ojo mayor a la distancia ojo-narina y un tercio de la distancia entre las orbitas (28 - 40%).

Espiráculo sinistral, ubicado bajo la línea media longitudinal del cuerpo y sobre la línea media vertical del cuerpo. Espiráculo más largo que el alto de su base, más o menos de igual altura en toda su extensión; abertura del espiráculo mediana, dos quintos el alto de la base del espiráculo (32 - 59%). Espiráculo con dirección posterodorsal que finaliza antes del segundo tercio de la longitud del cuerpo ($H-E/LC = 56 - 64\%$); borde interno de la abertura del espiráculo separado del cuerpo. Tubo ventral corto (8 - 11% de la LC), dextral, unido a la aleta ventral, tipo B *sensu* Altig y McDiarmid (1999a); borde liso de la abertura del tubo ventral. Intestinos visibles a través del abdomen, eje central del enrollamiento de los intestinos con dirección sinistral (Foto 1. C).

Miotomos robustos en unión cuerpo-cola, dos tercios de la altura del cuerpo (55 a 68% la altura del cuerpo); miotomos más altos que anchos en la unión cuerpo-cola. Los miotomos disminuyen gradualmente hacia la punta de la cola, buscando el extremo distal caudal. Aleta dorsal más alta que aleta ventral y miotomos más altos que aleta dorsal en la mitad de la cola. Aleta dorsal inicia en unión cuerpo-cola, la parte anterior de la aleta dorsal con una leve o marcada hendidura que llega hasta la mitad o un poco antes de la mitad de la cola. La aleta dorsal es ampliamente curva, mientras el borde de la aleta ventral es paralelo a eje de los miotomos o levemente curva. Las aletas generan la forma acuminada en la parte posterior de la cola. Punta de la cola redondeada. Cola larga, longitud de la cola el 60 al 64% de la longitud total. Altura máxima de la cola mayor a la altura del cuerpo (1,1 veces la altura del cuerpo) (Figura 9. A).

Disco oral ventral, con dirección ventral, emarginado sobre los márgenes laterales y rodeado por papilas, excepto el labio anterior (Figura 9). Ancho del disco oral dos quintos del ancho del cuerpo (38 - 45%). Número de hileras de papilas sobre el margen del disco oral variables (por sector y por estadio, Tabla 4 y Figura 10); papilas del labio anterior tan abundantes (por mm. en el margen), de igual forma y tamaño como papilas del labio posterior. Papilas cilíndricas, medianamente alargadas, delgadas (ancho de la base de las papilas un medio del alto de las papilas) y de punta redondeada. Labio anterior desprovisto de papilas, la abertura del labio anterior es 54 al 68% el ancho del disco oral. Fórmula de hileras dentales labiales $2(2)/3[1]$; A-2 con estrecha interrupción medial, menor al 12% del ancho del disco oral; interrupción de P-1 estrecha y poco visible, igual a uno o tres denticulos. Hileras dentales anteriores (A-1 y A-2), y primera y segunda hilera dental posterior (P-1 y P-2) de igual longitud transversal, P-3 de menor longitud que P-1 y P-2. Hileras dentales posteriores apenas de menor longitud que hileras dentales anteriores.

Pico superior (Upper Jaw Sheath) parcialmente pigmentado, con procesos laterales largos, delgados y rectos. Pigmentación delgada (en términos de robustez), la altura de pigmentación es el 17% del ancho del UJS. Altura de la pigmentación variable con respecto a la altura de la queratinización del pico, en estadios tempranos (Gosner 26) y tardíos (Gosner 40) la pigmentación cubre un 52% del pico superior, pero en Gosner 33 es el 61% del pico superior. Hendidura notable en la mitad del borde libre del pico superior (W), la profundidad de la W es el 25% de la altura de la pigmentación. Forma del pico superior constante a través de los estadios larvales. El Borde libre del pico superior con curvaturas marcadas y el borde anterior del pico superior con una sola curvatura cóncava; pero, el borde anterior puede o no estar definido, debido a la pigmentación difuminada. Repisa queratinizada (shelf) parcialmente visible en la parte posterior de la base del pico superior. Longitud transversa del pico superior es el 34 al 55% el ancho del disco oral.

Pico inferior (Lower Jaw Sheath) delgado, forma V, la pigmentación no cubre todo el pico inferior. Longitud transversa del pico inferior es desde 31 al 41% del ancho del disco oral. La altura de la pigmentación del pico inferior es un medio la pigmentación del UJS (45 - 60%). Borde libre de los picos aserrados, excepto en los procesos laterales del pico superior. Dentición del pico superior baja y de punta redondeada en la W y baja con punta acuminada o redondeada en los márgenes adyacentes de la W; en el pico inferior la dentición es baja y de punta redondeada. El renacuajos en estadio Gosner 41, posee la membrada interdigital del pie desarrollada y es comparable y similar a la del adulto de *Hyloxalus vergeli*. I 1 - 2 II 1 - 2.5 III 2⁻ - 3⁺ IV 3 - 1.5 V.

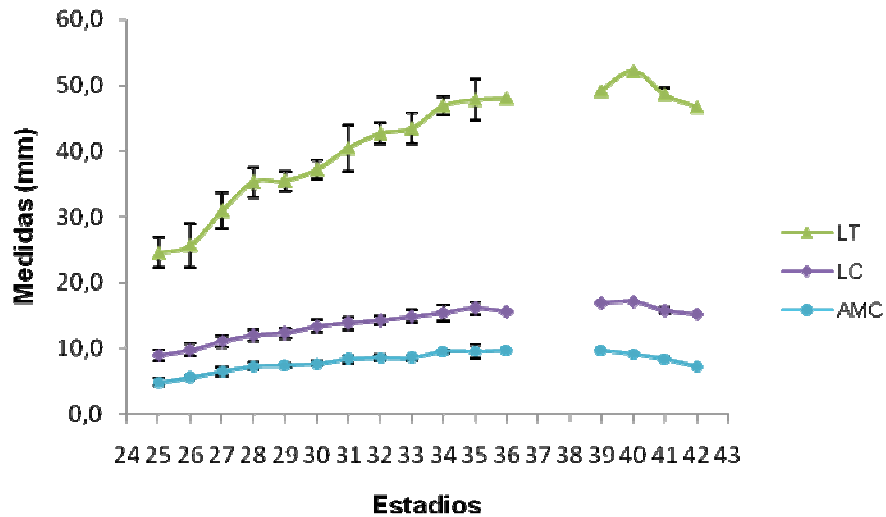
5.1.1 Medidas de los renacuajos de *Hyloxalus vergeli*. Las medidas con base en diez renacuajos de vida libre en estadio Gosner 26. Registro el rango y el promedio \pm la desviación estándar de las medidas. Medidas en milímetros.

Longitud total de 21,2 a 28 ($25,2 \pm 2,1$); longitud del cuerpo 7,6 a 11 ($9,7 \pm 1$); ancho del cuerpo 5,7 a 7,2 ($6,6 \pm 0,5$); altura del cuerpo 4,3 a 6,1 ($5,3 \pm 0,5$); largo de la narina 0,2 a 0,5 ($0,4 \pm 0,1$) y alto de la narina 0,1 a 0,3 ($0,3 \pm 0,1$); distancia desde el hocico al borde anterior de la narina 0,6 a 1,1 ($0,9 \pm 0,1$) y distancia desde el borde posterior de la narina al extremo anterior del ojo 0,6 a 1,1 ($0,9 \pm 0,1$); distancia entre narinas 1,7 a 2,1 ($1,9 \pm 0,1$) (medida desde el borde interno de la apertura de la narina); distancia entre los centros de las pupilas 2,9 a 3,5 ($3,2 \pm 0,2$); diámetro del ojo 0,8 a 1,2 ($1,1 \pm 0,1$); distancia desde el hocico hasta la abertura del espiráculo 4,6 a 6,7 ($5,8 \pm 0,7$); longitud del espiráculo 1,3 a 2 ($1,6 \pm 0,3$); alto de la base del espiráculo 0,7 a 1,1 ($0,9 \pm 0,1$); diámetro de la abertura del espiráculo 0,3 a 0,4 ($0,4 \pm 0,03$); longitud del tubo ventral 0,6 a 1,2 ($1 \pm 0,2$) y diámetro de la abertura del tubo ventral 0,3 a 0,5 ($0,4 \pm 0,1$); altura de la musculatura caudal en la unión cuerpo-cola 2,4 a 3,8 ($3,3 \pm 0,5$) y ancho de la musculatura caudal en la unión cuerpo-cola 2,2 a 2,8 ($2,5 \pm 0,2$); altura aleta ventral 1,1 a 1,9 ($1,4 \pm 0,2$) y aleta dorsal 1,2 a 2,3 ($1,7 \pm 0,3$); altura máxima de la cola 4,7 a 6,4 ($5,6 \pm 0,5$); distancia entre la finalización del notocordio hasta el borde posterior de la cola 0,3 a 0,5 ($0,4 \pm 0,1$).

Ancho del disco oral 2,2 a 3,2 ($2,7 \pm 0,3$); abertura del labio anterior 1,4 a 2,2 ($1,6 \pm 0,2$); abertura medial de A-2 0,1 a 0,3 ($0,2 \pm 0,05$); longitud de A-1 y A-2 1,9 a 2,8 ($2,3 \pm 0,3$); longitud de P-1 y P-2 1,7 a 2,4 ($2,1 \pm 0,2$); longitud de P-3 1,6 a 2,2 ($2 \pm 0,2$); ancho transverso del pico superior 1 a 1,4 ($1,2 \pm 0,2$); longitud transversa del pico inferior 0,9 a 1 ($0,9 \pm 0,04$).

5.1.2 Coloración en vida. Dorso y lados del cuerpo de fondo café con manchas verde oscuro. Vientre rojo claro entre el disco oral y los intestinos, intestinos visibles a través del abdomen de color café. Aletas transparentes, musculatura caudal crema con barras cortas café. Ojo gris claro con reticulación dorada (notas de campo MAA, 23 de agosto 2009). Tres lotes de renacuajos (ICN 55288 a 55290) tienen el dorso del cuerpo café oscuro y los lados café. Musculatura caudal blanco o crema y amarillo oscuro en la parte superior de los miotomos.

Figura 8. Longitud total (LT), longitud del cuerpo (LC) y altura máxima de la cola (AMC) de los renacuajos de vida libre de *Hyloxalus vergeli* a través de los estadios de desarrollo Gosner (1960). Barras de error representan la desviación estandar. Para número de renacuajos ver Anexo C.



5.1.3 Coloración en preservativo. Dorso del cuerpo negro y lados del cuerpo negro grisáceo. Vientre transparente, café oscuro entre el disco oral y los intestinos, intestinos café o café con verde oscuro. Aletas transparentes y músculos caudales desde blanco a crema, con manchas café oscuro en forma moteada sobre los miotomos, la aleta dorsal y parcialmente la aleta ventral. Las manchas de la cola son tenues en renacuajos de estadios menores al Gosner 33 y escasamente visibles en renacuajos de estadios Gosner 25 y 26. Dos lotes de renacuajos de espalda del *Hyloxalus vergeli* (ICN 35556 - 55293) poseen el dorso y los lados del cuerpo café, con manchas escasas café oscuro sobre el dorso. Vientre transparente con manchas difusas café. Los miotomos poseen mancha café que forman líneas gruesas indefinidas más abundantes en la parte anterior de la cola. Los renacuajos en estadio Gosner 41 y 42 poseen los miembros posteriores bandeados café a café oscuro.

Figura 9. Renacuajo (A. Gosner 30, línea igual a 5 mm) y disco oral (B. Gosner 28, línea igual a 0.5 mm) de *Hyloxalus vergeli*, ICN 55286.

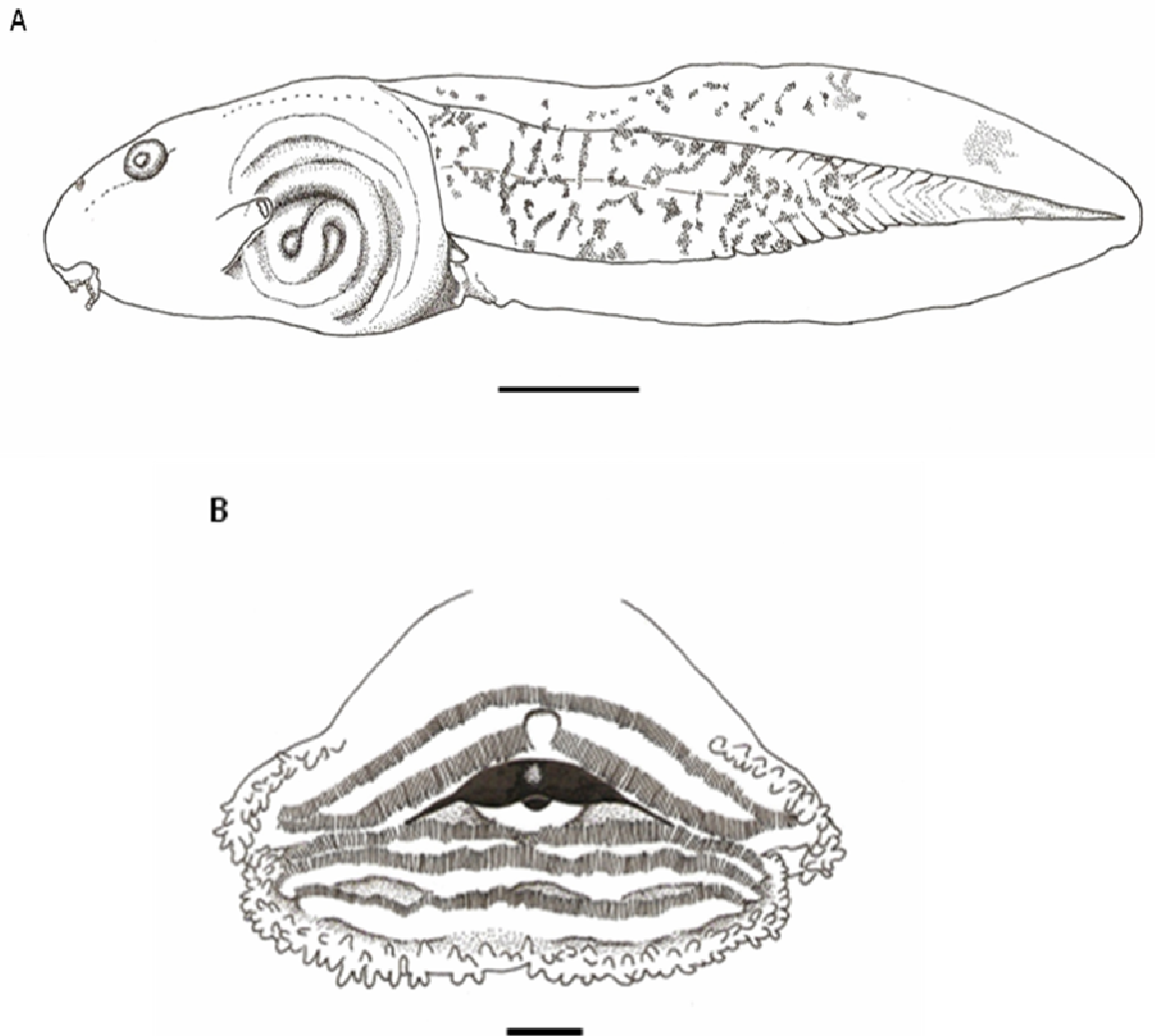
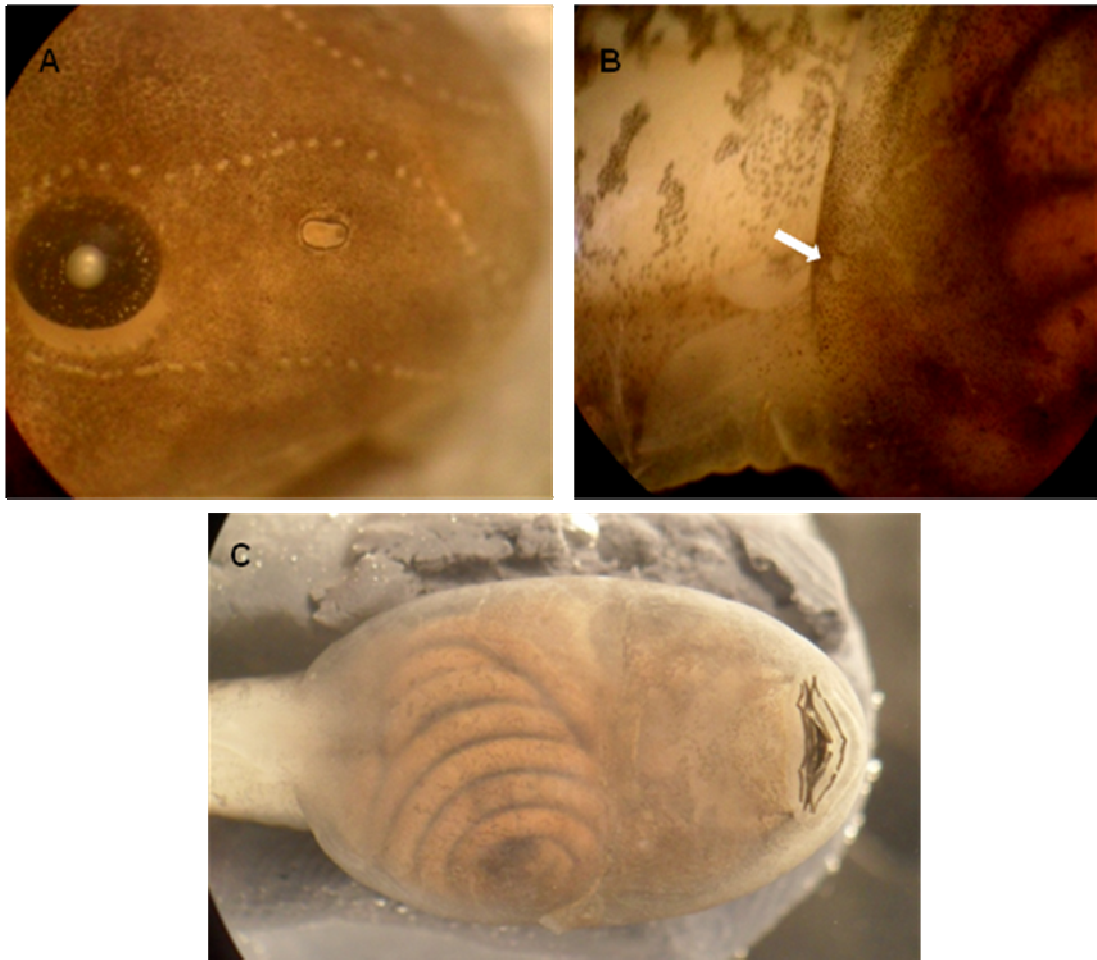


Foto 1. Narina derecha y línea supraorbital e infraorbital en vista dorsolateral (A, Gosner 26, LT=30,4 mm); concentración de neuromastos (flecha) sobre la línea ventral en la región postero-ventral, anterior al tubo ventral, vista ventro-lateral (B, Gosner 31, LT=46,7 mm) e intestinos con enrollamiento sinistral, vista ventral del renacuajo de *Hyloxalus vergeli* (C, Gosner 31, LT=46,7 mm). ICN 55290.

Foto 1. Narina derecha y línea supraorbital e infraorbital en vista dorsolateral (A, Gosner 26, LT=30,4 mm); concentración de neuromastos (flecha) sobre la línea ventral en la región postero-ventral, anterior al tubo ventral, vista ventro-lateral (B, Gosner 31, LT=46,7 mm) e intestinos con enrollamiento sinistral, vista ventral del renacuajo de *Hyloxalus vergeli* (C, Gosner 31, LT=46,7 mm). ICN 55290.



5.2 VARIACIÓN EN LOS RENACUAJOS DE *Hyloxalus vergeli*

Los renacuajos de la *Hyloxalus vergeli* tienen tres fases de desarrollo, las cuales incluyen cambios notables en su morfología, la primera fase comprende los renacuajos de espalda del adulto o renacuajo endotrófico (Gosner 25 y 26), la segunda son los renacuajos de vida libre (Gosner 25 a 40) y la tercera son los individuos metamórficos a partir del Gosner 41. Por esta razón caracterizo y direcciono la variación en los renacuajos por grupos de estadio de desarrollo.

Fase I. Renacuajos endotróficos de *Hyloxalus vergeli* ($n = 23$). Renacuajos en estadio 26 y un renacuajo en estadio Gosner 25. El cuerpo en vista dorsal es del

mismo ancho; la altura del cuerpo es un medio del ancho del cuerpo. No se observa ninguna línea lateral ni neuromasto. Narina redonda, en posición antero-dorsolateral sobre el cuerpo, con anillo grueso alrededor de la narina y sin papila dorsomedial. Unión del tubo ventral a la aleta ventral tipo A *sensu* Altig y McDiarmid (1999a). La altura máxima de la cola es más o menos de igual altura a la del cuerpo. Inicio de la aleta dorsal posterior a la unión cuerpo-cola, inicia en el primer quinto anterior de la cola.

Papilas sobre el margen del disco oral menos abundantes (por milímetro sobre el margen del disco oral) que en estadios de vida libre; una hilera de papilas alrededor del disco oral, pero un renacuajo en estadio Gosner 26 (ICN 55293) tiene doble hilera de papilas en el labio posterior. Los picos no están pigmentados totalmente; la altura de la pigmentación del pico inferior es igual a la altura del pico superior, la altura de pigmentación del UJS es menor (10%) respecto a su ancho transversal y la altura de la W es mayor (51%) que en los estadios de vida libre. Un renacuajo en estadio Gosner 26 tiene LTRF 2(2)/2, diferente a los demás renacuajos endotróficos los cuales poseen fórmula dental igual a los estadios libres. Tercera hilera posterior bastante cercana a las papilas del labio posterior, los denticulos de P-3 son bajos y escasos.

Fase II. Renacuajos de vida libre de *Hyloxalus vergeli* ($n = 99$). Los renacuajos presentan la siguiente variación. Un solo renacuajo en estadio Gosner 28 tiene el eje central del enrollamiento de los intestinos con dirección centro-sinistral y un renacuajo en estadio Gosner 35 tiene los intestinos dispuestos longitudinalmente. En el estadio Gosner 40, la narina es ovalada y se observa línea naso-ocular, posteriormente en el estadio Gosner 41, la narina es de forma redonda, el anillo carnoso del borde de la narina es escasamente visible y el diámetro de la narina es el 15% del diámetro del ojo; el largo del espiráculo es igual al alto de su base y se observa línea naso-ocular. Longitud de las hileras dentales posteriores variable en y entre estadios; en estadios de vida libre, a diferencia de la longitud de las hileras dentales descritas (74% de los renacuajos descritos), se presentan dos modos más, uno donde P-1 es igual a P-3, pero P-1 y P-3 de menor longitud que P2 (20% de los renacuajos descritos) y otro donde todas las hileras dentales posteriores son de igual longitud (6% de los renacuajos descritos).

Fase III. Renacuajos metamórficos de *Hyloxalus vergeli* ($n = 1$). Renacuajos en estadio Gosner 42. Cuerpo más ancho a la altura de los ojos. Neuromastos de la línea angular, media y ventral apenas visibles, presencia de línea naso-ocular. Narina redonda, en posición antero-dorsolateral sobre el cuerpo, con anillo apenas visible y sin papila en la parte dorso-medial; diámetro de la narina 10% del diámetro del ojo. La distancia entre narinas es el 45% de la distancia interorbital. Espiráculo y tubo ventral ausente por reabsorción de la metamorfosis. La altura máxima de la cola es igual a la altura del cuerpo.

El ancho del disco oral es el 30% del ancho del cuerpo. Papilas únicamente en el margen anterolateral del disco oral, dispuestas en una sola hilera, diastema medial sobre el labio posterior. Pico inferior, superior e hileras dentales atrofiadas. Un renacuajo en Gosner 41 tiene LTRF 0/1, con dentículos únicamente en P-1.

5.2.1 Disposición de las hileras de papilas marginales en el disco oral de los renacuajos de vida libre de *Hyloxalus vergeli*. El número de hileras en el cual se disponen las papilas marginales varía dependiendo del sector en el disco oral y del estadio de desarrollo; aunque, las papilas del labio anterior (A) comúnmente se disponen en una sola hilera sobre el margen del disco oral en *H. vergeli* a través de los estadios de desarrollo. Las papilas postero-laterales del labio posterior (B), entre el estadio Gosner 25 a 27 y 30 a 40 se disponen en una sola hilera, mientras que en el estadio Gosner 28 las papilas son biseriadas y en el Gosner 29 están dispuestas en dos hileras. En cambio, las papilas marginales posteriores del labio posterior (C), entre el estadio Gosner 25 a 28 varían desde papilas biseriadas hasta dos hileras y a partir del Gosner 29 estas se disponen en dos hileras (Figura 10, Tabla 4).

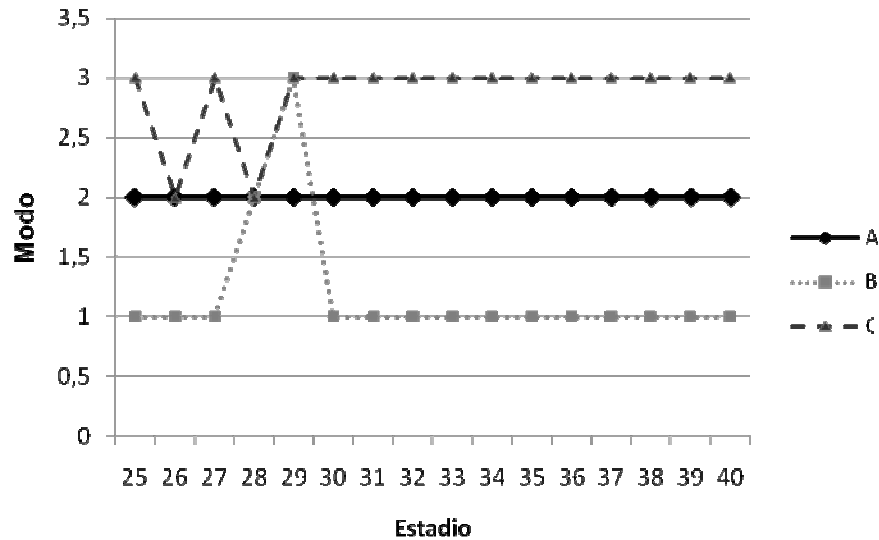
5.3 RENACUAJOS DE OTRAS POBLACIONES DE *Hyloxalus vergeli*

Los renacuajos capturados junto a adultos de *Hyloxalus vergeli* al norte del desierto de la Tatacoa, en la vereda Tamarindo, Neiva, Huila (MUJ 4344-45, 4370), localidad más al sur de *H. vergeli* (datos sin publicar), difieren de los renacuajos descritos en las siguientes características (Figura 11):

En vista dorsal el cuerpo es más ancho a la altura de los ojos y más delgado en la unión cuerpo-cola y lateralmente más comprimido ($PC/AC = 3/4$ y $AC/LC = 3/5$). Tubo ventral tipo C *sensu* Altig y McDiarmid (1999a). Narina ovalada, apenas más larga que alta (alto/largo narina 80%), anillo sobre la narina carnoso grueso con papila dorso-medial baja. Distancia entre narinas aproximadamente un medio de la distancia interorbital (42 - 49%); diámetro del ojo menor a la distancia ojo-narina. Musculatura caudal en la unión cuerpo-cola tan alta como ancha y aleta ventral más o menos de igual altura a la aleta dorsal.

En el disco oral, las papilas son bajas y gruesas (ancho de la base de las papilas es cuatro quintos el alto de las papilas). P-1 y P-3 de igual largo transversal, pero menores que P-2. Pico superior con procesos laterales cortos y gruesos, y profundidad de la hendidura de la W con respecto a la altura de la pigmentación menor (16%) a la descrita en los renacuajos de *H. vergeli* de la localidad tipo. Altura de la pigmentación del pico inferior cuatro quintos de la altura de pigmentación del pico superior.

Figura 10. Disposición de las hileras de papilas marginales por sectores (A, B, C) en el disco oral de los renacuajos de vida libre de *Hyloxalus vergeli* a través de los estadios de desarrollo Gosner (1960).



Formula de la membrana interdigital del pie de un renacuajo metamórfico en estadio Gosner 42 I 1⁻ - 2 II 1⁻ - 2⁺ III 2 - 3 IV 3⁺ - 2⁻ V.

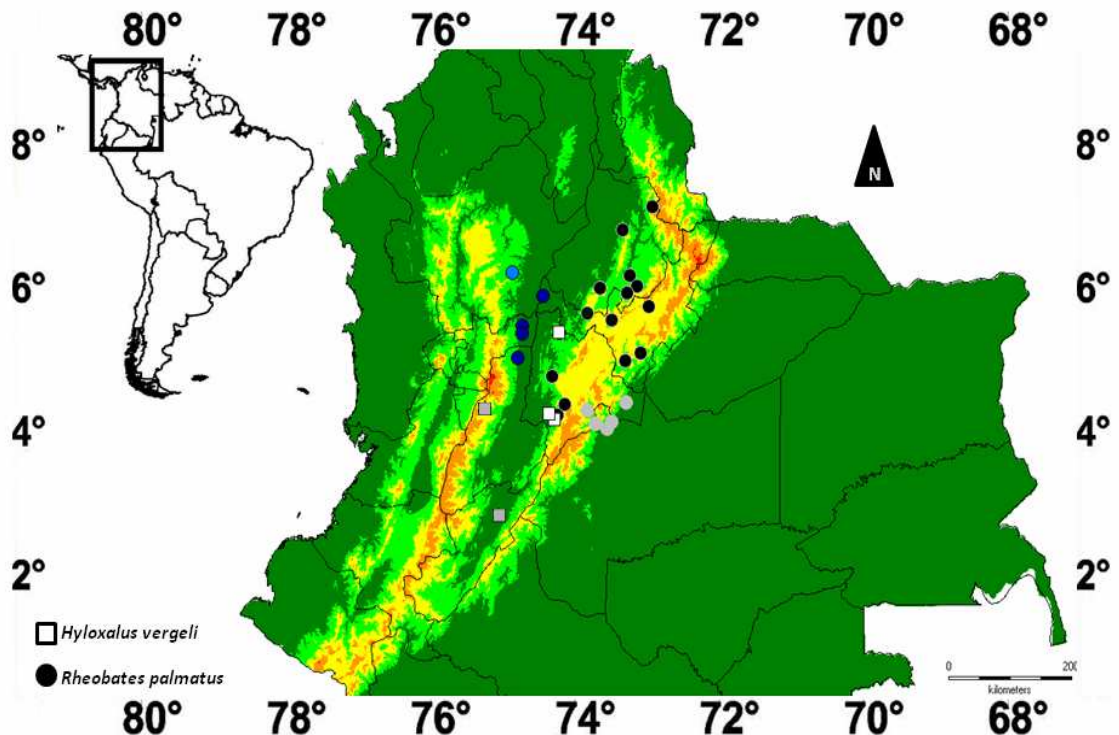
La coloración (en preservativo Formol 10%) de los renacuajos de la Tatacoa, tienen el dorso y lados del cuerpo blanco transparente, con puntos pequeños, abundantes, café, que forman manchas difusas entre la narina, el ojo y el hocico; condocráneo café. Ventralmente transparente. Intestinos visibles en vista dorsal, café oscuro y café claro en vista ventral. Musculatura caudal crema, aleta dorsal y ventral transparentes; puntos pequeños color café tenues sobre la parte anterior de la cola, que cubren los miotomos y la aleta dorsal. Ojo negro. El renacuajo metamórfico (Gosner 42) tiene los miembros anteriores y posteriores dorsalmente crema con bandas café difusas.

Un lote de ocho renacuajos de vida libre de Cajamarca, Tolima (ICN 9699), posee las mismas características morfológicas descritas de los renacuajos del Desierto de la Tatacoa, pero difiere en coloración, puesto que tiene el dorso y los lados del cuerpo color café. Estos renacuajos fueron encontrados en la misma localidad donde fueron encontrados adultos de *H. vergeli* (ICN 9210 y 9213).

Tabla 4. Variación del número de hileras de papilas marginales en los sectores del disco oral de los renacuajos de vida libre de *Hyloxalus vergeli*. Rango y promedio \pm desviación estándar, error estándar (SE) y moda. 1 = Modo 1, 2 = Modo 2, 3 = Modo 3, 4 = Modo 4. A = papilas marginales antero-laterales de labio anterior, B = papilas marginales postero-laterales del labio posterior y C = papilas marginales posteriores del labio posterior. n = número de observaciones y n_r = número de renacuajos.

Gosner (1960)	n		A	B	C
25	14 n _r = 7		1-3 (2,3 \pm 0,6)	1-3 (1,2 \pm 0,7)	2-2 (2,7 \pm 0,5)
		SE	0,2	0,2	0,2
		Moda	2	1	3
26	24 n _r = 12		1-3 (1,7 \pm 0,7)	1-3 (1,2 \pm 0,5)	1-3 (2,5 \pm 0,5)
		SE	0,1	0,1	0,2
		Moda	2	1	2
27	24 n _r = 12		1-3 (1,8 \pm 0,5)	1-3 (1,3 \pm 0,6)	1-4 (2,7 \pm 0,9)
		SE	0,1	0,1	0,2
		Moda	2	1	3
28	20 n _r = 10		1-2 (1,6 \pm 0,5)	1-3 (1,7 \pm 0,7)	1-4 (2,4 \pm 0,8)
		SE	0,1	0,1	0,3
		Moda	2	2	2
29	12 n _r = 6		1-3 (2,2 \pm 0,9)	2-3 (2,7 \pm 0,4)	3-4 (3,3 \pm 0,5)
		SE	0,2	0,1	0,2
		Moda	2	3	3
30-31	30 n _r = 15		1-3 (1,7 \pm 0,5)	1-4 (2 \pm 1)	2-4 (3 \pm 0,5)
		SE	0,09	0,2	0,1
		Moda	2	1	3
32	16 n _r = 8		1-3 (1,9 \pm 0,4)	1-3 (1,9 \pm 0,8)	2-2 (2,6 \pm 0,5)
		SE	0,1	0,1	0,2
		Moda	2	1	3
33	26 n _r = 13		1-3 (2 \pm 0,7)	1-4 (1,6 \pm 0,9)	1-4 (2,8 \pm 0,7)
		SE	0,1	0,2	0,2
		Moda	2	1	3
34-40	30 n _r = 15		1-3 (1,9 \pm 0,7)	1-3 (1,7 \pm 0,7)	2-3 (2,8 \pm 0,4)
		SE	0,1	0,1	0,1
		Moda	2	1	3

Figura 11. Distribución geográfica de los renacuajos de *Hyloxalus vergeli* (cuadros blancos) y *Rheobates palmatus* (círculos negros, ver capítulo 6 para discusión) en Colombia. *H. vergeli*: cuadros gris oscuro poblaciones del desierto de la Tatacoa y Cajamarca. *R. palmatus*: círculos gris claro poblaciones de la vertiente oriental de la Cordillera Oriental, círculos azul oscuro poblaciones de la vertiente oriental de la Cordillera Central y círculo azul claro poblaciones de San Rafael, Antioquia.



5.4 DISCUSIÓN

La descripción de los renacuajos de las especies de las dos familias de ranas venenosas (Aromobatidae y Dendrobatidae) en Colombia son escasas (aprox. 2/3, obs. pers.), muchas de las cuales son con base en un solo renacuajo y en un mismo estadio (1/3 con renacuajos endotróficos de espalda, datos sin publicar); razón por la cual, el uso de la morfología de los renacuajos en las ranas venenosas es limitado (Coloma, 1995). Además, la variación de la morfología a través de los estadios Gosner (1960) es desconocida.

Los renacuajos de *Hyloxalus vergeli* poseen características comunes a un gran número de renacuajos de las especies del grupo de las ranas venenosas crípticas, como cuerpo ovalado y comprimido, ojos y narinas dorsolaterales, espiráculo sinistral, tubo ventral dextral y unido a la aleta ventral, disco oral ventral y

emarginado, y fórmula de hileras de dientes 2(2)/3 (Coloma, 1995; Edwards, 1974b), adicional a estas características, se suma el enrollamiento de intestinos con dirección siniestra y hendidura sobre la mitad del borde libre del pico superior (W. Sánchez in prep.), narina grande (respeto al diámetro del ojo) e interrupción de A-2 estrecha (< a 12% ancho DO) (obs. pers. ver Capítulo 9); sin embargo, la descripción detallada de estas características, demuestra que no son tan comunes a la especie de este grupo de ranas, sino que son específicas y me permiten diferenciar los renacuajos de *H. vergeli* de los renacuajos de otras especies.

En *Hyloxalus vergeli* características morfológicas como la forma del cuerpo (excepto en Fase III), forma y disposición de los neuromastos, el tamaño del ojo, forma del tubo ventral, forma de la narina, altura de la aleta ventral y dorsal, musculatura caudal, forma de la punta de la cola, forma del pico superior y proporciones de pigmentación entre el pico superior e inferior no tienen variación evidente a través de los tres grupos de estadios de desarrollo Gosner (1960); pero, existe variación en otras estructuras morfológicas, debido a los cambios de tipo ontogénico (Fase I y III). Por ejemplo, la ornamentación y ubicación de la narina sobre el cuerpo, la altura máxima de cola, las hileras dentales labiales y la pigmentación del pico superior. Variación en la configuración del tubo ventral, el inicio de la aleta dorsal, el número de papilas marginales, la profundidad de la W y la posición de P-3 están restringidos a los renacuajos endotróficos; mientras que, el ancho del cuerpo, presencia de línea naso-ocular, y reabsorción del tubo ventral, el espiráculo, de las estructuras queratinizadas del disco oral y de las papilas del labio posterior son propias de los renacuajos metamórficos.

En renacuajos de vida libre de *Hyloxalus vergeli*, la variación se presenta en la dirección y disposición de los intestinos, la longitud de las hileras dentales del labio posterior y en la disposición de las papilas marginales. Tubbs *et al* (1993) describen un relativo éxtasis (crecimiento en tamaño y almacenamiento de energía) en los renacuajos de *Bufo americanus* entre el Gosner 26 a 39, y cambios abruptos ocasionados por la eclosión y metamorfosis. Esta constancia y permanencia de la morfología es exhibida en los renacuajos de vida libre de *H. vergeli*, al igual que los cambios drásticos en los renacuajos endotróficos y metamórficos. La presencia o ausencia del sistema de líneas laterales y neuromastos, es afectada por los métodos de fijación y de observación (ver Capítulo 8).

Variación en cuanto número de papilas marginales fue descrito en los renacuajos de *Allobates marchesianus*, *A. caeruleodactylus* (Caldwell *et al*, 2002a) y *A. kingsburyi* (Castillo-Trenn, 2004); sin embargo, la variación en cuanto al número de hileras de las papilas marginales y su patrón disposición sobre el margen del disco oral a través de los estadios de desarrollo en los renacuajos no había sido mencionado. Esta variación en el número de hileras de papilas marginales sugiere tener precaución en la generalización de un determinado número de hileras sobre el margen del disco oral de los renacuajos de las ranas venenosas.

Los problemas a nivel de taxonomía alfa son comunes en las ranas venenosas cripticas (Grant y Castro-Herrera, 1998; Caldwell *et al.*, 2002a). *Hyloxalus vergeli* es una especie que habita en las quebradas de las tierras medias y bajas (1200 a 2100 m) de la vertiente occidental de la Cordillera Oriental de Colombia y es distinguible de las otras especies de ranas venenosas cripticas de esta cordillera por su membrana interdigital extensa en el pie (Rivero, “1988” 1989); sin embargo, es simpátrico con *Rheobates palmatus*, otra rana venenosa palmeada, pero son distinguibles por la extensión de la membrana interdigital y por la longitud rostro cloaca; de forma que diferentes poblaciones de la Cordillera Oriental con membrana interdigital un poco menos extendida y de menor longitud rostro cloaca que *Rheobates palmatus* se han asignado a *Hyloxalus vergeli*, incluyendo los renacuajos que se han encontrado junto a los adultos.

Los renacuajos de *Hyloxalus vergeli* de la localidad tipo, son distintos a los renacuajos encontrados con adultos de *H. vergeli* del desierto de la Tatacoa y de los de la vertiente oriental de la Cordillera Central, puesto que las diferencias morfológicas larvales son evidentes en la forma del cuerpo, la disposición del tubo ventral, forma de la narina, tamaño del ojo, ancho y alto de la musculatura caudal, procesos laterales del pico superior, profundidad de W y robustez del pico inferior; de igual forma, existen diferencias en la relación distancia entre narinas/distancia entre orbitas y una mínima diferencia en la extensión de la membranas interdigital del pie. Estas diferencias encontrados en los renacuajos, me insinúan que las poblaciones de *H. vergeli* de la vertiente occidental de la Cordillera Oriental del norte del departamento del Huila, junto a las de la vertiente oriental de la Cordillera Central del departamento del Tolima, no son conespecificas con *H. vergeli* de la localidad tipo, puesto que la variación descrita no está dentro de la variación de los renacuajos de vida libre de *H. vergeli* y las características morfológicas larvales de cada población son restringidas, persistentes y propias en cada población, lo cual me sugiere que bajo este nombre hay más de una especie. Estas diferencias en los renacuajos no son tan conspicuas en los adultos asignados a *H. vergeli* (obs. pers.); por lo tanto, es necesario una evaluación de los adultos de todas las poblaciones de *H. vergeli* para determinar su estado taxonómico.

Comparaciones con renacuajos de otras especies de ranas venenosas cripticas de la zona es necesario, pero limitado por la ausencia de descripciones de sus renacuajos. Una breve descripción de los renacuajos de *Rheobates palmatus* fue hecha por Dunn (1944), y Stebbins y Hendrickson (1959) describen el renacuajo de *Hyloxalus subpunctatus* (ver comentarios en Capítulo 7), pero en esta investigación se suministra la descripción detallada de los renacuajos de *R. palmatus*, *H. subpunctatus* y *Allobates juanii*, (Capítulos 6, 7, 8, respectivamente) y se compara y distingue los renacuajos de estas cuatro especies (Capítulo 9).

Las diferencias morfológicas encontradas entre los renacuajos de las diferentes poblaciones que se asignan a *Hyloxalus vergeli* y entre los renacuajos de diferentes especies de ranas venenosas son evidencia para soportar la morfología

de los renacuajos como herramienta en la diferenciación y distinción de las especie (taxonomía alfa) en este dificultoso grupo, antes conocido *Colostethus sensu lato*.

6. DESCRIPCIÓN DE LOS RENACUAJOS DE *Rheobates palmatus* (ANURA: DENDROBATOIDEA: AROMOBATIDAE) DE COLOMBIA

Rheobates palmatus es una especie endémica a los Andes Colombianos. Fue descrita por Werner en 1899, de Fusagasugá, Cundinamarca, Colombia. Posteriormente, Cochran y Goin (1970) redescubren la especie con ejemplares colectados en Buenavista, Meta, Colombia. Hasta la fecha se reconocen poblaciones de esta rana venenosa críptica palmeada en la vertiente occidental y oriental de la Cordillera Oriental y poblaciones tentativas en la vertiente oriental de la Cordillera Central, en un rango altitudinal de los 350 a 2520 metros de altura (Acosta-Galvis, 2000; Bernal y Lynch, 2009; Lynch, 2006). Bernal *et al* (2005) analizan cantos y material genético de poblaciones de ambas vertientes de la Cordillera Oriental, ellos determinan mayor diferenciación entre poblaciones de vertientes opuestas en comparación con poblaciones de la misma vertiente, y atribuyen la variación en una misma vertiente a una clina geográfica “latitudinal”, pero no toman una posición de la variación entre poblaciones de vertientes opuestas.

Debido a la amplia distribución de la especie y las diferencias encontradas por Bernal *et al* (2005), el estado taxonómico de la especie es inconcluso. Para las poblaciones de *Rheobates palmatus* de la Cordillera Oriental de Colombia, existen dos nombres: *Phyllobates (Hypodictyon) palmatus*, descrito por Werner (1899) de la vertiente occidental (Fusagasugá, Cundinamarca) e *Hyloxalus granuliventris*, descrito por Boulenger (1919) de “Bogotá”, Cundinamarca; pero, asignado a las poblaciones de la vertiente oriental por Dunn (1944). Y en el caso de las poblaciones de la Cordillera Central, Rivero y Serna (“1995” 2000) describen *Colostethus pseudopalmatus* (la validez de esta especie es dudosa, Grant *et al.*, 2006) para las poblaciones de ranas venenosas crípticas de Antioquia.

Se conocen diferentes trabajos de historia natural de *Rheobates palmatus* (Dunn, 1944; Lüddecke, 2000; Stebbins y Hendrickson, 1959); sin embargo, los renacuajos son prácticamente desconocidos, (excepto por la breve descripción del renacuajo de *Hyloxalus granuliventris*, Dunn, 1944, nombre que posteriormente fue sinonimizado con *R. palmatus*. Dunn, 1957); razón por la cual, a continuación describo los renacuajos de *R. palmatus* de su localidad típica original, caracterizo la variación ontogénica y discuto la variación de los renacuajos a través de su distribución geográfica, con el fin de suministrar información que ayude a la solución del problema de esta especie.

La descripción de los renacuajos de *Rheobates palmatus* incluye renacuajos provenientes de la espalda del adulto ($n = 9$), renacuajos de vida libre ($n = 236$) y cuatro renacuajos metamórficos. En la sección de variación de los estadios de vida libre incluyo datos de 509 renacuajos (incluidos los empleados en la descripción) que cubre la mayoría de la distribución geográfica conocida para la especie. Reporto el rango, el promedio y la desviación estándar de la longitud total y longitud del cuerpo de diez renacuajos en estadio Gosner 26, medidas en milímetros.

6.1 DESCRIPCIÓN

Renacuajo grande (Figura 12, 13), longitud total 20,4 a 36,9 ($30,4 \pm 5,5$); longitud del cuerpo 8,6 a 17,3 ($12,8 \pm 2,6$), representa cerca de dos quintos la longitud total (38 - 47%). Cuerpo en vista dorsal ovalado, igual de ancho en todo el cuerpo hasta más ancho inmediatamente posterior a las orbitas, el ancho es dos tercios de la longitud del cuerpo (57 - 76%). Comprimido en vista lateral, la altura del cuerpo es tres cuartos el ancho del cuerpo (64 - 86%). Margen anterior del hocico en vista dorsal y lateral redondeado.

Sistema de líneas laterales simétrico en cada lado del cuerpo; presencia de línea lateral infraorbital, supraorbital, post-supraorbital, longitudinal oral, angular, media, dorsal y ventral, y dos pares de concentraciones de neuromastos (manchas blancas) en el vientre del renacuajo, un par en la región postero-ventral junto a la línea ventral y el otro par sobre la línea angular en la región medio-ventral. Neuromastos (Stitches) alargados excepto en la línea supraorbital donde son desde ovalados hasta alargados; neuromastos separados entre sí por igual distancia, paralelos a la dirección de la línea lateral, a excepción de los neuromastos de la línea supraorbital e infraorbital donde son perpendiculares a la línea lateral (Foto 2. A, B).

Narina dorsal con dirección dorsolateral. Narina grande, cerca de un medio el diámetro del ojo (46 - 63%), de forma alargada, más larga que alta, la altura de la narina es tres quintos el largo de la narina (50 - 70%). Anillo carnosos, delgado, de borde liso y papila dorso-medial presente en el margen de la narina, la papila alcanza o no la mitad de la altura de la narina (Foto 2. A). Narina ubicada más o menos en la mitad entre la distancia hocico-ojo. La distancia entre narinas es dos tercios de la distancia interorbital (60 - 77%) y la distancia interorbital es dos quintos el ancho del cuerpo (38 - 42%). Ojo dorsal con dirección dorsolateral, el ojo es menor a la distancia ojo-narina (56 - 88%) y un cuarto de la longitud entre las orbitas (24 - 36%).

Espiráculo sinistral, ubicado bajo la línea media longitudinal del cuerpo y más o menos a la mitad vertical del cuerpo. Espiráculo más alto (en su base) que largo, con abertura grande, aproximadamente un medio el alto de la base del espiráculo (32 - 63%). Espiráculo con dirección posterodorsal, la abertura finaliza en el

segundo tercio del cuerpo (H-E/LC = 58 - 72%). Borde del espiráculo liso y separado del cuerpo.

Tubo ventral corto (7 - 14% de la LC), dextral, unido al lado derecho de la aleta ventral, tipo B *sensu* Altig y McDiarmid (1999a). Borde liso de la abertura del tubo ventral, diagonal al eje vertical. Intestinos delgados, visibles a través del abdomen, eje central del enrollamiento de los intestinos con dirección sinistral (Foto 2. C).

Musculatura caudal delgada en unión cuerpo-cola, un medio de la altura corporal (43 - 59%). Miotomos en la base de la cola más altos que anchos. Los miotomos disminuyen gradualmente hacia la punta de la cola y buscan el extremo distal de las aletas. Aleta dorsal más alta que aleta ventral y miotomos más altos que aleta dorsal en la mitad de la cola. Inicio de la aleta dorsal en unión cuerpo-cola, alcanza su máxima altura hacia la mitad de la cola y en la parte posterior de la cola desciende generando forma subacuminada en la parte posterior de la cola. Punta de la cola redonda. Longitud de la cola de 53 a 62% de la longitud total. Altura máxima de la cola mayor a la altura del cuerpo (1.1 veces la altura del cuerpo).

Disco oral ventral, con igual dirección; emarginado sobre los márgenes laterales del disco y rodeado por papilas, excepto el labio anterior. Ancho del disco oral dos quintos del ancho del cuerpo (35 - 45%). Número de hileras de papilas sobre el margen del disco oral variable (por sector y por estadio Tabla 5 y Figura 14); papilas del labio anterior tan abundantes (por milímetro en el margen del DO) e iguales en forma y tamaño como papilas del labio posterior. Papilas triangulares, medianamente bajas, delgadas (el ancho de la base de las papilas es un medio de la altura de las papilas) y de punta acuminada. Parte media del labio anterior desprovisto de papilas, la abertura del labio anterior es el 44 al 68% el ancho del disco oral. Fórmula de hilera de dientes labiales 2(2)/3[1]; A-2 con estrecha interrupción medial, menor al 13% del ancho del disco oral, interrupción de P-1 muy estrecha y poco visible, igual a uno o dos denticulos. A-1 y A-2, y P-1 y P-2 de igual longitud transversa, tercera hilera dental posterior apenas menor que P-1 y P-2. Hileras posteriores (P-1 y P-2) apenas menores en longitud que hileras anteriores.

Pico superior (Upper Jaw Sheath) parcialmente pigmentado, con procesos laterales largos y delgados. Pigmentación delgada (en términos de robustez), alcanza un medio de la altura de la queratinización total del pico superior y es el 11% del ancho transverso del UJS. Hendidura notable en la mitad del borde libre del pico superior (*W sensu* Sánchez in prep), la profundidad de la W, alcanza el 28% de la altura de la pigmentación del pico superior. Forma del pico superior constante a través de los estadios larvales, el borde libre del pico superior tiene curvaturas pronunciadas al igual que el margen anterior del UJS; sin embargo, el borde anterior puede o no estar completamente definido, porque la pigmentación difuminada no permite observar claramente la forma. Presencia de repisa

queratinizada (shelf) notable en la parte posterior de la base del UJS. La longitud transversa del pico superior es el 42 - 56% del ancho del disco oral. En estadio Gosner 40, la proporción de la altura de la pigmentación del UJS en relación a su ancho transverso es menor (6% del ancho DO) y la altura de la profundidad de la W es mayor (46%) respecto a la altura de la pigmentación.

Pico inferior (Lower Jaw Sheath) delgado, en forma V, brazos del pico inferior abiertos, la pigmentación del LJS no alcanza la totalidad de la profundidad de la queratinización del LJS. Longitud transversa del pico inferior es del 31 al 44% del ancho del disco oral. La altura de la pigmentación del pico inferior es cuatro quintos la robustez del pico superior (56 - 83%). Borde libre del pico inferior y del pico superior aserrado, excepto los procesos laterales del pico superior. Dentición del pico superior e inferior alargada y de punta redonda, en la hendidura media del borde libre (W) del pico superior la dentición es baja y de punta redonda.

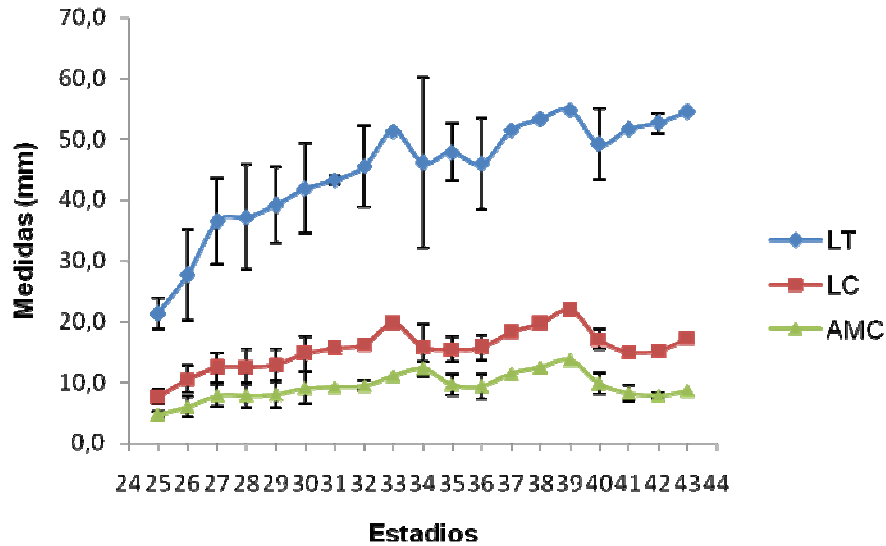
A partir del estadio Gosner 40, la membrana interdigital del pie y sus tubérculos están totalmente desarrollados y es comparable con el adulto. I 1 – 2 II 1 – 2,5 III 1⁺ - 3 IV 3 – 1⁺ V.

6.1.1 Medidas de los renacuajos de *Rheobates palmatus*. Las medidas son de diez renacuajos de vida libre en estadio Gosner 26. Reporto el rango y el promedio \pm la desviación estándar de las medidas. Medidas en milímetros.

Longitud total 20,4 a 36,9 (30,4 \pm 5,5); longitud del cuerpo 8,6 a 17,3 (12,8 \pm 2,6); ancho del cuerpo 6,5 a 11,4 (8,9 \pm 1,9); altura del cuerpo 4,4 a 8,9 (6,4 \pm 1,4); largo de la narina 0,5 a 0,7 (0,5 \pm 0,1) y alto de la narina 0,2 a 0,4 (0,3 \pm 0,1); distancia desde el hocico al borde anterior de la narina 0,9 a 1,8 (1,4 \pm 0,3) y distancia desde el borde posterior de la narina al extremo anterior del ojo 0,9 a 2,0 (1,5 \pm 0,3); distancia entre narinas 1,6 a 3,0 (2,4 \pm 0,5) (medida desde el borde interno de la apertura de la narina); distancia entre los centros de las pupilas 2,6 a 4,7 (3,6 \pm 0,8); diámetro del ojo 0,8 a 1,3 (1,0 \pm 0,2); distancia desde el hocico hasta la abertura del espiráculo 6,1 a 10,8 (8,4 \pm 1,5); longitud del espiráculo 0,7 a 1,7 (1,2 \pm 0,3); ancho de la base del espiráculo 0,9 a 1,8 (1,4 \pm 0,3); diámetro de la abertura del espiráculo 0,3 a 1,1 (0,7 \pm 0,2); longitud del tubo ventral 0,8 a 1,6 (1,2 \pm 0,3) y diámetro de la abertura del tubo ventral 0,4 a 0,8 (0,5 \pm 0,1); altura de la musculatura caudal en la unión cuerpo-cola 2,0 a 4,8 (3,3 \pm 0,8) y ancho de la musculatura caudal en la unión cuerpo-cola 1,6 a 3,8 (2,7 \pm 0,8); altura aleta ventral 1,2 a 2,1 (1,6 \pm 0,3) y aleta dorsal 1,4 a 2,4 (1,9 \pm 0,3); altura máxima de la cola 4,7 a 8,1 (6,3 \pm 1,1); distancia entre la finalización del notocordio hasta el borde posterior de la cola 0,3 a 0,8 (0,5 \pm 0,1).

Ancho del disco oral 2,7 a 4,5 (3,5 \pm 0,7); abertura del labio anterior 1,2 a 2,8 (2,0 \pm 0,5); abertura medial de A-2 0,2 a 0,4 (0,3 \pm 0,1); longitud de A-1 y A-2 2,0 a 3,8 (2,8 \pm 0,7); longitud de P-1 y P-2 1,7 a 3,6 (2,4 \pm 0,6); longitud de P-3 1,5 a 3,4 (2,4 \pm 0,6); ancho transverso del pico superior 1,1 a 2,0 (1,6 \pm 0,3); longitud transversa del pico inferior 0,9 a 1,6 (1,3 \pm 0,3).

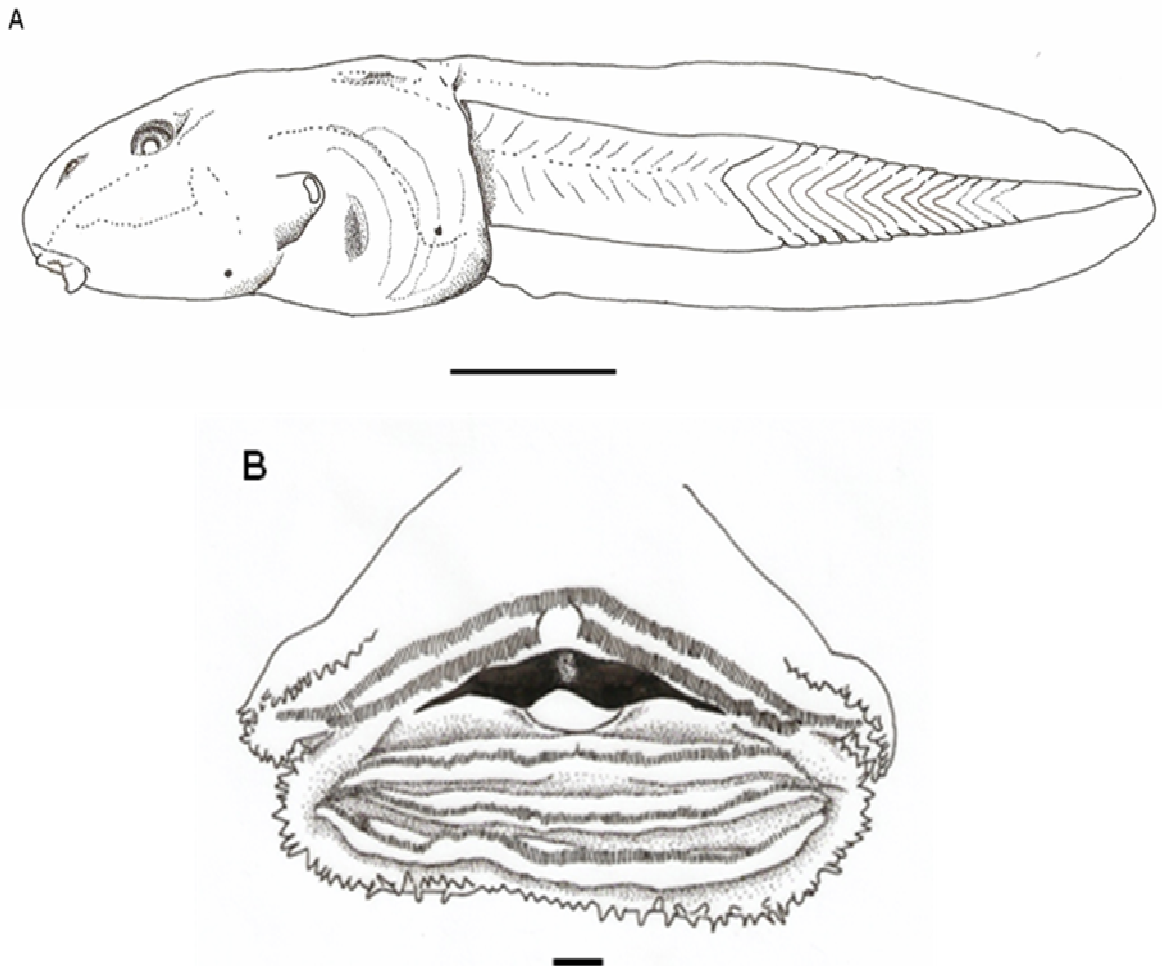
Figura 12. Longitud total (LT), longitud del cuerpo (LC) y altura máxima de la cola (AMC) de los renacuajos de vida libre de *Rheobates palmatus* a través de los estadios de desarrollo Gosner (1960). Barras de error representan la desviación estandar. Para número de renacuajos ver Anexo C.



6.1.2 Coloración en vida. Dorso del cuerpo café oscuro con tenues manchas delgadas crema. Músculos caudales de color abano a amarillo claro, aletas transparentes con finas reticulaciones café oscuro (Notas de campo MOM 283, enero de 1994).

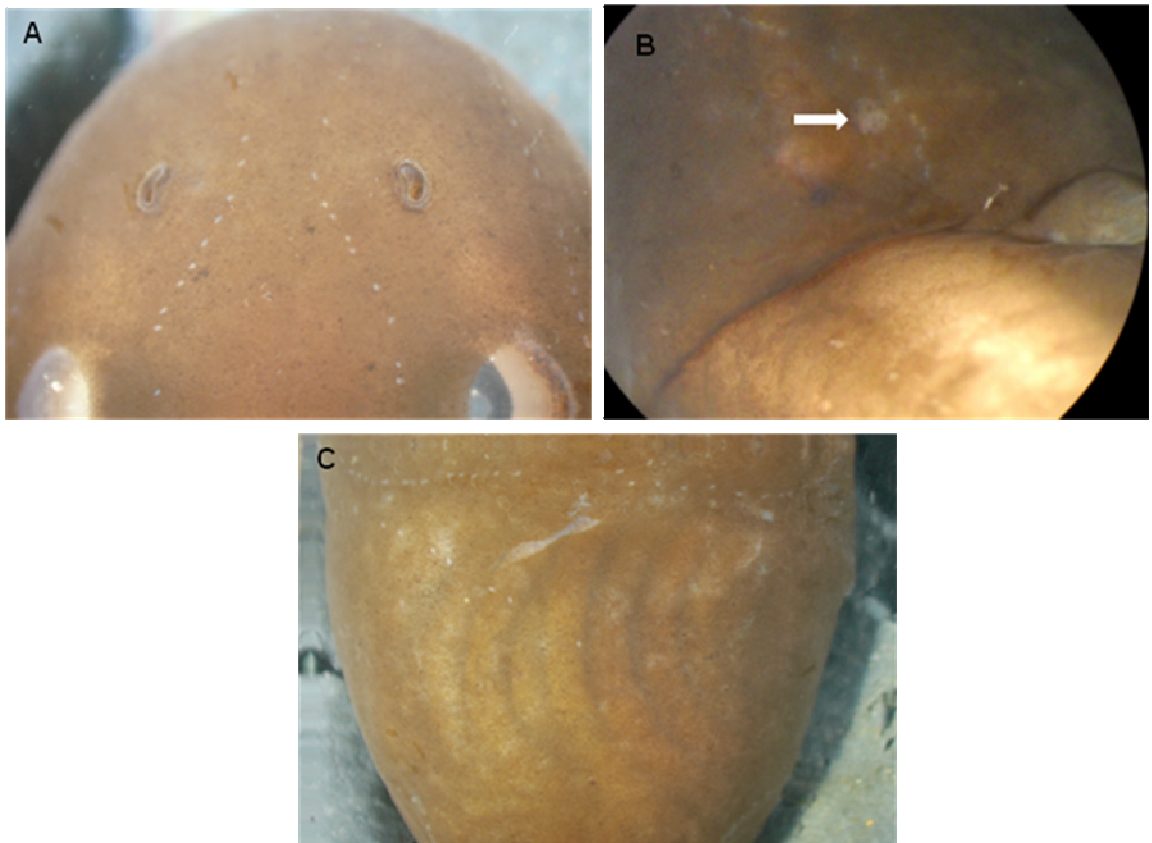
6.1.3 Coloración en preservativo. Dorso y lados del cuerpo mayormente café oscuro ó desde negro a café claro, borde libre del espiráculo transparente, neuromastos de color blanco pálido (cuando visibles). Ventralmente desde transparente con puntos café oscuro a totalmente café oscuro, cuando los intestinos son visibles son de color tierra. Labios y papilas del disco oral transparentes, ojo negro con pupila gris. Musculatura caudal anteriormente café oscuro y posteriormente café claro, o crema en la parte anterior y blanco pálido en la parte posterior de la cola; aleta dorsal y ventral con abundante puntos café oscuro que cubren la mayoría de la aletas y los miotomos, o miotomos claros, los puntos son café que formar manchas pequeñas, que dan el aspecto moteado a la cola.

Figura 13. Renacuajo (A. Gosner 26, línea igual a 5 mm) y disco oral (B. Gosner 35, línea igual a 0.5 mm) de *Rheobates palmatus*, ICN 23311.



Los renacuajos totalmente café oscuro o negro, no hay mayores cambios de coloración a través del desarrollo ontogénico, pero hay una variación mínima relacionada con la intensidad de la coloración. En los renacuajos que poseen la cola de color claro, si se observa cambios a través de los estadios de desarrollo; en los estadios tempranos menores al Gosner 27, la cola no tiene puntos café oscuro o son escasos, a partir del estadio Gosner 28 los puntos café oscuros son abundantes sobre la cola y en renacuajos en estadio Gosner 40 a 42 las aletas y la musculatura caudal tienen manchas café oscuras y los miembros anteriores y posteriores son bandeados café oscuro con puntos crema sobre el dorso y crema ventralmente.

Foto 2. Narinas en vista dorsal y líneas supraorbitales (A, Gosner 36, LT=42,6 mm); concentración de neuromastos (flecha) sobre la línea ventral, vista posterior derecha del renacuajo (B, Gosner 26, LT=35,5 mm) e intestinos con enrollamiento sinistral, vista ventral del renacuajo de *Rheobates palmatus* (C, Gosner 36, LT=42,6 mm) ICN 23311.



6.2 VARIACIÓN EN LOS RENACUAJOS DE *Rheobates palmatus*

La variación se maneja y direcciona al igual que en los renacuajos de *Hyloxalus vergeli* por grupos de estadios o fases de desarrollo. En los estadios de vida libre se describe la variación a través de la distribución geográfica de *Rheobates palmatus* y se presenta la variación del número de hileras de papilas marginales.

Fase I. Renacuajos endotróficos de *Rheobates palmatus* (n = 9). Los renacuajos de espalda del macho adulto de *Rheobates palmatus* se encuentran en estadio Gosner 25. Cuerpo en vista dorsal, más ancho en la mitad del cuerpo. Sistema de líneas laterales poco visibles, en cuatro renacuajos se observa la línea media, la línea dorsal y supraorbital; los neuromastos son redondos, agrupados en tres o cuatro neuromastos a través de las líneas laterales. Narina ovalada, apenas más larga que alta, con anillo grueso pero bajo, en tres renacuajos la narina es frontal

con dirección frontolateral. Ojos laterales. Espiráculo ventrolateral en el cuerpo, apenas visible en vista dorsal y poco distinguible. Abertura del tubo ventral no visible. Los miotomos caudales en la base de la cola son tan altos como anchos. Aleta dorsal de igual altura en toda la extensión de la cola y de igual altura a los miotomos.

Disco oral con papilas cilíndricas, de punta redonda y menos abundantes (por milímetro en el margen del disco) que en estadios de vida libre. El pico superior es pigmentado parcialmente, por esta razón el ancho transversal del pico superior es menor al ancho del disco oral (UJS 27% DO); pico superior con forma distinguible igual a la de los estadios Gosner de vida libre, pero la profundidad de la W es mayor (37%) con respecto a altura de la pigmentación de UJS. Ninguno de los picos es dentado. La fórmula de hileras dentales labiales es variable, un renacuajo es 0/0, dos renacuajos son 0/1, tres renacuajos son 1/2, dos renacuajos son 2/2 y tan sólo uno es 2/3. Los denticulos de las hileras son bajos y no alcanzan los extremos de la hilera dental; cuando hay denticulos en P-1, son escasos o ausentes en la mitad del borde carnosos de la hilera dental, este no tiene interrupción en la mitad. No hay variación en la coloración del renacuajo en preservativo.

*Fase II. Renacuajos de vida libre de *Rheobates palmatus* (n = 509).* Los renacuajos de vida libre cubren la mayoría de la distribución conocida de *Rheobates palmatus*, tanto de la vertiente oriental de la Cordillera Central como de ambas vertientes de la Cordillera Oriental de Colombia; por esta razón, se describe la variación de los renacuajos de vida libre por vertientes y sectores de las Cordilleras (Figura 11).

Los renacuajos del altiplano Cundiboyacense y de la vertiente occidental de la Cordillera Oriental no presentan variación evidente en la morfología externa del cuerpo, excepto los renacuajos de tierras bajas (menor a 1600 m) de la vertiente occidental (ICN 38450, 19770 y 55294); estos renacuajos tienen el cuerpo más ancho a la altura de los ojos, la abertura del espiráculo es pequeña, desde un cuarto hasta un quinto la altura de la base del espiráculo y la finalización de la cola es acuminada. En los renacuajos del altiplano y de la vertiente occidental (altura mayor a 1600 m) de la Cordillera Oriental la variación se presenta en la longitud de las hileras dentales del labio posterior, adicional a la longitud descrita, hay renacuajos con primera y tercera hilera dental posterior de igual longitud, pero de menor longitud que P-2 y renacuajos con hileras dentales posteriores de igual longitud.

Los renacuajos de la vertiente oriental de la Cordillera Oriental son similares a los renacuajos de *Rheobates palmatus* en morfología externa, extensión de la membrana interdigital del pie y tamaño; sin embargo, las diferencias son evidentes principalmente en el disco oral. Estos renacuajos de vida libre tienen la papila de la nariz baja, no alcanza un medio de la altura de la nariz. En el disco oral las

papilas son de forma cilíndrica, alargadas y de punta acuminada, y la repisa posterior al pico superior (shelf) no es protuberante y escasamente visible. En coloración de la cola (en preservativo) también hay diferencias, los renacuajos tienen manchas grandes alargadas de color café oscuro. En cuanto a longitud de las hileras dentales del labio posterior, estos renacuajos también presentan variación y al igual que los renacuajos del altiplano.

Renacuajos de Cáqueza, Cundinamarca (ICN 55299), Restrepo (ICN 20693, 20689) y Villavicencio, Meta (ICN 19760, 55300), tienen variación adicional a la descrita de la vertiente oriental de la Cordillera Oriental. Los neuromastos de la línea supraorbital entre el ojo y la nariz hasta el estadio Gosner 28 son desde redondos hasta ovalados y la finalización de la cola es acuminada; en el disco oral, el margen anterior de la pigmentación del pico superior describe una sola curva cóncava y la profundidad de la W es el 13% de la altura de la pigmentación del UJS, a diferencia del pico superior de *Rheobates palmatus* del altiplano Cundiboyacense, que posee curvaturas pronunciadas en el pico superior y la profundidad de la W es mayor respecto a la pigmentación del pico superior (28%).

Los renacuajos del norte de la Cordillera Oriental, Cuchilla de los Cobardes y sus alrededores tienen variación en los neuromastos de la línea supraorbital y la nariz, en renacuajos en estadios tempranos (Gosner 25-28) y en un renacuajo en estadio 34 (ICN 45562) los neuromastos son redondeados entre la nariz y el ojo, y la nariz es un poco menos alargada (alto de la nariz dos tercios de su largo). La longitud de las hileras dentales del labio posterior presenta la misma variación a la descrita anteriormente.

Por último, se detectaron renacuajos de *Rheobates palmatus* en la vertiente oriental de la Cordillera Central, en los departamentos de Antioquia, Caldas y Tolima. El tamaño de muestra del departamento de Antioquia es reducido (n = 5 en 3 lotes), lo cual no permite determinar con precisión las diferencias entre estos renacuajos y los renacuajos de *R. palmatus* de la cordillera Oriental. Los renacuajos de Norcasia, Caldas (ICN 45532, 45540, 45543) y de Falán, Tolima (ICN 55295) tienen neuromastos redondos en la línea supraorbital entre la nariz y el ojo en estadios tempranos (Gosner 25-30), la musculatura caudal en su base es robusta, tres quintos de la altura del cuerpo, punta de la cola en forma acuminada y en el pico superior los renacuajos tienen curvaturas leves y no pronunciadas sobre su margen anterior; únicamente los renacuajos de Falán tienen dos papilas sobre el borde de la nariz. Al igual que los renacuajos de la Cordillera Oriental la longitud de las hileras dentales del labio posterior es variable.

Fase III. Renacuajos metamórficos de *Rheobates palmatus* (n = 4). En la morfología externa de los renacuajos metamórficos de *Rheobates palmatus* se presenta la siguiente variación. Cabeza más ancha que el cuerpo, hocico en vista dorsal truncado y en vista lateral desde subtruncado hasta truncado. Neuromastos visibles en la línea dorsal, infraorbital, angular y longitudinal oral, en la línea dorsal

los neuromastos son de forma redonda; presencia de una línea de neuromastos anterior al brazo. La narina es de forma redondeada con ornamentación gruesa, baja y de borde ondulado a festoneado, con una proyección carnosa muy baja, las narinas esta ubicadas más cerca al hocico que al ojo y representa un cuarto del diámetro del ojo. Ojos laterales. Espiráculo y tubo ventral ausentes (por reabsorción); eje central de los intestinos con dirección centro-sinistral. La musculatura caudal en la base de la cola es tan alta con ancha, la aleta dorsal inicia posterior a la unión cuerpo-cola y la punta de la cola es acuminada. La proporción LC/LT es menor (29%) que en los renacuajos de espalda y de vida libre, a diferencia de la relación PC/AC y LCo/LT que son mayores (72%, 70% respectivamente) que en los renacuajos de espalda y de vida libre. Presencia de gránulos en los miembros anteriores y posteriores en un renacuajo metamórfico en estadio Gosner 43.

El disco oral se ubica en posición anteroventral al cuerpo y tanto el pico superior e inferior como los dentículos de las hileras dentales labiales están atrofiados. Renacuajos metamórficos en estadio Gosner 42, 43 y 44 tienen el labio posterior libre de papilas. La relación abertura del labio anterior con respecto al ancho del disco oral es menor (31%) en comparación con los renacuajos en fase II.

6.2.1 Disposición de las hileras de papilas marginales en el disco oral de los renacuajos de vida libre de *Rheobates palmatus*. El número de hileras de papilas marginales en el labio anterior y en el margen postero-lateral del labio posterior varía a través de la ontogenia, mientras que las papilas del margen posterior de labio posterior generalmente están dispuestas en una sola hilera biseriada. En el labio anterior, entre el estadio Gosner 25 a 28, las papilas están en una sola hileras sobre el margen del disco oral y desde el estadio Gosner 29 a 40, las papilas están en forma biseriada. En el caso de las papilas del margen postero-lateral del labio posterior, entre el estadio Gosner 25 a 26 y 29 a 40 están dispuestas en una sola hilera y en el Gosner 27 y 28 se disponen en una hilera biseriada (Tabla 5 y Figura 14).

6.3 DISCUSIÓN

La descripción inicial de los renacuajos de *Rheobates palmatus* fue con base el material colectado en la localidad tipo y sus alrededores; posteriormente, tanto la descripción como los renacuajos fueron comparados con renacuajos del altiplano Cundiboyacense y de la vertiente occidental (altura > 1800 m.) de la Cordillera Oriental, sin encontrar mayor diferencia en la morfología de los renacuajos, y al igual que en los renacuajos de *Hyloxalus vergeli* la variación más atenuada es de tipo ontogénico, a causa de los cambios producidos por el paso de renacuajos endotróficos a renacuajos exotróficos y por la metamorfosis. En los renacuajos de vida libre de *Rheobates palmatus* (Fase II), la morfología expresa una latencia sin mayores cambios morfológicos, excepto en la longitud de las hileras dentales del labio posterior y el número de hileras de papilas marginales en el disco oral. Es

evidente que la forma de neuromastos varia entre renacuajos endotróficos y exotróficos, pero los métodos de observación y fijación me limitan direccionar su variación.

Savage (1960) encuentra diferencias morfológicas en la forma de la narina, forma de la punta de la cola y coloración en los renacuajos de *Bufo marinus* de diferentes localidades de Centro América, y Gollmann y Gollmann (1996) anotan diferencias en la tasa de crecimiento y el tamaño del renacuajo al eclosionar en poblaciones de diferentes alturas de *Geocrinia victoriana*. En ambos casos se asume que esta variación es de tipo geográfico; aunque, Savage (1960) afirma que pueden existir varias formas alopátricas. Igualmente, Bernal *et al* (2005) interpreta la variación genética y bioacústica de *Rheobates palmatus* en el mismo sentido de Savage (1960) y Gollmann y Gollmann (1996); pero las diferencias morfológicas encontradas en los renacuajos de la vertiente occidental (altura < a 1600 m) y oriental (altura < a 1700 m) de la Cordillera Oriental, entre los departamentos de Boyacá, Cundinamarca y Meta, en comparación con los renacuajos (en estadios comparables) del altiplano y de la vertiente occidental (altura > 1600 m) de la Cordillera Oriental de Colombia, me sugieren que estos renacuajos no son conespecíficos a los renacuajos de *R. palmatus* de la localidad tipo y por lo tanto, probablemente en los adultos haya más de una especie.

Figura 14. Disposición de las hileras de papilas marginales por sectores (A, B, C) en el disco oral de los renacuajos de vida libre de *Rheobates palmatus* a través de los estadios de desarrollo Gosner (1960).

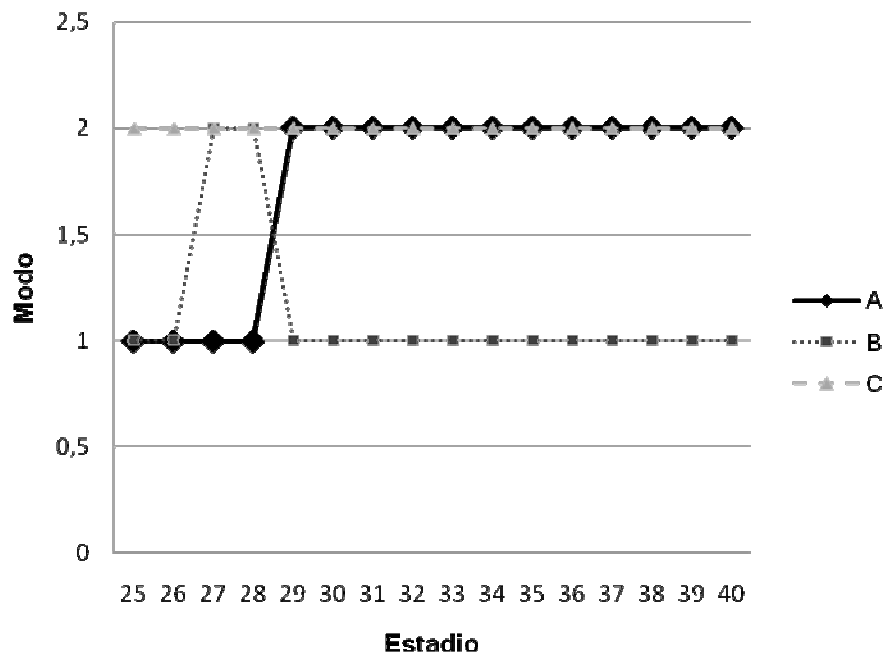


Tabla 5. Variación del número de hileras de papilas marginales en los sectores del disco oral de los renacuajos de vida libre de *Rheobates palmatus*. Rango y promedio \pm desviación estándar, error estándar (SE) y moda. 1 = Modo 1, 2 = Modo 2, 3 = Modo 3, 4 = Modo 4. A = papilas marginales antero-laterales de labio anterior, B = papilas marginales postero-laterales del labio posterior y C = papilas marginales posteriores del labio posterior. n = número de observaciones, n_r = número de renacuajos.

Gosner (1960)	n	A	B	C	
25	84	1-2 (1,1 \pm 0,3)	1-3 (1,2 \pm 0,5)	1-4 (1,8 \pm 0,7)	
	n _r = 42	SE	0,03	0,05	0,1
		Moda	1	1	2
26	242	1-4 (1,3 \pm 0,5)	1-3 (1,2 \pm 0,4)	1-4 (2,1 \pm 0,7)	
	n _r = 121	SE	0,03	0,02	0,06
		Moda	1	1	2
27-28	44	1-3 (1,6 \pm 0,6)	1-3 (1,6 \pm 0,5)	1-4 (2,4 \pm 0,8)	
	n _r = 22	SE	0,1	0,08	0,2
		Moda	1	2	2
29-40	52	1-2 (1,5 \pm 0,5)	1-4 (1,5 \pm 0,1)	1-4 (2,4 \pm 0,9)	
	n _r = 26	SE	0,07	0,1	0,2
		Moda	2	1	2

Esto también ocurre con los renacuajos de la vertiente oriental de la Cordillera Central, los cuales expresan morfología larval distinta a los renacuajos *Rheobates palmatus*; pero, son más similares a los renacuajos de la vertiente occidental de alturas menores a 1600 metros de la Cordillera Oriental. Con respecto a los renacuajos del norte de la Cordillera Oriental, en la Cuchilla de los Cobardes y sus alrededores, las diferencias encontradas están dentro de la variación descrita en los renacuajos de *R. palmatus* de la localidad tipo.

Del noroeste de Medellín, Antioquia, fue descrito el adulto y el renacuajo de *Rheobates pseudopalmatus* (Rivero y Serna, 2000 "1995"), la especie hermana de *R. palmatus*; sin embargo, Grant *et al* (2006) dudan de la validez de esta especie porque los caracteres diagnósticos del adulto no son apropiados; de igual forma, los caracteres larvales expuestos en *R. pseudopalmatus* y la diferenciación con los renacuajos de *R. palmatus* hecha por Rivero y Serna (2000 "1995") son inadecuados, porque muchos de los caracteres son generales a los renacuajos del género *Colostethus sensu lato* y las diferencias establecidas caen en la variación ontogénica de los renacuajos de *R. palmatus* aquí descritos.

En cuanto los renacuajos revisados de San Rafael, Antioquia, no puedo determinar si son similares o diferentes a los renacuajos de *Rheobates palmatus*, debido al reducido tamaño de muestra y al mal estado de algunos renacuajos; por lo tanto, queda pendiente la revisión de series completas de los renacuajos de las poblaciones del norte de la Cordillera Central para determinar y concluir si son iguales o diferentes a los renacuajos de *R. palmatus* ó a lo que Rivero y Serna (2000 “1995”) llamaron *R. pseudopalmatus*.

7. DESCRIPCIÓN DE LOS RENACUAJOS DE *Hyloxalus subpunctatus* (ANURA: DENDROBATOIDEA: DENDROBATIDAE) DE COLOMBIA

La rana venenosa criptica *Hyloxalus subpunctatus* (Cope, 1899) es una especie conocida de las tierras altas de la Cordillera Oriental de Colombia, se distribuye sobre todo el altiplano Cundiboyacense entre los departamentos de Boyacá, Cundinamarca, Meta y Santander, en un rango altitudinal desde los 1750 a 4020 metros (Bernal y Lynch, 2008). En 1959, Stebbins y Hendrickson redescubren el adulto de *H. subpunctatus*, realizan aportes de la reproducción y describen su renacuajo, con base en 19 renacuajos de vida libre de Bogotá, Cundinamarca.

A continuación describo los renacuajos de *Hyloxalus subpunctatus* con el fin de mejorar y destacar caracteres larvales importantes para la diagnosis de los renacuajos; además, los renacuajos son de toda la distribución geográfica; donde incluyo renacuajos endotróficos ($n = 143$), renacuajo de vida libre ($n = 196$) e individuos en metamorfosis ($n = 8$). Presento la variación de la morfología de los renacuajos por grupos de estadios de desarrollo Gosner (1960), realizo aportes y propongo una variación en la formación de las hileras de dentales labiales en los renacuajos de las ranas venenosas crípticas y establezco la variación en el número de hileras de papilas marginales del disco oral en los renacuajos de *H. subpunctatus*.

En la descripción reporto el rango de la longitud total y la longitud del cuerpo de diez renacuajos de vida libre en estadios Gosner 36. Medidas en milímetros (mm).

7.1 DESCRIPCIÓN

Renacuajos de tamaño mediano (Figura 15, 16). Longitud total de los renacuajos de vida libre en Gosner 36 de 29,5 a 42,2 ($35,9 \pm 3,8$) y longitud del cuerpo de 10,9 a 17,6 ($14,1 \pm 2,1$); la longitud del cuerpo representa dos quintos de la longitud total (34 - 46%). Cuerpo en vista dorsal ovalado; comprimido en vista lateral; ancho del cuerpo un poco más de dos tercios de la longitud corporal (58 - 78%) y altura del cuerpo cuatro quintos el ancho del cuerpo (70 - 99%). Margen anterior del hocico en vista dorsal y lateral redondeado.

Sistema de líneas laterales simétrico a cada lado del cuerpo. Presencia de línea infraorbital, supraorbital, post-supraorbital, longitudinal oral, angular. Neuromastos de forma redonda sin agrupamiento alguno, separados por igual distancia entre sí sobre las líneas laterales. Presencia de dos pares de concentraciones de neuromastos (manchas blancas), un par asociados a la línea ventral cerca a la unión cuerpo-cola y el otro par sobre la línea angular en la región ventral (Foto 3. B).

Narina dorsal con dirección antero-dorsolateral. Narina grande y de forma redonda, apenas un tercio del diámetro del ojo (21 – 34%). Margen de la narina con anillo carnososo, grueso y de borde liso en toda su extensión; sin papila dorso-medial (Foto 3. A). Las narinas son equidistantes entre el borde anterior del hocico y del ojo. Distancia entre narinas apenas menor a tres cuartos de la distancia interorbital (56 – 85%) y distancia interorbital un tercio del ancho del cuerpo (34 – 43%). Ojo dorsal con dirección dorsolateral, diámetro más o menos igual a la distancia ojo-narina y un tercio de la distancia entre las orbitas (26 – 42%).

Espiráculo sinistral, ubicado bajo la línea media longitudinal del cuerpo y más o menos sobre la mitad vertical del cuerpo. Espiráculo igual o apenas más largo que el alto de su base; abertura del espiráculo pequeña, un tercio de la altura de la base de espiráculo (22 – 49%). Espiráculo con dirección posterodorsal, la abertura finaliza en el segundo tercio del cuerpo (H-E/LC = 52 - 66%). Borde interno de la abertura del espiráculo separado del cuerpo.

Tubo ventral corto (9 – 13% de la LC), dextral y unido a la aleta ventral, tipo A *sensu* Altig y McDiarmid (1999a); borde liso de la abertura del tubo ventral. Intestinos visibles a través de la pared del abdomen, con dirección sinistral o centro-sinistral del eje central del enrollamiento, o extendidos longitudinalmente (Foto 3. C).

Musculatura caudal delgada en unión cuerpo-cola, menor a un medio de la altura del cuerpo (38 – 53%). Miotomos tan altos como anchos en la unión cuerpo-cola; la musculatura caudal disminuye gradualmente hacia la punta de la cola, buscando el extremo distal caudal. Aleta ventral tan alta como aleta dorsal y miotomos tan altos o de menor altura que las aletas en la mitad de la cola. Aleta dorsal inicia en la unión cuerpo-cola, de igual altura a través de la cola o más alta hacia la mitad de la cola. Punta de la cola redonda. Longitud de la cola es desde el 54 al 66% de la longitud total. Altura máxima de la cola igual a altura del cuerpo.

Disco oral anteroventral, con igual dirección (Figura 16); emarginado sobre los márgenes laterales del disco y rodeado por papilas, excepto el labio anterior. Ancho del disco oral un tercio del ancho del cuerpo (25 – 39%). Número de hileras de papilas sobre el margen del disco oral variables (por sector y por estadio, Tabla 7 y Figura 17); papilas del labio anterior tan abundantes (por milímetro en el margen del DO), de igual forma y tamaño como papilas del labio posterior. Papilas

alargadas, delgadas (ancho de la base de las papilas un medio el alto de las papilas) y de punta redonda a subacuminada. Labio anterior desprovisto de papilas, la abertura del labio anterior es el 45 al 71% del ancho del disco oral. Fórmula de hileras dentales labiales 2(2)/3[1], A-2 con estrecha interrupción medial, menor al 10% del ancho del disco oral; interrupción de P-1 estrecha y poco visible, igual a uno o dos dentículos. Hileras dentales anteriores de igual longitud transversa, primera y segunda hilera dental posterior de igual longitud transversa, tercera hilera dental posterior menor a P-1 y P-2; hileras posteriores (P-1 y P-2) subiguales en longitud a hileras anteriores.

Pico superior (Upper Jaw Sheath) totalmente pigmentado, con procesos laterales cortos y delgados. Pico superior medianamente robusto, la altura del pico es el 22% de su ancho transverso. Sin hendidura o W sobre la mitad del borde libre del pico superior. Forma del pico superior constante a través de los estadios larvales, el borde libre del UJS es una línea recta débilmente curvada, mientras el borde anterior del UJS en sus márgenes laterales es inclinado en 30° respecto al borde libre y en la región central del margen anterior es paralelo al eje longitudinal (imaginario) del disco oral. Pico superior libre de repisa queratinizada posterior a su base. Longitud transversal del pico superior es el 44 – 57% el ancho del DO.

Pico inferior (Lower Jaw Sheath) delgado, en forma V, brazos del pico inferior abiertos, la pigmentación no cubre todo el pico inferior. Longitud transversa del pico inferior es el 30 – 45% del ancho del disco oral. La altura de la pigmentación del pico inferior es un poco más de un medio la altura de la pigmentación del pico superior (47 – 70%). Borde libres de los picos aserrados, excepto los procesos laterales del pico superior. Dentición bajas, apenas sobresale del margen de los picos, de punta redondeado sobre la región media del pico superior y todo el pico inferior y hacia los extremos del pico superior son de punta acuminada.

7.1.1 Medidas de los renacuajos de *Hyloxalus subpunctatus*. Las medidas con base en diez renacuajos de vida libre en estadio Gosner 36. Reporto el rango y el promedio \pm la desviación estándar de las medidas. Medidas en milímetros.

Longitud total 29,5 a 42,2 ($35,9 \pm 3,8$); longitud del cuerpo 10,9 a 17,6 ($14,1 \pm 2,1$); ancho del cuerpo 7,5 a 12,3 ($9,6 \pm 1,4$); altura del cuerpo 5,6 a 9,8 ($8 \pm 1,3$); diámetro de la narina 0,3 a 0,4 ($0,3 \pm 0,1$); distancia desde el hocico al borde anterior de la narina 0,9 a 2,4 ($1,6 \pm 0,4$) y distancia desde el borde posterior de la narina al extremo anterior del ojo 0,8 a 1,6 ($1,3 \pm 0,3$); distancia entre narinas 1,9 a 3,2 ($2,6 \pm 0,3$) (medida desde el borde interno de la apertura de la narina); distancia entre los centros de las pupilas 2,6 a 5,3 ($3,6 \pm 0,8$); diámetro del ojo 1 a 1,6 ($1,2 \pm 0,2$); distancia desde el hocico hasta la abertura del espiráculo 6,9 a 11,4 ($8,7 \pm 1,6$); longitud del espiráculo 1,4 a 2,2 ($1,8 \pm 0,2$); ancho de la base del espiráculo 1,2 a 2 ($1,4 \pm 0,3$); diámetro de la abertura del espiráculo 0,3 a 0,7 ($0,5 \pm 0,1$); longitud del tubo ventral 1,2 a 2 ($1,5 \pm 0,3$) y diámetro de la abertura del tubo ventral 0,5 a 1 ($0,8 \pm 0,2$); altura de la musculatura caudal en la unión cuerpo-cola 2,9 a 4,7 ($3,6 \pm 0,6$) y ancho de la musculatura caudal en la unión cuerpo-cola 2,1 a 4,4 ($3,3 \pm 0,7$); altura aleta ventral y dorsal 1,8 a 3,6 ($2,9 \pm 0,6$); altura máxima de la cola 5,6 a 10,4 ($8,4 \pm 1,4$); distancia entre la finalización del notocordio hasta el borde posterior de la cola 0,5 a 2,1 ($1,2 \pm 0,6$).

Ancho del disco oral 2,4 a 4 ($3,2 \pm 0,4$); abertura del labio anterior 1,4 a 2,4 ($2,1 \pm 0,3$); abertura medial de A-2 0,2 a 0,5 ($0,3 \pm 0,1$); longitud de A-1 y A-2 2 a 2,9 ($2,5 \pm 0,3$); longitud de P-1 y P-2 1,8 a 3 ($2,2 \pm 0,4$); longitud de P-3 1,5 a 3 ($2,1 \pm 0,4$); ancho transversal del pico superior 1,3 a 1,8 ($1,6 \pm 0,2$); longitud transversal del pico inferior 0,9 a 1,4 ($1,2 \pm 0,1$).

7.1.2 Coloración en vida. En vida libre el dorso y los lados del cuerpo de los renacuajos es de fondo café oscuro con reticulación crema. Vientre transparente, rojo claro entre el disco oral y los intestinos e intestinos café oscuro. Musculatura caudal crema, aleta dorsal y ventral transparentes; manchas café claro distribuidas sobre los miotomos y la aleta dorsal. Ojo negro (Notas de campo MAA, 16 julio de 2009).

Dos renacuajos de espalda del macho adulto de *Hyloxalus subpunctatus* (ICN 55280) tienen el dorso y los lados del cuerpo café oscuro; ventralmente transparente, intestinos amarillo crema; musculatura caudal crema con manchas negro opaco que no llegan hasta las aletas dorsal y ventral; aletas transparentes. Ojo negro.

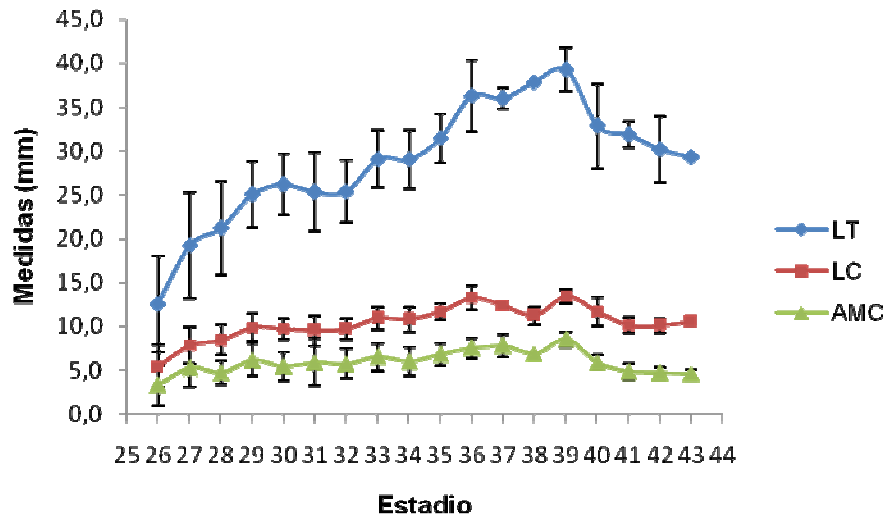
7.1.3 Coloración en preservativo. Dorso y lados del cuerpo café oscuro; espiráculo transparente. Vientre blanco transparente con puntos pequeños café claro, distribuidos sin ningún patrón; intestinos visibles de color negro; tubo ventral transparente. Musculatura caudal anteriormente amarilla y hacia el extremo posterior amarilla claro. Aleta ventral y dorsal transparentes. Manchas café dispersas sobre la musculatura caudal y en la aleta dorsal, sobre la aleta ventral manchas café claro difusas. Orbita ocular crema y ojo negro. Papilas del labio anterior y del labio posterior del disco oral crema con manchas café.

7.2 VARIACIÓN DE LOS RENACUAJOS DE *Hyloxalus subpunctatus*

La variación en la morfología de los renacuajos de *Hyloxalus subpunctatus* se maneja por grupos de estadios de desarrollo (fases).

Fase I. Renacuajos endotróficos de *Hyloxalus subpunctatus* ($n = 143$). Los renacuajos sobre la espalda de los machos adultos de *Hyloxalus subpunctatus* se encuentran en estadio Gosner 25 (16.8%), 26 (81.1%) y 27 (2.1%). En morfología externa, el sistema de líneas laterales y neuromastos no es visible; narina con dirección dorsolateral; espiráculo más alto que largo cuando visible, de lo contrario no es separado de la piel; dirección del eje central del enrollamiento de los intestinos desde central hasta sinital; abertura del tubo ventral central sobre la aleta ventral (3.4% de los renacuajos); aleta dorsal de tamaño constante en toda la extensión de la cola.

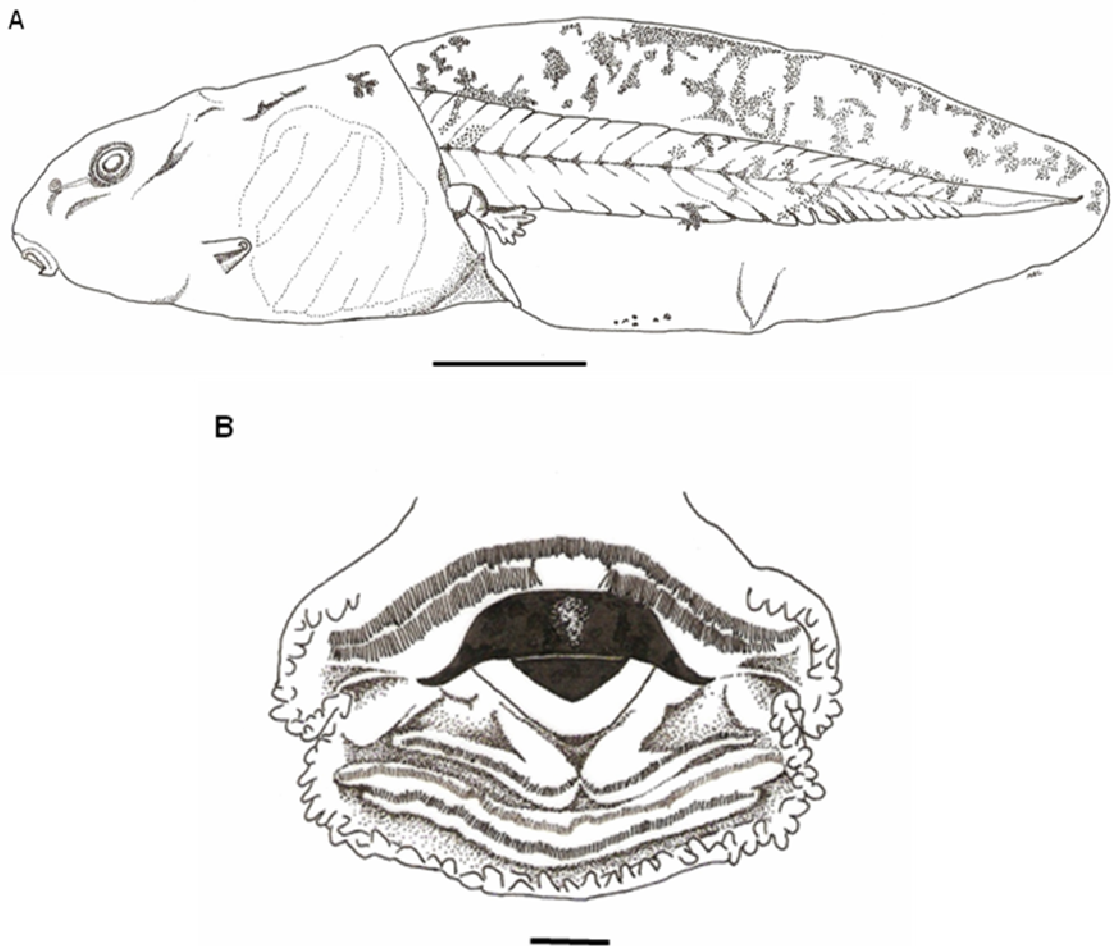
Figura 15. Longitud total (LT), longitud del cuerpo (LC) y altura máxima de la cola (AMC) de los renacuajos de vida libre de *Hyloxalus subpunctatus* a través de los estadios de desarrollo Gosner (1960). Barras de error representan la desviación estandar. Para número de renacuajos por estadio ver Anexo C.



Disco oral con dirección ventral, margen lateral del labio anterior y posterior con una hilera de papilas uni o biseriadas; emarginación del disco apenas visible. Ancho de la abertura del labio anterior 37% el ancho del disco oral y papilas reducidas en número en comparación con los estadios de vida libre. Los picos del disco oral aun no están totalmente pigmentados; leve hendidura o W sobre la mitad del borde libre del pico superior (5.6% de los renacuajos), dentículos no cubren la totalidad de las hileras dentales. La formula de hileras dentales labiales varia en los renacuajos de espalda de *Hyloxalus subpunctatus*, en estadio 25 la formula es 0/0, 1/2 y 2/2; en estadio 26 la formula es 0/0, 1/0, 0/1, 1/1, 1/2, 2/2 y 2/3; y en estadio 27 los renacuajos son 2/3 (Tabla 6).

La coloración en preservativo del cuerpo cambia desde café claro pálido hasta café oscuro pálido.

Figura 16. Renacuajo (A. Gosner 36, ICN 32500, línea igual a 5 mm) y disco oral (B. Gosner 27, ICN 45567, línea igual a 0.5 mm) de *Hyloxalus subpunctatus*.



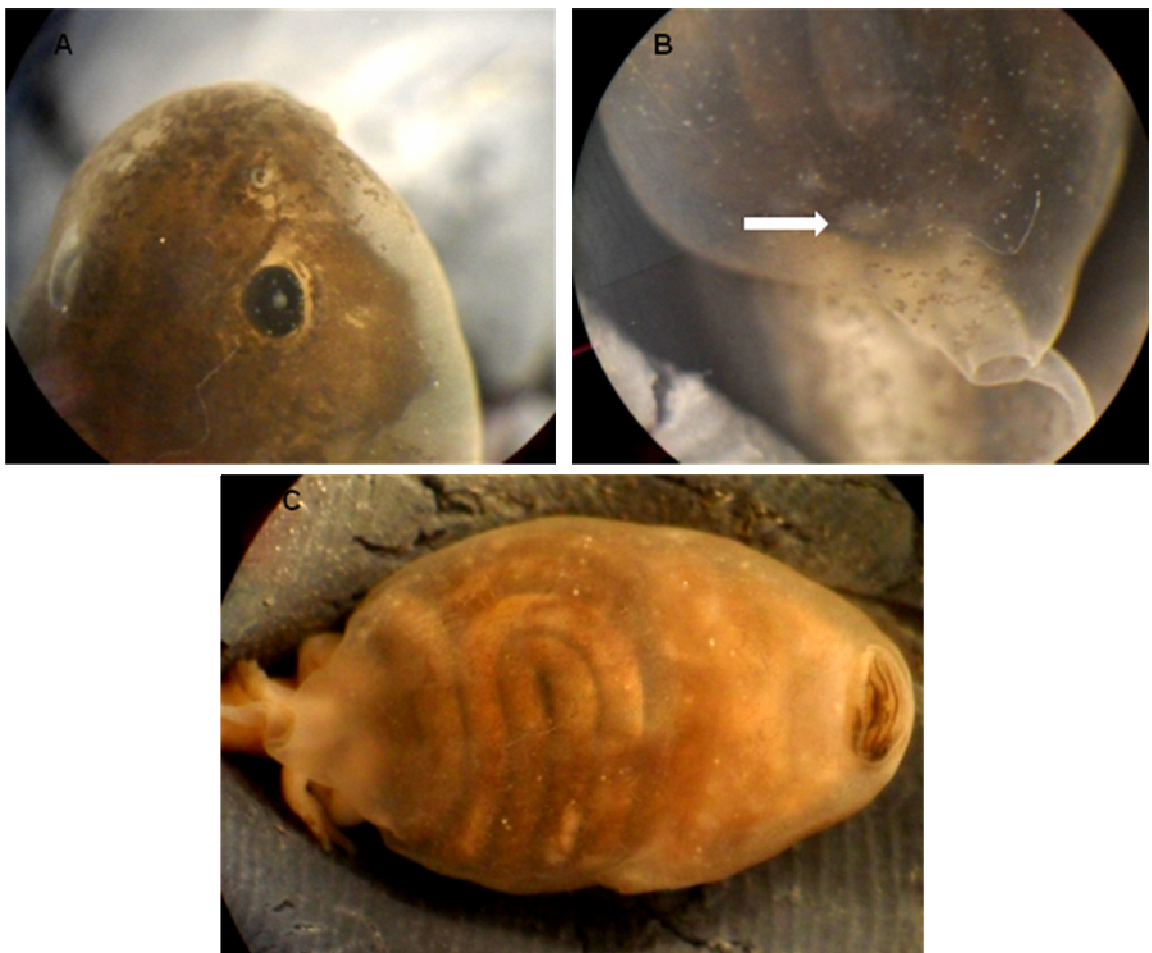
Fase II. Renacuajos de vida libre de *Hyloxalus subpunctatus* (n = 186). Se presenta la siguiente variación, un renacuajo en estadio Gosner 28, 30 y 36, y dos renacuajos en estadio Gosner 33, tienen el tubo ventral central sobre la aleta ventral. Presencia de agrupamiento de neuromastos (manchas blancas) en la región antero-ventral a la altura de la línea angular. En el disco oral, la longitud de las hileras dentales posteriores es variable, desde iguales en longitud (P-1 = P-2 = P-3) o P-1 más o menos de igual longitud que P-3, pero de menor longitud que P-2. En estadio 40, dentículos escasos en P3.

Fase III. Renacuajo metamórfico de *Hyloxalus subpunctatus* (n = 8). Cuerpo ancho a la altura de la región cefálica en vista dorsal y hocico débilmente truncado en vista lateral. Sin tubo ventral ni espiráculo. Presencia de línea lateral de neuromastos que comienza en la región inguinal y finaliza en la parte anterior del

miembro anterior. Anillo de la narina bajo, narina más cerca al hocico que al ojo, ojos con posición lateral sobre el cuerpo.

Estructuras queratinizadas del disco oral atrofiadas, disco oral sin emarginación, labio anterior y posterior libre de papilas, papilas únicamente en el margen lateral del disco oral (Gosner 42) y LTRF 0/0 desde el estadio 41.

Foto 3. Narina derecha (A, Gosner 31, LT=31,7 mm); concentración de neuromastos (flecha), anterior al tubo ventral, vista ventral (B, Gosner 31, LT=31,7 mm) e intestinos extendidos longitudinalmente, vista ventral del renacuajo de *Hyloxalus subpunctatus* (C, Gosner 38, LT=37 mm). A y B = ICN 55281, C = ICN 32500.



En el renacuajo metamórfico la coloración en preservativo es mas semejante al adulto de *Hyloxalus subpunctatus*. El dorso es atravesado por una banda café oscuro con una línea media vertebral crema. Banda dorsolateral difusa café claro, banda lateral oblicua difusa café oscuro, visible desde la ingle hasta la narina. Musculatura caudal café y hacia el extremo posterior café claro; aleta dorsal y ventral blanca, con manchas café sobre aletas y músculos caudales. Miembros anteriores y posteriores café pálido, miembros anteriores con puntos café oscuro y miembros posteriores con bandas difusas o definidas café oscuras. Palmeadura manual y del pie blancas con puntos café oscuro.

7.2.1 Formación de hileras dentales labiales en *Hyloxalus subpunctatus*. Los resultados de la formación de las hileras dentales labiales provienen de 99 renacuajos endotróficos de *Hyloxalus subpunctatus*, en catorce lotes, los cuales se encuentran en estadio Gosner 25, 26 y 27. Antes de la aparición de los dentículos en el disco oral, se presentan los bordes carnosos de las hileras dentales sobre el labio anterior y posterior; sin embargo, es dificultoso detectar los bordes carnosos en renacuajos muy pequeños. El orden de aparición de los dentículos y así mismo de la formación de hileras dentales labiales en *H. subpunctatus* es A-1, P-1, P-2, A-2 y P-3 (Tabla 6); sin embargo, los datos dejan la ambigüedad en el orden de aparición de A-1 y P-1, puesto que un renacuajo para cada LTRF (1/0 y 0/1) fue detectado. En P-1 y P-2 los dentículos aparecen inicialmente sobre el centro de los bordes carnosos y posteriormente hacia sus extremos.

7.2.2 Disposición de las hileras de papilas marginales en el disco oral de los renacuajos de vida libre de *Hyloxalus subpunctatus*. El número de hileras de papilas marginales del disco oral varía desde una hilera hasta más de dos hileras; pero, comúnmente las papilas marginales antero-laterales del labio anterior (A) se disponen y varían igual que las papilas marginales postero-laterales del labio posterior (B), así que desde el estadio 25 hasta el 32, las papilas se disponen en una sola hilera y desde el estadio Gosner 33 hasta el 40, están dispuestas en una hilera biseriada de papilas. En cambio, las papilas posteriores del labio posterior (C) están en una hilera biseriada entre el estadio 25 y 26, desde el estadio 27 a 32 las papilas se disponen en dos hileras y desde el Gosner 33 a 40 están dispuestas en una sola hilera (Figura 17, Tabla 7).

Tabla 6. Formula de hileras dentales labiales en los renacuajos de espalda (n = 99) de *Hyloxalus subpunctatus*. Datos en número de renacuajos por lotes observados.

N° Colección	Gosner (1960)	n	LTRF							
			0/0	1/0	0/1	1/1	1/2	2/2	2/3	
ICN 37077	25	1	1							
	26	11						6	5	
ICN 45565	25	1						1		
	26	1						1		
ICN 42727	26	1						1		
ICN 45564	25	2						2		
	26	1						1		
ICN 35598	26	9						3	6	
ICN 18202	26	16			1			7	8	
	27	3							3	
ICN 55307	26	2				1	1			
ICN 45780	26	3							3	
ICN 55305	26	15						7	8	
ICN 55306	25	4	3				1			
	26	4	2					2		
ICN 55308	26	5	3	1		1				
ICN 20751	26	6							6	
ICN 37082	26	6							6	
ICN 45779	26	6						5	1	
ICN 55280	26	2						1	1	
		n	99	9	1	1	2	2	37	47

7.3 DISCUSIÓN

Hyloxalus subpunctatus fue descrito por Cope (1899), de Bogotá, Cundinamarca, Colombia. Posteriormente en 1959 Stebbins y Hendrickson, y en 1970 Cochran y Goin describen adultos de la misma localidad. Únicamente, Stebbins y Hendrickson (1959) describen los renacuajos de *H. subpunctatus* con material obtenido en Bogotá, Cundinamarca. Ellos mencionan variación en la LTRF en renacuajos “jóvenes” (al igual que los renacuajos endotróficos descritos aquí) y muchas de las características descritas coinciden con los renacuajos de *H. subpunctatus*, puesto que son generales a los renacuajos de las ranas venenosas crípticas; excepto, que sus renacuajos tienen un diastema o ausentan de papilas marginales en el labio posterior. Ninguno de los renacuajos de *H. subpunctatus*, empleados en esta descripción, ausenta de papilas en el labio posterior; por lo

tanto los renacuajos descritos por Stebbins y Hendrickson (1959) no son de *Hyloxalus subpunctatus*.

La descripción que suministro de los renacuajos de *Hyloxalus subpunctatus*, en primera instancia fue elaborada con base en renacuajos obtenidos en la localidad tipo, esta descripción coincide con diferentes renacuajos que se encuentran a través del rango de distribución geográfica de esta especie; los cuales, en muchas ocasiones se encontraban bajo el nombre de *Colostethus* sp. Esto demuestra que no existe mayor variación en la morfología de los renacuajos de *H. subpunctatus* provenientes de diferentes localidades del altiplano Cundiboyacense de la Cordillera Oriental de Colombia (Figura 21) y demuestra la validez de la morfología larval como herramienta para identificar especie.

En los renacuajos de *Hyloxalus subpunctatus* las características morfológicas que no varían a través de los tres grupos de estadios de desarrollo son la forma del cuerpo (excepto desde el Gosner 41), forma de los neuromastos, forma de la narina, altura de la aleta ventral y dorsal, la musculatura caudal, la forma de la punta de la cola y la forma del pico superior; pero, ciertas estructuras morfológicas varían dependiendo de la fase de desarrollo o grupos de estadios de desarrollo. Así, las estructuras que varían en los renacuajos endotróficos son la configuración del espiráculo, la dirección del disco oral, el número de papilas sobre el margen del disco oral, el grado de pigmentación del UJS y la formula de hileras dentales labiales; y la forma del cuerpo y hocico, la posición de los ojos y de la narina en el cuerpo, el anillo que ornamenta la narina y la ausencia de papilas en el labio posterior se presentan desde los estadios Gosner 41 y en metamorfosis. La presencia y ausencia del sistema de líneas lateral y neuromastos, aparentemente es debida a efectos de fijación, preservación y métodos de observación (ver Capítulo 8).

La secuencia de aparición de dentículos labiales en *Hyloxalus subpunctatus* difiere de la secuencia de formación de hileras dentales labiales descrita por Thibaudeau y Altig (1988, *Hyla chrysoscelis*), quienes proponen que primero aparece A-1, seguida por P-2, P-1, A-2 y P-3, mientras que en *H. subpunctatus* aparece A-1, después P-1, P-2, A-2 y P-3, lo cual demuestra diferencia en la secuencia de aparición de P-1 y P-2, puesto que en *H. subpunctatus* después de que aparece A-1, hay dentículos en P-1 y después en P-2. Donnelly *et al* (1990) mencionan que la secuencia de aparición de las hileras dentales labiales en *Phyllobates lugubris* es P-1, A-1, P-2, A-2 y P-3, la cual se diferencia de la de *H. subpunctatus* en la aparición de la primera (A-1 en *H. subpunctatus* y P-1 en *P. lugubris*) y segunda (P-1 en *H. subpunctatus* y A-1 en *P. lugubris*) hilera dental. Esto demuestra que los patrones de formación son diferentes entre grupos de anuros y probablemente reflejen o sean concordantes con las relaciones filogenéticas de las ranas. Nuevos estudios en la formación de las LTRF son necesarios en diferentes grupos y especies de ranas.

Adicionalmente, la aparición de dentículos sobre las hileras dentales del labio posterior en *Hyloxalus subpunctatus* es desde la primera hilera o hilera más cercana al pico inferior hacia la hilera más alejada o P-3.

Figura 17. Disposición de las papilas marginales por sectores (A, B, C) en el disco oral de los renacuajos de vida libre de *Hyloxalus subpunctatus* a través de los estadios de desarrollo Gosner (1960).

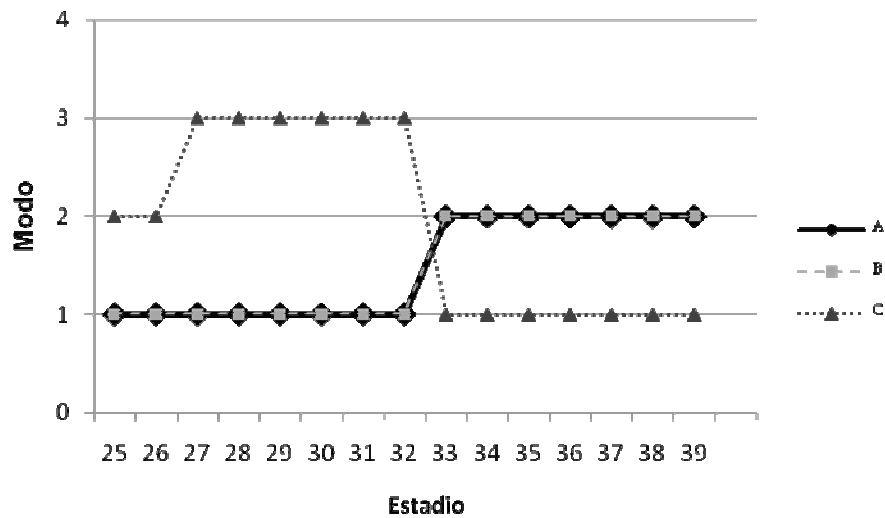


Tabla 7. Variación del número de hileras de las papilas marginales en los sectores del disco oral de renacuajos de vida libre de *Hyloxalus subpunctatus*. Rango y promedio \pm desviación estándar, error estándar (SE) y moda. 1 = Modo 1, 2 = Modo 2, 3 = Modo 3, 4 = Modo 4. A = papilas marginales antero-laterales de labio anterior, B = papilas marginales postero-laterales del labio posterior y C = papilas marginales posteriores del labio posterior. n = número de observaciones, n_r = número de renacuajos.

Gosner (1960)	N	A	B	C
25-26	30	1-3 (1,4 \pm 0,6)	1-2 (1,5 \pm 0,6)	1-3 (1,8 \pm 0,7)
	n _r = 15	SE	0,1	0,1
		Moda	1	2
27-32	42	1-2 (1,5 \pm 0,5)	1-3 (1,8 \pm 0,8)	1-4 (2,1 \pm 0,9)
	n _r = 21	SE	0,07	0,12
		Moda	1	3
33-39	48	1-3 (2 \pm 0,6)	1-4 (2,4 \pm 1)	1-4 (2 \pm 1)
	n _r = 24	SE	0,08	0,14
		Moda	2	1

Variación ontogénica en el número de papilas marginales fue descrita en *Allobates marchesianus*, *A. careuleodactylus* (Caldwell *et al.*, 2002a) y *A. kingsburyi* (Castillo-Trenn, 2004), pero variación en la disposición del número de hileras de papilas marginales por sector y por estadios de desarrollo en el disco oral, no ha sido mencionada en las ranas venenosas (excepto en *Hyloxalus vergeli* y *Rheobates palmatus*, Capítulo 5 y 6). La mayoría, sino todas las descripciones de renacuajos, reportan que el disco oral está rodeado por una o dos hileras de papilas marginales y en diferentes ocasiones son empleadas para diferencias especies (por ejemplo Savage, 1968). Por lo tanto, recomiendo que el número de hileras de papilas marginales del disco oral, sea usado en las descripciones con cautela, puesto que renacuajos de otras especies de ranas venenosas pueden presentar igual o distinta variación. Además, este patrón de variación en la disposición del número de hileras de papilas marginales debe ser incluido en las descripciones porque permite diferenciar las especies.

Myers *et al* (1978) reporta cambios ontogénicos en la posición del tubo ventral en *Phyllobates terribilis* y posteriormente Donnelly *et al* (1990) detecta esta variación en cuatro especies más de *Phyllobates*. Los renacuajos de *Hyloxalus subpunctatus* presentan esta variación, y en estadios tempranos (Gosner 24 y 25) los renacuajos endotróficos de *P. aurotaenia*, *P. lugubris*, *P. terribilis* y *P. vittatus*, mas los renacuajos de *H. subpunctatus* tienen el tubo ventral en posición central sobre la aleta ventral y en estadios de vida libre (comúnmente en *H. subpunctatus*) tienen el tubo ventral en posición diestra sobre la aleta ventral. En los renacuajos de *Allobates juanii*, *Hyloxalus vergeli* y *Rheobates palmatus* no se detecto esta variación (Capitulo 8, 5 y 6, respectivamente). Estudios adicionales son necesarios para aclarar la variación ontogénica de la posición del tubo ventral y las relaciones de las especies de *Phyllobates* e *H. subpunctatus*, por medio de la comparación de sus renacuajos.

8. DESCRIPCIÓN DE LOS RENACUAJOS DE *Allobates juanii* (ANURA: DENDROBATOIDEA: AROMOBATIDAE) DE COLOMBIA

La rana venenosa críptica *Allobates juanii*, fue descrita por Morales (1994) de Villavicencio, Meta, Colombia; previamente, los adultos de *A. juanii*, fueron descritos por Cochran y Goin (1970) bajo el nombre de *Phyllobates brunneus* (Lynch, 2006); sin embargo, datos adicionales son desconocidos, al igual que sus renacuajos.

Grant *et al* (2006) incluyen esta rana dentro del amplio género *Allobates*, la cual se encuentra como hermana del clado conformado por *A. femoralis* y *A. zaparo*, pero no discuten directamente la relaciones entre la rana de colores crípticos *A. juanii* y estos dendrobatoideos coloridos; por lo tanto, queda en espera nueva información que ayude aclarar las relaciones de estas especies y de muchas más pertenecientes al heterogéneo *Allobates*.

En Junio del 2009, realicé exploraciones a la localidad típica de *Allobates juanii*, con el fin de encontrar los renacuajos de vida libre y adultos con renacuajos en su espalda. Series parcialmente completas se obtuvieron de los renacuajos de vida libre, pero adultos con renacuajos en su espalda no fueron encontrados. A continuación describo los renacuajos de *A. juanii*, caracterizo la disposición de las hileras de papilas marginales del disco oral a través de su desarrollo ontogénico y resalto las diferencias morfológicas y los distintos tipos de renacuajos que poseen algunas especies de *Allobates*.

Describo los renacuajos de *Allobates juanii* con base en larvas en estadios de vida libre (n = 65) y renacuajos metamórficos (n = 3). Reporto las medidas de longitud total y longitud del cuerpo tomadas de diez renacuajos en estadio Gosner 28.

8.1 DESCRIPCIÓN

Renacuajo de tamaño mediano (Figura 18, 19), longitud total 15,1 a 25,5 ($19,6 \pm 3,3$); longitud del cuerpo 5,9 a 12,3 ($8,9 \pm 2,1$), el cuerpo es dos quintos de la longitud (39 - 53%). Cuerpo alargado en vista dorsal, más largo que ancho, igual de ancho en todo el cuerpo, el ancho es un medio de la longitud del cuerpo (47 - 66%). Comprimido en vista lateral, la altura del cuerpo es tres cuartos el ancho del cuerpo (71 - 96%). Margen anterior del hocico en vista dorsal desde redondeado hasta truncado y lateralmente redondeado.

Sistema de líneas laterales escasamente visible y simétrico en cada lado del cuerpo; presencia de línea lateral infraorbital, media y ventral. Neuromastos no visibles, pero un renacuajo en estadio Gosner 36 (ICN 55275) presenta línea angular, longitudinal oral, infraorbital, supraorbital y post-supraorbital, con neuromastos redondeados y separados por igual distancia entre sí (ver discusión).

Narina dorsal con dirección lateral o anterolateral. Narina grande de forma redondeada, un tercio del diámetro del ojo (21 - 43%), apenas más larga que alta, la altura de la narina es cuatro quintos el largo de la narina (73 - 91%). Anillo delgado, de borde liso u ondulado sobre el borde de la narina, con papila dorso-medial baja de punta acuminada hasta levemente redondeada (Figura 19). Narina ubicada más o menos en la mitad entre el hocico y el ojo. La distancia entre narinas es cuatro quintos la distancia interorbital (79 - 88%) y la distancia interorbital es dos quintos el ancho del cuerpo (36 - 45%). Ojo dorsal con dirección dorsolateral, menor a la distancia ojo-narina (57 - 104%) y un tercio de la longitud entre las orbitas (26 - 54%).

Espiráculo sinistral, ubicado bajo la línea media longitudinal del cuerpo y más o menos a la mitad vertical del cuerpo. Espiráculo tan alto (en su base) como largo, con abertura pequeña, un tercio del alto de la base del espiráculo (15 - 38%). Espiráculo con dirección posterodorsal, la abertura finaliza en el segundo tercio del cuerpo (H-E/LC = 57 - 65%). Borde del espiráculo liso y separado del cuerpo.

Tubo ventral corto (9 - 13% de la LC), dextral, unido al lado derecho de la aleta ventral, tipo A *sensu* Altig y McDiarmid (1999a). Borde liso de la abertura del tubo ventral, diagonal al eje vertical. Intestinos visibles a través del abdomen, eje central de los intestinos con dirección sinistral o centro-sinistral o intestinos extendidos longitudinalmente (Foto 4).

Musculatura caudal medianamente robusta en unión cuerpo-cola, mayor a un medio de la altura corporal (54 - 63%). Miotomos en la base de la cola más altos que anchos. Los miotomos disminuyen gradualmente hacia la punta de la cola y buscan el extremo distal de las aletas. Aleta dorsal más o menos de igual altura que aleta ventral, pero de menor altura que miotomos en la mitad de la cola, las aletas son de igual altura en toda la extensión de la cola. Inicio de la aleta dorsal en unión cuerpo-cola levemente recta o cóncava en el primer tercio anterior de la cola. Punta de la cola redonda. Longitud de la cola es el 47 al 61% de la longitud total. Altura máxima de la cola más o menos igual a la altura del cuerpo.

Disco oral ventral, con dirección ventral (Figura 19), emarginado sobre los márgenes laterales del disco y rodeado por papilas, excepto el labio anterior. Ancho del disco oral un tercio del ancho del cuerpo (28 - 43%). La abertura del labio anterior es el 50 al 68% el ancho del disco oral. Número de hileras de papilas sobre el margen del disco oral variable (por sector y por estadio Tabla 8 y Figura 20); papilas del labio anterior tan abundantes (por milímetro en el borde) e iguales

en forma y tamaño como papilas del labio posterior. Papilas cilíndricas, bajas, delgadas (el ancho de la base de las papilas es dos tercios de la altura de las papilas) y de punta redonda. Fórmula de hilera de dientes labiales 2(2)/3; A-2 con estrecha interrupción medial, menor al 11% del ancho del disco oral. A-1 y A-2, P-1 y P-2 de igual longitud transversa, P-3 apenas menor que P-1 y P-2. Hileras posteriores (P-1 y P-2) apenas menores en longitud que hileras anteriores.

Pico superior (Upper Jaw Sheath) totalmente pigmentado, con procesos laterales cortos y delgados. Pico superior robusto, la altura es el 44% del ancho transverso del UJS. Hendidura notable en la mitad del borde libre del pico superior (*W sensu* Sánchez in prep.), la profundidad de la W es el 16% del pico superior. Forma del pico superior constante a través de los estadios larvales, el borde anterior del pico superior es una sola curva cóncava pronunciada y el borde libre tiene curvaturas leves, casi indiferenciadas por dentición hipertrofiada; sin repisa queratinizada en la parte posterior de la base del pico superior. La longitud transversa del pico superior es el 45 - 53% del ancho del disco oral.

Pico inferior (Lower Jaw Sheath) robusto, en forma V, la pigmentación cubre la totalidad de la queratinización del pico inferior. Longitud transversa del pico inferior 27 a 37% del ancho del disco oral. La altura de la pigmentación del pico inferior es dos tercios la robustez del pico superior (57 - 74%). Borde libre del pico inferior y del pico superior aserrados, excepto sobre los procesos laterales del pico superior y extremos del LJS. Dentición del pico superior e inferior hipertrofiada y de punta acuminada (incluyendo W), el primer y/o segundo "diente" adyacente a la W es más largo que las demás, asemejándose a un par de colmillos.

8.1.1 Medidas de los renacuajo de *Allobates juanii*. Las medidas con base en diez renacuajos de vida libre en estadio Gosner 28. Reporto el rango y el promedio \pm la desviación estándar de las medidas. Medidas en milímetros.

Longitud total 15,1 a 25,5 ($19,6 \pm 3,3$); longitud del cuerpo 5,9 a 12,3 ($8,9 \pm 2,1$); ancho del cuerpo 3,5 a 7,7 ($5,4 \pm 1,1$); altura del cuerpo 2,6 a 6,4 ($4,3 \pm 1,3$); largo de la narina 0,2 a 0,3 ($0,2 \pm 0,03$) y alto de la narina 0,16 a 0,2 ($0,2 \pm 0,03$); distancia desde el hocico al borde anterior de la narina 0,7 a 1,4 ($1 \pm 0,2$) y distancia desde el borde posterior de la narina al extremo anterior del ojo 0,7 a 1,2 ($1 \pm 0,2$); distancia entre narinas 1,3 a 2,5 ($1,8 \pm 0,4$) (medida desde el borde interno de la apertura de la narina); distancia entre los centros de las pupilas 1,5 a 2,9 ($2,1 \pm 0,4$); diámetro del ojo 0,5 a 1,2 ($0,8 \pm 0,3$); distancia desde el hocico hasta la apertura del espiráculo 3,8 a 7,5 ($5,5 \pm 1,3$); longitud del espiráculo 0,9 a 1,7 ($1,3 \pm 0,3$); ancho de la base del espiráculo 0,8 a 1,7 ($1,2 \pm 0,3$); diámetro de la apertura del espiráculo 0,2 a 0,5 ($0,4 \pm 0,1$); longitud del tubo ventral 0,8 a 1,3 ($0,9 \pm 0,2$) y diámetro de la apertura del tubo ventral 0,3 a 0,7 ($0,5 \pm 0,1$); altura de la musculatura caudal en la unión cuerpo-cola 1,6 a 3,6 ($2,5 \pm 0,6$) y ancho de la musculatura caudal en la unión cuerpo-cola 1,1 a 2,7 ($1,8 \pm 0,5$); altura aleta ventral 0,7 a 1,9 ($1,3 \pm 0,4$) y aleta dorsal 0,8 a 1,7 ($1,3 \pm 0,3$); altura máxima de la cola 2,8 a 6 ($4,5 \pm 1,1$); distancia entre la finalización del notocordio hasta el borde posterior de la cola 0,3 a 0,4 ($0,4 \pm 0,02$).

Ancho del disco oral 1,5 a 2,4 ($1,8 \pm 0,3$); apertura del labio anterior 0,8 a 1,6 ($1,1 \pm 0,2$); apertura media de A-2 0,1 a 0,2 ($0,2 \pm 0,03$); longitud de A-1 y A-2 0,7 a 1,8 ($1,4 \pm 0,3$); longitud de P-1 y P-

2,1 a 2,2 ($1,3 \pm 0,3$); longitud de P-3 1 a 1,8 ($1,2 \pm 0,3$); ancho transversal del pico superior 0,7 a 1,1 ($0,9 \pm 0,1$); longitud transversa del pico inferior 0,4 a 0,8 ($0,6 \pm 0,1$).

8.1.2 Coloración en vida. Dorso y lados del cuerpo crema con puntos pequeños blancos metalizados. Ventralmente rojo entre el disco oral y los intestinos, abdomen transparente con intestinos negros. Musculatura caudal amarillo claro con manchas café claro sin forma y sin ningún patrón de distribución, aletas transparentes. Ojo negro con reticulaciones doradas (Notas de Campo MAA. 13 junio de 2009).

8.1.3 Coloración en preservativo. Dorso y lado del cuerpo de fondo crema con puntos café, más abundantes en el dorso que en los lados del cuerpo. Vientre blanco transparente, vísceras café oscuras. Espiráculo transparente. Miotomos amarillo pálido con puntos escasos café, aleta dorsal y ventral transparentes. Ojo negro.

En los renacuajos de *Allobates juanii* (ICN 45714, 55273-6) la cola es de fondo blanco con abundantes puntos café que forman manchas grandes, sin forma que cubren los miotomos, la aleta dorsal y el extremo distal de la aleta ventral. En estadios menores al Gosner 27, las manchas son menos abundantes.

Figura 18. Longitud total (LT), longitud del cuerpo (LC) y altura máxima de la cola (AMC) de los renacuajos de vida libre de *Allobates juanii* a través de los estadios de desarrollo Gosner (1960). Barras de error representan la desviación estándar. Para número de renacuajos ver Anexo C.

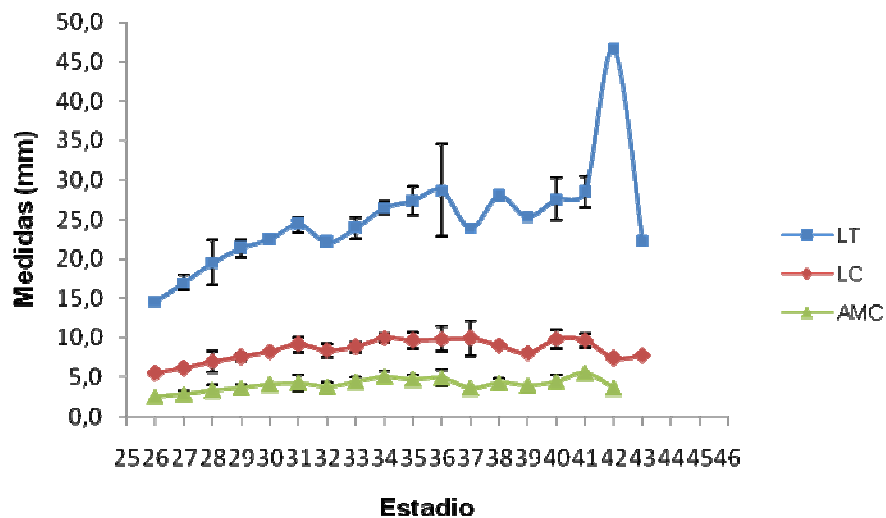
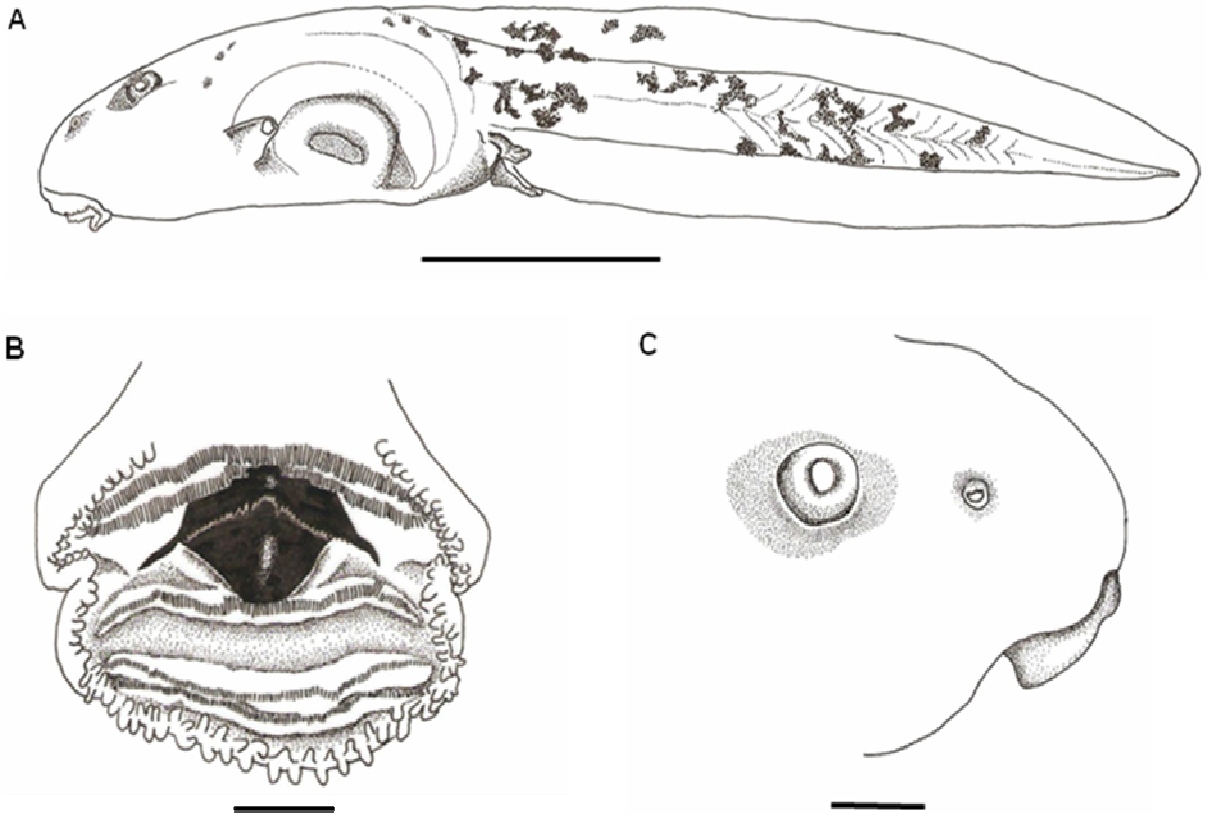


Figura 19. Renacuajo (A. Gosner 33, línea igual a 5 mm), disco oral (B. Gosner 32, línea igual a 0.5 mm) y narina derecha (C. Gosner 32, línea igual a 1 mm) de *Allobates juanii*, ICN 20692.



8. 2 VARIACIÓN EN LOS RENACUAJOS DE *Allobates juanii*

Describo la variación encontrada en la morfología de los renacuajos de vida libre y renacuajos metamórficos de *Allobates juanii*.

Fase II. Renacuajos de vida libre de *Allobates juanii* (n = 65). En la morfología externa, se presenta variación en la presencia o ausencia en papila dorso-medial de la narina; en el disco oral, longitud de las hileras dentales posteriores variable. Tres cuartos del total de los renacuajos poseen el modo descrito (P-1 igual a P-2, y apenas de mayor longitud que P-3), un cuarto de los renacuajos tiene P-1 y P-3 de igual longitud, pero apenas de menor tamaño que P-2 y solo un renacuajo tiene las tres hileras de dentículos posteriores de igual longitud. Un renacuajo en estadio Gosner 40, no tiene dentículos en P-3 y la fórmula de hileras dentales labiales es 2(2)/2.

Foto 4. Intestinos con enrollamiento sinistral de *Allobates juanii*, vista ventral (Gosner 39, LT=32,2 mm) ICN 55276.



Fase III. Renacuajos metamórficos de *Allobates juanii* ($n = 3$). Cuerpo más ancho en la región cefálica. Sistema de líneas laterales no visible. Narina lateral sobre el cuerpo con dirección antero-lateral, sin papila dorso-medial sobre el borde de la narina; la narina es el 17% del diámetro del ojo y diámetro del ojo el doble de la distancia ojo-narina. La distancia entre las narinas es un medio de la distancia entre ojos y la distancia entre ojos es dos tercios el ancho del cuerpo. Espiráculos y tuvo ventral atrofiados por metamorfosis.

Disco oral sin emarginación, y papilas únicamente sobre los márgenes laterales. Picos e hileras de denticulos atrofiados.

8.2.1 Disposición de las hileras de papilas marginales en el disco oral de los renacuajos de vida libre de *Allobates juanii*. El número de hileras de papilas marginales varía entre una y más de dos hileras por sectores del disco oral en los renacuajos de *Allobates juanii*; pero generalmente, a través de los estadios de vida libre las papilas del labio posterior están dispuestas en dos hileras sobre el margen posterolateral y en una sola hilera biseriada sobre la parte posterior del labio posterior. Las papilas marginales del labio anterior parecen no estar en un solo modo de disposición a través de la ontogenia, porque entre los estadios Gosner 26 a 29 y 31 las papilas se observan en una sola hilera biseriada y desde el estadio 33 a 37 y en el estadio 40 hay dos hileras de papilas marginales en el labio anterior (Figura 16, Tabla 8).

Figura 20. Disposición de las papilas marginales por sectores (A, B, C) en el disco oral de los renacuajos de vida libre de *Allobates juanii* a través de los estadios de desarrollo Gosner (1960). Vacíos en estadio 30, 32, 38 y 39 son por ausencia de renacuajos.

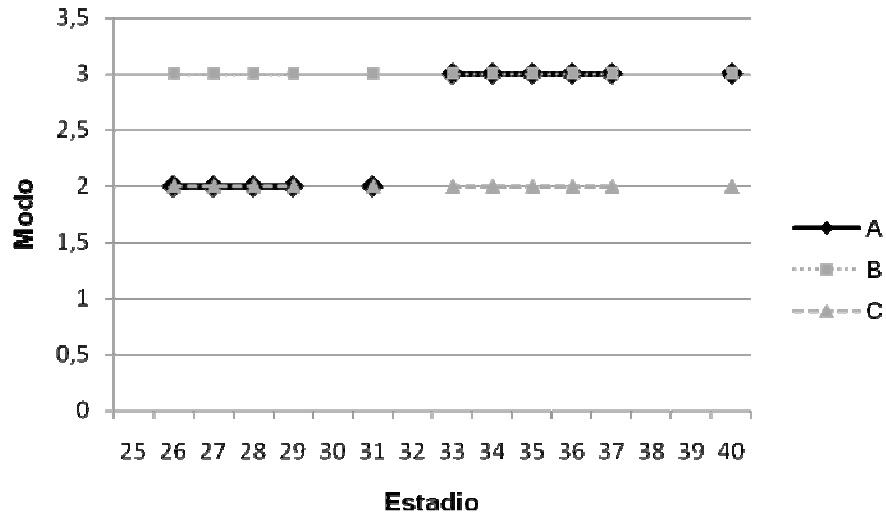


Figura 21. Distribución geográfica de los renacuajos de *Allobates juanii* (cuadros blancos) e *Hyloxalus subpunctatus* (círculos negros).

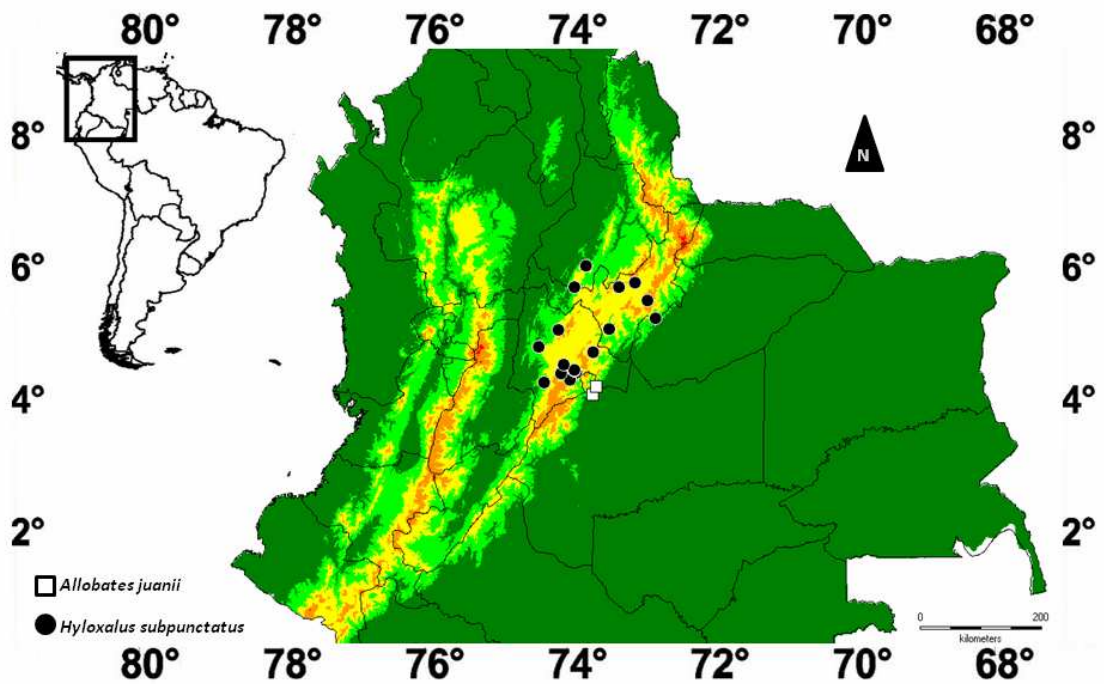


Tabla 8. Variación del número de hileras de las papilas marginales en los sectores del disco oral de los renacuajos de vida libre de *Allobates juanii*. Rango y promedio \pm desviación estándar, error estándar (SE) y moda. 1 = Modo 1, 2 = Modo 2, 3 = Modo 3, 4 = Modo 4. A = papilas marginales antero-laterales de labio anterior, B = papilas marginales posterolaterales del labio posterior y C = papilas marginales posteriores del labio posterior. n = número de observaciones y n_r = número de renacuajos.

Gosner	n		A	B	C
26-32	34 n _r = 17		1-4 (2,4 \pm 0,7)	2-4 (2,8 \pm 0,5)	1-3 (1,9 \pm 0,7)
		SE	0,1	0,09	0,2
		Moda	2	3	2
33-40	32 n _r = 16		1-4 (2,6 \pm 0,8)	1-4 (3 \pm 0,6)	1-3 (1,7 \pm 0,7)
		SE	0,1	0,1	0,2
		Moda	3	3	2

8.3 DISCUSIÓN

Los renacuajos de *Allobates juanii* demuestran características comunes a los renacuajos del antes llamado *Colostethus* (Coloma, 1995; Edwards, 1974; y Anganoy-Criollo in prep; Sánchez in prep) con excepcionales picos robustos y dentición de los picos hipertrofiada con puntas acuminadas, lo cual diagnostica a estos renacuajos y facilita la diferenciación con otros renacuajos de las ranas venenosas crípticas. Gracias a estas características, tres lotes adicionales de Restrepo, Meta, previamente colectados, fueron identificados como renacuajos de esta especie, localidad para la cual no se había reportado formalmente la especie (Figura 21), y completaron la serie de desarrollo para los datos de variación.

La variación más acentuada en los renacuajos de *Allobates juanii* es inducida por los cambios ontogénicos, provocados por la metamorfosis y presumo que al igual que en los renacuajos de *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus*, se presentan cambios ontogénicos por el paso de renacuajos endotróficos a exotróficos (vida libre). La variación en los renacuajos de vida libre de *Allobates juanii* no afecta su aspecto general (presencia o ausencia de papila en la narina, número de hileras de papilas marginales y longitud variable de las hileras dentales del labio posterior), demostrando la relativa estabilidad morfológica en los estadios de desarrollo de vida libre, al igual que en otras especies de ranas venenosas crípticas colombianas (Capítulo 5, 6 y 7), lo cual permite hacer comparaciones con los renacuajos de vida libre de otras especies de dendrobatoideos en diferentes estadios larvales (*sensu* Gosner, 1960).

Hay cambios a través del desarrollo ontogénico en el número (moda) de hileras de papilas marginales en el labio anterior del disco oral de *Allobates juanii*, a diferencia del número de hileras de las papilas marginales del labio posterior, que es constante a través del paso de los estadios de vida libre. La relativa estabilidad de las hileras de papilas marginales del labio anterior (*Hyloxalus vergeli*. Capítulo 5) y la parte posterior del labio posterior (*Rheobates palmatus*. Capítulo 6) fue descrito, pero ninguna de estas dos especies en sus renacuajos de vida libre expresa constancia en el número de hileras papilas que rodean todo el margen del labio posterior.

El sistema de líneas laterales y neuromastos no fue observado por medio de tinción con azul de metileno; sin embargo, un renacuajo sacrificado en alcohol al 100% (para material genético) presenta este sistema nervioso externo. Diferencias en la composición físico-química de las células nerviosas mecanoreceptoras pueden existir en los renacuajos de diferentes especies, razón por la cual afecta la observación de los neuromastos por medio uno u otro método de tinción. Estos resultados en primer lugar demuestran que la presencia o no de los neuromastos y del sistema de líneas laterales en los renacuajos está afectado por los métodos de sacrificio, preservación de las larvas y por los métodos de observación. Y segundo lugar, es necesario implementar otros métodos para la observación, no solo de neuromastos sino de la morfología larval en general.

Para Villavicencio, tres especies más de dendrobatoideos crípticos pueden ser encontradas: *Allobates cepedai*, *A. ranoides* y *Rheobates palmatus* (Acosta-Galvis, 2000; Lynch, 2006). Lynch (2006) anota que no hay especímenes colectados de *A. cepedai* de Villavicencio en la Colección de Anfibios del ICN y que probablemente esta especie sea de distribución más al sur en el Meta (Serranía de la Macarena). Adultos de *A. ranoides* no han sido coleccionados desde su descripción (Boulenger, 1918) y al igual que *A. cepedai* los renacuajos de las dos especies son desconocidos. En esta investigación se describe detalladamente los renacuajos de *R. palmatus* (Capítulo 6), estos renacuajos se diferencian fácilmente de los renacuajos *A. juanii* (características en paréntesis) por tener pico superior e inferior delgados en robustez (pico robustos), dentición de los picos baja y de punta redonda (dentición de los picos hipertrofiada y de punta acuminada), papilas del disco oral en forma triangular (papilas cilíndricas), narina de forma alargada (narina redondeada) y renacuajos de tamaño grande (renacuajos medianos).

Una dendrobatoideo mas, puede ser encontrado en el pie de monte llanero, vertiente oriental de la Cordillera Oriental, la rana venenosa *Allobates femoralis* (Lynch, 2006). El renacuajo de *A. femoralis* es conocido (Lescure, 1976; Silverstone, 1976; Duellman, 1978, 2005; Hero, 1990) y al comparar estas descripciones y mis observaciones en los renacuajos de espalada de *A. femoralis* de Leticia y Mocoa, Colombia, con los renacuajos de *A. juanii*, hay diferencia notables en términos de morfología general de los renacuajos de las ranas

venenosas crípticas (antes *Colostethus sensu lato*); puesto que, en los renacuajos de *A. femoralis* las papilas marginales del labio anterior son más largas, gruesas y en menor número (por milímetro en el margen del DO) que las papilas del labio posterior, amplia interrupción en A-2 (> a 20% ancho del DO) y sin hendidura o W en el pico superior, a diferencia de la morfología de los renacuajos de *A. juanii* y así mismo de otros renacuajos de especies de ranas venenosas crípticas (*Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli*, *Rheobates palmatus*, ver Capítulo 5 a 8 y *Allobates wayuu*, *Colostethus fraterdanieli*, *C. ruthveni*, *H. pulchellus* obs. pers.) que poseen narina grande (30-50% el diámetro del ojo), papilas marginales del labio anterior iguales a las papilas del labio posterior, estrecha interrupción en A-2 (< 12% ancho del DO) y W presente en el pico superior (excepto *H. subpunctatus*). Estas diferencias me permiten distinguir fácilmente los renacuajos de *A. femoralis* de los de *A. juanii*, puesto que la morfología larval corresponde a distintos tipos de renacuajos en el mismo género.

Grant *et al* (2006) ubican *Allobates juanii* como hermano del grupo en el cual están *A. femoralis* y *A. zaparo*, además mencionan que una división del género *Allobates* puede ser requerida y que en dado caso el nombre *Allobates* se aplicaría al grupo *A. femoralis* (*sensu* Grant *et al*, 2006). Los resultados aquí mostrados, con base en morfología larval, me sugieren que el género *Allobates* es heterogéneo, puesto que un grupo de especies poseen renacuajos típicos del antes conocido *Colostethus* y al menos, los renacuajos de *A. femoralis* son distintos de estos; sin embargo, debido al gran número de especies que posee el género (46 especies, Grant *et al*, 2007) y por el desconocimiento de un gran número de sus renacuajos, es difícil llegar a una conclusión. Por lo tanto, es necesario continuar en la búsqueda de información y evidencias, por medio de la morfología larval, para aclarar las relaciones dentro del género *Allobates*.

9. COMPARACIÓN MORFOLÓGICA A NIVEL DE ESPECIE, GÉNERO Y FAMILIA DE LOS RENACUAJOS DE CUATRO ESPECIES DE RANAS VENENOSAS CRÍPTICAS DE COLOMBIA

Las ranas venenosas crípticas antes de la nueva propuesta de clasificación de las ranas venenosas (Grant *et al*, 2006) se agrupaban en el género *Colostethus*; sin embargo, el género no era natural y las especies se incluían por conveniencia (Grant y Rodríguez, 2001; Lynch, 1982). Actualmente, las especies se distribuyen en ocho géneros (*Allobates*, *Anomaloglossus*, *Aromobates*, *Colostethus sensu stricto*, *Epipedobates*, *Hyloxalus*, *Silverstoneia*, *Rheobates*) de las dos familias de ranas venenosas (Aromobatidae y Dendrobatidae).

En estas ranas es bien conocido el transporte de los renacuajos sobre la espalda de los adultos (Stebbins y Hendrickson, 1959), pero los renacuajos de las ranas venenosas crípticas son prácticamente desconocidos (Caldwell *et al.*, 2002a; Castillo-Trenn, 2004; Coloma, 1995) y por lo tanto la información disponible es limitada. Además, la morfología de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas no se ha empleado en un contexto comparativo en el intento de establecer diferencias a nivel de especies y menos para determinar las relaciones de parentesco a nivel supraespecífico. Únicamente, Coloma (1995) describe la morfología generalizada de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas ecuatorianas.

A continuación comparo y diferencio la morfología de los renacuajos de dos aromobatidos (*Allobates juanii* y *Rheobates palmatus*) y dos dendrobatidos (*Hyloxalus subpunctatus* e *H. vergeli*), anteriormente descritos (Capítulo 5 a 8), a través de sus estadios de desarrollo, a nivel de especie, género y familia; y discuto la morfología larval y el tipo de renacuajos de estas cuatro especies a nivel supraespecífico con respecto a los renacuajos de seis especies más de ranas venenosas crípticas de Colombia en la nueva clasificación de las ranas venenosas.

9.1 RESULTADOS

9.1.1 Comparación de la morfología de los renacuajos de *Allobates juanii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus*

9.1.1.1 Morfología general de los renacuajos de las cuatro especies de ranas venenosas crípticas. Cuerpo ovalado en vista dorsal, comprimido en vista lateral, más ancho que alto; hocico redondeado en vista dorsal y lateral. Sistema de líneas laterales presente, línea infraorbital, supraorbital, post-supraorbital y angular casi siempre visible; neuromastos separados entre sí por igual distancia sobre las líneas laterales; presencia de concentraciones de neuromastos (manchas blancas) en la región ventral. Narina dorsal con dirección dorsolateral, con un anillo carnoso sobre el borde de la narina y con proyección carnosa o papila (excepto en *Hyloxalus subpunctatus*), ubicadas más o menos en la mitad entre el ojo y el hocico. Ojo dorsal con dirección dorsolateral, el diámetro del ojo generalmente es un tercio de la distancia entre orbitas. Espiráculo sinistral con dirección posterodorsal. Tubo ventral corto, dextral y unido a la aleta ventral. Intestinos visibles a través del abdomen, con dirección sinistral del eje central del enrollamiento. Musculatura caudal disminuye gradualmente hacia la punta de la cola y busca el extremo distal de las aletas caudales. Punta de la cola redonda.

Disco oral sobre el cuerpo ventral, emarginado sobre sus márgenes laterales, y rodeado por papilas, excepto el labio anterior. Número de hileras de papilas marginales variable por sector del disco oral y por estadio. Papilas generalmente bajas, las papilas del labio anterior tan abundantes, de igual forma y tamaño que las papilas del labio posterior. Fórmula de hileras dentales 2(2)/3, segunda hilera dental anterior con estrecha interrupción medial, menor al 13% del ancho del disco oral. Hileras dentales de labio anterior de igual longitud y longitud variable de las hileras dentales posteriores. Picos queratinizados y pigmentados, con bordes aserrados, con hendidura en la mitad del borde libre del UJS (W) (el pico superior de *Hyloxalus subpunctatus* no presenta W), pico superior con forma particular y pico inferior en forma V.

Cuerpo a veces pigmentado o no y coloración de la cola variable a través de los estadios de desarrollo. Los renacuajos de las ranas palmeadas *H. vergeli* y *Rheobates palmatus*, a partir del estadio 40 poseen desarrollada totalmente la membrana interdigital del pie.

9.1.1.2 Variación a través de los estadios de desarrollo de los renacuajos de las cuatro especies de ranas venenosas. La variación se presenta en los tres grupos de estadios de desarrollo Gosner de los renacuajos de *Allobates juanii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus*.

Las estructuras morfológicas afectadas en el paso de renacuajo endotrófico a renacuajo exotrófico en las cuatro especies son la forma del cuerpo, la posición de

los ojos y narinas respecto al cuerpo y la forma de la narina, el desarrollo de las aletas caudales, las papilas marginales del labio anterior, la fórmula de hileras dentales y la pigmentación de los picos (Tabla 9).

En los renacuajos de vida libre, únicamente se presenta variación a través de los estadios de desarrollo en el número de hileras de papilas marginales del disco oral. Y la variación en longitud de las hileras dentales del labio posterior y la dirección y disposición de los intestinos, es aparentemente independiente de cambios a través de tiempo (ver Capítulo 5 a 8). Los renacuajos de las ranas venenosas crípticas cuando son nadadores libres incrementan su tamaño y desarrollan sus miembros posteriores, este crecimiento no afecta las estructuras morfológicas.

La transformación del renacuajo en adulto o metamorfosis, genera cambios en la forma del cuerpo, la posición y la forma de la narina y la posición de los ojos sobre el cuerpo de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas, mientras que el espiráculo, el tubo ventral, las aletas y la musculatura caudal y todas las estructuras del disco oral son reabsorbidos (Tabla 9).

9.1.1.3 Diferencias morfológicas en los renacuajos de las cuatro especies de ranas venenosas crípticas ó diferenciación a nivel de especie. Comparo y diferencio la morfología de los renacuajos de dos especies de Aromobatidae (*Allobates juanii* y *Rheobates palmatus*) y dos especies de Dendrobatidae (*Hyloxalus subpunctatus* y *H. vergeli*), en cada una de las tres fases o grupos de estadios de desarrollo Gosner (1960).

Fase I. Renacuajos endotróficos. Las comparaciones son hechas para los renacuajos de tres especies de ranas venenosas crípticas, puesto que no se dispone de material e información de los renacuajos de espalda de *Allobates juanii*.

Las diferencias morfológicas en los renacuajos de espalda de *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus* se presentan en la forma del cuerpo, la forma de la narina, presencia de papila en la narina, la posición de los ojos sobre el cuerpo, la altura máxima de la cola respecto la profundidad de la cuerpo, punto de origen de la aleta dorsal y la posición topográfica de P-3 sobre el labio posterior (Tabla 10). En cuanto a la forma del UJS, es más diferente el pico superior de *H. subpunctatus* en comparación con el UJS de los renacuajos de las otras dos especies (Figura 22).

Tabla 9. Variación morfológica a través de los estadios de desarrollo larval (*sensu* Gosner, 1960) en los renacuajos de *Allobates jurnii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus*.

Características morfológicas	Fase I
Cuerpo en vista dorsal	Más ancho en la parte posterior del cuerpo Anterolateral
Posición de la narina sobre el cuerpo	Redonda
Forma de la narina	Dorsal
Posición de los ojos sobre el cuerpo	Presente
Espiráculo	Presente
Tubo ventral	Bajas, más o menos de la altura del cuerpo
Aletas caudales	Menor número que las del labio posterior
Papilas marginales del labio anterior respecto a las del labio posterior	Presente
Papilas ventrales del labio posterior	Presente
Emarginación del disco oral	LTRF
LTRF	Variable, dependiendo de la especie
Pigmentación picos	Parcial

Fase II. Renacuajos de vida libre. Los renacuajos de vida libre de las cuatro especies evaluadas de ranas venenosas cripticas se diferencian y distinguen por la forma del pico superior (Figura 22) y por la relativa estabilidad o variación en el número hileras de papilas marginales sobre el disco oral (Figura 10, 14, 17, 20).

Adicionalmente, en la familia Aromobatidae, los renacuajos de vida libre de *Allobates jurnii* se diferencian de los renacuajos de *Rheobates palmatus* (características en paréntesis) por tener picos robustos con dentición hipertrofiada y totalmente pigmentados (picos delgado con dentición baja y parcialmente pigmentados), sin repisa queratinizada posterior al pico superior (con repisa posterior en el UJS), papilas marginales de forma cilíndrica (papilas triangulares), narina de forma redonda (narina alargada), neuromastos redondos (neuromastos alargados), miotomos moderadamente robustos en la unión cuerpo-cola (delgados) y por la disposición del tubo ventral y el espiráculo (Tabla 11).

Los renacuajos de *Allobates jurnii* son mas similares a los renacuajos del dendrobatido *Hyloxalus subpunctatus* que a los renacuajos de *H. vergeli*, pero se diferencian de los renacuajos de *H. subpunctatus* (características en paréntesis)

por tener picos robustos con dentición hipertrofiada (medianamente robustos y dentición baja), presencia de W en el pico superior (sin W en el pico superior), DO en posición ventral sobre el cuerpo (anteroventral al cuerpo), con papila en el borde de la narina (sin papila), musculatura caudal robusta en unión cuerpo-cola (delgada), y por el tamaño del ojo y la forma del cuerpo. *A. juanii* se diferencia de los renacuajos del dendrobatido palmeado *H. vergeli* (características en paréntesis) por tener picos robustos con dentición hipertrofiada y totalmente pigmentado (delgados con dentición baja y parcialmente pigmentados), pico superior sin repisa queratinizada posterior al pico superior (con repisa posterior al UJS), narina redonda (alargada), neuromastos redondos (ovalados) y por el tamaño del ojo, la disposición del tubo ventral y espiráculo (Tabla 11).

Tabla 10. Diferencias en los renacuajos endotróficos de tres ranas venenosas crípticas de Colombia. * Diferencias morfológicas.

Características morfológicas	Aromobatidae	Dendrobatidae	
	<i>Rheobates palmatus</i>	<i>Hyloxalus vergeli</i>	<i>Hyloxalus subpunctatus</i>
N	9	23	143
Estadio Gosner (1960)	25	25 - 26	25 – 27
cuerpo *	Más ancho a la mitad	Igual ancho	Igual ancho
Sistema de líneas laterales	Visible	No visible	No visible
Neuromastos	Redondos y agrupados	No visible	No visible
Forma de narina *	Ovalada	Redonda	Redonda
Papila en narina *	Presente	Ausente	Ausente
Ojos en el cuerpo *	Laterales	Dorsales	Dorsales
Tubo ventral	No visible	Tipo A	Tipo A
AMC/PC *	Mayor	Igual	Igual
Inicio aleta dorsal *	Unión cuerpo-cola	Posterior a la unión cuerpo-cola	Unión cuerpo-cola
Dirección del eje de los intestinos	Sinistral	Sinistral	Central o Sinistral
Disco oral	Ventral	Ventral	Ventral
Papilas anteriores vs posteriores	Menos abundantes	Menos abundantes	Menos abundantes
LTRF	0/0 - 2/3	2/2 - 2/3	0/0 - 2/3
P-3 *	En medio de P-2 y papilas marginales	Junto a las papilas del labio posterior	En medio de P-2 y papilas marginales

Los renacuajos del aromobatido palmeado *Rheobates palmatus*, son mas similares a los renacuajos del dendrobatido *Hyloxalus vergeli* (características en paréntesis), pero se diferencian por presentar curvaturas pronunciadas en el borde

anterior del pico superior (una sola curva cóncava en UJS), papilas marginales de forma triangular (cilíndricas), neuromastos alargados (ovalados), ojo menor a la distancia ojo-narina (mayor a la distancia ojo-narina), miotomos delgados en la unión cuerpo-cola (miotomos robustos) y por la forma y tamaño del espiráculo. Los renacuajos *R. palmatus* se diferencian de *H. subpunctatus* (características en paréntesis) por tener picos delgados (medianamente robustos), pico superior parcialmente pigmentado, con W y con repisa queratinizada posterior al UJS (totalmente pigmentado, sin W y sin repisa posterior al UJS), papilas marginales triangulares (cilíndricas), DO en posición ventral sobre el cuerpo (anteroventral), narina de forma alargada y con papila (redonda y sin papila), neuromastos alargados (redondos) y por el espiráculo y el tubo ventral.

En la familia Dendrobatidae, los renacuajos de vida libre de *Hyloxalus subpunctatus* se distinguen de los de *H. vergeli* (características en paréntesis) por tener pico superior totalmente pigmentado, sin W y procesos laterales cortos (parcialmente pigmentado, con W y procesos laterales largos), disco oral ubicado anteroventral al cuerpo (ventral al cuerpo), narina de forma redonda y sin papila en su borde (narina alargada y con papila), neuromastos redondos (ovalados), miotomos delgados en unión cuerpo-cola (miotomos robustos) y por el tamaño del ojo, disposición del tubo ventral y espiráculo (Tabla 11).

Fase III. Renacuajo metamórfico. Las diferencias morfológicas son difíciles de detectar cuando los renacuajos están en metamorfosis. Todas las estructuras morfológicas están afectadas por la transformación hacia el adulto, únicamente puedo definir si son o no de una u otra especie por la presencia de membrana interdigital extensa en el pie (presente en *Rheobates palmatus* e *Hyloxalus vergeli*) y por el promedio de longitud total y/o longitud del cuerpo cuando el individuo está en estadio Gosner 42. Además, los individuos postmetamórficos ya poseen coloración similar a los adultos (Tabla 12).

9.1.2 Comparación de los renacuajos de *Allobates juanii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus* a nivel de género y familia. A nivel de especies, los renacuajos de *Allobates juanii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus* son distinguibles entre sí; pero, con base en las anteriores comparaciones, estas diferencias en los renacuajos no reflejan una diferenciación y distinción de géneros y menos entre familias de ranas venenosas, puesto que los renacuajos son de un mismo tipo morfológico, igual a los renacuajos de las ranas venenosas crípticas ecuatorianas (Coloma, 1995). Así, los renacuajos de las dos especies de *Hyloxalus*, en términos supraespecíficos, son similares a los renacuajos de *A. juanii* y a los de *R. palmatus* y no guardan alguna características morfológica que los diferencie de estos géneros; de hecho, los renacuajos del aromobatido palmeado *R. palmatus* comparte más características morfológicas con los renacuajos del dendrobatido palmeado *H. vergeli*, que con el aromobatido *A. juanii* (Anexo B). Los renacuajos de *H. subpunctatus* son un caso particular, porque no tienen W en el pico superior y esto los diferencia de los renacuajos de

las otras tres especies. En conclusión, los renacuajos de estas cuatro especies no son distinguibles entre géneros y familia.

Al caracterizar los renacuajos de tres especies más de la familia Dendrobatidae, una del género *Hyloxalus* (*H. bocagei*) y dos del género *Colostethus* (*C. fraterdanieli* y *C. ruthveni*) (Figura 23. A, B, C. Anexo B), a pesar de que son especies que se encuentran en dos géneros distintos, son similares a los renacuajos de *H. subpunctatus* e *H. vergeli* y por lo tanto son del mismo tipo de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas; excepto, que los renacuajos de *H. subpunctatus* no expresan W en el pico superior, ni tienen papila en la narina, características morfológicas comunes en los renacuajos del antes *Colostethus sensu lato*.

En la familia Aromobatidae ocurre el caso contrario. En el género *Allobates*, al caracterizar y comparar los renacuajos de *A. juanii*, *A. femoralis*, *A. talamancae* y *A. wayuu* (Figura 23, D, E, F. Anexo B), los renacuajos de *A. femoralis* y *A. talamancae* difieren morfológicamente de los renacuajos de *A. juanii* y *A. wayuu*. Estas dos últimas especies poseen los renacuajos del tipo de las ranas venenosas crípticas (*Colostethus sensu lato*), en cambio los renacuajos de *A. femoralis* y *A. talamancae* comparten y se diferencian de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas por ausencia de papila en la narina, pico superior sin W (en *A. talamancae* únicamente en renacuajos del Gosner 25) e interrupción amplia en A-2 (> a 20% ancho del DO). Adicionalmente, los renacuajos de *A. talamancae* tienen narina pequeña, 20% del diámetro del ojo (narina grande, > al 30% en las ranas venenosas crípticas) y los renacuajos en estadios mayores al Gosner 25 tienen W en el pico superior. Esto demuestra otro tipo de larva en Aromobatidae.

9.2 DISCUSIÓN

Comparación intraespecífica de los renacuajos de las ranas venenosas en un mismo estadio o entre estadios de desarrollo, permiten conocer y direccionar la variación de la estructuras morfológicas de los renacuajos; esto, no solo facilita la comparación de los renacuajos entre especies sino que también permite dilucidar patrones de desarrollo y de variación de los renacuajos de las ranas venenosas.

Tabla 11. Diferencias morfológicas en los renacuajos de vida libre (Fase II) de las cuatro especies de ranas venenosas crípticas de Colombia. E: estadio

Características morfológicas	Aromobatidae		Dendrobatidae	
	<i>Allobates juanii</i>	<i>Rheobates palmatus</i>	<i>Hyloxalus vergeli</i>	<i>Hyloxalus subpunctatus</i>
<i>N</i>	58	321	101	408
Gosner	26-41	25-41	25-41	26-41
Tamaño (LT a E = 39)	Mediano (25,3)	Grande (54,8)	Grande (49,2)	Mediano (39,2)
Cuerpo en vista dorsal	Alargado	Ovalado	Ovalado	Ovalado
Forma neuromastos	Redondos	Alargados	Ovalados	Redondos
Forma narina	Redonda	Alargada	Alargada	Redonda
Papilas sobre narina	Presente	Presente	Presente	Ausente
Ojo/distancia ojo-narina	Menor	Menor	Mayor	Igual
Espiráculo	Tan alto como largo	Más alto que largo	Más largo que alto	Tan alto como largo
Abertura /alto espiráculo	Pequeña (1/3)	Grande (1/2)	Mediana (2/5)	Pequeña (1/3)
Tubo ventral	Tipo A	Tipo B	Tipo B	Tipo A
Musculatura caudal en unión cuerpo-cola	Moderadamente robusta	Delgada	Robusta	Delgada
Posición y dirección del disco oral	Ventral	Ventral	Ventral	Anteroventral
Forma papilas	Cilíndricas	Triangulares	Cilíndricas	Cilíndricas
LTRF	2(2)/3	2(2)/3[1]	2(2)/3[1]	2(2)/3[1]
Pigmentación y robustez de UJS	Total y robustos	Parcial y delgado	Parcial y delgado	Total y medianamente robusto
Procesos laterales	Cortos	Largos	Largos	Cortos
W	Presente	Presente	Presente	Ausente
Repisa queratinizada (Shelf)	Ausente	Presente	Presente	Ausente
<i>Diferencias morfométricas</i>				
AC/LC	Un medio	Dos tercios	Dos tercios	Dos tercios
PC/AC	Tres cuartos	Tres cuartos	Cuatro quintos	Cuatro quintos
Distancia entre narina/distancia entre orbitas	Cuatro quintos	Dos tercios	Tres quintos	Tres cuartos
Distancia entre orbitas/AC	Dos quintos	Dos quintos	Un medio	Un tercio
ADO/AC	Un tercio	Dos quintos	Dos quintos	Un tercio
Robustez LJS/UJS	Dos tercios	Cuatro quintos	Un medio	Un medio

Figura 22. Forma del pico superior de *Rheobates palmatus* y *Allobates juanii* (Aromobatidae) e *Hyloxalus vergeli* e *H. subpunctatus* (Dendrobatidae). Números representan estadio Gosner, * estadios de renacuajos endotróficos. No a escala.

<i>Rheobates palmatus</i>		<i>Allobates juanii</i>	
25*			
25		27	
33		34	
40		40	
<i>Hyloxalus vergeli</i>		<i>Hyloxalus subpunctatus</i>	
26*		26*	
26		26	
33		32	
40		40	

Tabla 12. Diferencias en los renacuajos metamórficos (Fase III) de las cuatro especies de ranas venenosas crípticas de Colombia. LT: Longitud total, LC: Longitud del cuerpo; en paréntesis el número de renacuajos (*n*) en estadio Gosner 42.

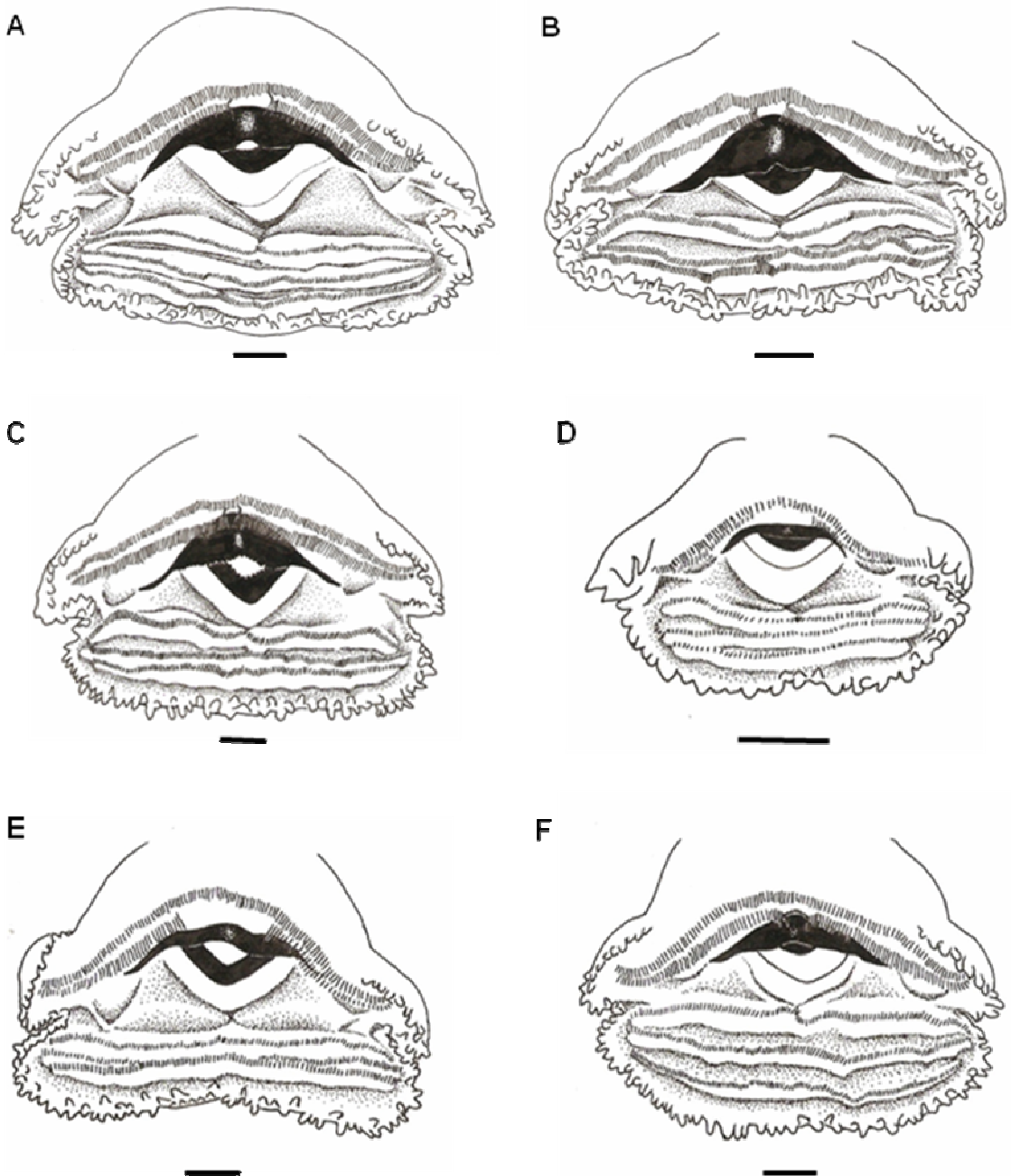
Características morfológicas	Aromobatidae		Dendrobatidae	
	<i>Allobates juanii</i>	<i>Rheobates palmatus</i>	<i>Hyloxalus vergeli</i>	<i>Hyloxalus subpunctatus</i>
<i>N</i>	3	4	1	8
Membrana interdigital en el pie extensa	No	Si	Si	No
LT. Gosner 42	22,2 (1)	52,6 (2)	46,7 (1)	30,2 (6)
LC. Gosner 42	7,4 (1)	15,1 (2)	15,2 (1)	10,1 (6)
Estadio Gosner donde la LTRF es 0/0	40 o 41	42	41 o 42	41

La variación de las estructuras morfológicas de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas a través de los estadios de desarrollo es prácticamente desconocida, únicamente se ha descrito variación en el número de papilas marginales en *Allobates marchesianus*, *A. caeruleodactylus* (Caldwell *et al.*, 2002a) y *A. kingsburyi* (Castillo-Trenn, 2004). Pero las descripciones de los renacuajos de *Allobates juanii*, *H. subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus* (Capítulo 5 a 8), demuestran y direccionan la variación en diferentes estructuras morfológicas desde renacuajos endotróficos hasta los renacuajos metamórficos.

Variación en la posición del tubo ventral, presencia de bordes aserrados en los picos, número de hileras de papilas marginales y cambios en la LTRF fue descrito en los renacuajos de las ranas venenosas aposemáticas del género *Phylllobates* (Myers *et al.*, 1978; Donnelly *et al.*, 1990). Esta variación también fue detectada en los renacuajos de las ranas venenosas crípticas *Allobates juanii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus*.

Figura 23. Disco oral de tres dendrobatidos (A, B, C): *Colostethus fraterdanieli* (A. Gosner 33, ICN 40801), *C. ruthveni* (B. Gosner 34, ICN 35232) e *Hyloxalus bocagei* (C. Gosner 35, ICN 23767), y tres aromobatidos (D, E, F): *Allobates femoralis* (D. Gosner 27 renacuajo endotrófico, JDL 24308), *A. talamancae* (E.

Gosner 35, ICN 46099) y *A. wayuu* (F. Gosner 34, ICN 43558). Línea igual a 0.5 mm.



Hasta la fecha, la morfología de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas no se ha evaluado con un enfoque comparativo. Recientemente se diferenciaron especies de ranas venenosas por medio de sus renacuajos (Caldwell *et al*, 2002a; Castillo-Trenn, 2004 Grant *et al*, 2007). Previo a esto, las descripciones de los

renacuajos de espalda de las ranas venenosas crípticas, dejan la impresión de ser indistinguibles entre especies (por ejemplo Coloma, 1995), al igual que los renacuajos de vida libre, donde las diferencias morfológicas son mínimas y están más relacionadas con la morfología externa de los renacuajos (por ejemplo Duellman, 2004; Edwards 1971, 1974b; La Marca, 1994; Mijares-Urrutia y La Marca, 1997); sin embargo, estas limitaciones al parecer son por la escasez de descripciones adecuadas que permitan reunir información necesaria para la diferenciación de los renacuajos y por la falta de observación detallada en su morfología externa y disco oral a través de los estadios de desarrollo en diferentes especies de ranas venenosas crípticas.

Los renacuajos de las cuatro especies de ranas venenosas crípticas presentan mayor número de diferencias morfológicas cuando son de vida libre (Fase II), por lo tanto, en estos estadios de desarrollo los renacuajos son diferenciables entre especies. En cambio, cuando los renacuajos están atravesando la metamorfosis (Fase III), estos son prácticamente indistinguibles el uno del otro, lo cual dificulta su identificación. En los adultos de este grupo de ranas, al igual que los individuos metamórficos, la identificación y distinción de las especies es compleja y hasta complicada (Grant y Castro-Herrera, 1998); pero, las diferencias morfológicas larvales presentadas en las descripciones de los renacuajos de *Allobates juanii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus* son una herramienta más, en la distinción, determinación y diagnosis de especies en las ranas venenosas crípticas.

En los renacuajos endotróficos (Fase I) de *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus*, ciertas diferencias morfológicas son producto de los cambios ontogénicos (abertura del tubo ventral y la LTRF), métodos de sacrificio, fijación y preservación (presencia del sistema de líneas laterales y neuromastos) y/o variación propia de la especie (dirección del eje del enrollamiento de los intestinos); diferencias con las cuales se debe tener precaución a la hora de comparar y distinguir los renacuajos endotróficos de las ranas venenosas crípticas.

En conclusión, al comparar las descripciones de los renacuajos de *Allobates juanii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus* de Colombia, estas demuestran caracteres diagnósticos larvales útiles para diferenciar especies por medio de sus renacuajos.

Los renacuajos de las ranas arbóreas de diferentes géneros de la familia Hylidae, expresan marcadas diferencias morfológicas (Faivovich, 2002; Kolench *et al.*, 2008, Lynch com. pers., y obs. pers.). Así mismo, los renacuajos de una u otra familia reflejan distintos tipos de larvas (Gosner, 1960; Altig y McDiarmid, 1999b; Lynch com. pers.); sin embargo, a nivel genérico y supragenérico, los renacuajos del género *Allobates* (*A. juanii*) y del género *Rheobates* (*R. palmatus*) de la familia Aromobatidae, no difieren los unos de los otros y expresan el mismo tipo de larva.

De igual forma, al comparar los renacuajos de estos dos géneros con el género *Hyloxalus* (*H. subpunctatus* y *H. vergeli*) de la familia Dendrobatidae, sus renacuajos no difieren y tienen el mismo tipo de renacuajos de los aromobatidos.

La similaridad en la morfología externa y del disco oral de los renacuajos *Allobates juanii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus* también se presenta en los renacuajos de cuatro especies más de ranas venenosas, una especie del género *Allobates* (*A. wayuu*) de la familia Aromobatidae y tres de Dendrobatidae, una del género *Hyloxalus* (*H. bocagei*) y dos *Colostethus* s. s. (*C. fraterdanieli* y *C. ruthveni*). Estas ocho especies de ranas venenosas crípticas poseen un mismo tipo de larva y la morfología de sus renacuajos es igual a los renacuajos de las ranas venenosas crípticas ecuatorianas (Coloma, 1995; Edwards, 1974b). Sin embargo, en el amplio género *Allobates*, *A. femoralis* y *A. talamancae* tienen renacuajos distintos a los renacuajos de las ranas venenosas crípticas Colombianas, lo cual indican la heterogeneidad de las especies, no solo en el género *Allobates* sino en las ranas venenosas crípticas.

Además, Grant *et al* (2006), en los cambios que realizan a la clasificación de las ranas venenosas, incluyen doce caracteres larvales, de los cuales ocho son del disco oral y cuatro de morfología externa del renacuajo. Caracteres como la coloración de la cola y la posición del tubo ventral son características variables a través del desarrollo de los renacuajos de *Allobates juanii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus*; y, los diez caracteres restantes son generales y comunes tanto en los renacuajos de las cuatro especies evaluadas (Tabla 13) como a los renacuajos de las ranas venenosas crípticas (Anexo B).

En resumen, los renacuajos de *Allobates juanii*, *A. wayuu*, *Rheobates palmatus* (Aromobatidae) y los de *Colostethus fraterdanieli*, *C. ruthveni*, *Hyloxalus bocagei*, *H. subpunctatus*, e *H. vergeli* (Dendrobatidae), tienen un mismo tipo de larva, lo cual demuestra que sus renacuajos no son diferenciables y distinguibles por la separación de género y familia de las especies del antes conocido *Colostethus sensu lato*, propuesta por Grant *et al* (2006), aunque actualmente se incluyan en cuatro géneros y dos familias distintas de las ranas venenosas neotropicales (*sensu* Grant *et al*, 2006); pero, tampoco soportan la inclusión de la especie de colores crípticos en un solo género, puesto que los renacuajos de *A. talamancae* (antes *Colostethus*) son distintos de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas.

Es de resaltar, que además de los caracteres larvales previamente mencionados en las ranas venenosas crípticas (tipo de disco oral, Dunn 1924 y Haas, 2003; papilas submarginales, Dunn 1924 y Altig y McDiarmid, 1999b, LTRF, Haddad y Martins, 1994 y Caldwell *et al*, 2002a y tamaño y número de papilas, Caldwell *et al*, 2002a), caracteres como la dirección del eje del enrollamiento de los intestinos, el tamaño de la interrupción de A-2, presencia o ausencia de W en el pico superior

y probablemente papila sobre la narina, tamaño de la narina respecto al diámetro del ojo y hendidura anterior en la aleta dorsal, permiten dilucidar las relaciones dentro de este grupo de ranas; aunque, se debe continuar con la descripciones detalladas de la morfología de los renacuajos.

Esta información apoya la viabilidad de obtener datos y evidencias a partir de los renacuajos, para conocer y establecer las relaciones de parentesco dentro de las de ranas venenosas neotropicales.

Tabla 13. Caracteres larvales empleados por Grant *et al* (2006) para los renacuajos de cuatro especies de ranas venenosas crípticas de Colombia. En paréntesis los estados de carácter. Fuente de información: este trabajo (Capítulo 4 a 8).

Caracteres larvales Grant <i>et al</i> (2006)	Aromobatidae		Dendrobatidae	
	<i>Allobates juanii</i>	<i>Rheobates palmatus</i>	<i>Hyloxalus subpunctatus</i>	<i>Hyloxalus vergeli</i>
87 Coloración de la cola	Variable	Variable	Variable	Variable
88 Tipo de disco oral	Normal(0)	Normal (0)	Normal (0)	Normal (0)
89 Indentación lateral del disco oral	Emarginado (1)	Emarginado (1)	Emarginado (1)	Emarginado (1)
90 Tamaño de las papilas marginales	Cortas (0)	Cortas (0)	Cortas (0)	Cortas (0)
91 Papilas submarginales	Ausentes (0)	Ausentes (0)	Ausentes (0)	Ausentes (0)
92 Labio inferior libre de papilas	Ausente (0)	Ausente (0)	Ausente (0)	Ausente (0)
93 Queratodontos del labio anterior	2 (2)	2 (2)	2 (2)	2 (2)
94 Queratodontos del labio posterior	3 (3)	3 (3)	3 (3)	3 (3)
95 Picos del disco oral	Ambos queratinizados (2)	Ambos queratinizados (2)	Ambos queratinizados (2)	Ambos queratinizados (2)
96 Posición del tubo ventral	Dextral (0)	Dextral (0)	Variable	Dextral (0)
97 Espiráculo	Presente (1)	Presente (1)	Presente (1)	Presente (1)
98 Sistema de líneas laterales y neuromastos	Presente (1)	Presente (1)	Presente (1)	Presente (1)

CONCLUSIONES GENERALES

Las diferencias morfológicas larvales encontradas en los renacuajos de *Allobates juanii*, *Hyloxalus subpunctatus*, *H. vergeli* y *Rheobates palmatus*, me permiten concluir que los renacuajos de las ranas venenosas crípticas son diferenciables, distinguibles y diagnosticables a nivel de especie; de forma, que los renacuajos se convierte en una herramienta útil y novedosa en la identificación de las especies de este grupo, el cual esta caracterizado por su dificultad en la diagnosis interespecifica.

Los renacuajos de las ranas venenosas crípticas presentan variación dentro de una misma especie. La primera clase de variación es la afectada por el paso gradual de los estadios o variación ontogénica, que se observa desde la eclosión hasta el inicio de vida libre y en la metamorfosis; pero, en los renacuajos de vida libre está restringida a las papilas marginales del disco oral, aunque no descarto que esta variación también influya la adición de dentículos y en el largo de las hileras dentales labiales. Sin embargo la mayoría de estructuras morfológicas de los renacuajos de vida libre exhiben estabilidad (éxtasis), razón por la cual estos renacuajos aparentemente son similares entre estadios larvales. Otro tipo de variación es la aislada de alguna etapa de desarrollo, que no es afectada por los cambios graduales, ni por separación geográfica o que puede ser variación al azar propia de cada especie; no obstante esta variación necesita investigaciones adicionales.

Los renacuajos de las ranas venenosas pueden ser caracterizados en tres grupos de estadios o fases de desarrollo, renacuajos endotróficos, renacuajos de vida libre y renacuajos metamórficos. Los renacuajos endotróficos y de vida libre son diferenciables entre especie, pero lo renacuajos metamórficos son prácticamente indistinguibles de otras especies (excepto por membrana pedial, longitud total y coloración). Cada una de estas fases tiene características propias y comunes a las demás fases, esto implica que la comparación entre semaforontes distintos no es conveniente ni adecuada y la descripción de una sola fase de desarrollo no demuestra las condiciones de las estructuras ni la morfología real de los renacuajos de cierta especie.

La formación de las hileras dentales labiales descrita en los renacuajos endotróficos de *Hyloxalus subpunctatus*, demuestra que las ranas venenosas crípticas poseen un patrón de formación distinto al de las demás ranas (al menos Hylidae). Probablemente esto patrones de formación de hileras dentales estén restringidos a ciertas especies o grupos de ranas y por lo tanto serian de utilidad en la clasificación.

Tres condiciones que se presentan en los renacuajos de *Hyloxalus subpunctatus* distintas de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas, me hacen pensar, que los renacuajos de *H. subpunctatus* son diferentes al tipo de renacuajos de las ranas venenosas crípticas, pero que están muy relacionados con estos. Puesto que la ausencia hendidura o W sobre el borde libre de pico superior, enrollamiento de los intestinos con dirección central y tubo ventral en posición central en algunos renacuajos endotróficos, no son estados de los renacuajos de las ranas venenosas crípticas, y en el caso del tubo ventral, esta condición se presenta en los renacuajos de cinco especies de *Phyllobates*.

En el género *Allobates* hay más de un tipo de larval, puesto que las ranas venenosas *A. femoralis* y *A. talamancae* tienen renacuajos diferentes a los renacuajos de *A. juanii* y *A. wayuu*, los cuales poseen larvas del tipo ranas venenosas crípticas. Esto demuestra la heterogeneidad del género *Allobates*, por lo tanto las especies que actualmente se incluyen en este género no conforman un grupo natural. Nueva evidencia (tanto de adultos y renacuajos) es necesaria para la separación de las especies de este clado.

Las diferencias morfológicas larvales encontradas entre poblaciones de las ranas venenosas palmeadas *Hyloxalus vergeli* y *Rheobates palmatus*, me demuestran que bajo el nombre de estas poblaciones hay más de una especie, lo cual fue previamente documentado para *R. palmatus*; pero, el caso contrario se presenta en *H. vergeli*, donde no existía sospecha de un complejo de especie. Esto me lleva a plantearme una revisión exhaustiva y minuciosa de los adultos de cada una de las especies, lo cual solucionara totalmente el problema e identidad taxonómica de estas ranas venenosas.

Dos tipos de larvas fueron detectadas y caracterizadas en las especies de ranas venenosas crípticas evaluadas. El primero y más común, el de las ranas venenosas de colores crípticos y el segundo, caracterizado por un espacio amplio en la segunda hilera de dentículos; sin embargo, las especies (*Allobates femoralis*, *A. talamancae*) de este último, no conforman un grupo definido, puesto que presentan diferencias morfológicas larvales que me sugiere que más de dos tipos de renacuajos existen en el grupo de las ranas venenosas crípticas, que no han sido adecuadamente caracterizados.

Las especies aquí evaluadas, se caracteriza porque los adultos poseen colores crípticos (excepto *Allobates femoralis*) y antes a Grant *et al* (2006) se encontraban en un solo género llamado *Colostethus sensu lato*, el cual no era natural o monofilético. De igual forma, los resultados de la comparación de los renacuajos de estas ranas, apoyan este supuesto y demuestran que la inclusión de todas las ranas venenosas crípticas en un único género no es posible, debido a que algunas especies (como *A. talamancae* e *H. subpunctatus* antes *Colostethus*) poseen

distintos tipos de larvas o presentan diferencias morfológicas que no son comunes a los renacuajos de las ranas venenosas crípticas.

Tres ranas de la familia Aromobatidae (*Allobates juanii*, *A. wayuu* y *Rheobates palmatus*) y cinco de la familia Dendrobatidae (*Colostethus fraterdanieli*, *C. ruthveni*, *Hyloxalus bocagei*, *H. subpunctatus* e *H. vergeli*), aunque se encuentran en dos familias diferentes y cuatro géneros distintos, poseen un mismo tipo de renacuajo, llamado en esta investigación renacuajos tipo ranas venenosas crípticas. Esto me demuestra que la actual separación de las ranas venenosas en dos familias y al menos en ocho géneros (en el caso de las ranas venenosas crípticas), no se refleja en los tipos de renacuajos descritos aquí, colocando en duda la separación de las ranas venenosas en dos familias y sospechando que el nivel de superfamilia al cual fue ascendido el grupo de las ranas venenosas neotropicales no es necesario.

Los tipos de renacuajos descritos, los caracteres morfológicos postulados, los patrones de variación y las clases de variación expuestos en esta investigación, son instrumentos para colocar a prueba o emplearlos como información en las relaciones de parentesco y las propuestas de clasificación previamente establecidas en las ranas venenosas.

Caracteres como dirección del eje del enrollamiento de los intestinos, tamaño de la interrupción de A-2, presencia o ausencia de hendidura (W) en el pico superior y probablemente papila sobre la narina, tamaño de la narina respecto al diámetro del ojo y hendidura anterior en la aleta dorsal, sean caracteres que permiten dilucidar las relaciones de parentesco dentro de este grupo de ranas.

Renacuajos en cada una de los estadios y fases de desarrollo, el número de renacuajos empleados en cada descripción, la forma como se describe los renacuajos (escrita y gráfica), la comparación intra e interespecífica (en los tres niveles taxonómicos), la búsqueda de nuevos caracteres, y la caracterización y comparación de los renacuajos de al menos diez especies de ranas venenosas, son novedosas en el estudio de las ranas venenosas neotropicales. Cada una de estas herramientas facilitó alcanzar los resultados esperados y resolver la pregunta de investigación, y también abre las puertas para seguir empleado los renacuajos en los diferentes tipos de investigación.

La información presentada en esta investigación mejora no solo el estado del conocimiento de los renacuajos y de las ranas venenosas sino de la biología de desarrollo de los anuros. Así mismo, se demuestra que los estadios larvales proporcionan y ayudan a la resolución de problemas biológicos y en el caso de los anuros son una herramienta que se debe explorar y emplear en cualquier campo de investigación.

RECOMENDACIONES GENERALES

Continuar con las descripciones de los renacuajos de las ranas venenosas, con el fin de encontrar nueva información que aporte al conocimiento de esta familia. Información que debe estar apoyada en series que cubran la mayoría de los estadios desarrollo y así conocer la morfología “real” de los renacuajos.

En las descripciones, incluir datos de variación del número de hileras de papilas marginales y dibujos adecuados del disco oral y los picos para apreciar plenamente su configuración, puesto que estas dos características diagnostican cada una de las especies evaluadas.

Emplear diferentes técnicas de observación y tinción en la caracterización de las estructuras morfológicas larvales y así definir su variación.

Realizar estudios enfocados en la variación de las estructuras morfológicas como la dirección de los intestinos, el largo de las hileras dentales labiales, el número de papilas marginales y otras estructuras, para determinar si presentan o no algún patrón de variación a través de los estadios de desarrollo.

Evaluar la morfología de los renacuajos en especies de diferentes grupos taxonómicos de las familias de ranas venenosas para continuar con la exploración de caracteres y establecer los estados y su polarización dentro de la familia, para aportar en los problemas taxonómicos y sistemáticos del grupo.

Realizar colectas tanto de adultos como de renacuajos de ranas venenosas y de anuros en general en diferentes localidades de Colombia, al igual en el departamento de Nariño, puesto que este material será de utilidad en la identificación y diagnóstico de especie, y así mismo en la continuidad y en planteamiento de nuevas propuestas de investigación en los diferentes campos de la Biología.

Desarrollar diferentes tipos de investigación, empleado a los renacuajos de los anuros como sujeto de estudio, en el intento encontrar nueva información y datos que apoyen o no resultados e hipótesis previamente establecidas

BIBLIOGRAFÍA

- ACOSTA-GALVIS, A. 2000. Ranas, salamandras y caecilias (Tetrapoda: Amphibia) de Colombia. *Biota Colombiana*, 1 (3): 289 – 319.
- ALTIG, R. 2007. A Primer for the morphology of anuran tadpoles. *Herpetological Conservation and Biology*, 2(1): 71-74.
- ALTIG, R., y G.F. JOHNSTON. 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs*, 3: 81–109.
- ALTIG, R., y R. W. MCDIARMID. 1999a. Body Plan, development and morphology. En: MCDIARMID, R. W., y R. ALTIG (Ed). *Tadpoles: The biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press. United States of America. 24-51.
- ALTIG, R., y R. W. MCDIARMID. 1999b. Diversity, familial and generic characterizations. En: MCDIARMID, R. W., y R. ALTIG (Ed). *Tadpoles: The biology of anuran larvae*. The University of Chicago Press. United States of America. 295-337.
- ANGANNOY-CRIOLLO, M. A. in prep. Comparación morfológica de los renacuajos de cuatro especies de ranas venenosas crípticas (Anura: Dendrobatoidea) de Colombia y discusión de los tipos de renacuajos de las ranas venenosas.
- BERNAL, M. H., y J. D. LYNCH. 2008. Review and analysis of altitudinal distribution of the Andean anurans in Colombia. *Zootaxa*, 1826: 1-25.
- BERNAL, X. E., C. GUARNIZO., y H. LÜDDECKE. 2005. Geographic variation in advertisement call and genetic structure of *Colostethus palmatus* (Anura, Dendrobatidae) from the Colombian Andes. *Herpetologica*, 61 (4): 395-408.
- BOULENGER, G. A. 1918. Descriptions of new South American batrachians. *Ann. Mag. Hist*, 9 (2): 427-433.
- CALDWELL, J. P., y A. P. LIMA. 2003. A new Amazonian species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) with a nidicolous tadpole. *Herpetologica*, 59: 219–234.
- CALDWELL, J. P., y C. W. MYERS. 1990. A new poison frog from Amazonian Brazil, with further revision of the quinquevittatus group of *Dendrobates*. *American Museum Novitates*, 2988: 1–21.

- CALDWELL, J. P., A. P. LIMA., y G. M. BIAVATIA. 2002a. Descriptions of tadpoles of *Colostethus marchesianus* and *Colostethus caeruleodactylus* (Anura: Dendrobatidae) from their type localities. *Copeia*, 1: 166–172.
- CASTILLO-TRENN, P. 2004. Description of the tadpole of *Colostethus kingsburyi* (Anura: Dendrobatidae) from Ecuador. *Journal of Herpetology*, 38: 600–606.
- CHACÓN-ORTIZ, A., A. DÍAZ., y F. GODOY. 2004. Aspectos reproductivos y desarrollo larval de *Hyla pugnax* (Anura: Hylidae) en el Piedemonte Andino de Venezuela. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*. 28 (108): 391-402.
- COCHRAN, D. M., y C. J. GOIN. 1970. Frogs of Colombia. *Bulletin of the U.S. National Museum*, 288: 1–655.
- COLOMA, L. A. 1995. Ecuadorian Frogs of the Genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae). The University of Kansas Natural History Museum. *Miscellaneous Publication*, 87: 1-72.
- CONTE, C. E., F. NOMURA., D. C. ROSSA-FERES., A. HEURSEL., y C. F. B. HADDAD. 2007. The tadpole of *Scinax catharinae* (Anura: Hylidae) with description of the internal oral morphology, and a review of the tadpoles from the *Scinax catharinae* group. *Amphibia-Reptilia*. 28 (2): 177-192.
- COPE, E. D. 1899. Contributions to the herpetology of New Granada and Argentina. The Philadelphia Museums, *Scientific Bulletin*, 1: 1-26.
- DONNELLY, M. A., C. GUYER., y R. O. DE SA´. 1990. The tadpole of a dart-poison frog *Phyllobates lugubris* (Anura: Dendrobatidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 103: 427–431.
- DUELLMAN. W. E. 1978. The Biology of an equatorial herpetofaunan Amazonian Ecuador. *Miscellaneous Publications. Museum of Natural History. University of Kansas*, 65: 1-352 pp.
- DUELLMAN, W. E. 2004. Frogs of the genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) in the Andes of northern Peru. *Scientific Papers Natural History Museum, The University of Kansas*, 35: 1–49.
- DUELLMAN. W. E. 2005. *Cusco Amazónico: The lives of amphibians and reptiles in an Amazonian rainforest.* Cornell University press.
- DUNN, E.R. 1924. Some Panamanian frogs. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 151: 1–17.

- DUNN, E. R. 1931. New frogs from Panama and Costa Rica. *Occasional Papers of the Boston Society of Natural History*, 5: 385–401.
- DUNN, E. R. 1944. Notes on the habits of the tadpole-carrying frog *Hyloxalus granuliventris*. *Caldasia*, 2 (10): 398-402.
- DUNN, E. R. 1957. Neotropical frog genera: *Prostherapis* versus *Hyloxalus* with remarks on *Phyllobates*. *Copeia*, 2: 77-78.
- EDWARDS, S. R. 1971. Taxonomic notes on South American *Colostethus* with descriptions of two new species (Amphibia, Dendrobatidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 84: 147–162.
- EDWARDS, S. R. 1974b. Taxonomic notes on South American dendrobatid frogs of the genus *Colostethus*. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas*, 30: 1–14.
- FAIVOVICH, J. 2002. A cladistic analysis of *Scinax* (Anura: Hylidae). *Cladistics*, 18: 367-393.
- FROST, D. R. 2009. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.3 (12 February, 2009). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- GOLLMANN, B., y G. GOLLMANN. 1996. Geographic variation of larval traits in the Australian frog *Geocrinia victoriana*. *Herpetologica*, 52 (2): 181-187.
- GOSNER, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183–190.
- GRANT, T., y F. CASTRO-HERRERA. 1998. The cloud forest *Colostethus* (Anura, Dendrobatidae) of a region of the Cordillera Occidental of Colombia. *Journal of Herpetology*, 32: 378–392.
- GRANT, T., y L. O. RODRÍGUEZ. 2001. Two new species of frogs of the genus *Colostethus* (Dendrobatidae) from Peru and a redescription of *C. trilineatus* (Boulenger, 1883). *American Museum Novitates*, 3355: 1–24.
- GRANT, T., A. ACOSTA., y M. RADA. 2007. A name for the species of *Allobates* (Anura: Dendrobatoidea: Aromobatidae) from the Magdalena Valley of Colombia. *Copeia*, 4: 844-864.
- GRANT, T., D. R. FROST., J. P. CALDWELL., R. GAGLIARDO., C. F. B. HADDAD., P. J. R. KOK., D. B. MEANS., B. P. NOOMAN., W. E. SCHARGEL., y W. C. WHEELER. 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their

- relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). American Museum of Natural History. New York, 299: 1-262.
- HAAS, A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics*, 19: 23–89.
- HADDAD, C. F. B., y M. MARTINS. 1994. Four species of Brazilian poison frogs related to *Epipedobates pictus* (Dendrobatidae): Taxonomy and natural history. *Herpetologica*, 50: 282–295.
- HERO. J. M. 1990. An illustrated key to tadpoles occurring in the Central Amazon rainforest, Manaus, Amazonas, Brasil. *Amazoniana*, 11(2): 201-262.
- HAYEK, L.A., W. R. HEYER., y C. GASCON. 2001. Frog morphometrics: a cautionary tale. *Alytes*, 18 (3-4): 153-177.
- HELLMICH, W. 1940b. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Hyloxalus* (Brachycephalidae, Amph.). (Ergebnisse einer Forschungsreise in Kolumbien III.). *Zool. Anz.* 131 (5/6): 113-128.
- KAPLAN, M. 1997. A new species of *Colostethus* from the Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia) with comments on intergeneric relationships within the Dendrobatidae. *Journal of Herpetology*, 31: 369–375.
- KOLENC, F., C. BORTEIRO., L. ALCALDE., D. BALDO., D. CARDOZO., y J. FAIVOVICH. 2008. Comparative larval morphology of eight species of *Hypsiboas* Wagler (Amphibia, Anura, Hylidae) from Argentina and Uruguay, with a review of the larvae of this genus. *Zootaxa*, 1927: 1-66.
- LA MARCA, E. 1994. Taxonomy of the frogs of the genus *Mannophryne* (Amphibia; Anura; Dendrobatidae). *Publicaciones de la Asociación de Amigos de Doñana*, 4: 1–75.
- LA MARCA, E. 1995. Biological and systematic synopsis of a genus of frogs from northern mountains of South America (Anura: Dendrobatidae: *Mannophryne*). *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, 31: 40–78.
- LANNON, M. J. 1999. Integration, nervous and sensory systems. En: McDiarmid, R. W., y R. Altig (Ed). *Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae*. The University of Chicago Press. United States of America. 149-169.
- LESCURE. J. 1976. Etude de deux têtards de *Phyllobates* (Dendrobatidae) *P. femoralis* (Boulenger) et *P. pictus* (Bibron). Extrait du *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 101(2): 299-305

- LÜDDECKE, H. "2000" 1999. Behavioral aspect of the reproductive biology of the Andean frog *Colostethus palmatus* (Amphibia: Dendrobatidae). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 23 (Suplemento especial): 303-316.
- LYNCH, J. D. 1982. Two new species of poison-dart frogs (*Colostethus*) from Colombia. *Herpetologica*, 38: 366–374.
- LYNCH, J. D. 2006. The amphibian fauna in the Villavicencio region of eastern Colombia, *Caldasia*, 28 (1): 135-155.
- MCDIARMID, R. W., y R. ALTIG (Ed). 1999. Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae. The University of Chicago Press. United States of America. 444 pp.
- MCDIARMID, R. W., y R. ALTIG. 1999b. Research: material and techniques. En: MCDIARMID, R. W., y R. ALTIG (Ed). Tadpoles: The biology of anuran larvae. The University of Chicago Press. United States of America. 7-23.
- MIJARES-URRUTIA, A. 1998. Los renacuajos de los anuros (Amphibia) altoandinos de Venezuela: Morfología externa y claves. *Revista biología tropical*, 46(1): 119-143.
- MIJARES-URRUTIA, A., y E. LA MARCA. 1997. Tadpoles of the genus *Nepheleobates* La Marca, 1994 (Amphibia Anura Dendrobatidae), from Venezuela. *Tropical Zoology*, 10: 133–142.
- MORALES, V. 1994. Taxonomía sobre algunos *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) de Sudamérica, con descripción de dos nuevas especies. *Revista Española de Herpetología*, 8: 95-103.
- MYERS, C. W. 1987. New generic names for some neotropical poison frogs (Dendrobatidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 36: 301–306.
- MYERS, C. W., y J. W. DALY. 1979. A name for the poison frog of Cordillera Azul, eastern Peru, with notes on its biology and skin toxins (Dendrobatidae). *American Museum Novitates*, 2674: 1–24.
- MYERS, C. W., y J. W. DALY. 1980. Taxonomy and ecology of *Dendrobates bombetes*, a new Andean frog with new skin toxins. *American Museum Novitates*, 2692: 1–23.
- MYERS, C. W., y W. E. DUELLMAN. 1982. A new species of *Hyla* from Cerro Colorado, and the other tree frog records and geographical notes from western Panama. *American Museum Novitates*, 2752: 1-32.

- MYERS, C. W., J. W. DALY, y B. MALKIN. 1978. A dangerously toxic new frog (*Phyllobates*) used by Emberá Indians of western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 161: 307–366.
- MYERS, C.W., J.W. DALY, y V. MARTÍNEZ. 1984. An arboreal poison frog (*Dendrobates*) from western Panama. *American Museum Novitates*, 2783: 1–20.
- MYERS, C. W., A. PAOLILLO O., y J. W. DALY. 1991. Discovery of a defensively malodorous and nocturnal frog in the family Dendrobatidae: phylogenetic significance of a new genus and species from the Venezuelan Andes. *American Museum Novitates*, 3002: 1–33.
- RIVERO, J. A., y M. A. SERNA. “1989” 1988. La identificación de los *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) de Colombia. *Caribbean Journal of Science*, 24: 137–154.
- RIVERO, J. A., y M. A. SERNA. “2000” 1995. Nuevos *Colostethus* (Amphibia, Dendrobatidae) del departamento de Antioquia, Colombia, con la descripción del renacuajo de *Colostethus fraterdanieli*. *Revista de Ecología Latinoamericana*, 2: 45–58.
- RUIZ-CARRANZA, P. M., y M. P. RAMÍREZ-PINILLA. 1992. Una nueva especie de *Minyobates* (Anura: Dendrobatidae) de Colombia. *Lozania*, 61: 1–16.
- SÁNCHEZ, D. in prep. Monophyletic *Colostethus sensu lato* and polyphyletic Dendrobatinae: larval morphology suggesting phylogenetic relationships among dart-poison frogs (Anura: Dendrobatoidea).
- SÁNCHEZ, D. in press. Variation in and a model of ontogenetic development of oral and narial larval features of *Hyloscirtus* Peters, 1882 (Anura: Hylidae); species groups based on morphological synapomorphies. *Copeia*, 00: 00-00
- SANTOS, J. C., L. A. COLOMA., K. SUMMERS., J. P. CALDWELL., R. REE., y D. C. CANNATELLA. 2009. Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean lineages. *PLoS Biol*, 7(3): 1-14.
- SAVAGE, J. M. 1960. Geographical variation in the tadpole of the toad *Bufo marinus*. *Copeia*, 3: 233-236.
- SAVAGE, J. M. 1968. The dendrobatid frogs of Central America. *Copeia*, 1968: 745–776.

- SAVAGE, J. M., y R. HEYER. 1967. Variation and distribution in tree-frog genus *Phyllomedusa* in Costa Rica, Central America. *Beiträge zur Neotropischen Fauna*, 5 (2): 111-131.
- SILVERSTONE, P. A. 1975a. A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Dendrobates* Wagler. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Bulletin*, 21: 1-55.
- SILVERSTONE, P. A. 1976. A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Phyllobates* Bibron in Sagra (family Dendrobatidae). *Natural History Museum of Los Angeles County Science Bulletin*, 27: 1-53.
- STEBBINS, R. C., y J. R. HENDRICKSON. 1959. Field studies on amphibians in Colombia, South America. *University of California Publications of Zoology*, 56: 497-540.
- THIBAudeau, D. G., y R. ALTIG. 1988. Sequence of ontogenetic development and atrophy of the oral apparatus of six anuran tadpoles. *Journal of Morphology*, 197: 63-69.
- TUBBS, L. O., R. STEVENS., M. WELLS, y R. ALTIG. 1993. Ontogeny of the oral apparatus of the tadpole of *Bufo americanus*. *Amphibia-Reptilia*, 14: 333-340.
- WELLS, K.D. 1980b. Evidence for growth of tadpoles during parental transport in *Colostethus inguinalis*. *Journal of Herpetology*, 14: 428-430.
- WERNER, F. 1899. Ueber reptilien und batrachier aus Columbien und Trinidad. *Verh. Zool- Bot. Gesel., Wien*, 49: 470-484.

ANEXOS

Anexo A. Material examinado. Reporto el número de colección o lote de renacuajos examinados, seguido por el número de renacuajos y el rango de estadios de cada lote. * Renacuajos endotróficos de la espalda del adulto.

Allobates femoralis. JDL 24308*, n = 1, estadio 27, comunidad del Km 11, Leticia, Amazonas, Colombia. PSO-CZ 1516*, n = 5, estadios 26, PSO-CZ 1517*, n = 5, estadios 26-27, Centro experimental Amazónico (CEA), Mocoa, Putumayo, Colombia.

Allobates juanii. ICN 45714, n = 8, estadios 25-38, ICN 55277, n = 3, estadios 29-34, ICN 55278, n = 1, estadio 33, Salinas de Upín, Restrepo, Meta, Colombia. ICN 20692 n = 10, estadios 27-40, vereda Alto Caney, Restrepo, Meta, Colombia. ICN 55274, n = 6, estadios 28-30, ICN 55273, n = 3, estadios 27-34, ICN 55275, n = 10, estadios 27-36, ICN 55276, n = 17, estadios 26-41, carretera Villavicencio-Restrepo, Km 2, Villavicencio, Meta. Colombia.

Allobates talamancae. ICN 19805, n = 4, estadios 33-42, ICN 19819, n = 1, estadio 27, vereda Alegre, Restrepo, Valle del Cauca, Colombia. ICN 46097, n = 13, estadios 25-26, ICN 46098, n = 34, estadios 25-33, km 6 norte Quibdó, Pacuarita, Quibdó, Chocó, Colombia. ICN 46099, n = 28, estadios 25-39, ICN 46100, n = 23, estadios 25-38, ICN 46101, n = 2, estadios 29-42, ICN 46102, n = 4, estadios 27-43, Río Cabi, Km 6 norte Tanando, Quibdó, Chocó, Colombia.

Allobates wayuu. ICN 21187, n = 5, estadios 26-36, Serranía de la Macuira, Nazaret, Guajira, Colombia. ICN 43558, n = 10, estadios 25-33, ICN 43559, n = 12, estadios 26-35, ICN 43560, n = 23, estadios 25-40, ICN 43561, n = 1, estadio 26, Nazaret, Uribía, Alta Guajira, Guajira, Colombia.

Colostethus fraterdanieli. ICN 40800, n = 8, estadios 25-26, ICN 40801, n = 27, estadios 26-35, hacienda Agua Linda, vereda Piedra Alta, Betania, Antioquia, Colombia. ICN 42290, n = 1, estadio 28, ICN 42748, n = 1, estadio 40, carretera Buga-Buenaventura Km 18, Yotoco, Valle del Cauca, Colombia. ICN 45920, n = 3, estadios 34-40, campamento La Suiza, La Florida, Pereira, Risaralda, Colombia. ICN 45927, n = 1, estadio 43, ICN 45928, n = 6, estadios 26-40, quebrada San Miguel, vereda San Miguel, La Unión, Antioquia, Colombia.

Colostethus ruthveni. ICN 19776, n = 23, estadios 25-28, quebrada en Ruinas, Ciudad Perdida, Sierra Nevada de Santa Marta, Magdalena, Colombia. ICN 33175, n = 35, estadios 25-28, carretera Santa Marta-cerro San Lorenzo Km 22, Minca, Santa Marta, Magdalena, Colombia. ICN 35232, n = 44, estadios 26-35, hacienda Guandosaca, San Pedro de la Sierra, Ciénaga, Magdalena, Colombia. ICN 35773a, n = 7, estadios 27-39, río Chinchileva, Nabusimake, Valledupar, Cesar, Colombia. ICN 35779, n = 68, estadios 25-43, cerro del Cielo, Parque Nacional Natural Tayrona, Santa Marta, Magdalena, Colombia.

Hyloxalus bocagei. ICN 23767, n = 9, estadios 25-42, vereda Tarquí, Florencia, Caquetá, Colombia. ICN 23789, n = 40, estadios 26-42, vereda Santa Elena, Florencia, Caquetá, Colombia.

Hyloxalus subpunctatus. ICN 45779*, n = 7, estadios 25, Laguna Chisacá, Usme, Cundinamarca, Colombia. ICN 55305*, n = 16, estadios 26-27, ICN 18202*, n = 20, estadio 26, Universidad Nacional, Bogotá, Cundinamarca, Colombia. ICN 45780*, n = 4, estadios 26, Guasca, Cundinamarca, Colombia. ICN 55307, n = 2, estadios 25-26, vereda Agua Bonita, Fusagasugá, Cundinamarca, Colombia. ICN 35567*, n = 12, estadio 25, carretera via Pacho, Bogotá, Cundinamarca, Colombia. ICN 35598*, n = 11, estadio 26, Páramo de Chisacá, Usme-Bogotá, Cundinamarca, Colombia. ICN 55280*, n = 2, estadio 26, antiguo cementerio del sur de Bogotá, Bogotá, Cundinamarca, Colombia. ICN 37077*, n = 11, estadios 25-26, vereda Terama, Junín, Cundinamarca, Colombia. ICN 45565*, n = 4, estadios 25-26, ICN 45564*, n = 14, estadios 25-26, vereda Callizal, Sotaquirá, Boyacá, Colombia. ICN 55306*, n = 11, estadios 26, ICN 55308*, n = 7, estadio 26, Páramo de la Rusia, Duitama, Boyacá, Colombia. ICN 42727*, n = 9, estadio 25, carretera hacia Peñas Negras, Duitama, Boyacá, Colombia. ICN 33753, n = 25, estadios 28-34, ICN 34083, n = 3, estadios 26-27, Páramo de Palacio, La Calera, Cundinamarca, Colombia. ICN 37082, n = 6, estadios 26, vereda Terama, Junín, Cundinamarca, Colombia. ICN 35569, n = 33, estadios 25-26, ICN 45894, n = 4, estadios 35-42, Páramo Cruz Verde, Cundinamarca, Colombia. ICN 32500, n = 32, estadios 30-42, ICN 32500a, n = 2, estadios 36-37, carretera La Calera-Fómeque, Km 44.5, Fómeque, Cundinamarca, Colombia. ICN 35567, n = 24, estadios 25-27, carretera vía a Pacho, Bogotá, Cundinamarca, Colombia. ICN 45778, n = 13, estadios 25-27, Universidad de los Andes, Bogotá, Cundinamarca, Colombia. ICN 14348, n = 9, estadios 26-27, vereda Tres Marías, Albán, Cundinamarca, Colombia. ICN 55281, n = 18, estadios 25-43, ICN 55282, n = 1, estadio 44, Barrio el Salitre, Bogotá, Colombia. ICN 45566, n = 17, estadios 25-38, ICN 45567, n = 12, estadios 26-33, vereda Callizal, Sotaquirá, Boyacá, Colombia. ICN 20751, n = 8, estadios 25, ICN 55279, n = 28, estadios 25-38, hacienda Comijoque, Pajarito, Boyacá, Colombia. ICN 42829, n = 4, estadios 31-42, vía a Charalá, Duitama, Boyacá, Colombia. ICN 19773, n = 9, estadios 27-32, ICN 35568, n = 7, estadio 26, Páramo de la Rusia, Duitama, Boyacá, Colombia. ICN 32497, n = 11, estadio 26-34, Páramo de Toquilla, Aquitania, Boyacá, Colombia.

ICN 45517, n = 10, estadios 26-42, vereda Guacos, Albania, Santander, Colombia.
ICN 45782, n = 2, estadios 28-39, Berbeo, Santander. Colombia.

Hyloxalus vergeli. ICN 55239*, n = 15, estadio 25, vereda la Laguna, Yacopí, Cundinamarca, Colombia. ICN 55292*, n = 5, estadios 25-26, vereda el Placer, Fusagasugá, Cundinamarca, Colombia. ICN 55283, n = 37, estadios 27-34, ICN 55284, n = 3, estadios 33-35, ICN 55285, n = 1, estadio 33, ICN 55301, n = 3, estadios 33-40, ICN 55286, n = 10, estadios 26-34, ICN 55287, n = 18, estadios 25-41, ICN 55288, n = 9, estadios 27-39, ICN 55289, n = 1, estadio 28, ICN 55290, n = 18, estadios 25-42, ICN 55291, n = 1, estadio 34, Vereda la Cajita, Tibacuy, Cundinamarca, Colombia.

ICN 9699, n = 8, estadios 27-38, Km 16.1 E Cajamarca, Cajamarca, Tolima, Colombia. MUJ 4345, n = 15, estadios 25-36, MUJ 4344, n = 6, estadios 25-36, MUJ 4370, n = 59, estadios 25-42, Desierto de la Tatacoa, vereda Tamarindo, Neiva, Huila, Colombia.

Rheobates palmatus. ICN 14368*, n = 9, estadios 25-26, ICN 14357, n = 1, estadios 30, ICN 23311, n = 101, estadios 25-45, ICN 45582, n = 1, estadio 29, vereda Tres Marías, Albán, Cundinamarca, Colombia. ICN 19770, n = 1, estadios 26, carretera Bogotá-Fusagasugá, Cundinamarca, Colombia. ICN 35490, n = 1, estadio 28, Sibaté, Cundinamarca, Colombia. ICN 32499, n = 2, estadios 26-30, quebrada de Hormas, Moniquirá, Boyacá, Colombia. ICN 45516, n = 6, estadios 26-36, vereda Santa Rosa, Tunungua, Boyacá, Colombia. ICN 14359, n = 2, estadio 28, Vereda el Tunjito, Miraflores, Boyacá, Colombia. ICN 9654, n = 1, estadio 33, Laguna el Palmar, Paipa y Duitama, Boyacá, Colombia. ICN 45801, n = 1, estadio 43, Garagoa, Boyacá, Colombia. ICN 9721, n = 7, estadios 25-40, ICN 14366, n = 1, estadio 27, ICN 14379, n = 1, estadio 35, ICN 33193, n = 5, estadio 25-26, ICN 45580, n = 1, estadio 40, vereda Virolín, Charalá, Santander, Colombia. ICN 46118, n = 4, estadio 25-26, vereda La Selva, Charalá, Santander, Colombia. ICN 19739, n = 1, estadio 36, ICN 45707, n = 1, estadio 26, río Guillermo, Gámbita, Santander, Colombia. ICN 45783, n = 30, estadios 25-35, ICN 45781, n = 4, estadios 29-34, Berbeo, Santander, Colombia. ICN 45562, n = 2, estadios 26-35, carretera Oiba-Socorro Km 11.2, Confines, Santander, Colombia. ICN 33447b, n = 1, estadio 26, carretera Bucaramanga-Pamplona Km 22, Toná, Santander, Colombia. ICN 55302, n = 113, estadios 25-46, ICN 55303, n = 9, estadios 27-36, ICN 55304, n = 2, estadios 26-27, vereda la Primavera, San Vicente de Chucurí, Santander, Colombia.

ICN 19779, n = 18, estadios 25-31, carretera Bogotá-Caqueza Km. 2.8, Cundinamarca, Colombia. ICN 19759, n = 1, estadio 27, carretera la Virgen Km 3.8 de Caqueza, Medina, Cundinamarca, Colombia. ICN 55299, n = 36, estadios 25-36, carretera Caqueza-Bogotá Km 1, Caqueza, Cundinamarca, Colombia. ICN 9751, n = 4, estadio 26, carretera Guayabetal-Manzanares Km. 12, Meta, Colombia. ICN 19760, n = 1, estadios 27, carretera Villavicencio-Medina, Meta,

Colombia. ICN 20689, n = 19, estadios 25-44, Salinas Upín, Restrepo, Meta, Colombia. ICN 20693, n = 29, estadios 25-39, vereda Alto Caney, Restrepo, Meta, Colombia. ICN 55300, n = 58, estadios 25-36, vereda Palmichal, Villavicencio, Meta, Colombia.

ICN 38450, n = 1, estadio 28, Inspección Puerto Romero, Puerto Boyacá, Boyacá, Colombia. ICN 55294, n = 3, estadio 29, vereda Lamal, Yacopí, Cundinamarca, Colombia. ICN 45543, n = 27, estadios 25-38, ICN 45540, n = 4, estadios 28-33, Miel II, Norcasia, Caldas, Colombia. ICN 45532, n = 1, estadios 37, Norcasia, Caldas, Colombia. ICN 55295, n = 4, estadios 26-34, vereda La Rica, Falán, Tolima, Colombia. ICN 55296, n = 1, estadio 26, Bosque Santa Ana, San Rafael, Antioquia, Colombia, ICN 55297, n = 2, estadio 27-30, ICN 55298, n = 2, estadio 26, vereda El Jague, San Rafael, Antioquia, Colombia.

Anexo C. Variación de la longitud total (LT), longitud del cuerpo (LC) y altura máxima de la cola (AMC) de los renacuajos de vida libre de *Allobates juanii* y *Rheobates palmatus* (Aromobatidae), e *Hyloxalus subpunctatus* e *H. vergeli* (Dendrobatidae) a través de los estadios Gosner (1960). Entre paréntesis el promedio \pm la desviación estándar. E = estadio de desarrollo y n = número de renacuajos. Estadios sin datos por ausencia de renacuajos.

<i>Allobates juanii</i>					<i>Rheobates palmatus</i>				<i>Hyloxalus subpunctatus</i>				<i>Hyloxalus vergeli</i>			
E	n	LT	LC	AMC	n	LT	LC	AMC	n	LT	LC	AMC	n	LT	LC	AMC
	25				79	14,5-27,6 (21,2 \pm 2,5)	4,3-10,5 (7,6 \pm 1,2)	3,1-5,8 (4,7 \pm 0,6)					8	21,3-28 (24,6 \pm 2,3)	7,8-10,2 (9 \pm 0,9)	3,8-5,7 (4,8 \pm 0,6)
26	1	14,6	5,5	2,6	40	16,1-44,3 (27,6 \pm 7,5)	5,6-15,4 (10,4 \pm 2,2)	3,1-9,8 (6 \pm 1,6)	51	7,4-26,1 (12,5 \pm 5,5)	3,1-10,8 (5,5 \pm 2,4)	1-9,2 (3,2 \pm 2,2)	12	18,7-30,3 (25,6 \pm 3,4)	7,4-10,9 (9,8 \pm 1)	5,2-6 (5,5 \pm 0,2)
27	5	16,2-18,3 (17 \pm 0,9)	5,7-6,6 (6,1 \pm 0,3)	2,6-3,4 (2,9 \pm 0,3)	27	19,2-48,5 (36,4 \pm 7,1)	6,2-16,9 (12,3 \pm 2,4)	3,6-11 (7,8 \pm 1,8)	16	7,8-30,4 (19,2 \pm 6,1)	4,8-11,9 (7,9 \pm 2,1)	2,5-9,1 (5,3 \pm 2,2)	12	25,9-36,1 (30,9 \pm 2,7)	8,9-12,5 (11,1 \pm 0,9)	5,3-7,6 (6,5 \pm 0,6)
28	4	15,2-24,8 (19,5 \pm 2,9)	4,4-9,5 (7 \pm 1,4)	2,2-4,5 (3,3 \pm 0,7)	26	21,1-50,6 (37,1 \pm 8,6)	6,8-18,3 (12,5 \pm 2,8)	3,9-11,5 (7,8 \pm 2,1)	7	13,8-27,2 (21,2 \pm 5,3)	5,1-9,7 (8,4 \pm 1,7)	2,3-6,9 (4,7 \pm 1,4)	10	32,4-38 (35,2 \pm 2,2)	10,5-13,2 (11,9 \pm 0,9)	6,5-8,5 (7,3 \pm 0,6)
29	7	20-13,2 (21,3 \pm 1,1)	6,9-8,2 (7,6 \pm 0,5)	3,3-4,2 (3,7 \pm 0,3)	9	32,3-49,4 (39,1 \pm 6,2)	8,3-17,5 (12,9 \pm 2,6)	5,3-12 (8 \pm 2,2)	10	17-30 (25 \pm 3,8)	6,4-11,8 (9,8 \pm 1,6)	2,9-9,6 (6,2 \pm 1,8)	6	33,1-36,9 (35,4 \pm 1,5)	11,4-13,3 (12,3 \pm 0,7)	7-8 (7,4 \pm 0,3)
30	1	22,4	8,3	4,1	13	30,6-50 (41,8 \pm 4,4)	11,2-19,9 (14,6 \pm 2,8)	6-14,1 (9 \pm 2,6)	8	22-31,7 (26,2 \pm 3,5)	7,8-12,2 (9,7 \pm 1,2)	3,9-8,6 (5,4 \pm 1,7)	2	36,1-38,2 (37,2 \pm 1,5)	12,7-14 (13,4 \pm 0,9)	7,4-7,9 (7,7 \pm 0,4)
31	2	23,6-25 (24,3 \pm 1)	8,5-9,8 (9,2 \pm 0,9)	3,6-5 (4,3 \pm 1)	2	42,8-43,8 (43,3 \pm 0,7)	15,1-15,9 (15,5 \pm 0,5)	9,2-9,3 (9,3 \pm 0,1)	11	20,7-31,8 (25,3 \pm 4,5)	7,6-12,4 (9,5 \pm 1,7)	3,4-11,6 (5,9 \pm 2,7)	13	33-47,5 (40,4 \pm 3,5)	12,5-15,7 (13,8 \pm 0,9)	7,5-9,4 (8,3 \pm 0,6)
32	2	22,1	7,8-9 (8,4 \pm 0,8)	3,5-4,2 (3,9 \pm 0,5)	2	40,8-50,2 (45,5 \pm 6,6)	15,9-16,5 (16,2 \pm 0,4)	8,8-10 (9,4 \pm 0,8)	12	21,7-31,1 (25,4 \pm 3,5)	8,3-12,4 (9,6 \pm 1,2)	3,4-9,3 (5,7 \pm 1,7)	8	39-44,5 (42,6 \pm 1,6)	13-15,1 (14,2 \pm 0,7)	7,5-9,2 (8,6 \pm 0,6)
33	7	22,7-26,4 (23,8 \pm 1,3)	8,2-10,2 (8,8 \pm 0,6)	3,7-5,2 (4,4 \pm 0,5)	1	51,3	19,6	11,1	19	24,2-34 (29,1 \pm 3,3)	9,2-13,6 (10,9 \pm 1,2)	3,9-9,9 (6,5 \pm 1,6)	14	41-47,6 (43,5 \pm 2,4)	13,3-16 (14,9 \pm 0,9)	7,9-9,1 (8,5 \pm 0,3)
34	5	25,7-27,4 (26,5 \pm 0,8)	9,3-10,5 (10 \pm 0,5)	4,5-5,7 (5,1 \pm 0,6)	5	25-54,3 (46,1 \pm 14,1)	9,9-18,7 (15,8 \pm 3,7)	10,9-13,2 (12,1 \pm 1,2)	9	26,2-34,5 (29 \pm 3,3)	10,4-13,8 (10,8 \pm 1,4)	4,5-9,5 (6 \pm 1,7)	4	45,8-47,8 (46,8 \pm 1,4)	13,5-16,3 (15,4 \pm 1,3)	9,2-9,8 (9,5 \pm 0,3)
35	7	24,3-28,9 (27,4 \pm 1,8)	8,4-11,1 (9,7 \pm 1)	3,8-5,3 (4,7 \pm 0,6)	6	41,4-51,9 (47,9 \pm 4,7)	12,6-17 (15,4 \pm 2)	7,2-11,2 (9,6 \pm 1,8)	16	27,3-36,1 (31,5 \pm 2,8)	9,7-13,3 (11,7 \pm 0,9)	4,5-8,6 (6,8 \pm 1,3)	5	45,2-52,6(47,8 \pm 3,1)	14,7-17 (16,1 \pm 0,9)	8,6-10,8 (9,5 \pm 1)
36	3	24,5-32,8 (28,7 \pm 5,9)	8,1-11,5 (9,9 \pm 1,6)	4,2-5,7 (5 \pm 1,1)	5	34,9-55 (45,9 \pm 7,4)	12,2-17,1 (15,6 \pm 2)	6,1-10,9 (9,3 \pm 2)	10	28,4-42,2 (36,3 \pm 4)	12-15,9 (13,2 \pm 1,3)	5,3-9,4 (7,5 \pm 1,1)	1	48,0	15,6	9,7
37	2	23,9	8,3-11,5 (9,9 \pm 2,3)	3,6	1	51,4	18,2	11,5	4	34,8-37,7 (36 \pm 1,2)	12-12,8 (12,5 \pm 0,4)	6,9-9,3 (7,8 \pm 1,3)				
38	2	27,6-28,3 (28 \pm 0,5)	9-9,1 (9,1 \pm 0,1)	3,9-4,7 (4,3 \pm 0,6)	1	53,2	19,6	12,5	2	37,9	10,5-11,9 (11,2 \pm 1)	6,9				
39	1	25,3	8,1	4,0	1	54,8	21,9	13,6	3	37,6-42,1 (39,2 \pm 2,5)	12,7-14,2 (13,4 \pm 0,8)	7,5-9,1 (8,5 \pm 0,9)	1	49,2	16,9	9,7
40	4	23,5-29,1 (27,5 \pm 2,7)	8,1-10,6 (9,8 \pm 1,2)	3,4-5 (4,5 \pm 0,9)	3	42,4-53 (49,1 \pm 5,8)	15,2-18,1 (17,1 \pm 1,6)	7,8-11 (9,7 \pm 1,7)	5	27,1-36,9 (32,8 \pm 4,8)	9,7-13,5 (11,7 \pm 1,6)	4,8-6,8 (5,9 \pm 0,9)	1	52,2	17,1	9,2
41	2	27-29,8 (28,4 \pm 2)	9,1-10,3 (9,7 \pm 0,8)	5,5	2	51,5-51,7 (51,6 \pm 0,1)	14,7-15,3 (15 \pm 0,4)	7,2-9,1 (8,2 \pm 1,3)	3	30,1-32,8 (31,9 \pm 1,5)	10,4-10,9 (10,2 \pm 0,9)	4,2-5,5 (4,9 \pm 0,9)	2	48-49,3 (48,7 \pm 0,9)	15,5-16,1 (15,8 \pm 0,4)	8,2-8,6 (8,4 \pm 0,3)

42	1	46,7	7,4	3,6	2	51,5-53,8 (52,6±1,6)	14,9-15,3 (15,1±0,3)	7,3-8,1 (7,7±0,6)	6	25,8-36 (30,2±3,8)	8,711,3 (10,1±0,9)	4,2-5,5 (4,7±0,7)	1	46,7	15,2	7,3
43	1	22,3	7,8	0,0	1	54,5	17,3	8,6	2	29,2-29,5 (29,4±0,2)	10,3-10,6 (10,5±0,2)	4,3-4,9 (4,6±0,4)				

