

FACULTAD DE BIOLOGÍA – DEPARTAMENTO DE ZOOLOGÍA



TRABAJO DE FIN DE GRADO

La influencia del microhábitat en la morfometría de los anuros

Carlos Vázquez Chanivet

Tutor: Santiago Castroviejo Fisher

Sevilla, Julio 2023

Índice

Resumen	3
Antecedentes	3
Metodología	5
Resultados	10
Discusión	13
Conclusiones	17
Agradecimientos	18
Bibliografía	18

Resumen

La ecomorfología establece correlaciones entre la morfología de un organismo y su relación con el medio. En este trabajo, utilicé un conjunto de especies de anuros para comprobar la existencia de una asociación entre diferentes proporciones corporales y el microhábitat que las distintas especies ocupaban. Tras un análisis estadístico que incluyó una corrección filogenética por PGLS, pude comprobar que no había una asociación entre las variables morfológicas estudiadas y el microhábitat que los anuros usaban. Pienso que los resultados no apoyan mi hipótesis de partida porque los datos en los que se sustentaron los análisis no eran lo suficientemente correctos. Es por ello por lo que asentamos los problemas que presentaba la base de datos de medidas morfométricas que utilicé en este estudio. Para solventar esta problemática, mi tutor y yo hemos planteado una serie de mejoras que hemos reflejado en nuestra propia base de datos, a la que hemos dado comienzo recientemente con el objetivo de ser finalizada a medio-largo plazo.

Antecedentes

Los anfibios son un grupo de vertebrados con una distribución cosmopolita, ocupando prácticamente todos los biomas terrestres y dulceacuícolas exceptuando las zonas más frías, las más secas y las islas más remotas (Kassie et al., 2023). Actualmente existen más de 8600 especies de anfibios, y de ellas, 7600 son anuros (Frost, 2023). Su particular biología nos permite usarlos como herramienta para estudiar múltiples variables ecológicas y procesos evolutivos, ya que su carácter ectotermo, tipo de metabolismo y alta dependencia del agua hace que, en general, sean animales con baja capacidad de dispersión y alta dependencia a características específicas del medio (por ejemplo, temperatura, humedad, calidad del agua) (Vitt y Caldwell, 2014). Esto se traduce en altos grados de endemidad comparados con otros tetrápodos, en muchas ocasiones (Lourenço-de-Moraes et al., 2020).

Por estos motivos, los anfibios han sido utilizados en multitud de trabajos como modelos para estudiar las interacciones entre los organismos y su medio, tanto biótico

como abiótico. Una manera de analizar la relación entre los organismos y su entorno es mediante el estudio de la ecomorfología, donde se estudia la relación entre el plan anatómico de un organismo y la interacción de éste con su medio (Bock, 1994). Esto se fundamenta en la teoría evolutiva y en la idea de que los organismos reflejan a través de su fenotipo las diferentes presiones selectivas que han sufrido a lo largo de su evolución. Estos cambios fisiológicos, anatómicos, etológicos, etc. los conceptualizamos mediante los llamados *traits* (características), que nos informan sobre cómo los organismos interactúan con su medio y de cómo desempeñan su papel en los ecosistemas (Petchey y Gaston, 2006; McGill et al., 2006; Schleuning et al., 2023). Algunos ejemplos pueden ser el microhábitat que eligen, tolerancia de rango de temperatura, tipo de locomoción y proporciones corporales. Se ha demostrado que mediante el análisis de algunos *traits* es posible inferir el estado de las comunidades, por lo que la ecomorfología también puede ser útil para estudiar la dinámica y estatus de las poblaciones (Lips et al., 2003; Coulthard et al., 2019; Mason et al., 2019; Kavlak et al., 2023). Por lo tanto, un mayor conocimiento sobre la ecomorfología de los anfibios puede facilitar una mejor gestión y conservación de este grupo de animales, con los beneficios que ello conlleva para los ecosistemas (Rands et al., 2010; Oliver et al., 2015). Esto es de especial relevancia actualmente dado que los anfibios son la clase de vertebrados más amenazada, con un 41% de las especies analizadas en riesgo de extinción (IUCN, 2023).

En anuros existen varios estudios que relacionan ciertas variables morfométricas con determinados nichos, capacidades fisiológicas o variables ambientales. Por ejemplo, Womack y Bell (2020) observan tendencias en cuanto al tamaño corporal de los anuros en relación con su hábitat, ya que las especies de mayor tamaño suelen ocupar hábitats acuáticos y semiacuáticos, mientras que los arborícolas y terrestres suelen ser menores. También existen diversos estudios que relacionan el tamaño de las extremidades con la locomoción. Los resultados indican que, en general, miembros más cortos (en relación con el tamaño corporal total) están asociados con hábitos fosoriales y andadores, mientras que extremidades largas pertenecen a saltadores hábiles, como los de microhábitats semiacuáticos y arborícolas (Gomes et al., 2009; Hudson et al., 2016; Citadini et al., 2018; Buttimer et al., 2020). En cuanto a la ecología trófica, el tamaño de la boca ha sido propuesto como un factor clave en la dieta de los anuros, aunque la mayoría de los estudios se han enfocado en la variación intraespecífica (e.g., França et

al., 2004; Dietl et al., 2009; de Toledo et al., 2021). Por otro lado, en cuanto a la distancia inter-orbital, Jiang et al. (2022) estudiaron un subconjunto de especies de la familia Ranidae y reportan que aquellas con hábitos nocturnos, que cazan al acecho y con glándulas hipertrofiadas de toxinas, tenían distancias interorbitales mayores, pero concluyeron que el campo de visión era estadísticamente independiente del tipo de microhábitat.

Considerando este contexto, el objetivo de este trabajo es estudiar la ecomorfología de los anuros, mediante la comparación de variables morfométricas lineares con el ambiente que ocupa cada especie. Para ello, investigo si existen asociaciones estadísticas entre seis variables morfométricas—dos relacionadas con las dimensiones de los miembros, dos con la cabeza y otras dos con los ojos—que tienen funciones ecológicas ligadas a la locomoción, alimentación y visión, con seis tipos de microhábitat (tres de ambientes acuáticos y tres terrestres).

Mi hipótesis de partida es que, debido a las grandes diferencias entre los microhábitats y la direccionalidad de las fuerzas selectivas en cada uno, las variables morfométricas varíen en función del tipo de microhábitat. En el caso del tamaño de los miembros, espero que estos sean mayores en especies acuáticas y arbóreas, permitiendo una mejor natación y salto. La direccionalidad de las variables relacionadas con la visión y la dieta es difícil de predecir, pero asumo que la percepción la luz y el tipo de presas disponibles es suficientemente divergente entre los microhábitats para seleccionar tamaños ojos y cabeza con diferentes valores adaptativos.

Metodología

Datos morfométricos

Fueron obtenidos de la base de datos de Huang et al. (2023) disponible en https://figshare.com/articles/dataset/Amphibian_database/21159229. Esta base de datos incluye 42 variables morfométricas de 4038 especies del clado Anura, aunque con una cobertura de datos extremadamente variable. Por ejemplo, el ancho del disco del segundo dedo del pie solo está disponible para el 0,42% de las especies, mientras que la longitud rostro-cloaca está presente para el 96,71% de las especies (Huang et al., 2023).

En esta base de datos, cada variable morfométrica aparece discriminada por especie y, cuando está disponible, por sexo (i.e., macho y hembra) y estado ontogénico (i.e., adulto versus juvenil). En cada una de estas categorías (i.e., especie, sexo, estado ontogénico), cada variable está representada por un único valor, la media, sin información sobre parámetros de dispersión o tamaño de muestra (más información en el apartado de discusión). En función de los objetivos del estudio, seleccioné las seis variables morfométricas descritas en la Tabla 1 e ilustradas en la Figura 1. Debido a que el dimorfismo sexual en tamaño es común en anuros (Shine, 1979) y a que la base de datos es más completa para machos, excluí los datos de las hembras en análisis posteriores. Igualmente, excluí los datos de los juveniles, ya que las proporciones corporales pueden variar con la ontogenia e individuos con tamaños menores a un 70% del valor medio introducen sesgos en las comparaciones estadísticas morfométricas (Chan y Grismer, 2021).

Para poder evaluar correctamente las medidas morfométricas, éstas fueron sometidas a una corrección alométrica para eliminar el efecto que implica el aumento de tamaño del cuerpo sobre el incremento proporcional de la longitud de las proporciones corporales (Chan y Grismer, 2021). De este modo y previa exclusión de aquellas especies sin datos para el tamaño corporal, usé la propuesta de Thorpe (1975) que permite estandarizar todos los individuos a un mismo tamaño corporal mediante la fórmula:

$$X_{adj} = \log(X) - b[\log(BL) - \log(BL_{medio})]$$

Donde: X_{adj} = tamaño corregido de la variable; X = tamaño de la variable no ajustada; b = coeficiente de regresión entre $\log X$ y $\log BL$; BL = tamaño total del anuro (SVL); BL_{medio} = tamaño total medio de todas las especies estudiadas.

Una vez incorporada la corrección alométrica, evalué la normalidad de los datos mediante un análisis de Kolmogórov-Smirnov.

Datos ecológicos

Usé la base de datos de Womack y Bell (2020: supporting information jeb13679-sup-0002-Data.xlsx) que asigna 1720 especies de anuros a una de ocho

categorías de microhábitat en función del uso prioritario del mismo por cada especie. Escogí 6 microhábitats para este estudio—acuático, semi-acuático, de torrentes, arbóreo, semi-arbóreo y terrestre—mientras que los microhábitats excavador y semi-excavador fueron excluidos, ya que el tamaño de muestra para las especies asignadas a estas categorías era demasiado bajo. Los seis microhábitats utilizados fueron codificados como variables categóricas (Tabla 2).

Las especies representadas en cada una de las variables morfométricas (Huang et al., 2023) fueron asignadas a las categorías de microhábitat mediante la opción “combinar consultas” o, en inglés, “merge queries” de Excel. Las especies que no estaban presentes en ambos conjuntos de datos fueron eliminadas.



Figura 1. Fotos de *Alytes obstetricans* (especimén EBD28190, Estación Biológica de Doñana) ilustrando las variables morfométricas analizadas en este trabajo: Diámetro ocular (ED), anchura de cabeza (HW), longitud de la mano (HAL), longitud de la cabeza (HL), longitud del pie (FL) y distancia interorbital (IOD).

Abreviatura	Medida	Descripción de la medida	Representatividad
ED	Diámetro ocular	Distancia desde el borde anterior al posterior del ojo	87.49%
FL	Longitud del pie	Desde la base del tubérculo metatarsal interno a la punta del dedo IV	66.32%
HAL	Longitud de la mano	Desde la base del tubérculo palmar externo hasta la punta del dedo IV	45.34%
HL	Longitud de la cabeza	Desde la parte posterior de la mandíbula a la punta del hocico	86.06%
HW	Anchura de la cabeza	Mayor distancia entre la articulación izquierda y derecha de la mandíbula	96.21%
IOD	Distancia interorbital	Distancia más corta entre la parte más anterior de los ojos	60.85%

Tabla 1. Variables morfométricas analizadas en este trabajo. La información respectiva a acrónimos, descripciones e y representatividad fue extraída y traducida de Huang et al. (2023).

Microhábitat	Criterio de asignación
Acuático	La especie nunca o casi nunca sale del agua.
Semi acuático	La especie prefiere vivir en los bordes del agua, entrando a ella cuando escapa de un peligro.
Terrestre	Se encuentra en tierra, generalmente lejos del agua
Arborícola	Se encuentra en la vegetación por encima del suelo

Semi arborícola	Pasa gran parte del tiempo en vegetación por encima del suelo, pero ocasionalmente baja a tierra.
De torrentes	Encontradas cerca o dentro de aguas de flujo rápido, muy a menudo agarradas a rocas del agua.

Tabla 2. Microhábitats incluidos en el estudio análisis y criterios de asignación de especies (extraído y traducido de Womack y Bell, 2020).

Métodos filogenéticos comparativos

Las especies no pueden ser tratadas como variables independientes y su relación evolutiva de ancestros y descendientes debe ser considerada en cualquier comparación estadística, ya que especies más cercanas evolutivamente tienen mayor probabilidad a compartir un carácter (Felsenstein, 1985; Harvey y Pagel, 1991). Para corregir por la proximidad filogenética, usamos el árbol inferido por Jetz y Pyron (2018: <https://datadryad.org/stash/dataset/doi:10.5061/dryad.cc3n6j5>), en base a un análisis de máxima verosimilitud de secuencias de ADN de 15 genes mitocondriales y nucleares combinados para un total de 7238 especies de anfibios. En un primer paso, pedé el árbol para excluir todas aquellas especies que no estaban representadas en los datos morfométricos y de microhábitat usando el comando *drop.tip* en el paquete *ape* de RStudio.

Para evaluar si existía evolución correlacionada entre rasgos morfométricos continuos y el tipo de microhábitat, usé modelos de mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS, por sus siglas en inglés). PGLS incorpora las relaciones filogenéticas entre especies en la estructura de error del modelo lineal, considerando un modelo de evolución fenotípica que se ajusta mejor a los datos observados (Grafen, 1989; Martins y Hansen, 1997). Utilicé modelos PGLS considerando la transformación λ porque proporcionaron un mejor ajuste a nuestros datos. Cuando λ no difiere estadísticamente de 1, se asume un modelo browniano de evolución fenotípica, mientras que cuando $\lambda = 0$ los residuos son independientes (es decir, no hay covarianza debido a relaciones filogenéticas). Un modelo de evolución de movimiento Browniano a velocidad constante (Symonds y Blomberg, 2014), considera que los rasgos experimentan un proceso aleatorio de cambios pequeños sucesivos e independientes (Felsenstein 1985). El valor de λ se estimó mediante máxima verosimilitud. Los análisis

PGLS se realizaron utilizando la función *pgls* implementada en el paquete *caper* (Orme et al., 2013) en RStudio, y para la estimación del valor λ , el comando *pgls.profile*, presente en el mismo paquete. Para todos los modelos lineales filogenéticos, visualicé la distribución de los residuos con el fin de evaluar la homogeneidad de la varianza (Freckleton, 2009).

Resultados

El tamaño de muestra para cada conjunto de datos está resumido en la Tabla 3. Encontré una relación linear significativa entre todas las variables morfométricas y el tamaño corporal, en todos los casos con un $R^2 > 0,57$ (Figura 2). Este resultado claramente justifica la corrección alométrica. El test Kolmogórov-Smirnov para las variables morfométricas transformadas rechaza la distribución normal de las mismas (p-valor siempre menor de 0,05).

Variable morfométrica	Acuático	Semiacuático	Torrentes	Terrestre	Arborícola	Semiarborícola
ED	16	52	51	254	322	80
FL	17	51	191	47	262	52
HAL	15	30	29	112	162	29
HL	17	56	55	261	300	77
HW	23	66	58	294	342	85
IOD	8	48	43	155	188	51

Tabla 3. Tamaño de muestra (i.e., número de especies) para cada uno de los conjuntos de datos analizados.

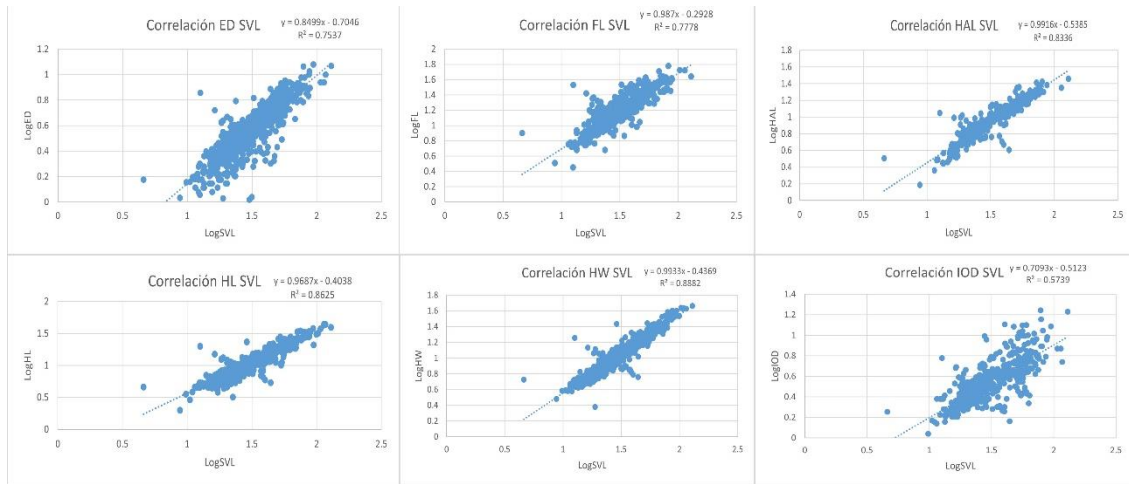


Figura 2. Correlación entre el aumento de tamaño corporal (SVL) y las seis variables morfométricas analizadas. Se observa una clara correlación en todos los casos.

La visualización de la distribución de los residuos no revela ningún patrón, lo que es compatible con la homogeneidad de la varianza (Figura 3). Los valores de λ estimados para todas las variables morfométricas se aproximan a 1 (en todos los casos >0.95), lo que indica una fuerte señal filogenética (Tabla 4). Sorprendentemente, los análisis de PGLS solo infieren una asociación significativa entre microhábitat e IOD (Tabla 4). Sin embargo, el poder explicativo de este modelo es muy bajo ($R^2 = 0.03$).

Variable	N	p valor	R ²	λ	Intercepto	F
Distancia ocular (ED)	775	0.82727	0.02568	0.976	0.6637876	0.02568
Longitud del pie (FL)	621	0.9736	1.77e-06	0.979	1.23477845	0.001096
Longitud de la mano (HAL)	377	0.8609	8.199e-05	0.993	0.9341048	0.03075
Longitud de la cabeza (HL)	766	0.08206	0.00399	0.963	1.1198749	3.068

Anchura de la cabeza (HW)	868	0.4236	0.0007395	0.967	1.1139102	0.6409
Distancia inter orbital (IOD)	493	8.312e-05	0.03108	0.954	0.5118890	15.75

Tabla 4. Resumen de los resultados de cada uno de los PGLS entre las variables morfométricas y los microhábitats.

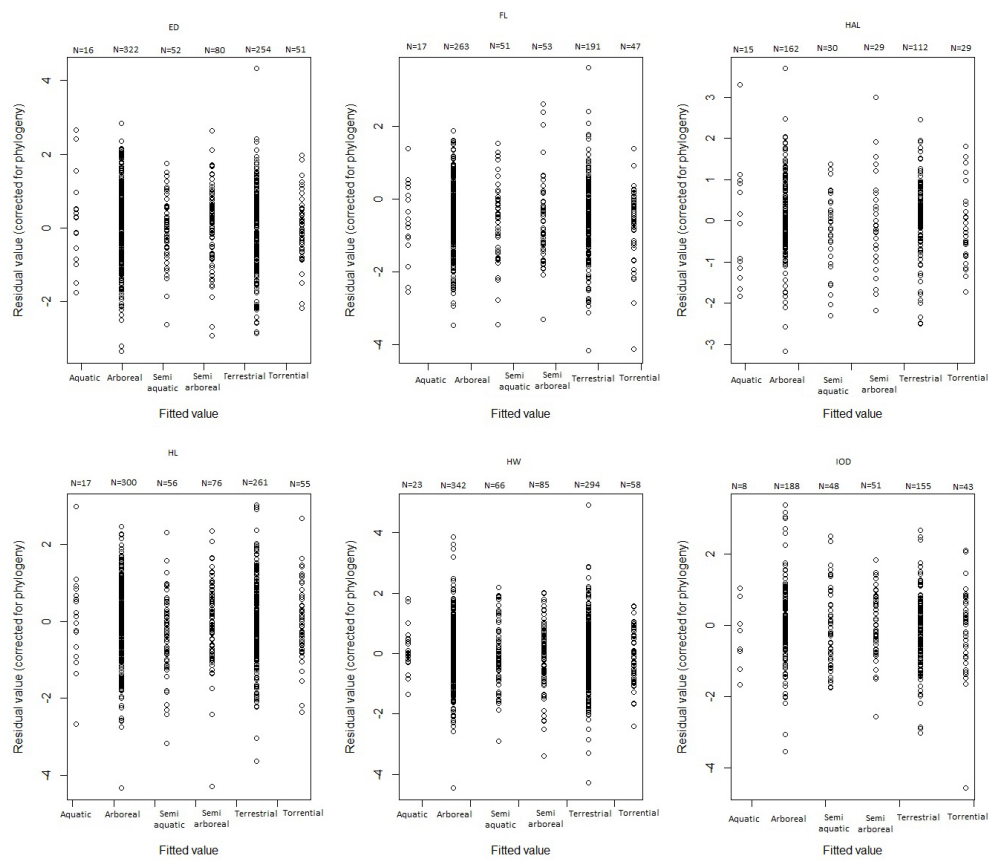


Figura 3. Distribución de los residuos corregidos por filogenia ajustados al modelo para cada microhábitat y variable morfométrica. El gráfico revela que la distribución de los residuos no está sesgada en ninguno de los microhábitats, lo que asegura la homogeneidad de la varianza.

Discusión

Los resultados obtenidos indican que el microhábitat preferencial de los anuros adultos es poco relevante para explicar las diferencias en las proporciones corporales estudiadas. Solo la distancia interorbital (IOD), que está relacionada con el campo visual, presenta una asociación significativa, aunque con un R^2 muy bajo, por lo que explica muy poca cantidad de las diferencias observadas. Estos resultados son sorprendentes y contradicen no solo mis predicciones, sino también los resultados de múltiples trabajos previos con diferentes grupos de animales, e.g., lagartos, (Herrel et al., 2002; Tulli et al., 2009) mamíferos pinnípedos, (Jones y Goswami, 2010) camaleones (da Silva et al., 2014) y anuros (Vidal-García et al., 2014; Citadini et al., 2018).

Un factor que puede estar influenciando en los resultados es el fuerte componente filogenético detectado en todas las variables morfométricas ($\lambda > 0,96$, Tabla 4). Esto indica que los caracteres estudiados son poco lábiles evolutivamente. En otras palabras, si un antecesor tenía unas características determinadas que lo hicieron adaptativo, éstas serían heredadas por sus descendientes evolutivos con una alta probabilidad. Esto podría indicar que la variación observada en las medidas, en lugar de ser agrupadas por el microhábitat que ocupaban las especies, se estructuran en función de las relaciones de parentesco.

Sin embargo, la compleja gama de variables ambientales también es muy importante a la hora de moldear la estructura y fisiología de los organismos. Los cambios espaciotemporales del ambiente provocan cambios en los descendientes evolutivos a pesar de la inercia de la carga filogenética (MacColl, 2011; Chevin y Lande, 2015). Un claro ejemplo son las convergencias evolutivas en grupos alejados filogenéticamente como respuesta a presiones ambientales parecidas (Moen et al., 2013). De esta manera, podemos conceptualizar la evolución del fenotipo de un organismo como un *trade-off* entre las limitaciones impuestas por la herencia y las presiones ambientales. En nuestro caso, parece ser que ese *trade-off* se inclina a favor de la herencia de los caracteres, en lugar de ser modificados por las variables ambientales.

Metodológicamente, el análisis de las relaciones entre variables fenotípicas y ambientales deben incluir algunas consideraciones, ya que es muy probable que numerosos factores sean responsables en determinar las diferencias existentes en el fenotipo de los organismos (Moen, 2019). Por ejemplo, el clima (Ashton, 2002), los depredadores (McCollum, 1997; Relyea, 2003) y el dimorfismo sexual (Woolbright, 1983) también pueden condicionar la morfología de un organismo. Es decir, el fenotipo de un individuo tiende a maximizar el *fitness* general, aunque ese fenotipo pudiera ser subóptimo para una única variable ambiental.

En este sentido, hay gran cantidad de factores ambientales que no hemos tenido en cuenta en este estudio y que tienen potencial para explicar una mayor cantidad de la variación en los *traits* morfológicos examinados. Como ejemplo, no es lo mismo un anuro terrestre de Europa (e.g., *Bufo bufo*) que otro de América Tropical (e.g., *Phrynopus oblivius*), ya que las variables ambientales (bióticas y abióticas) a las que se exponen dentro del mismo microhábitat son muy diferentes. En otras palabras, aunque ambos sean terrestres, las distintas presiones selectivas pueden hacer que surjan distintos planes corporales a pesar de compartir la misma categoría de microhábitat. A continuación, discuto una serie de parámetros ambientales que considero particularmente relevantes y que deben ser considerados en futuros estudios.

El periodo de actividad diario puede tener un papel muy relevante en *traits* relacionados con la visión. Huang et al. (2019) reportaron que las especies (N=44) de las Montañas Hengduan, China, que son nocturnas, tienden a tener ojos mayores para maximizar la entrada de luz. También Jiang et al. (2022) encuentran que las especies de Ranidae con hábitos nocturnos tiene distancias interorbitales mayores. Thomas et al. (2020) también encontraron una relación entre tamaño del ojo y patrón de actividad diaria en un estudio macroevolutivo de anuros, pero al contrario que nuestros resultados, el tamaño del ojo también estaba influenciado por el tipo de hábitat. Sin embargo, otros estudios como el de Chen et al. (2021) sugiere que el tamaño del ojo no puede ser explicado por el comportamiento o por variables ecológicas y que el mejor predictor del tamaño ocular era el tamaño total (SVL) del anuro, lo que concuerda mejor con nuestros resultados.

Respecto a la dieta, de Toledo et al. (2021) concluyen que el tamaño de la presa influye en el tamaño total del anuro, ya que anuros más grandes pueden consumir presas más grandes. Esto también podría influir en sus proporciones, como por ejemplo la anchura de la boca o longitud de la cabeza. También es posible que la dieta pueda influir el tamaño de los miembros si estos son utilizados a la hora de manipular la presa y llevarlas hacia la boca (Gray et al., 1997). Esto quizás podría implicar que especies con mayor manipulación manual de sus presas tengan extremidades anteriores o dedos de la mano más robustos y/o largos que aquellas que fundamentalmente usan el complejo hioideo para manipular las presas. Este tema apenas ha sido tratado en la literatura.

La latitud y la elevación también puede influir en la morfología de los anfibios. Aun así, no está claro si los anuros siguen un patrón definido como sí lo hacen gran parte de los endotermos para la regla de Bergmann (Womack y Bell, 2020; Olalla-Tárraga y Rodríguez, 2007; Ashton, 2002). Según Amado et al. (2019), la forma del cuerpo y el tamaño de los anuros está determinada, en parte, por la evapotranspiración. Variaciones en la forma del cuerpo pueden ser adaptativas en diferentes microhábitats ya que éstos albergan condiciones atmosféricas diferentes. Estas variaciones morfológicas afectan a la relación superficie/volumen (S/V) del animal, lo que podría influir tanto en el tamaño total del anuro, como en tamaño relativo de sus proporciones corporales. Por ejemplo, se propone que miembros más cortos y cuerpos más redondeados ayudan a reducir la relación superficie/volumen, lo que confiere una adaptación para reducir la evapotranspiración en climas secos (Vidal-García et al. 2014).

Además de factores ambientales o extrínsecos, el fenotipo puede variar en función de factores intrínsecos del propio organismo. De este modo, parte de la variación observada en los caracteres morfométricos podría ser potencialmente explicada en función de otros caracteres fenotípicos de importancia ecológica. El dimorfismo sexual es común en anuros (Monnet y Cherry, 2002; Liao et al., 2013). Por ejemplo, para la mayoría de las especies el tamaño corporal es mayor en hembras (Shine, 1979). También puede variar la longitud relativa de otras estructuras como los miembros o el diámetro del tímpano. Los machos pueden desarrollar miembros más largos y/o con mayor masa muscular para facilitar el agarre en el amplexo (Emerson,

1991; Mi, 2012). Además, machos con tímpanos mayores son capaces de emitir vocalizaciones con mayor energía (Purgue, 1997). Desafortunadamente, la baja representatividad de hembras en la base de datos Huang et al. (2023) no me permitió incluir este eje de variación.

La longitud relativa de los miembros ha sido asociada en numerosos trabajos con el tipo de locomoción, y a su vez, el tipo de locomoción está muy relacionado con el tipo de microhábitat en el que el anfibio se desenvuelve (Gomes et al., 2009; Hudson et al., 2016; Citadini et al., 2018; Buttimer et al., 2020). Sin embargo, mis resultados muestran que la longitud de la mano y del pie no varían en función del microhábitat, a pesar de estar involucradas claramente en procesos de locomoción como el inicio del salto, el aterrizaje, y la capacidad de enterrarse, entre otras (Fabrezi et al., 2017). Otras medidas de los miembros, como la longitud del húmero o del fémur, podrían estar más asociadas con el microhábitat, pero contaban con una representatividad baja en la base de datos de Huang et al. (2023) (“Upper Arm Length” = 4.06%, “Thigh Length” = 39.87%), por lo que no han sido consideradas para este estudio.

Finalmente, las diferentes estrategias reproductivas en los anuros, como tipo de desarrollo o lugar de oviposición también pueden influir en el plano corporal de los anuros. Por ejemplo, Womack y Bell (2020) encontraron que los anuros con desarrollo directo tienden a ser menores que los que tienen fase larval.

En cualquier estudio, la calidad y cantidad de los datos puede tener un efecto relevante en los resultados. Aunque el conocimiento de las relaciones filogenéticas de las especies de anfibios y su ecología es mejorable, me gustaría enfocarme en los datos morfométricos, ya que pienso que los resultados inesperados obtenidos se deben, en gran medida, a la naturaleza de los datos utilizados para el análisis estadístico. La base de datos publicada por Huang et al. (2023), aunque sin duda un avance por su carácter global, presenta múltiples problemas. Los más destacables son: (1) No especifica el tamaño de muestra por especie y medida; (2) solo presenta el valor medio, sin ninguna información sobre la variación, como la desviación estándar o los valores mínimos y máximos; (3) la representatividad de las variables morfométricas es baja, por ejemplo, solo 10 variables están representadas para $\geq 50\%$ de las especies muestreadas; (4) la representatividad de especies cubre el 55% de la riqueza actualmente reconocida del

grupo; (5) la representatividad de hembras es mucho menor que la de machos; (6) el origen heterogéneo de los datos no ha sido considerado por lo que podemos esperar sesgos y errores relacionados con los diferentes observadores (Yezerinac et al., 1992); (7) los especímenes de los que derivan las medidas son desconocidos, por lo que los datos no son replicables o repetibles; (8) al desconocer los ejemplares medidos, factores como el tipo o tiempo de preservación, que pueden afectar los datos morfométricos, no pueden ser considerados (Fruciano, 2016), (9) la disociación de medidas morfométricas de los ejemplares medidos impiden cualquier corrección asociada a cambios taxonómicos a nivel de especie, lo que es probable dado que se han descrito 2553 especies de anuros en el periodo 2001–2020 (Rivera-Correa et al., 2021).

Por estos motivos, pienso que es necesaria la creación de una base de datos que permita minimizar los sesgos y los problemas mencionados. Para ello, se pueden usar fotografías digitales estandarizadas de alta resolución de especímenes preservados en colecciones científicas de las cuales se pueden extraer medidas lineares usando softwares especializados como ImageJ (Schneider et al., 2012). Cada ejemplar puede ser identificado por su código único de colección y, junto a las variables morfométricas, puede figurar información relevante como el sexo, el estado ontogénico y el estatus tipológico (e.g., holotipo o paratipo).

En esta línea, vengo desarrollando junto a mi tutor una base de datos de estas características. Aunque sin duda este tipo de base de datos requiere de una fuerte inversión de tiempo y recursos iniciales, los resultados preliminares indican que a medio plazo (i.e., 5 años) puede tener una cobertura taxonómica equivalente a la de Huang et al. (2023) y ser mucho más completa.

Conclusiones

A pesar de existir un cuerpo teórico robusto y estudios empíricos que permiten predecir la existencia de asociaciones entre variables morfométricas con valor funcional como la locomoción, dieta y visión con el microhábitat en el cual un anuro pasa la mayor parte de su tiempo, mis resultados no muestran esta asociación. Sugiero que futuros estudios incluyan una mayor diversidad de variables ambientales—entre ellos,

latitud, elevación, dieta y patrones de actividad—así como variables intrínsecas relacionadas con directamente con la locomoción, el dimorfismo sexual o las estrategias reproductivas. Del mismo modo, destaco la necesidad de crear una base de datos morfométrica que sea repetible, replicable, que incluya variación intraespecífica y tamaño de muestra, y una asociación directa entre las medidas y los ejemplares de las que se extraen. El uso de fotografías digitales estandarizadas de alta resolución de especímenes depositados en colecciones científicas, combinadas con los códigos únicos de colección y softwares especializados en medidas lineares a partir de imágenes digitales permite este tipo de base de datos.

Agradecimientos

Mis mayores agradecimientos van para mi tutor, Santiago Castroviejo, de quién más he aprendido en mi corto recorrido en el grado, no sólo sobre herpetología, sino sobre la vida profesional e investigadora. También estoy en deuda con el resto de los compañeros y profesores del departamento que me han apoyado y que han hecho que me sienta en un ambiente de trabajo cómodo, lo que para mí ha sido una experiencia nueva, y gratificante. Por último, me gustaría poner en valor el gran trabajo del equipo de colecciones de la Estación Biológica de Doñana, sobre todo a Celsi Señaris, que me ha brindado su hospitalidad y conocimientos y ha hecho que mi corta estancia en el departamento de colecciones fuera más llevadera.

Bibliografía

- Amado, T. F., Bidau, C. J., y Olalla-Tárraga, M. Á. (2019). Geographic variation of body size in New World anurans: energy and water in a balance. *Ecography*, 42(3), 456-466.
- Ashton, K. G. (2002). Do amphibians follow Bergmann's rule?. *canadian Journal of Zoology*, 80(4), 708-716.
- Bock, W. J. (1994). Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences*, 19, 403-413.
- Buttimer, S. M., Stepanova, N., y Womack, M. C. (2020). Evolution of the unique anuran pelvic and hind limb skeleton in relation to microhabitat, locomotor mode, and jump performance. *Integrative and Comparative Biology*, 60(5), 1330-1345.

- Chan, K. O., y Grismer, L. L. (2021). A standardized and statistically defensible framework for quantitative morphological analyses in taxonomic studies. *Zootaxa*, 5023(2), 293-300.
- Chen, C., Jiang, Y., Jin, L., y Liao, W. B. (2021). No evidence for effects of ecological and behavioral factors on eye size evolution in Anurans. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 755818.
- Chevin, L. M., y Lande, R. (2015). Evolution of environmental cues for phenotypic plasticity. *Evolution*, 69(10), 2767-2775.
- Citadini, J. M., Brandt, R., Williams, C. R., y Gomes, F. R. (2018). Evolution of morphology and locomotor performance in anurans: relationships with microhabitat diversification. *Journal of Evolutionary Biology*, 31(3), 371-381.
- Coulthard, E., Norrey, J., Shortall, C., y Harris, W. E. (2019). Ecological traits predict population changes in moths. *Biological Conservation*, 233, 213-219.
- da Silva, J. M., Herrel, A., Measey, G. J., Vanhooydonck, B., y Tolley, K. A. (2014). Linking microhabitat structure, morphology and locomotor performance traits in a recent radiation of dwarf chameleons. *Functional Ecology*, 28(3), 702-713.
- de Toledo Moroti, M., Soares, P. T., Pedrozo, M., Provete, D. B., y Santana, D. J. (2021). The effects of morphology, phylogeny and prey availability on trophic resource partitioning in an anuran community. *Basic and Applied Ecology*, 50, 181-191.
- Dietl, J., Engels, W., y Sole, M. (2009). Diet and feeding behaviour of the leaf-litter frog *Ischnocnema henselii* (Anura: Brachycephalidae) in Araucaria rain forests on the Serra Geral of Rio Grande do Sul, Brazil. *Journal of Natural History*, 43(23-24), 1473-1483.
- Emerson, S. B. (1991). A biomechanical perspective on the use of forelimb length as a measure of sexual selection in frogs. *Journal of Evolutionary Biology*, 4(4), 671-678.
- Fabrezi, M., Goldberg, J., y Chuliver Pereyra, M. (2017). Morphological variation in anuran limbs: constraints and novelties. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 328(6), 546-574.
- Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1), 1-15.
- França, L., Facure, K., y Giaretta, A. (2004). Trophic and spatial niches of two large-sized species of *Leptodactylus* (Anura) in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 39(3), 243-248.
- Freckleton, R. P. (2009). The seven deadly sins of comparative analysis. *Journal of evolutionary biology*, 22(7), 1367-1375.
- Frost, Darrel R. 2023. *Amphibian Species of the World: An Online Reference*. Version 6.2. <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>.
- Fruciano, C. (2016). Measurement error in geometric morphometrics. *Development genes and evolution*, 226, 139-158.
- Gomes, F. R., Rezende, E. L., Grizante, M. B., y Navas, C. A. (2009). The evolution of jumping performance in anurans: morphological correlates and ecological implications. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(5), 1088-1097.

- Grafen, A. (1989). The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 326(1233), 119-157.
- Gray, L. A., O'Reilly, J. C., y Nishikawa, K. C. (1997). Evolution of forelimb movement patterns for prey manipulation in anurans. *Journal of Experimental Zoology*, 277(6), 417-424.
- Harvey, P. H., y Pagel, M. D. (1991). *The comparative method in evolutionary biology* (Vol. 239). Oxford: Oxford university press.
- Herrel, A., Meyers, J. J., y Vanhooydonck, B. (2002). Relations between microhabitat use and limb shape in phrynosomatid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77(1), 149-163.
- Huang, C. H., Zhong, M. J., Liao, W. B., y Kotrschal, A. (2019). Investigating the role of body size, ecology, and behavior in anuran eye size evolution. *Evolutionary Ecology*, 33, 585-598.
- Huang, N., Sun, X., Song, Y., Yuan, Z., y Zhou, W. (2023). Amphibian traits database: A global database on morphological traits of amphibians. *Global Ecology and Biogeography*, 32(5), 633-641.
- Hudson, C. M., Brown, G. P., y Shine, R. (2016). Athletic anurans: the impact of morphology, ecology and evolution on climbing ability in invasive cane toads. *Biological Journal of the Linnean Society*, 119(4), 992-999.
- IUCN. 2022. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2022-2. <https://www.iucnredlist.org>.
- Jetz, W., y Pyron, R. A. (2018). The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. *Nature ecology y evolution*, 2(5), 850-858.
- Jiang, Y., Chen, C., y Liao, W. (2022). Anuran interorbital distance variation: The role of ecological and behavioral factors. *Integrative Zoology*, 17(5), 777-786.
- Jones, K. E., y Goswami, A. (2010). Quantitative analysis of the influences of phylogeny and ecology on phocid and otariid pinniped (Mammalia; Carnivora) cranial morphology. *Journal of Zoology*, 280(3), 297-308.
- Kassie, A., Simegn, A. B., Bogale, B. A., Goutte, S., y Boissinot, S. (2023). Diversity, Distribution, and Habitat Association of Anuran Species from Keffa, Southwest Ethiopia. *Diversity*, 15(2), 300.
- Kavlak, A. T., Pastell, M., y Uimari, P. (2023). Disease detection in pigs based on feeding behaviour traits using machine learning. *Biosystems engineering*, 226, 132-143.
- Liao, W. B., Zeng, Y., y Yang, J. D. (2013). Sexual size dimorphism in anurans: roles of mating system and habitat types. *Frontiers in Zoology*, 10, 1-5.
- Lips, K. R., Reeve, J. D., y Witters, L. R. (2003). Ecological traits predicting amphibian population declines in Central America. *Conservation Biology*, 17(4), 1078-1088.
- Lourenço-de-Moraes, R., Campos, F. S., Ferreira, R. B., Beard, K. H., Solé, M., Llorente, G. A., & Bastos, R. P. (2020). Functional traits explain amphibian distribution in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 47(1), 275-287.

- MacColl, A. D. (2011). The ecological causes of evolution. *Trends in Ecology y Evolution*, 26(10), 514-522.
- Martins, E. P., y Hansen, T. F. (1997). Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *The American Naturalist*, 149(4), 646-667.
- Mason, L. R., Green, R. E., Howard, C., Stephens, P. A., Willis, S. G., Aunins, A., ... y Gregory, R. D. (2019). Population responses of bird populations to climate change on two continents vary with species' ecological traits but not with direction of change in climate suitability. *Climatic Change*, 157, 337-354.
- McCollum, S. A., & Leimberger, J. D. (1997). Predator-induced morphological changes in an amphibian: predation by dragonflies affects tadpole shape and color. *Oecologia*, 109, 615-621.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., y Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology y evolution*, 21(4), 178-185.
- Mi, Z. P. (2012). Sexual dimorphism in the forelimb muscles of the Asiatic toad *Bufo gargarizans*. *The Herpetological Journal*, 22(4), 219-224.
- Moen, D. S. (2019). What determines the distinct morphology of species with a particular ecology? The roles of many-to-one mapping and trade-offs in the evolution of frog ecomorphology and performance. *The American Naturalist*, 194(4), E81-E95.
- Moen, D. S., Irschick, D. J., y Wiens, J. J. (2013). Evolutionary conservatism and convergence both lead to striking similarity in ecology, morphology and performance across continents in frogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1773), 20132156.
- Monnet, J. M., y Cherry, M. I. (2002). Sexual size dimorphism in anurans. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1507), 2301-2307.
- Olalla-Tárraga, M. Á., y Rodríguez, M. Á. (2007). Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Global Ecology and Biogeography*, 16(5), 606-617.
- Oliver, T. H., Heard, M. S., Isaac, N. J., Roy, D. B., Procter, D., Eigenbrod, F., ... y Bullock, J. M. (2015). Biodiversity and resilience of ecosystem functions. *Trends in ecology y evolution*, 30(11), 673-684.
- Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., Fritz, S., Isaac, N., y Pearse, W. (2013). The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R. *R package version*, 5(2), 1-36.
- Petchey, O. L., y Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758.
- Purgue, A. P. (1997). Tympanic sound radiation in the bullfrog *Rana catesbeiana*. *Journal of Comparative Physiology A*, 181, 438-445.
- Rands, M. R., Adams, W. M., Bennun, L., Butchart, S. H., Clements, A., Coomes, D., ... y Vira, B. (2010). Biodiversity conservation: challenges beyond 2010. *science*, 329(5997), 1298-1303.

- Relyea, R. A. (2003). Predators come and predators go: the reversibility of predator-induced traits. *Ecology*, 84(7), 1840-1848.
- Rivera-Correa, M., Baldo, D., Candiotti, F. V., Orrico, V. G. D., Blackburn, D. C., Fisher, S. J. C., ... y Vences, M. (2021). Amphibians in Zootaxa: 20 years documenting the global diversity of frogs, salamanders, and caecilians. *ZOOTAXA (ONLINE)*.
- Schleuning, M., García, D., y Tobias, J. A. (2023). Animal functional traits: Towards a trait-based ecology for whole ecosystems. *Functional Ecology*, 37(1), 4-12.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., y Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods*, 9(7), 671-675.
- Shine, R. (1979). Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia*, 297-306.
- Symonds, M. R., y Blomberg, S. P. (2014). A primer on phylogenetic generalised least squares. *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology: concepts and practice*, 105-130.
- Thomas, K. N., Gower, D. J., Bell, R. C., Fujita, M. K., Schott, R. K., y Streicher, J. W. (2020). Eye size and investment in frogs and toads correlate with adult habitat, activity pattern and breeding ecology. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1935), 20201393.
- Thorpe, R. S. (1975). Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the ringed snake *Natrix natrix* (L.). *Biological Journal of the Linnean society*, 7(1), 27-43.
- Tulli, M. J., Cruz, F. B., Herrel, A., Vanhooydonck, B., y Abdala, V. (2009). The interplay between claw morphology and microhabitat use in neotropical iguanian lizards. *Zoology*, 112(5), 379-392.
- Vidal-García, M., Byrne, P. G., Roberts, J. D., y Keogh, J. S. (2014). The role of phylogeny and ecology in shaping morphology in 21 genera and 127 species of Australo-Papuan myobatrachid frogs. *Journal of evolutionary biology*, 27(1), 181-192.
- Vitt, L. J., y Caldwell, J. P. (2013). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic press.
- Womack, M. C., y Bell, R. C. (2020). Two-hundred million years of anuran body-size evolution in relation to geography, ecology and life history. *Journal of Evolutionary Biology*, 33(10), 1417-1432.
- Woolbright, L. L. (1983). Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibia. *The American Naturalist*, 121(1), 110-119.
- Yezerinac, S. M., Loughheed, S. C., y Handford, P. (1992). Measurement error and morphometric studies: statistical power and observer experience. *Systematic Biology*, 41(4), 471-482.