



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Las estrategias reproductoras de tres especies de
anuros y su interrelación en el bosque tropical
caducifolio de Chamela, Jalisco, México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A :

Rocío Vanessa Moreno Rodríguez



**DIRECTOR DE TESIS:
M. en C. Georgina Santos Barrera
2016**

Ciudad Universitaria, CDMX



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

Moreno
Rodríguez
Rocío Vanessa
5535102046
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
308182682

2. Datos del tutor

M. en C.
Georgina
Santos
Barrera

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Fausto
Méndez
De la Cruz

4. Datos del sinodal 2

Dr.
Víctor Hugo
Reynoso
Rosales

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Eduardo
Pineda
Arredondo

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Andrés García
Aguayo

7. Datos del trabajo escrito

Las estrategias reproductoras de tres especies de anuros y su interrelación en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco, México
87 p
2016

AGRADECIMIENTOS

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) por la beca proporcionada durante mi participación en el proyecto con clave IN204713.

A la M. en C. Georgina Santos Barrera y al Dr. Andrés García Aguayo, por aceptarme como alumna, por el apoyo, la confianza, el compromiso y las atenciones que me brindaron durante el proyecto y que han tenido hacia mi persona. Mil gracias.

A todo el personal de la Estación Biológica de Chamela, Jalisco por sus gratas atenciones, sus servicios y buenos tratos.

A los Doctores Fausto Méndez, Víctor Reynoso y Eduardo Pineda por aceptar el compromiso y brindar valiosas y enriquecedoras correcciones y sugerencias a mi trabajo.

Al casi Dr. Edgar Mason por las sugerencias y ofrecerme desinteresadamente apoyo personal y académico. Muchas gracias.

Al M. en C. Adán Rodríguez por tu amistad, tu apoyo incondicional durante y después del trabajo en campo. Por estar ahí en lo material y personal. Mil ocho mil gracias.

A mis compañeros de trabajo, por el apoyo que brindaron al proyecto y por hacer más amena mi estadía. Principalmente a Marce, Bibi, Marie y Gio,

A mis compañeras y amigas Margi, Violet, Gabs, Isa, por las experiencias, las risas, las traumas, por aferrarse a nuestra amistad aunque nunca podamos vernos.

A mis peludos (aunque nunca lo lean) porque han sido de los seres que más apoyo me han dado. Siempre acompañándome en mis desvelos, quejas y malestares. Llenando mi vida de amor e inocencia pura.

A la Facultad de Ciencias y a la UNAM por todo lo que me han brindado, por la formación, por haber influenciado tan positivamente en mi crecimiento personal y profesional.

DEDICATORIA

A mis padres, Rocío y José, por todo todo lo que me han brindado en la vida. Por el apoyo durante mi formación académica. Porque siempre me han apoyado en mis decisiones, por el apoyo moral y su amor incondicional, por creer en mí, por aceptarme como la hija rara que soy jaja, por escucharme, por valorarme, por ser los mejores amigos que tengo en la vida.

Esto es sólo una pequeña retribución a todo lo que han hecho por mí. Estoy tan agradecida con ustedes. Gracias por ayudarme a ser quien soy. Muchísimas gracias por sus enseñanzas. Los amo muchísimo.

A una persona que se ha sumado a mi vida y la ha dotado de tantas cosas positivas. Gracias mi Pepeanut por el apoyo, los ánimos, la valoración, la retroalimentación, el enriquecimiento hacia mi persona y tu cariño. ¡Te amuuu!.

“...estos coros que llenan el mundo y alteran la mente de los mirones de primavera, no tienen igual en el paisaje...Ahora se habla del silencio de las ranas, de la sorprendente pérdida de hábitat, de su disminución y la desaparición de especies a nivel global...Es un silenciamiento que ha tenido otras voces aparte del de las ranas, así como presencias sin voz, todos inevitablemente nos desvanecemos con la desaparición de los lugares en que ellas deberían vivir.” D. Carroll, 1999.

ÍNDICE

RESUMEN	9
ANTECEDENTES	13
Estrategias reproductoras en anuros neotropicales	13
Biología reproductora de anuros en ambientes marcadamente estacionales	16
Elección sobre los sitios de oviposición en anfibios	18
Reparto de recursos y coexistencia	19
Ecología reproductora de <i>Agalychnis dacnicolor</i> (Cope, 1864).....	22
Ecología reproductora de <i>Smilisca baudinii</i> (Duméril & Bibron, 1841)	23
Ecología reproductora de <i>Lithobates forreri</i> (Boulenger, 1883).....	25
JUSTIFICACIÓN	25
OBJETIVOS	26
Objetivo general	26
Objetivos particulares.....	27
HIPÓTESIS	27
Sitio de estudio.....	28
Microambiente de los sitios de oviposición	33
Abundancia relativa y éxito reproductor	38
RESULTADOS	40
Distribución e identificación de pozas y oviposiciones en los distintos senderos de la Estación de Biología de Chamela	40
Estrategias y actividad reproductora entre las especies <i>Agalychnis dacnicolor</i> , <i>Smilisca baudinii</i> y <i>Lithobates forreri</i>	42
Microambiente de los sitios de oviposición	50
DISCUSIÓN	61

Estrategias y actividad reproductora entre especies.....	62
Microambiente de los sitios de oviposición	65
Abundancia relativa y éxito reproductor	67
CONCLUSIONES.....	70
REFERENCIAS.....	71
ANEXOS	84
Anexo 1	84

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Conjunto de variables y sus estados. Medidos por cada puesta ...	37
Cuadro 2. Conjunto de variables influyentes en el censo de adultos.....	39
Cuadro 3. Modelos mínimos cuadrados obtenidos del modelo lineal generalizado, para los picos de actividad reproductora. $p = < 0.5$	43
Cuadro 4. Resumen del conjunto de valores obtenidos a partir del análisis Kruskal-Wallis.....	49
Cuadro 5. Porcentaje de varianza explicada por la matriz de datos ambientales en el CCA.....	51
Cuadro 6. Variables significativas en la ordenación de los ejes CCA1 y CCA2.....	52
Cuadro 7. Modelos lineales (LM) para la abundancia de puestas en <i>A. dacnicolor</i>	55
Cuadro 8. Modelos lineales (LM) para la abundancia de puestas en <i>S. baudinii</i>	56
Cuadro 9. Modelos lineales (LM) para la abundancia de puestas en <i>L. forreri</i>	56
Cuadro 10. Modelos lineales (LM) para la abundancia de adultos por sendero en <i>A. dacnicolor</i> , <i>S. baudinii</i> y <i>L. forreri</i>	60

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Técnicas de medición de la fecundidad y fertilidad en A) <i>Agalychnis dacnicolor</i> , B) <i>Smilisca baudinii</i> y C) <i>Lithobates forreri</i>	31
Figura 2. Mapa del área de muestreo dentro de la Reserva de la Biosfera de Chamela y los puntos de pozas registradas.....	41
Figura 3. Número total de puestas por especie, localizadas en los diferentes senderos de la EBCh.....	42
Figura 4. Picos de presencia de actividad reproductora, en forma de puestas, de cada especie a lo largo de las semanas de muestreo.....	43
Figura 5. Número de huevos por puesta de cada especie ($X^2 = 45.917$; $gl = 2$; $p = < 0.0001$).....	44
Figura 6. Número de larvas que eclosionan aproximadamente por puesta, en cada especie ($X^2 = 20.424$; $gl = 2$; $p = < 0.0001$).....	45
Figura 7. Porcentaje de fertilidad por especie $X^2 = 2.755$; $gl = 2$; $p = > 0.05$).....	46
Figura 8. Tiempo de desarrollo embrionario por especie ($X^2 = 45.375$; $gl = 2$; $p = < 0.0001$).....	46
Figura 9. Diámetro (mm) de los huevos de cada especie ($X^2 = 45.375$; $gl = 2$; $p = < 0.0001$).....	47
Figura 10. Fecundidad promedio entre especies.....	48
Figura 11. Sustratos utilizados para ovipositar entre especies ($X^2 = 143.656$; $gl = 10$; $p = < 0.0001$).....	50
Figura 12. Distribución de las oviposiciones entre especies, de acuerdo a la variación microambiental de las pozas.....	53
Figura 13. Variación de la abundancia relativa de adultos por semana, en contraste con la variación ambiental de la EBCh.....	58
Figura 14. Correlación entre el número de puestas y abundancia relativa de adultos por sendero y especie.....	59

RESUMEN

Las estrategias reproductoras de los anfibios son un conjunto de atributos morfológicos, fisiológicos y conductuales que permiten aumentar el éxito reproductor bajo condiciones ambientales particulares, o en respuesta a la presión ejercida por la disponibilidad de recursos, el riesgo de depredación y la competencia inter e intra-específica. En este estudio se buscó determinar y caracterizar las estrategias reproductoras y el éxito reproductor en tres especies de anuros con oviposición conspicua y diferencias filogenéticas, pero sintópicas del bosque tropical seco en la Estación de Biología de Chamela (EBCh), Jalisco. Esta zona, se caracteriza por tener un ambiente marcadamente estacional y los anfibios que la habitan son reproductivamente dependientes a la presencia de agua. A lo largo de cuatro meses, durante la temporada de lluvias, se ubicaron las puestas de *Agalychnis dacnicolor*, *Smilisca baudinii* y *Lithobates forreri* y se censaron sus poblaciones sobre los cinco principales senderos de la EBCh. Las estrategias reproductoras se estudiaron midiendo la fecundidad y fertilidad y se caracterizó el microambiente de los sitios elegidos para ovipositar, considerando 14 variables bióticas y abióticas de las pozas. El éxito reproductor se reflejó en la abundancia relativa de adultos de cada especie.

Debido a las diferencias cuantitativas en la fecundidad y fertilidad por el tamaño de las puestas, el diámetro de los huevos, el tiempo de desarrollo, el número de eclosiones y a las diferencias cualitativas por el uso de sustratos para ovipositar, los sitios de oviposición y los picos de actividad reproductora, se concluye que existen estrategias reproductoras particulares para cada especie y reparto de

recursos temporales y espaciales que han permitido la coexistencia entre especies.

El éxito reproductor influenciado por las estrategias reproductoras de cada especie y los factores ambientales de la zona, se vio especialmente favorecido en *A. dacnicolor* y *S. baudinii*, de acuerdo a la abundancia relativa de adultos registrada (Ad = 453 individuos registrados, Sb = 297 indivs., Lb = 62 indivs.).

Palabras clave: estrategias reproductoras, éxito reproductor, coexistencia interespecífica, ambiente estacional, *Agalychnis dacnicolor*, *Smilisca baudinii*, *Lithobates forreri*.

INTRODUCCIÓN

Un atributo para la supervivencia de cualquier población o especie se encuentra en su eficacia biológica. Esta se define como el promedio de descendientes (contribución genética) que tiene un organismo en la próxima generación. La eficacia biológica dependerá de su capacidad para sobrevivir y reproducirse exitosamente (Beaty, 2012; Duellman & Trueb, 1994), permitiendo que se fijen ciertas variantes genéticas en las poblaciones a través del tiempo.

En la naturaleza son muchos los factores que contribuyen simultáneamente al éxito reproductor de un organismo y las estrategias reproductoras son tan importantes como las adaptaciones al medio ambiente (Heying, 2001). Las estrategias reproductoras son el conjunto de atributos morfológicos, fisiológicos y conductuales que actúan en conjunto para aumentar el éxito reproductor bajo condiciones ambientales particulares, o en respuesta a la presión ejercida por la disponibilidad de recursos, el riesgo de depredación y la competencia inter e intra-específica (de Almeida *et al.*, 2000; Duellman & Trueb, 1994; Guayara & Bernal, 2012). Algunas especies de anuros tropicales, reproductivamente dependientes de las precipitaciones, se enfrentan a una alta competencia temporal y espacial por sitios de oviposición, zonas de llamado y/o alimento para las larvas (Crump, 1974; Gottsberger & Gruber, 2004).

Los anuros son un grupo que exhibe gran diversidad de estrategias reproductoras (Barboza, 2014). Estas incluyen los modos de reproducción, determinados por el sitio de oviposición, el tipo y duración del desarrollo, las características de la nidada, la etapa y tamaño de las crías, la presencia y el tipo

de cuidado paterno (Crump, 1974; Crump, 2015; Duellman & Trueb, 1994; Warburg, 1997; Guayara & Bernal, 2012). Podría esperarse que exista un compromiso (*trade-off*) entre la existencia de un ambiente favorable para la sincronización de la reproducción y las estrategias reproductoras para poder evadir la competencia (Gottsberger & Gruber, 2004). Dichas estrategias pueden registrarse por medio de parámetros como la fecundidad, definida como el número de huevos puestos por una hembra, el tamaño de su nidada y/o el número de nidos que pone en una temporada y la fertilidad, definida como la viabilidad de los embriones después de la fusión del huevo y el esperma (Guayara & Bernal, 2012). El monitoreo y conteo de puestas/nidos (fecundidad) permite estimar el esfuerzo reproductor y provee un índice relativo del tamaño de la población en los anuros (Paton & Harris, 2010). El número/tamaño de descendientes (fertilidad) son rasgos fenotípicos cuantificables que reflejan el éxito reproductor, la eficacia biológica y la variación de sus respuestas adaptativas a las condiciones locales de sus poblaciones (Resetarits, 1996, Wells, 2007).

El estudio y conocimiento de los elementos reproductores, el hábitat que ocupan y las interacciones biológicas entre los anfibios es información indispensable para comprender los procesos que influyen en su supervivencia, su éxito reproductor, su diversidad, sus patrones de distribución y la estructuración de sus comunidades (Lawler & Morin, 1993; Martínez-Solano, 2003; Bosch & Serrano *et al.*, 2005; Ortega-Andrade *et al.*, 2011; Crump, 2015). Este tipo de estudios, en comunidades de anfibios, se ha realizado principalmente en Sudamérica con climas templados y/o tropicales sin estacionalidad marcada. Basados en la dieta y/o cantos de los anuros durante la época reproductora o el

uso espacio-temporal de los renacuajos (Gorman & Haas, 2011; Barrios & Melgoza, 2005; López *et al.*, 2005; Menin *et al.*, 2005; Prado & Pombal, 2005).

ANTECEDENTES

Estrategias reproductoras en anuros neotropicales

Existen diversos modos reproductores en los anuros, se reconocen 39 (Haddad & Prado, 2005). El más común es en el que se encuentran los huevos y las larvas exotróficas en cuerpos de agua léntico. Es considerado como el modo más ancestral y general de reproducción en anuros y está representado en la literatura como el modo 1 (Duellman & Trueb, 1994; Haddad & Prado, 2005; Wells, 2010). Sin embargo, muchas especies depositan sus huevos fuera del agua, aunque tengan después una etapa larval acuática, como los modos 10-15, 17- 22, 24-26, 28-33 descritos en (Haddad & Prado, 2005). Otras especies incluso han eliminado el estadio larval acuático y presentan un desarrollo directo de huevo a juvenil como en los modos 16, 23, 27. Mientras que en otras pocas no hay oviposición y se presenta un desarrollo de tipo ovovivíparo (modo 38) o vivíparo (modo 39), en donde los huevos se retienen en los oviductos (Crump, 1974; Haddad & Prado, 2005; Stuart *et al.*, 2008; Warburg, 1997).

Los aspectos fundamentales que están involucrados en una estrategia reproductora son, la fecundidad, la fertilidad, diámetro de los huevos, frecuencia de oviposición, tamaño de la hembra, tipo y duración del desarrollo embrionario (incluyendo el tiempo de etapa larval), edad reproductora, esfuerzo reproductor (incluyendo el cuidado parental) y las restricciones ambientales. Cuando éstos son

comparados entre especies nos permite aumentar nuestra comprensión sobre las estrategias reproductoras y su importancia evolutiva y ecológica (Crump, 1974; Duellman & Trueb, 1994). Por ejemplo, de acuerdo a las diferencias encontradas entre la fecundidad y fertilidad de una comunidad de anuros en Brasil, se concluyó que sus estrategias reproductoras podían ser reflejo de la presión selectiva que el ambiente ejerció sobre sus patrones de reproducción (Guayara & Bernal, 2012).

Los primeros estadios en el desarrollo de un anfibio suelen ser los más vulnerables a la depredación, pero algunas especies han desarrollado medios para disminuir ésta probabilidad. Algunas especies de ranas arborícolas de la familia Hylidae, que depositan un gran número de huevos en el agua, tienen como estrategia terminar la metamorfosis rápidamente. Las que ovipositan fuera del agua, usualmente colocan menor cantidad de huevos, como algunas especies de la familia Phyllomedusidae y tienen la opción de depositarlos en sitios aislados como rocas, cavidades o a grandes alturas y presentar un mayor retardo en la eclosión de las larvas. El que una larva eclosiona más desarrollada permite pasar poco tiempo en el medio acuático para terminar la metamorfosis, reduciendo el riesgo de depredación, la competencia con especies que se reproducen antes, la competencia por sitios de oviposición y/o evita otras inclemencias del medio acuático. El incremento del tamaño del huevo y el desarrollo avanzado de la larva compensan la reducción en el tamaño de la nidada (Crump, 1974; Duellman & Trueb, 1994; Gottsberger & Gruber, 2004; Stuart, *et al.*, 2008). La oviposición arborícola también pudo haber surgido como una adaptación a las fluctuaciones de un ambiente acuático incierto durante el período de desarrollo embrionario (Crump, 1974).

Es bien sabido que los niveles de fecundidad son altamente variables entre anfibios, estando mayormente asociados al modo reproductor y al tamaño corporal de la hembra. Dado un modo reproductor determinado, existe una correlación positiva entre el tamaño de la nidada y el tamaño del huevo con el tamaño corporal de la hembra. Independientemente del modo reproductor existe una correlación negativa entre el tamaño del nido con el tamaño del huevo y una correlación positiva entre el tamaño del huevo con el tamaño de las crías (de Almeida, et *al.*, 2000; Duellman & Trueb, 1994; Guayara & Bernal, 2012).

Teóricamente, especies del mismo tamaño tienen el mismo modo reproductor, y si habitan en la misma región climática deberían destinar aproximadamente la misma cantidad de energía a la reproducción (Duellman & Trueb, 1994). Sin embargo, algunas especies producen pocos huevos de gran tamaño con mayor contenido energético (yema) y otras invierten su energía en una gran cantidad de huevos, pero de menor tamaño (Crump, 1974; Duellman & Trueb, 1994; Guayara & Bernal, 2012). Aquellas especies que depositan los huevos directamente en el agua, usualmente presentan una estrategia de tipo r con pocas puestas de muchos huevos, madurez rápida y se reproducen en ambientes inestables, temporales y dependientes de la presencia de fuertes lluvias. Por el contrario, aquellas especies que ovipositan en zonas terrestres o arbóreas tienden a presentar una estrategia de tipo k con múltiples puestas de pocos huevos de gran tamaño, madurez tardía y a ser más independientes del agua, prefiriendo ambientes más estables o permanentes y ovipositando durante eventos de poca lluvia, cuando el cuerpo de agua es de tipo léntico y mantiene un bajo nivel de agua (Crump, 1974; Duellman & Trueb, 1994).

Biología reproductora de anuros en ambientes marcadamente estacionales

Los bosques tropicales secos están definidos por su estacionalidad, fisonomía y afinidad climática (García-Oliva, *et al.*, 2002). Son unos de los ecosistemas más ricos en diversidad biológica en México y el 79% de los anfibios de México son endémicos a estos ambientes (Ceballos & García, 1995). Los bosques tropicales secos de México son el más grande remanente de bosques secos al norte del Ecuador; sin embargo, en México están considerados como un ambiente en peligro de desaparecer debido a que presentan la tasa de deforestación más acelerada a causa de los cultivos, la ganadería y la masiva expansión de pasto africano (Macías-Rodríguez *et al.*, 2014; Ceballos & García, 1995; Ford & Finch, 1996). La pérdida de hábitat es el elemento que más impacto negativo se tiene sobre los anfibios (Stuart *et al.*, 2008).

Los bosques tropicales secos de México se encuentran dentro de los hábitats más estacionales en el mundo, con una temporada seca muy pronunciada (Ford & Scott, 2006). Son considerados hábitats con bioclima tropical xérico, ya que se desarrollan en áreas donde la precipitación anual está restringida a cierto período corto y cálido del año y están principalmente representados por el bosque tropical caducifolio (Macías-Rodríguez *et al.*, 2014; Warburg, 1997).

La dinámica de la reproducción de las diferentes especies de anfibios depende de aspectos bióticos y abióticos (Reques, 2005) y la fenología reproductora es considerada como uno de los factores determinantes en la supervivencia de los anfibios (Serrano *et al.*, 2005). La fluctuación de la precipitación es un elemento potencialmente influyente en la dinámica, estructura

y función de plantas y animales (de Almeida, *et al.*, 2000; Lin & Kam, 2008; Prado *et al.*, 2005), al ser irregular la precipitación durante la temporada reproductora en los ambientes secos, la resistencia a la desecación llega a ser un factor preponderante en el éxito reproductor de las especies (Vieria, *et al.*, 2009).

En estos ambientes se producen dos tipos de ambientes acuáticos, cuerpos de agua permanentes y cuerpos de agua temporales, teniendo condiciones limnológicas (minerales, iones, pH, materia orgánica, oxígeno, etc.) variadas, por lo que la fauna y su desarrollo en estos cuerpos de agua, también varía. Aunque el huevo de un anfibio en una poza permanente probablemente se encuentra expuesto a condiciones más estables (Warburg, 1997), la relación entre el hidroperíodo y el éxito reproductor de los anfibios llega a presentar una distribución normal, metafóricamente. Aunque es necesaria la presencia de agua en las pozas para que se lleve a cabo la metamorfosis con éxito, la distribución normal se observa porque, tanto en las pozas con menor hidroperíodo o con poca disponibilidad de agua, como en aquellas con mayor hidroperíodo pero depredadores establecidos, se corre el riesgo de tener poco éxito reproductor (Resetarits, 1996; Torres-Orozco *et al.*, 2002).

Mientras que en ambientes húmedos los anfibios llegan a presentar una actividad reproductora continua, en regiones con estacionalidad marcada se presenta un pico de actividad reproductora durante el año. La mayoría de las especies que habitan zonas con estacionalidad marcada muestran una fenología reproductora característica para sacar ventaja de las variaciones estacionales extremas (Ceballos & García, 1995; Gottsberger & Gruber, 2004). Las especies

cambian su período de reproducción o incluso desarrollan adaptaciones especiales que les permiten reproducirse en condiciones xéricas (Ford & Finch, 1996). Por ejemplo, en ambientes secos o muy estacionales con cuerpos de agua temporales algunas de las estrategias incluyen la reproducción a corto plazo, indefinida y/o estacional colocando gran cantidad de huevos, con rápida eclosión de las larvas, rápido desarrollo larval y/o larvas tolerantes a altas temperaturas (Griffiths, 2007; Resetarits, 1996; Sanabria *et al.*, 2007; Warburg, 1997).

Elección sobre los sitios de oviposición en anfibios

Dentro de los estudios sobre la evolución de las historias de vida, la elección de un sitio de oviposición y el entendimiento de las características ambientales que lo conforman son un parámetro importante y crítico para el entendimiento de la supervivencia de la descendencia y éxito reproductor de las especies, especialmente en aquellas que no presentan cuidado paterno (Dillon & Fiaño, 2000; Doody, *et al.*, 2009; Resetarits, 1996; Rudolf & Rödel, 2005). Los anfibios pueden depositar sus huevos en una amplia gama de hábitats acuáticos, dada la heterogeneidad físico-química de los mismos; sin embargo, no cualquier medio acuático es adecuado para ello, lo que sugiere que existe un nivel de discriminación en los sitios de oviposición y estrategias para su explotación de manera más o menos oportunista (Resetarits, 1996; Gouveia & Faria, 2015). Dado el constante riesgo de desecación, depredación, canibalismo y competencia para los huevos y larvas de anuros, la elección del sitio de oviposición debe ser crítico para el éxito reproductor (Heyer, *et.al.*, 1975; Resetarits, 1996). Se ha visto en anuros tropicales que la elección de los sitios de oviposición por parte de las

hembras se correlaciona con un aumento en el éxito reproductor de los padres (Heying, 2001; Resetarits, 1996). También se ha visto que factores como la temperatura, profundidad del agua, humedad, composición química del agua, estructura vegetal y composición biológica de depredadores y competidores, influyen en la elección del sitio de oviposición. Estos elementos son igualmente importantes para la supervivencia y desarrollo de la descendencia e inciden en el éxito reproductor de las especies (Campos, 2011; Dillon & Fiaño, 2000; Halloy & Fiaño, 2002; Heying, 2001; Sanabria *et al.*, 2007; Lin & Kam, 2008; Refsnider & Janzen, 2010; Haramura, 2011). Sin embargo, la importancia de las características de la charca, así como la respuesta y secuencia fenológica en la época de reproducción, parece variar entre especies (García *et al.*, datos no publicados; Lawler & Moderin, 1993; Ponssa, 2004; Vasconcelos, *et al.*, 2009).

Reparto de recursos y coexistencia

Los patrones de repartición de recursos son resultado de tres categorías causales: depredación, restricciones fisiológicas y competencia, las cuales pueden operar independiente o interactivamente (Toft, 1985). La competencia interespecífica es considerada un importante factor en la repartición de recursos. La repartición de recursos es un aspecto importante en la determinación de la estructura en muchas comunidades (Duellman & Trueb, 1994; Gorman & Haas, 2011; Lajmanovich, 2000; Rudolf & Rödel, 2005) o en la estructura de un ensamble; considerando un ensamble como un subgrupo o subconjunto de especies en una comunidad que

habitan en un tiempo y lugar determinado, pues puede provocar una división en la interacción espacio-temporal (Oliver, 2006; Pough *et al.*, 2001).

Los problemas de coexistencia ecológica entre especies similares en comunidades ecológicas se pueden plasmar por medio de estudios de repartición de recursos, ya que el grado de solapamiento en el uso de los recursos entre ellas es variable (Menin, *et al.*, 2005; Torres-Orozco *et al.*, 2002; Warburg, 1997).

El uso espacio-temporal del hábitat en anuros está relacionado, entre otras cosas, con las funciones de reproducción y desarrollo, por lo que su estudio es indispensable para la comprensión de los factores que condicionan la supervivencia de las especies de una comunidad (Ponssa, 2004). El reparto de recursos definido como el uso diferencial del ambiente físico y/o biótico, es una propiedad fundamental de la complejidad de las comunidades ecológicas; por lo tanto, una interacción dinámica ocurre entre las dimensiones espaciales que involucra la interacción de los individuos con el medio ambiente y otros organismos y las dimensiones temporales que considera la fenología de la reproducción entre especies (Duellman & Trueb, 1994; Torres-Orozco *et al.*, 2002).

El amplio solapamiento puede ser consecuencia de las relaciones taxonómicas de las especies, debido a que descienden de un antepasado en común, comparten rasgos conductuales, fisiológicos y morfológicos (Menin, *et al.*, 2005). Pero algunos estudios demuestran que entre dos especies filogenética y ecológicamente solapadas, puede haber una partición en el uso del hábitat espacio-temporal y una diferencia en abundancia de cada especie, que puede permitir su coexistencia (Crump, 1974; Menin, *et al.*, 2005; Ponssa, 2004). Muchas

especies de anuros migran a pozas temporales para reproducirse, durante el tiempo en que se encuentran en las pozas también existe potencial para que haya interacciones interespecíficas (Duellman & Trueb, 1994).

Por ejemplo, en algunas especies de anuros arborícolas se sabe que muestran especialización en la elección del hábitat para ovipositar, mientras que otras son generalistas. Se puede hablar de que las interacciones bióticas con otras especies, pueden evitar que una especie se reproduzca en un sitio, incluso cuando las condiciones físicas son apropiadas (Crump, 1974; Ponssa, 2004). En la actualidad se ha encontrado una partición temporal durante la temporada de lluvias entre diferentes grupos de anuros, de acuerdo con su modo de reproducción (Gottsberger & Gruber, 2004). Aunque se duda en que este tipo de mecanismo resultará por reducir la competencia interespecífica, ya que las diferencias en la fenología (tolerancias de temperatura, respuesta a la precipitación, etc.) de la época de reproducción pueden ser simplemente el reflejo de respuestas individuales a cambios estacionales del ambiente (Duellman & Trueb, 1994; Lajmanovich, 2000; Ponssa, 2004).

Dentro de los ensambles reproductores, en los anuros con reproducción sincrónica y asincrónica, se ha sugerido que el principal factor para determinar la distribución espacial entre especies ha sido la vocalización o canto nupcial, seguido de los sitios de llamado y los sitios de oviposición. La presencia/ausencia de otras especies no afecta el tiempo, intensidad o duración de la actividad reproductora. Pero la coexistencia entre varias especies se puede deber a la ausencia de competencia, regulada por: 1) abundancia de recursos, 2) estructura heterogénea del ambiente, 3) homogeneidad climática del ambiente y 4) diferencia

espacio-temporal del uso de recursos. Además las poblaciones son controladas por fluctuaciones ambientales y depredación. (Duellman & Trueb, 1994)

En cuanto al posible uso diferencial de recursos, se han encontrado diferencias entre *Agalychnis dacnicolor* y *Smilisca baudinii* en la selección de sitios de reproducción, llamado y descanso en el Bosque Tropical Caducifolio (BTC) de Chamela, Jalisco (Dixon & Hayer, 1968; Esparza-Orozco, 2014). En una comunidad de anuros en Morelos se ha visto que entre *Agalychnis dacnicolor* y *Smilisca baudinii* existe una dieta compartida (Barrios & Melgoza, 2005). Para *L. forreri* se desconocen aspectos de su reproducción y aunque la dieta se ve variada de acuerdo al hábitat y temporalidad que se ocupe, se ha registrado en otras especies de *Lithobates* una dieta generalista basada principalmente en artrópodos (insectos) (Leivas *et al.*, 2012; Mendoza-Estrada *et al.*, 2008; Ortiz-Serrato *et al.*, 2013; Silva *et al.*, 2009).

También se han encontrado variaciones espacio-temporales en la abundancia de renacuajos y adultos de la comunidad de anuros del BTC de Chamela, Jalisco. Estas variaciones no pudieron ser explicadas por los parámetros físico-químicos del agua, pero temporalmente la abundancia entre adultos se encontró relacionada a los cambios de microhábitat asociados a la formación de arroyos y al patrón de precipitación (Ahuitzin-Flores, 2015).

Ecología reproductora de *Agalychnis dacnicolor* (Cope, 1864)

Agalychnis dacnicolor es un anuro hílido neotropical que mide hasta 100 mm de longitud hocico-cloaca (LHC). Tiene hábitos arborícolas y habita en vegetación de

tipo matorral espinoso en las tierras bajas xéricas caracterizadas por las prolongadas épocas de secas, a lo largo de la costa suroeste de México y en un intervalo altitudinal de 0 hasta 1000 msnm (Duellman, 1970; Frost, 2016; García & Ceballos, 1994; Lemos-Espinal, 2006). Reproductivamente es más dependiente a la humedad y temperatura ambiental (Bagnara & Rastogi, 1992). En la temporada de lluvias los machos llaman desde hierbas, arbustos y árboles alrededor de pozas temporales. Cuando perciben las condiciones apropiadas, la hembra selecciona un sitio de oviposición sobre hojas por encima del agua sostenidas con ayuda de una capa gelatinosa (Lemos-Espinal, 2006; Pyburn, 1970; Paton & Harris, 2010). Se ha observado que en ocasiones oviposita en el suelo a unos centímetros de la charca (Duellman, 1970). Coloca un aproximado de 450-500 huevos. Incluso se ha visto la presencia de dos masas de huevos compuestos, aparentemente formados por la deposición de huevos de 3 a 5 hembras, donde después de 4-5 días los huevos eclosionan y las larvas caen dentro del estanque de poca profundidad para completar la metamorfosis después de seis semanas aproximadamente (Bagnara & Rastogi, 1992; Duellman, 1970; Lemos-Espinal, 2006).

Ecología reproductora de *Smilisca baudinii* (Duméril & Bibron, 1841)

Es un hílido neotropical habitante de ambientes xéricos, subhúmedos y húmedos con una marcada estación seca distribuyéndose por sobre los 1000 msnm desde el sur de Estados Unidos hasta el sur de Costa Rica (desde la vertiente del Atlántico, a las del Pacífico) incluyendo la Península de Yucatán (Santos-Barrera,

et al., 2010). Los machos alcanzan los 46 mm (LHC) mientras que las hembras pueden medir hasta 90 mm (LHC). No tolera bajas temperaturas y se sabe que en varias partes de México se reproduce entre los meses de junio-octubre. Los machos llegan a realizar los llamados desde el suelo, ramas, árboles o en aguas poco profundas de pozas temporales, en donde ovipositan, aunque también pueden ovipositar en prados con hierba húmeda. Aunque, curiosamente gran cantidad de machos se les encuentra llamando desde pozas separadas de aquellas en donde se encuentren otras especies de anuros cantando (Dixon & Hayer, 1968; Duellman, 1970). El amplexo se lleva a cabo mientras la pareja se mantiene flotando: el macho con las piernas estiradas y la hembra en una posición inclinada. Los huevos son depositados durante periodos de expulsiones rápidas, que pueden durar 10 segundos aproximadamente. Los huevos tienen un diámetro de 1.5 mm y sus racimos se van extendiendo rápidamente, para formar una película de huevos individuales uniformemente espaciados sobre la superficie del agua. Aunque se desconoce el número total de huevos depositados por cada hembra, en un tamaño de muestra muy pequeña se ha reportado un total de entre 2,620 - 3,320 huevos (Duellman, 1970; Dodd, 2013; Lemos-Espinal, 2006; Webb, 1971).

Se ha encontrado, una densidad mayor a 10,000 larvas de esta especie en una sola poza, así que, considerando que la densidad de renacuajos se correlaciona con la densidad de adultos reproductores y el tamaño de la nidada (Torres-Orozco *et al.*, 2002) se podría esperar una nidada representada por muchos miles de huevos. Las larvas de esta especie eclosionan pasadas las 24 horas de la oviposición. La mortalidad de muchos huevos y larvas se produce por

la desecación del hábitat y el hidroperíodo del estanque. Otro factor de mortalidad son los depredadores; como escarabajos de la familia Dytiscidae (Webb, 1971; Pardiño en prep.; obs. pers.).

Ecología reproductora de *Lithobates forreri* (Boulenger, 1883)

Son ranas medianas (LHC machos = 65 - 90 mm; LHC hembras = 85 - 114 mm) se encuentran a lo largo de la Costa del Pacífico de México, desde el suroeste de Sonora hasta al noroeste de Costa Rica, a elevaciones de 0-1,300 msnm. Habita en bosques tropicales secos, de tierras bajas e incluso en zonas con condiciones antropogénicas (García & Ceballos, 1994; Santos-Barrera, *et al*, 2008; Savage 2002).

Poco se conoce de esta especie ribereña. Requieren pozas permanentes o lagunas para su reproducción (Santos-Barrera, *et al*, 2008), aunque en otras zonas se ha registrado preferencia por pozas temporales, depositando sus huevos en restos de vegetación sumergida (Savage, 2002). En otras especies de *Lithobates* se han registrado puestas con hasta 6,000 huevos que eclosionan en semanas (Gilbert *et al.*, 1994).

JUSTIFICACIÓN

El estudio y conocimiento de las interacciones biológicas entre los anfibios y el hábitat que comparten sus poblaciones, son indispensables para comprender los procesos que influyen en la supervivencia de las poblaciones y en la estructuración de las comunidades (Lawler & Morin, 1993; Ortega-Andrade *et al.*, 2011; Crump, 2015). El conocimiento de la actividad reproductora y el desarrollo

larvario de los anfibios, son elementos básicos para el desarrollo de adecuadas estrategias de gestión, conservación de hábitats y conocimiento de la dinámica de sus poblaciones (Bosch & Martínez-Solano, 2003; Serrano *et al.*, 2005).

El monitoreo de la fecundidad y la fertilidad, permite estimar el esfuerzo reproductor y el tamaño de la población en los anuros (Paton & Harris, 2010), estos son rasgos fenotípicos cuantificables que reflejan el éxito reproductor, la eficacia biológica y la variación de sus respuestas adaptativas a las condiciones locales de sus poblaciones (Resetarits, 1996, Wells, 2007). La elección del grupo de estudio se basó en lo conspicuo de sus puestas en campo, su similitud ecológica y su diferencia filogenética (Hylidae/Ranidae) (Gordon, 2000; Guayara & Bernal, 2012).

OBJETIVOS

Objetivo general

Caracterizar y comparar las estrategias reproductoras de *Agalychnis dacnicolor*, *Smilisca baudinii* y *Lithobates forreri*, aunado al tipo de microambiente elegido para ovipositar. Determinando el éxito de dichas estrategias, sobre sus poblaciones, a través de la abundancia relativa de adultos por especie, en el BTC de la EBCh.

Objetivos particulares

- Comparar las estrategias reproductoras de *Agalychnis dacnicolor*, *Smilisca baudinii* y *Lithobates forreri*, con base en los picos de actividad reproductora, número de puestas, número y diámetro de huevos, tiempo de desarrollo, número de larvas eclosionadas y sitio de oviposición, en el bosque tropical caducifolio de la Estación Biológica de Chamela (EBCh).
- Caracterizar y comparar el microambiente de los sitios de oviposición de las especies de acuerdo a los elementos físico-químicos de la poza (área, profundidad, tipo de cuerpo de agua, hidropérido), calidad del agua (pH, temperatura, oxígeno disuelto, salinidad, total de sólidos disueltos), cobertura vegetal (Incidencia lumínica, densidad forestal, estructura vegetal) y composición biológica (incidencia de otros renacuajos y posibles depredadores).
- Comparar el éxito reproductor entre especies, determinado por la abundancia relativa de adultos y obtenido del censo poblacional de la comunidad de anuros en el bosque tropical caducifolio de la EBCh.

HIPÓTESIS

Las diferentes necesidades biológicas y la competencia entre especies, provoca que cada especie apueste a diferentes estrategias reproductoras durante la época reproductora, para optimizar su éxito reproductor (Guayara & Bernal, 2012; Ponssa, 2004). Se espera encontrar diferencias significativas en las estrategias reproductoras de cada especie y un uso diferencial de los recursos espacio-

temporales de los sitios de oviposición. Mostrando una estabilidad poblacional en cada especie, como reflejo del éxito reproductor y coexistencia lograda por el desarrollo de dichas estrategias.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

La Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala se ubica en el municipio de La Huerta en la costa de Jalisco, entre el margen norte del Río Cuixmala y el extremo sur del arroyo Chamela. Cuenta con una superficie aproximada de 13,142 ha. Presenta un clima cálido subhúmedo. Su altitud va de los 0 a los 500 msnm y está caracterizada por una marcada estacionalidad, donde la temporada de lluvias comprende los meses de julio a octubre y la temporada de secas de noviembre a junio. La temperatura media anual es de 24.9° C, la precipitación promedio anual de 748 mm y la humedad relativa de la atmósfera se mantiene arriba de 65% durante el año (Ford & Scott, 2006; García-Oliva *et al.*, 2002). Existen 10 tipos de vegetación, siendo la más sobresaliente la Selva Baja Caducifolia caracterizada por una alta densidad de plantas en el sotobosque y dosel, con suelos arenosos y someros, de poca capacidad para retener humedad y donde la producción de hojas se concentra al inicio de la época de lluvias en junio y julio cuando hay disponibilidad de agua (Ceballos & García, 1995; Ceballos *et al.* 1999; García & Cabrera, 2008; García & Ceballos, 1994). La reserva es uno de los más extensos espacios para la conservación de los bosques secos del país. Es un sitio exitoso para la protección de flora y fauna endémica y no endémica y en donde habitan 66

especies de reptiles y 19 de anfibios (García & Ceballos, 1994; Ramírez-Bautista, 1994).

Estrategias y actividad reproductora entre especies

Se marcaron secciones cada 40-50 m a lo largo de los principales senderos con formación de pozas, dentro de la reserva de Chamela. Debido a complicaciones orográficas, un par de senderos se mantuvieron con trayectos más cortos. Los trayectos están definidos como 1) Búho de 500 m, 2) Chachalacas de 800 m, 3) Zarco de 1000 m, 4) Colorado de 1000 m y 5) Hornitos de 1000 m. Cada sección fue marcada con una bandera y referenciada geográficamente con un GPSMAP 62sc.

A lo largo de cuatro meses (23 junio al 17 de octubre del 2014), se realizaron recorridos matutinos sobre los trayectos, ubicando visualmente las puestas de las especies estudiadas. Las especies fueron identificadas de acuerdo a las características descritas en la literatura y se determinó la especie a la que correspondía cada puesta (Bagnara & Rastogi, 1992; Duellman, 1970; Lemos-Espinal, 2006; Webb, 1971, 2001). Se confirmó la identidad a través de la identificación de sus renacuajos por medio de claves taxonómicas (Altig, 1987; Savage, 2002).

Agalychnis dacnicolor

Se tomaron medidas del ancho, largo y profundidad de sus puestas colocadas en racimo fuera del agua utilizando un Vernier digital de 0.1 cm de precisión. Se contabilizó el número de huevos por cm², con el objetivo de estimar

el número total de huevos. Para el conteo de renacuajos, se colocaron recipientes bajo las puestas de manera que los renacuajos eclosionados pudieran ser recolectados (Fig. 1A). Cada recipiente contenía un volumen considerable de agua que provenía de la poza más próxima junto con un poco de hojarasca. Se contabilizó el número total de renacuajos por puesta. Tal como se ha realizado con otras especies de anuros (Molina, 2002; Guayara & Bernal, 2012).

Smilisca baudinii

Dado que esta especie deposita las puestas sobre la superficie del agua, se estimó el total de huevos por poza midiendo el largo y ancho de la puesta y contabilizando el número de huevos con un cuadrante de PVC. Dicho cuadrante se subdividió en nueve cuadros marcados con hilo cáñamo, cada cuadro media 16 x 16 cm. Para contabilizar la puesta se sobrepuso el cuadrante en la puesta y se contó el número de huevos de tres cuadros tomados al azar, extrapolarlo el promedio al área total ocupada en la poza (Fig. 1B). El conteo se realizó de forma visual con ayuda de un cuenta bultos manual. Posteriormente se aislaron de dos a tres muestras de huevos en recipientes con agua proveniente de la misma poza. Los recipientes se colocaron cerca de la poza intentando mantener las condiciones naturales a las que se exponen los huevos (Fig. 1B). De cada muestra se contabilizó el total de huevos y el total de renacuajos eclosionados, para obtener un promedio de fertilidad.

Lithobates forreri

Para estudiar sus puestas ubicadas dentro de la poza, en el caso de la fecundidad se estimó el total de huevos de la misma forma en que se hizo con *A. dacnicolor*. Para estimar la fertilidad, se adaptaron y colocaron trampas de red (compuestas de tela de tul y un recipiente) alrededor de la puesta para contar el número de individuos después de la eclosión (Fig. 1C).

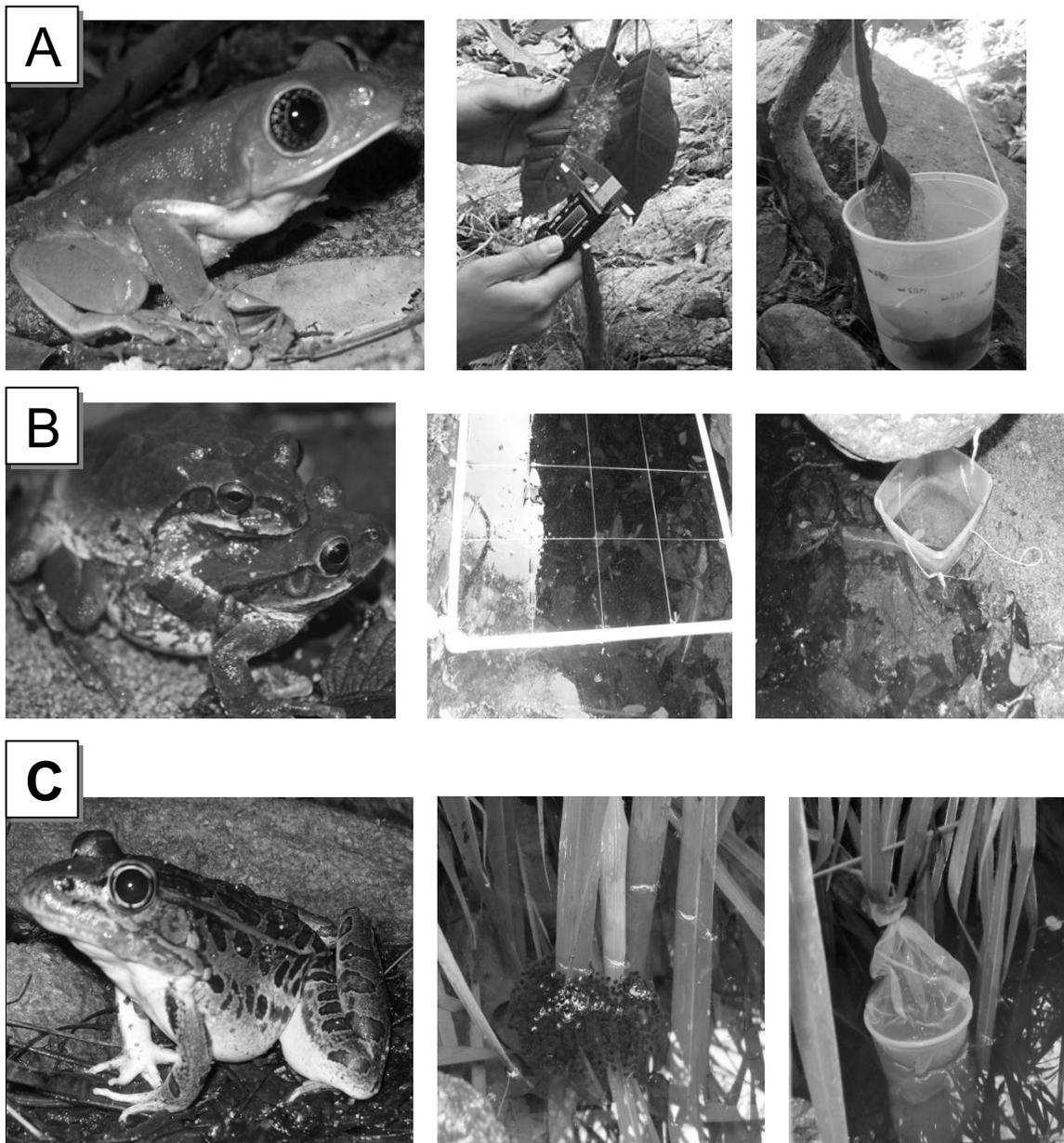


Figura 1. Técnicas de medición de la fecundidad y fertilidad en A) *Agalychnis dacnicolor*, B) *Smilisca baudinii* y C) *Lithobates forreri*.

Todos los renacuajos recolectados serían devueltos a las pozas donde se encontraron, reservando algunos en condiciones de laboratorio para su posterior identificación taxonómica. La fecundidad se midió a partir de la estimación del número total de huevos por puesta, mientras que la fertilidad se midió a partir del número aproximado de renacuajos eclosionados por puesta (Guayara & Bernal, 2012). Se midió el diámetro de algunos huevos de cada especie con ayuda del Vernier digital y se calculó el tiempo de desarrollo considerando el intervalo de días transcurridos, desde el primer día de registro de la puesta, al día de registro de las primeras eclosiones.

Se realizó una prueba de normalidad Shapiro-Wilks a cada una de las variables registradas en este estudio (Cuadro 1), con un nivel de confianza $p < 0.0001$. Dado que las variables no presentaron un comportamiento de distribución normal, se usaron estadísticos no paramétricos para la comparación de características entre puestas (fecundidad, fertilidad, tamaño y desarrollo) y se estandarizaron el resto de los parámetros del estudio.

Para determinar las diferencias entre las estrategias reproductoras de las especies se realizó una prueba de análisis de varianzas Kruskal- Wallis buscando diferencias significativas entre el número de puestas, número de huevos (fecundidad), número de eclosiones, porcentaje de eclosiones (fertilidad) (Guayara & Bernal, 2012), tiempo de desarrollo embrionario y el diámetro de los huevos. En los casos donde se observaron diferencias significativas, se aplicaron pruebas de Tukey-Kramer post hoc para saber entre qué grupos se encontraron diferencias

(Field et.al., 2012). Los análisis se realizaron con el programa estadístico JMP (versión 7; SAS, 2007) y un nivel de confianza de $p < 0.05$.

Con el fin de identificar las variables ambientales que más influyeron en la presencia de actividad reproductora entre las especies, se realizaron modelos lineales generalizados (GLM). El GLM permite analizar una variable dependiente en función de varias variables independientes (Hardin & Hilbe, 2007) sin que haya la necesidad de normalizar los datos (Kindt & Coe, 2005). Para este, se consideraron como variables independientes al promedio de los registros de: precipitación, humedad y temperatura promedio por semana (obtenidos de las estaciones meteorológicas de la EBCh). Mientras que como variable de respuesta, se consideró la presencia/ausencia de actividad reproductora por semana, de cada especie. Se aplicó la función “glm”, usando una distribución de errores tipo binomial, al tener sólo dos posibilidades en la variable de respuesta. Este análisis se realizó con el programa estadístico R usando la herramienta estadística “stats” (R DCT, 2008).

Microambiente de los sitios de oviposición

De acuerdo con algunos estudios ecológicos sobre la reproducción en anuros (de Almeida *et al.*, 2000; Molina, 2002; Ponssa, 2004; Serrano *et al.*, 2005), para cada puesta ubicada e identificada se consideraron los siguientes parámetros ambientales por ser factores del hábitat que pueden afectar en la supervivencia, crecimiento, maduración y desarrollo de los renacuajos (Oliver, 2006; Sparling, 2010):

1) Se obtuvo un promedio de la cobertura forestal tomando medidas sobre cuatro puntos cardinales alrededor de la puesta, con ayuda de un densiómetro de 40 cuadrantes (Mostacedo & Fredericksen, 2000).

2) Se obtuvo un promedio de la incidencia lumínica, tomando medidas en cinco puntos diferentes alrededor de la puesta con un luxómetro HANNA (HI 97500).

3) Se registraron visualmente el sustrato donde se encontraba la puesta (hojas, roca, agua, vegetación), la presencia de posibles depredadores (tortugas, arácnidos, hemípteros, himenópteros, coleópteros, peces, odonatos, crustáceos) y la presencia de posibles competidores (otros renacuajos).

4) Se registraron los parámetros físico-químicos de la poza donde se encontrará la puesta dentificada. Con un flexómetro se midió el largo, ancho y profundidad, se monitoreó visualmente el tipo de cuerpo de agua (léntico/lótico) y el hidroperíodo de la poza (corto/largo). Durante las visitas matutinas se llevó un registro de los días en que las pozas muestreadas permanecían con agua. A partir del total de días que permanecieran con agua, se les asignó una temporalidad. Si la poza permaneció con agua en más del 70% del período de muestreo se le asignó un hidroperíodo largo, de lo contrario se consideró a la poza con hidroperíodo corto (Anexo 1).

5) Con un multiparamétrico HANNA (HI 9828) se tomaron las medidas de salinidad, pH, temperatura (°C), oxígeno disuelto (OD) y el total de sólidos disueltos (TDS). De acuerdo al tamaño de la poza se hicieron las medidas en uno, dos o tres puntos a lo largo de la misma: una medida para pozas de 0-200 cm, dos

medidas para pozas de 200-400 cm y tres medidas para pozas de < 400 cm de largo y los valores promedio fueron utilizados en los análisis posteriores.

Durante la última semana de muestreo medimos la estructura vegetal promedio (número de individuos/número de cuadrantes) de cada poza analizada, siguiendo la metodología de Mostacedo y Fredericksen, (2000) con algunas modificaciones. Se marcaron al nivel del suelo cuadrantes de 1x2 m en cada poza. En todos los casos, se marcaba solamente una cuadrante en los puntos Norte y Sur de la poza y se marcaban de dos a ocho cuadrantes en los puntos Este y Oeste de la poza, según fuera su longitud. En pozas con <300cm de largo se marcaban dos cuadrantes, pozas de 300-600 cm cuatro cuadrantes, pozas de 600 – 900 cm seis cuadrantes y en pozas de >900cm ocho cuadrantes. En cada cuadrante se contabilizó visualmente la densidad de arbustos (vegetación con ramificaciones entre 10-50 cm y altura entre 50-300 cm), árboles (vegetación con ramificaciones mayores a 50 cm, altura mayor a 300 cm y circunferencia del tronco a la altura del pecho mayor a 10 cm), herbáceas (vegetación con ramificaciones menores a 10 cm y con una altura menor a 50 cm) y bejucos.

Para conocer la especialización hacia el sustrato elegido por las especies para ovipositar, se realizó una prueba Chi-cuadrada a través de una tabla de contingencia. El análisis se realizó con el paquete estadístico JMP (versión 7; SAS, 2007) con un nivel de confianza de $p < 0.05$.

Para comparar el microambiente de los sitios de oviposición de cada especie y poder relacionar más adelante el impacto de los factores microambientales, se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) con los parámetros bióticos y abióticos (Cuadro 1). Cuando algunas especies son

dominantes con el conjunto de datos, como ocurre con *A. dacnicolor*, existe la probabilidad de sesgos, así que se optó por estandarizar las variables dependientes e independientes de la matriz de datos (Kindt & Coe, 2005). Para simplificar el número de variables ocupadas en el estadístico y evitar problemas de multicolinealidad, se empleó el Coeficiente de Correlación de Pearson, con un nivel de significancia $p < 0.05$, para evaluar la colinearidad entre pares de variables (Kindt & Coe, 2005; Campos, 2011). Se eliminó del análisis a un del par de variables que presentaran una correlación $r > \pm 0.5$. Este análisis se realizó con el programa estadístico R usando el paquete estadístico “vegan” (Oksanen *et al.*, 2015).

Las variables independientes más importantes en la ordenación de los ejes y las variables de respuesta, fueron utilizadas posteriormente en un Modelo Lineal (LM), realizado con el paquete estadístico “stats” de R versión 3.1.2.

Cuadro 1. Conjunto de variables y sus estados. Medidos durante el muestreo por cada puesta registrada y la nomenclatura con la que se muestran en los análisis.

POZA (características físicas)		
Área	m ²	Área
Profundidad	Cm	Profund
Tipo de corriente	Léntico/Lótico	Léntico/Lótico
Hidroperíodo	Corto/Largo	HidropCorto/Largo
Altitud	Msnm	Altitud
CALIDAD DEL AGUA/POZA		
pH		pH
Temperatura	°C	X.C
Oxígeno Disuelto	% y ppm	OD
Total de sólidos disueltos	Ppm	TDS
COBERTURA VEGETAL/POZA		
Incidencia lumínica	lumen/s (lm/s)	Luz
Densidad forestal		Denfores
Estructura Vegetal	Promedio/poza de Herbáceas, Arbustos, Árboles y Bejucos	
Actividad	Presencia/Ausencia de renacuajos	Conlarvas/Sinlarvas
Depredadores	Presencia/Ausencia de tortugas, arácnidos, hemípteros, coleópteros, odonatos, himenópteros	
PUESTA (características físicas)		
Fecundidad	# puestas y # huevos/puesta	
Fertilidad	# de larvas eclosionadas/puesta	
Tiempo de desarrollo	Días necesarios para eclosionar	
Diámetro de huevos	Mm	
Sustrato	Utilizado para ovipositar: vegetación, troncos, agua, etc.	
PARÁMETROS AMBIENTALES DE LA ESTACIÓN BIOLÓGICA (EBCh)		
Temperatura	°C	Temp.C
Precipitación	Mm	Precip.mm
Húmedad relativa	% a 700 hPa	Húmed.700h

Abundancia relativa y éxito reproductor

El registro de la distribución y abundancia de adultos de las especies estudiadas se realizó mediante los censos nocturnos. El censo consistió en visitar dos veces por semana cada sendero. Con un intervalo de 1 o 2 días de diferencia entre cada visita. A partir de las 22:00 hrs se recorrieron las secciones determinadas, de acuerdo a la longitud de los trayectos previamente mencionados: 1) Búho con 10 secciones, 2) Chachalacas con 16 secciones, 3) Zarco con 20 secciones, 3) Colorado con 20 secciones y 4) Hornitos con 20 secciones.

Dichos recorridos se estructuraron de forma que se ubicaban de tres a cuatro personas a lo ancho del sendero caminando a la par para barrer el área y registrar a su vez, el número de individuos identificados visual y/o auditivamente por sección.

Se registró el comportamiento, sección del trayecto, sustrato y en dado caso, la poza en la que se encontrara. Las especies fueron identificadas a través de las guías de campo (García & Ceballos, 1994; Santiago *et al.*, 2012). Cabe mencionar que a partir de la semana 13 había cesado por completo el registro de oviposiciones, por lo que se decidió terminar con el censo nocturno de adultos durante dicha semana.

Para describir el éxito reproductor entre especies, a partir de la relación fecundidad y abundancia relativa, se realizó otro Modelo Lineal (LM), considerando los valores previamente estandarizados de parámetros ambientales y técnicos que pudiesen influir en el registro poblacional de las especies (Cuadro

2). Los datos de las variables dependientes e independientes, fueron previamente estandarizados, (Kindt & Coe, 2005).

Para elegir el modelo que mejor representará cuáles variables explicativas afectaban más a la variable de respuesta, se utilizó el criterio de Información de Akaike (AIC) Los modelos con menor valor AIC serán los preferibles. El modelo seleccionado describirá qué variables son más relevantes a la hora de comprender la razón de la abundancia de adultos en cada sendero (Kindt & Coe, 2005). Los análisis también se realizaron con el paquete estadístico “stats” de R versión 3.1.2.

Cuadro 2. Conjunto de variables que pudiesen influir en los valores de abundancia relativa de adultos, durante el muestreo.

PARÁMETROS EN EL CENSO	
1. Senderos	8. Altitud promedio del sendero
2. Abundancia relativa de adultos por sendero	9. Presencia/ausencia de pendientes en el sendero
3. Abundancia relativa de puestas por sendero	10. Promedio de herbáceas en el trayecto del sendero
4. # de pozas totales por sendero	11. Promedio de arbustos en el trayecto del sendero
5. # de pozas registradas con actividad reproductora	12. Promedio de árboles en el trayecto del sendero
6. Longitud del trayecto del sendero	13. Promedio de bejucos en el trayecto del sendero
7. Ancho del sendero	14. # de visitas al sendero durante los censos

RESULTADOS

Distribución e identificación de pozas y oviposiciones en los distintos senderos de la Estación de Biología de Chamela

Del total de senderos muestreados y visitados se ubicaron y marcaron un total de 160 pozas, las cuales se distribuyeron de la siguiente forma: Búho con 25 pozas, Chachalacas con 43, Zarco con 63, Colorado con siete y Hornitos con 22 (Fig. 2). De las 160 pozas localizadas, sólo 26 presentaron actividad reproductora en forma de puestas. Zarco fue el sendero más activo con 75 puestas registradas, seguida de Colorado con 18, Chachalacas y Hornitos con 12 y por último, Búho con 10. De las 127 puestas, 100 correspondieron a *A. dacnicolor*, 21 a *S. baudinii* y sólo seis a *L. forreri* (Fig. 3).

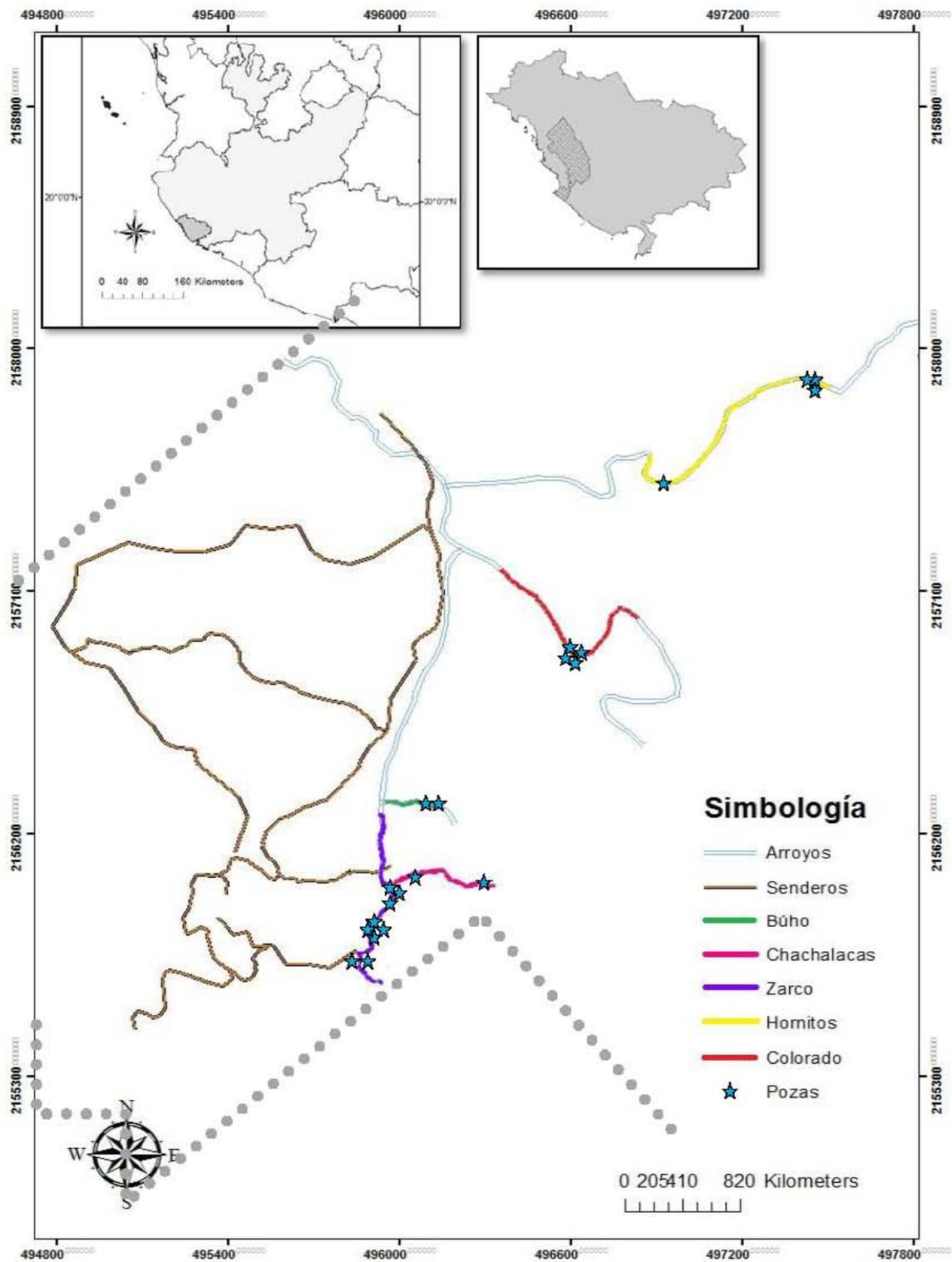


Figura 2. Mapa representando el área de muestreo abarcado dentro de la Reserva de la Biosfera de Chamela y las zonas donde se registraron pozas con puestas.

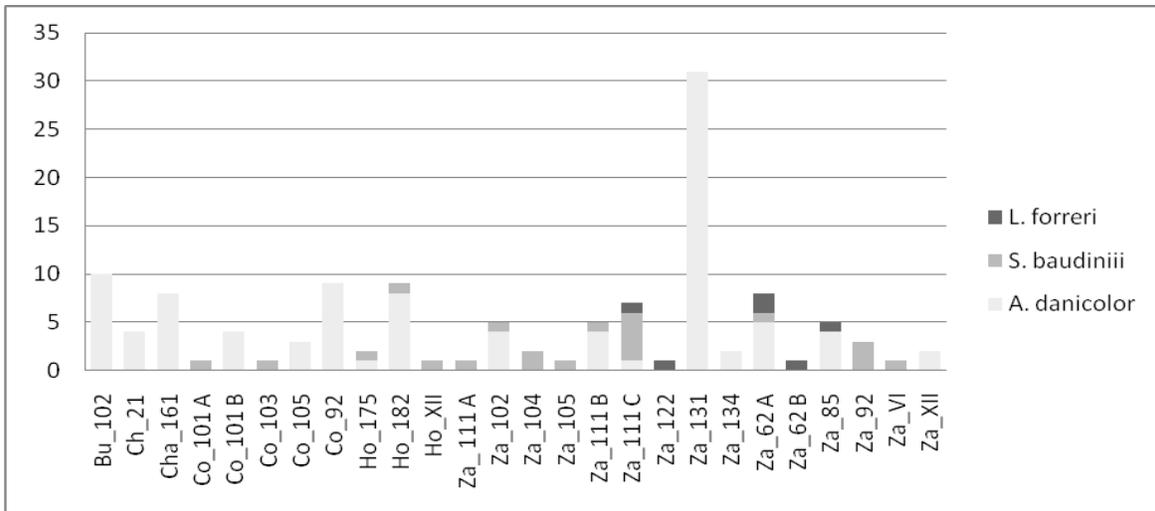


Figura 3. Total de puestas por especie y poza, localizadas en los diferentes senderos de la EBCh. monitoreados a lo largo de 16 semanas.

Estrategias y actividad reproductora entre las especies *Agalychnis dacnicolor*, *Smilisca baudinii* y *Lithobates forreri*

A lo largo de las 16 semanas de muestreo, se presentaron diferentes picos de actividad reproductora medida a través de las oviposiciones en los diferentes senderos de la EBCh. En este período de muestreo en las tres especies se empalmó la época de reproducción, ya que todas presentaron actividad reproductora y oviposiciones entre la semana uno y once.

A. dacnicolor presentó oviposiciones de tipo continua a diferencia de *S. baudinii* y *L. forreri* con oviposiciones de tipo explosiva; en función de los tiempos utilizados para ovipositar (Fig. 4). A partir de la semana 10, todos los senderos muestreados presentaban arroyos activos, que se mantuvieron hasta el último día de muestreo con variaciones de profundidad.

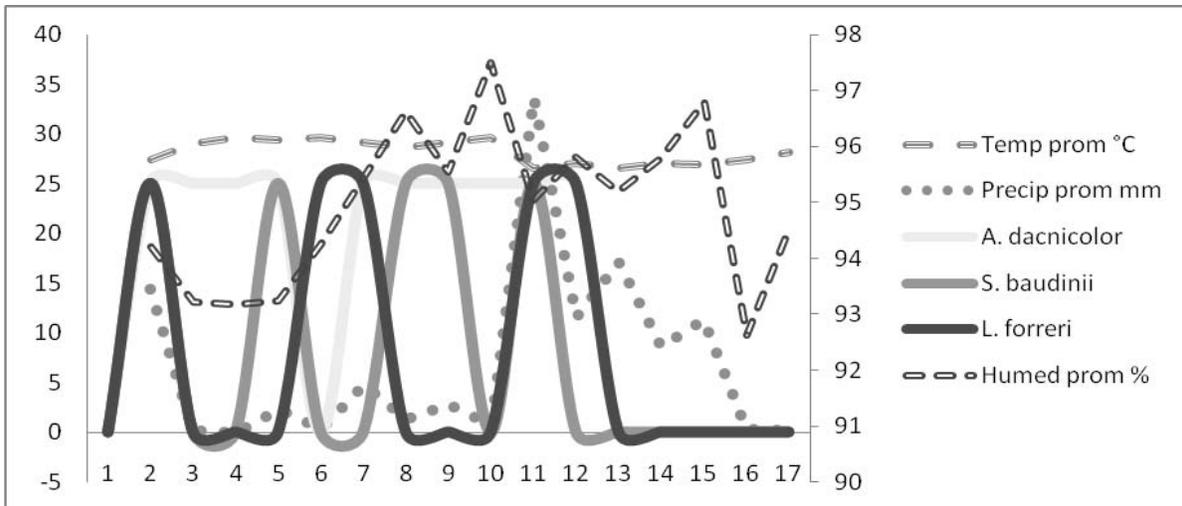


Figura 4. Picos de actividad reproductora (líneas curvadas), en forma de puestas, para cada especie. El eje X representa las semanas de muestreo. El eje Y (izquierda) los niveles promedio de temperatura y humedad. El eje Y (derecha) los niveles de precipitación promedio por semana.

A partir de los resultados del GLM, la actividad reproductora de cada especie mostró cierta afinidad a las variantes de los factores ambientales de la EBCh. (Cuadro 3).

Cuadro 3. Modelos mínimos cuadrados obtenidos del modelo lineal generalizado, para los picos de actividad reproductora. $p < 0.5$

MODELO MÍNIMO CUADRADO						
	A. dacnicolor = Temperatura		S.baudinii = Temp + Precip		L. forreri = Precipitación mm	
Coefficiente de AIC	-55.535		11.107		16.994	
	Estimado	Pr(> t)	Estimado	Pr(> t)	Estimado	Pr(> t)
Temperatura °C	1004.34	0.308	719.26	0.210	847.60	0.267
Precipitación mm	-----	-----	30.69	0.223	57.43	0.153
Humedad %	-----	-----	68.16	0.900	773.51	0.409

Los análisis de Kruskal-Wallis, mostraron diferencias significativas ($X^2 = 45.917$; $gl = 2$; $p = < 0.0001$) entre la fecundidad (número de puestas y número de huevos) de las especies. *S. baudinii* mostró tener el mayor promedio de huevos por puesta, seguido de *L. forreri* y *A. dacnicolor* (Cuadro 4). La prueba de Tukey-Kramer mostró diferencias principalmente entre el grupo A, formado por *S. baudinii* y el grupo B, formado por las medias homogéneas de *A. dacnicolor* y *L. forreri*. (Fig. 5)

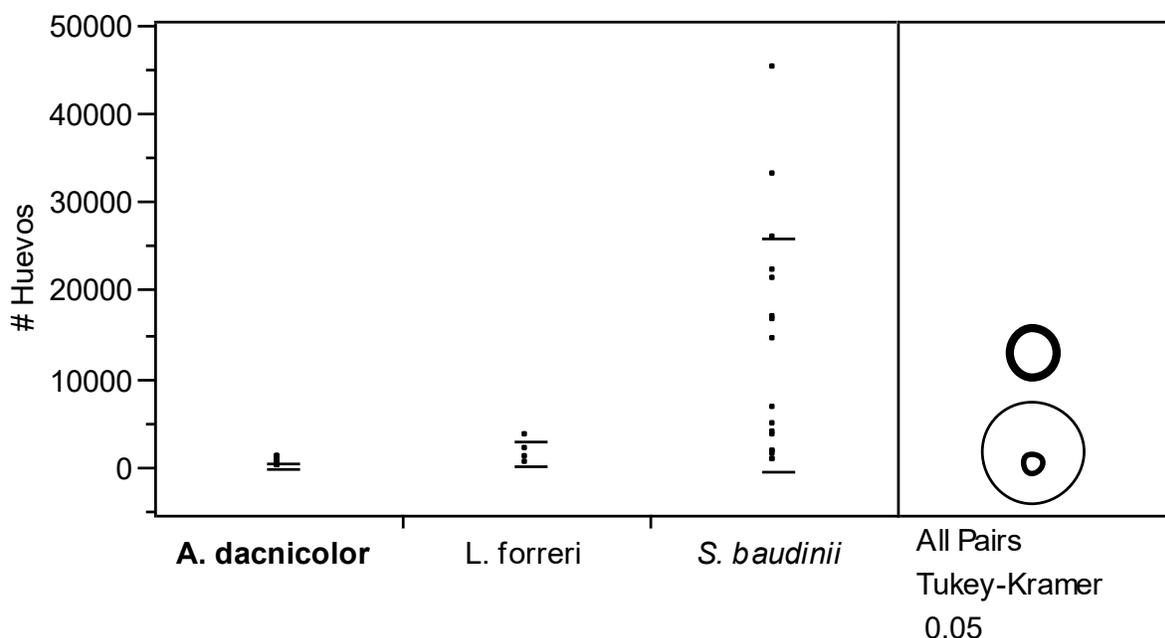


Figura 5. Número de huevos por puesta de cada especie.

Se obtuvo una diferencia significativa ($X^2 = 20.424$; $gl = 2$; $p = < 0.0001$), entre las larvas que en promedio eclosionan de cada puesta entre las especies, siendo proporcional al número promedio de huevos que se ponen por especie (Cuadro 4). La prueba de Tukey-Kramer mostró diferencias principalmente entre el grupo A,

formado por *S. baudinii* y el grupo B, formado por las medias homogéneas de *A. dacnicolor* y *L. forreri* (Fig. 6).

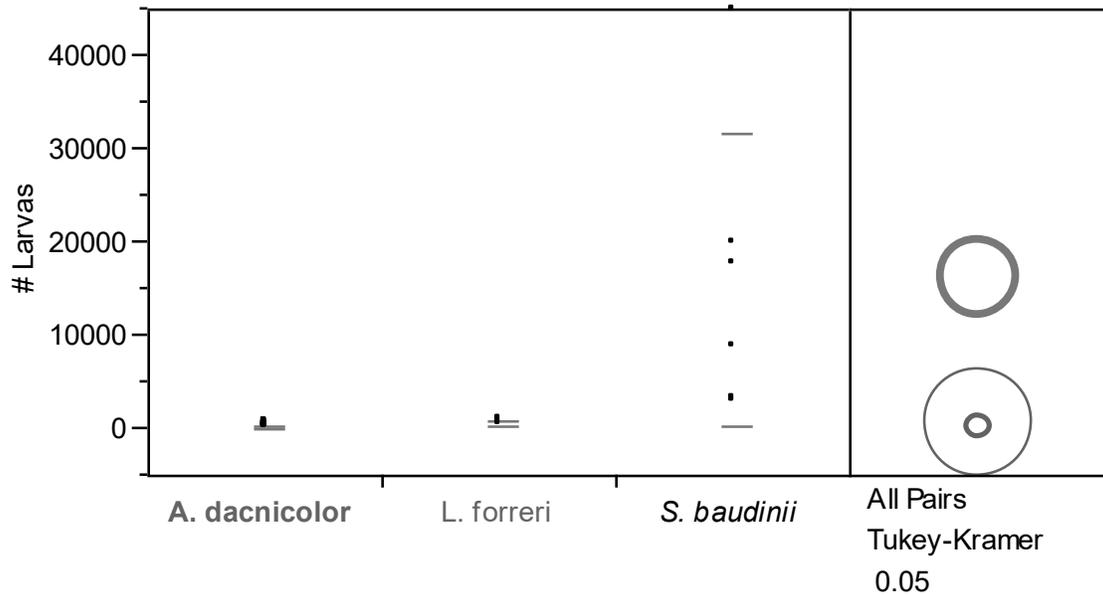


Figura 6. Número de larvas que eclosionan aproximadamente por puesta en cada especie.

Comparando el porcentaje de fertilidad por puesta (número de larvas eclosionadas con respecto al número de huevos) entre especies, no existe diferencia significativa ($X^2 = 2.755$; $gl = 2$; $p = > 0.05$), dada la similitud entre sus porcentajes promedio de éxito en la eclosión de larvas (Cuadro 4). Por lo tanto, la prueba de Tukey-Kramer agrupó a todas las especies en un mismo grupo (Fig. 7).

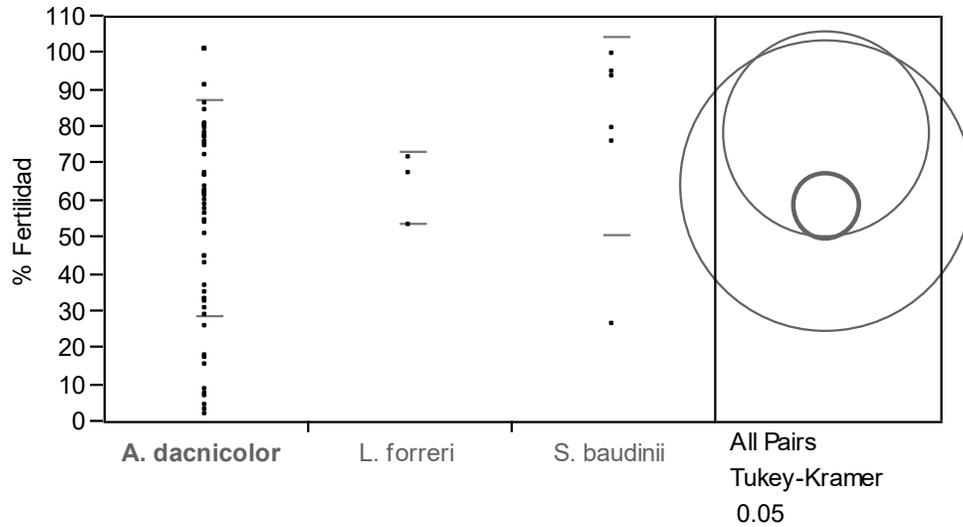


Figura 7. Porcentaje de fertilidad por especie.

En cuanto al tiempo de desarrollo embrionario, estimado con los días necesarios para eclosionar en condiciones *in situ*, se encontró una diferencia significativa ($X^2 = 45.375$; $gl = 2$; $p = < 0.0001$). Los renacuajos de *A. dacnicolor* mostraron necesitar más tiempo para desarrollarse y eclosionar del huevo. En comparación a la rápida eclosión de *S. baudinii* (Cuadro 4). La prueba de Tukey-Kramer mostró diferencias entre las tres especies, formando tres grupos por separado (Fig. 8).

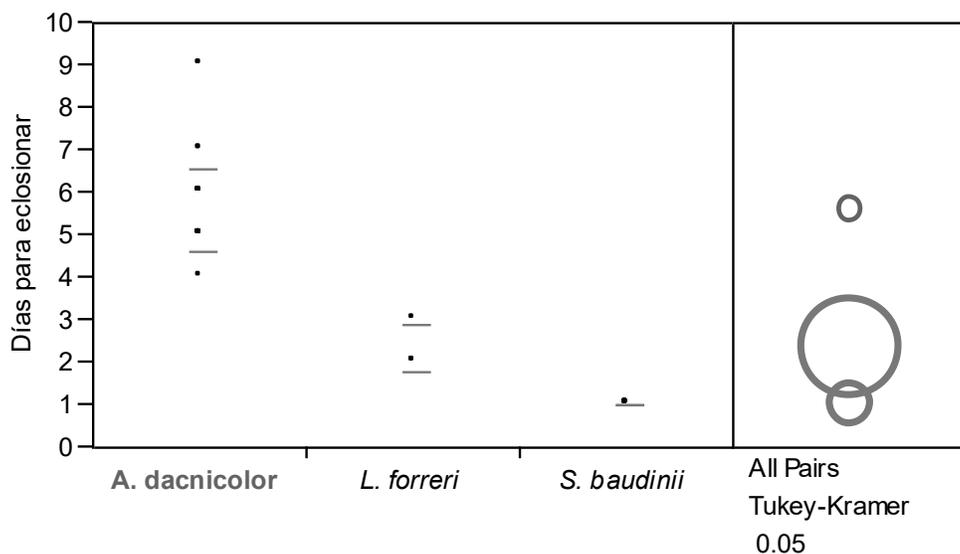


Figura 8. Tiempo de desarrollo embrionario por especie.

De igual forma se obtuvo una diferencia significativa ($X^2 = 18.988$; $gl = 2$; $p = <0.0001$) entre el diámetro (cm) promedio de los huevos por especie, siendo los huevos de *L. forreri* más grandes en comparación a los más pequeños de *S. baudinii* (Cuadro 4). La prueba de Tukey-Kramer mostró diferencias marcadas entre las tres especies, por lo que los valores promedio de cada especie se separaron en distintos grupos (Fig. 9).

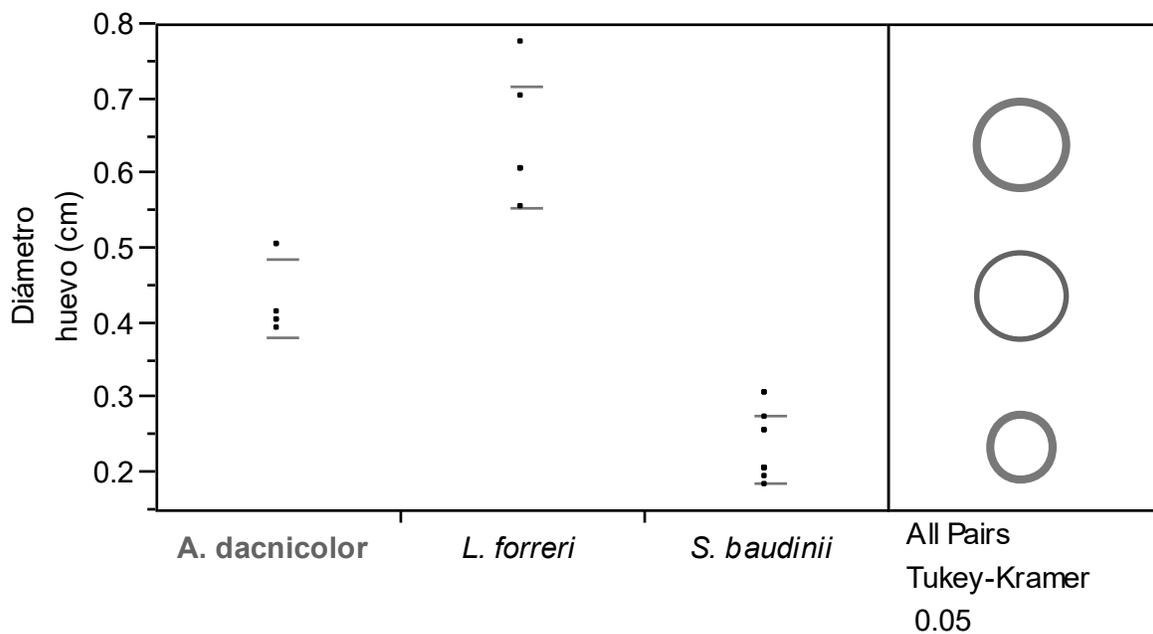


Figura 9. Diámetro (mm) de los huevos de cada especie.

Observamos una respuesta distinta entre especies, en cuanto a su fecundidad. Mientras que *S. baudinii* presenta mayor número de huevos de tamaño pequeño, *A. dacnicolor* oviposita huevos de mayor tamaño, pero en menor cantidad. *L. forreri* se encuentra intermedia. La tendencia general en una comunidad, entre la relación fecundidad - tamaño del huevo (mayor número de puestas – menor tamaño del huevo), se vio reflejada en estas especies (Fig. 10).

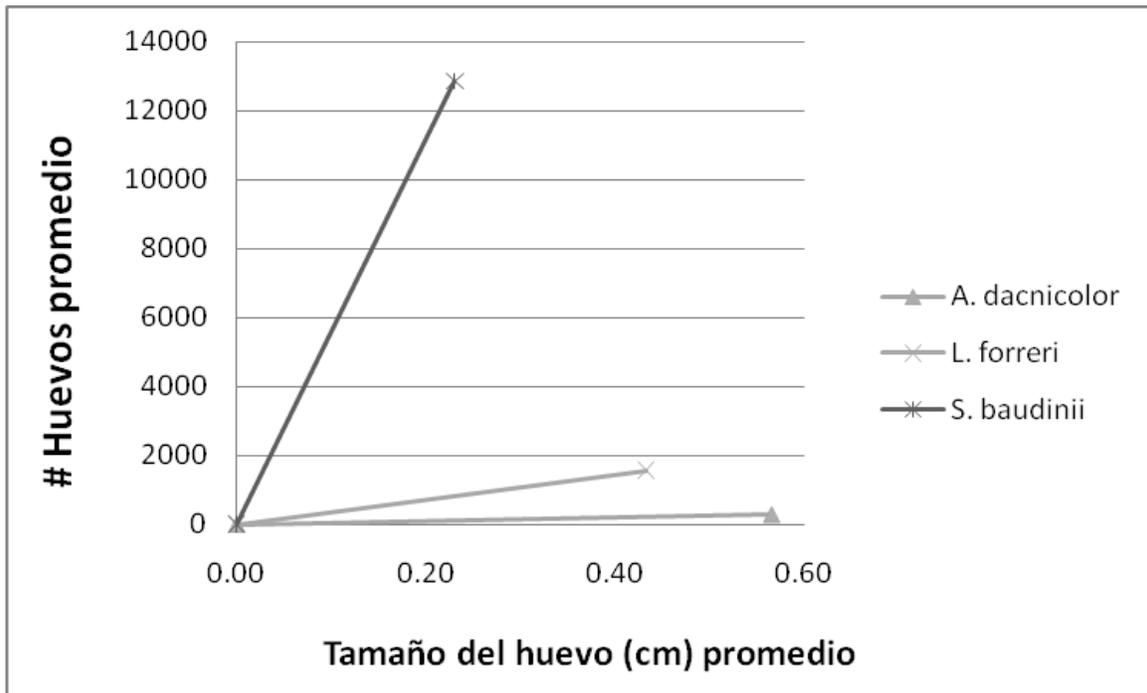


Figura 10. Fecundidad promedio entre especies.

Cuadro 4. Resumen del conjunto de valores obtenidos a partir del análisis Kruskal-Wallis y que forman parte de los elementos que definen las estrategias reproductoras de las especies.

ESPECIE	# MUESTRA	PROMEDIO	DESV STD	GRUPO – TUKEY
Fecundidad (promedio de huevos por puesta)				
<i>L. forreri</i>	4	1,566.30	1,394.90	B
<i>A. dacnicolor</i>	98	285.3	197.8	B
<i>S. baudinii</i>	17	12,841.50	12,141.30	A
Fertilidad (promedio de larvas por puesta)				
<i>L. forreri</i>	3	550.7	379.5	B
<i>A. dacnicolor</i>	61	170.5	145.3	B
<i>S. baudinii</i>	6	16,044.80	15,689.30	A
Porcentaje de fertilidad por puesta				
<i>L. forreri</i>	3	63.5367	9.64	A
<i>A. dacnicolor</i>	61	57.9026	29.192	A
<i>S. baudinii</i>	6	77.6333	27.0386	A
Tiempo de desarrollo embrionario para eclosionar				
<i>L. forreri</i>	3	2.33333	0.57735	B
<i>A. dacnicolor</i>	44	5.5814	0.981558	A
<i>S. baudinii</i>	7	1	0	C
Diámetro del huevo				
<i>L. forreri</i>	6	0.433333	0.052026	A
<i>A. dacnicolor</i>	6	0.565	0.030166	B
<i>S. baudinii</i>	11	0.230909	0.044599	C

Microambiente de los sitios de oviposición

El resultado de la tabla de contingencia determinó la tendencia a elegir y/o especializarse en algún sustrato, teniendo como hipótesis nula, la independencia de variables nominales con las variables de respuesta. Por medio de la prueba Chi-cuadrada, se presentó una diferencia significativa ($X^2 = 143.656$; $gl = 10$; $p < 0.0001$) entre los distintos sustratos utilizados para ovipositar. *A. dacnicolor* mostró una preferencia por ovipositar en vegetación, fuera de los cuerpos de agua, a diferencia de las oviposiciones de *S. baudinii* que siempre se colocaron sobre la superficie del agua y las oviposiciones de *L. forreri* que se encontraron en ramificaciones subacuáticas (Fig. 11). Por lo tanto se acepta la hipótesis alternativa de dependencia entre variables.

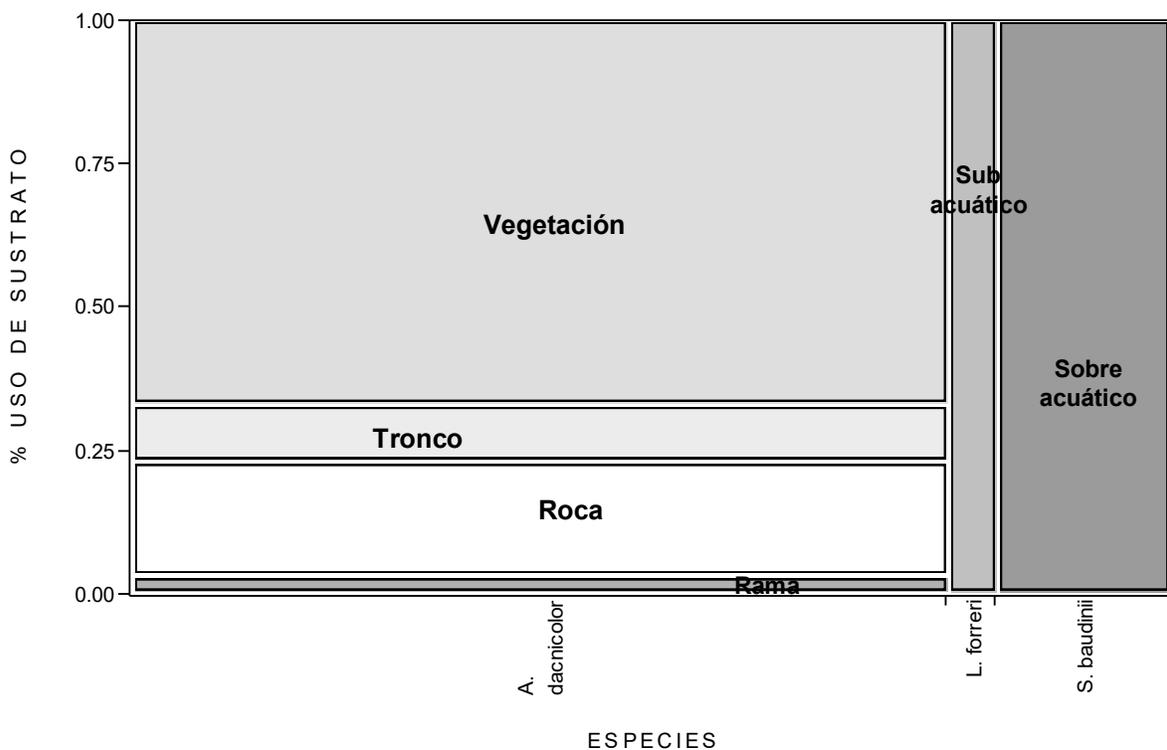


Fig. 11. Sustratos utilizados para ovipositar en *L. forreri* (n = 6), *A. dacnicolor* (n = 100) y *S. baudinii* (n = 21).

Como resultado del análisis de correlación realizado con las 25 variables ambientales, se detectaron correlaciones ($r = > \pm 0.5$) en 17 pares de variables (Anexo 2). Así que se seleccionaron 13 variables que guardaran la variación total sin estar correlacionadas, para análisis estadísticos posteriores: densidad forestal, área, profundidad, salinidad, pH, °C, Incidencia lumínica, altitud, herbácea, árboles, tortugas, coleópteros y ausencia de larvas.

Por medio del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), se obtuvo que el porcentaje de la varianza significativa ($F = 4.9047$, $p = < 0.01$) entre las especies fue explicada en un 91 % por la matriz de datos ambientales (80 % del eje 1 y 32 % del eje 2). Resultando en dos únicos ejes (CCA1 y CCA2) igualmente significativos ($F1 = 128.978 / F2 = 51.679$, $p = < 0.001$) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Porcentaje de varianza (*constrained*) que es explicada por la matriz de datos ambientales. Dicho porcentaje representado por los eigenvalues de cada eje. *Inertia*: Variación total; *Unconstrained*: Variación que no se pudo explicar por la matriz.

	Inertia	Proportion	Rank
Total	1.23557	1.00000	
Constrained	1.12930	0.91399	2
Unconstrained	0.10627	0.08601	2
Eigenvalues for constrained axes:			
CCA 1	CCA 2		
0.8063	0.3230		

El primer eje (CCA1) estuvo mayormente representada por la variación de la densidad forestal, la incidencia lumínica y la presencia/ausencia de posibles depredadores y competidores. Mientras que el segundo eje (CCA2) se representó principalmente por las variables del área de la poza y la densidad de arbustos (Cuadro 6).

Cuadro 6. De las variables utilizadas en el CCA, se muestran las variables más importantes en la ordenación de los ejes y por tanto, de las variables dependientes.

	CCA 1	CCA 2
Densfores	0.581319	0.051571
Área	0.271788	- 0.781423
Luz	- 0.594411	-0.067670
Coleópteros	- 0.532102	0.232913
Sinlarvas	- 0.572156	-0.034164

Adicionando a la interpretación de los resultados las variables fuertemente relacionadas con aquellas que se utilizaron en el análisis, se observa que las oviposiciones de *A. dacnicolor* presentaron una fuerte asociación hacia pozas de hidroperíodo largo, ubicadas a mayor altitud, con mayor profundidad acuática, mayor densidad de herbáceas, bejucos, arbustos y árboles, presencia de himenópteros, hemípteros (“patinadores”), odonatos e incluso de otros renacuajos, mayor índice de salinidad y concentración de sólidos disueltos en el agua y ubicadas debajo de los puntos con mayor densidad forestal en la poza.

Por otra parte, las puestas de *S. baudinii* estuvieron asociadas a pozas con mayor incidencia lumínica, mayor temperatura acuática, pH ligeramente más alto (7-8), presencia de coleópteros y arácnidos, y negativamente relacionados a la

presencia de árboles y presencia de actividad larval (renacuajos). Mientras que las oviposiciones de *L. forreri* se encontraron mayormente asociadas a pozas de gran tamaño, de corrientes lólicas y con mayor concentración de oxígeno disuelto en el agua (Fig. 12).

Este análisis puede ser usado para detectar relaciones especie-ambiente. De acuerdo con la gráfica resultante del CCA, se observa que la flecha de la variable ambiental apunta en dirección a su máximo cambio, y su longitud es proporcional a la velocidad del cambio. Las variables ambientales con flechas más largas están fuertemente correlacionadas con los ejes de ordenación (CCA 1, CCA 2, CCA 3,...) y el patrón de variación de la comunidad (Ter Braak, 1987).

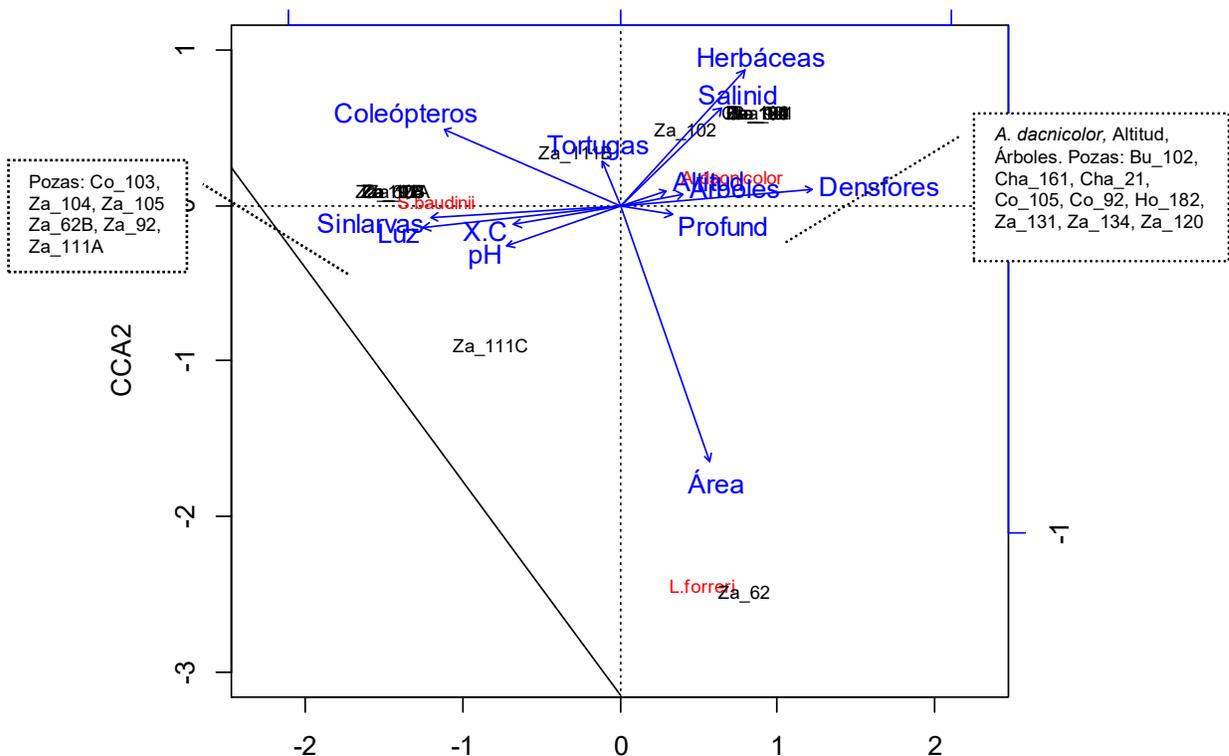


Figura 12. Distribución de las oviposiciones entre especies, mostradas en rojo (*L. forreri*, *A. dacnicolor* y *S. baudinii*), de acuerdo a los parámetros microambientales (en azul) de las pozas (en negro).

Se eligieron entonces, las variables del CCA más relacionadas a cada especie, se agregó la abundancia relativa de adultos de cada especie por poza y se incorporaron en el modelo lineal (LM), para determinar cuáles fueron las más significativas en la presencia de sus oviposiciones.

De acuerdo al modelo mínimo adecuado, se obtuvo que la presencia de oviposiciones en *A. dacnicolor* se vio principalmente relacionada a la alta densidad forestal, el alto promedio de arbustos y bejucos en las pozas y a la abundancia de adultos por poza (Cuadro 7). Las puestas de *S. baudinii* se mostraron mayormente relacionadas al hidroperíodo corto en las pozas con baja densidad de árboles, a niveles ligeramente más altos de temperatura y pH del agua, y a la abundancia relativa de adultos por poza (Cuadro 8). Mientras que las oviposiciones de *L. forreri* se vieron significativamente relacionadas al área del cuerpo de agua, hidroperíodo corto, corriente lótica, mayores niveles de oxígeno disuelto y densidad de arbustos aledaños (Cuadro 9).

Cuadro 7. Modelos lineales para la abundancia de puestas en *Agalychnis dacnicolor*. ° = p < 0.1; * = p < 0.05; ** = p < 0.01 y * = p < 0.001.**

	Modelo General		Modelo mínimo cuadrado	
<i>Agalychnis dacnicolor</i>	<i>A. dacnicolor</i> = A.dac.Adultos+ Arboles+Densfores+Altitud+Profund +Salinid+Herbáceas+Arbustos+Bejucos +Odonatos+Hidrop.Largo+Himenopteros +Hemipteros+Conlarvas+Léntico		<i>A. dacnicolor</i> = A.dac.Adultos+ Densfores+Salinid+Herbáceas+Arbustos +BejucosHemipteros+Hidrop.Largo	
Coefficiente de AIC	- 3.192		- 13.337	
	Estimado	Pr(> t)	Estimado	Pr(> t)
A.dac.Adultos	0.29476	0.709	0.3747	0.0632 °
Arboles	- 45.33927	0.852	-----	-----
Densfores	39.38512	0.175	38.4372	0.0002 ***
Altitud	- 9.22398	0.638	-----	-----
Profund	- 0.49853	0.916	-----	-----
Salinid	2.17341	0.574	2.5692	0.1611
Herbáceas	- 47.67965	0.843	- 1.8983	0.2319
Arbustos	- 48.32299	0.841	- 2.5592	0.0996 °
Bejucos	- 48.69477	0.839	- 2.9314	0.0733 °
Odonatos	0.08742	0.920	-----	-----
Hidrop.Largo	0.20054	0.563	0.1627	0.1650
Himenopteros	0.87557	0.542	-----	-----
Hemipteros	0.29918	0.477	0.2670	0.1390
Sinlarvas	0.06491	0.837	-----	-----
Léntico	- 0.08056	0.887	-----	-----

Cuadro 8. Modelos lineales para la abundancia de puestas en *Smilisca baudinii*.

° = $p < 0.1$; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$ y *** = $p < 0.001$.

	Modelo General		Modelo mínimo cuadrado	
<i>Smilisca baudinii</i>	<i>S.baudinii</i> = S.bau.Adultos +pH+X.C+Luz+Coleópteros+Léntico +Sinlarvas+Arácnidos+Arboles +HidropCorto		<i>S.baudinii</i> = S.bau.Adultos +pH+X.C+Luz+Coleópteros+Léntico +Sinlarvas+Arboles+HidropCorto	
Coficiente de AIC	6.8963		3.7813	
	Estimado	Pr(> t)	Estimado	Pr(> t)
S.bau.Adultos	0.37716	0.1206	0.3454	0.0999 °
pH	81.24038	0.1035	64.3003	0.0797 °
X.C	98.62453	0.0865 °	78.2771	0.0587 °
Luz	- 1.56696	0.6048	-----	-----
Coleópteros	0.45440	0.1486	0.4973	0.0728 °
Sinlarvas	- 0.39242	0.2682	-0.3381	0.2649
Léntico	0.37247	0.1685	0.3348	0.1622
Arácnidos	0.07076	0.8836	-----	-----
Arboles	- 15.25293	0.0163 *	- 13.2042	0.0044 **
HidropCorto	0.80316	0.0098 **	0.7077	0.0024 **

Cuadro 8. Modelos lineales para la abundancia de puestas en *Lithobates forreri*.

° = $p < 0.1$; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$ y *** = $p < 0.001$.

	Modelo General		Modelo mínimo cuadrado	
<i>Lithobates forreri</i>	<i>L.forreri</i> = L.for.Adultos+ HidropCorto +Área+OD.+Lótico+Arbustos+Sinlarvas		<i>L.forreri</i> = L.for.Adultos+Área +OD.+Arbustos+Sinlarvas	
Coficiente de AIC	- 42.729		- 44.547	
	Estimado	Pr(> t)	Estimado	Pr(> t)
L.for.Adultos	0.33258	0.2386	0.41443	0.0454 *
Área	0.77427	0.4667	0.49078	0.2489
OD.	2.62919	0.0217 *	2.87409	0.0046 **
Lotico	- 0.02460	0.9050	-----	-----
Arbustos	0.27809	0.0093 **	0.24072	0.0107 *
HidropCorto	- 0.05126	0.3166	-----	-----
Sinlarvas	- 0.07644	0.1717	-0.10120	0.0201 *

Abundancia relativa y éxito reproductor

Ya que a partir de la semana 13 había cesado por completo el registro de oviposiciones, se decidió terminar con el censo de adultos durante dicha semana. Del 26 de junio al 24 de septiembre se realizaron un total de 132 recorridos nocturnos, manteniendo un aproximado de entre 23 - 28 visitas por sendero: 23 en Búho, 25 en Chachalacas, 28 en Zarco, 26 en Hornitos y 26 en Colorado. Se registraron un total de 3,244 individuos repartidos en 19 especies (Anexo 3). Las especies con mayor porcentaje de abundancia durante las semanas 1 a 9 (antes de la formación de arroyos) fueron *Agalychnis dacnicolor* (con 453 individuos registrados en el total de las semanas), seguido de *Hypopachus ustus* (373), *Hypopachus variolosus* (326), *Incilus marmoreus* (303) e *Smilisca baudinii* (con 297 individuos). A partir de la semana 10 a 13 (aumento de las lluvias y formación de arroyos), la presencia de las cinco especies anteriores disminuyó y las más abundantes comenzaron a ser *Tlalocohyla smithii* (con 736 individuos en total) y *Exerodonta smaragdina* (con 456 individuos) (Fig. 13). Cabe mencionar que *Lithobates forreri* aunque no fue dominante, presentó valores intermedios de abundancia durante las semanas 1 a 9, registrándose en total 62 individuos.

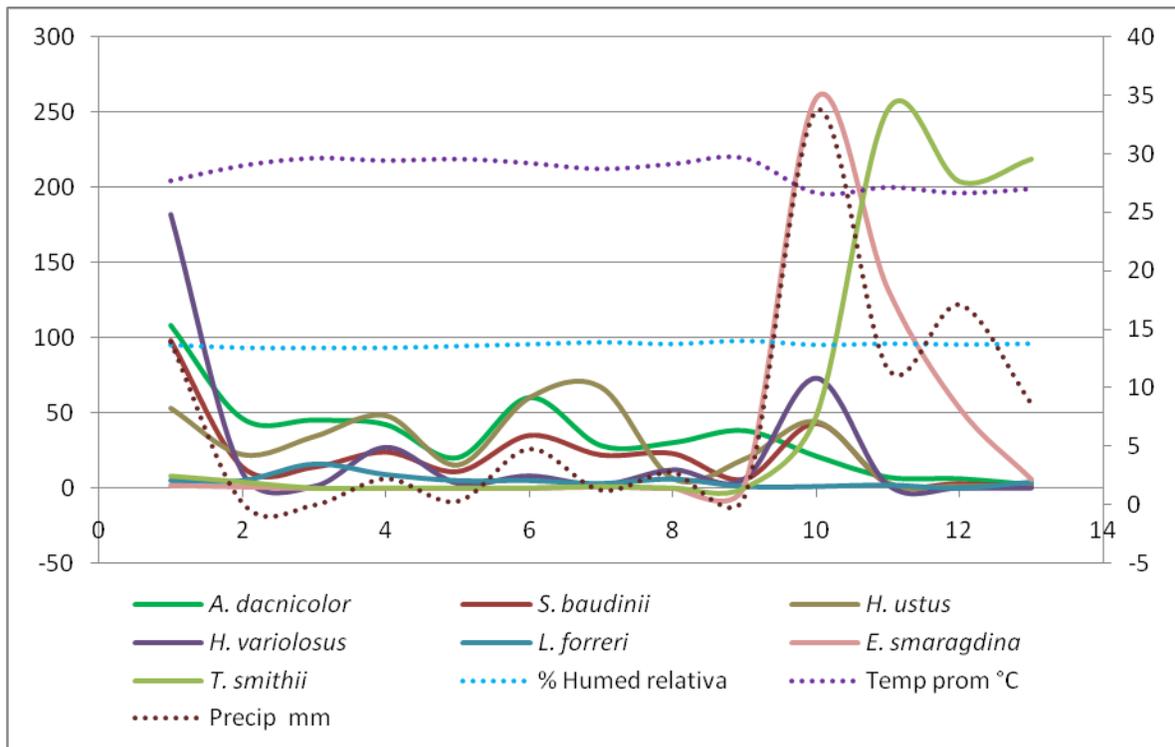


Figura 13. Abundancia relativa de adultos por semana. Se muestran aquellas especies que presentaron de una media a una alta abundancia de adultos total. Las líneas punteadas representan la variación promedio de precipitación, temperatura y humedad por semana en la EBCh. La formación de arroyos se da a partir de la semana 10.

Entre las especies del presente estudio, se registró una mayor abundancia de adultos en el sendero de Zarco con 425 individuos y menor en el sendero de Búho con 56 individuos (Anexo 4). *A. dacnicolor* fue más abundante en los senderos de Zarco (211 inds.), Colorado (78) y Chachalacas (70). *S. baudinii* fue más abundante en el sendero de Zarco (165 inds.) y Colorado (61). *L. forreri* fue notablemente más abundante en Zarco (49 inds.), comparado a su abundancia en el resto de los senderos (1 – 8 inds.).

Se pudo observar en cada especie una alta correlación ($r > 0.8$) entre el número de puestas y el número de adultos por sendero (Fig. 14). Lo que pudiera ser reflejo del éxito reproductor que ha tenido cada especie con su respectiva estrategia reproductora a lo largo del tiempo.

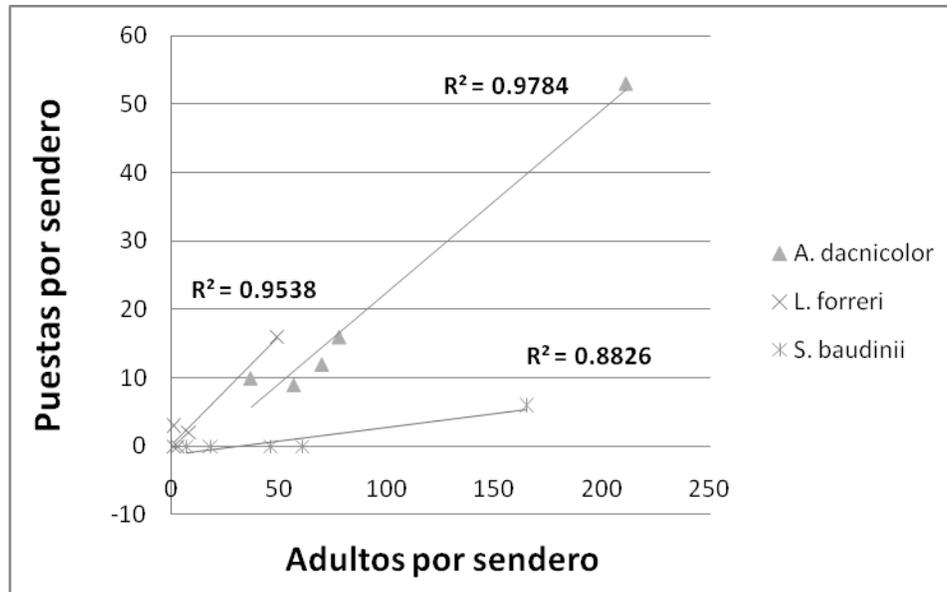


Figura 14. Correlación entre el número de puestas total y la abundancia relativa de adultos por sendero y especie.

Dada la presencia de algunas diferencias pequeñas durante el muestreo, como el número de visitas y la longitud de los trayectos, se decidieron considerar dichos aspectos como variables influyentes sobre el registro de abundancias de adultos (Cuadro 2). Se realizó un Modelo Lineal (LM), con los valores previamente estandarizados, para corroborar la influencia de la fecundidad sobre la abundancia relativa de adultos en cada especie.

De acuerdo al modelo mínimo adecuado, la abundancia relativa de adultos por sendero de *A. dacnicolor* y *S. baudinii*, se encontraron significativamente

relacionadas a la abundancia de sus puestas por sendero, la ubicación altitudinal de los senderos y al ancho de los mismos. Por otro lado, la abundancia relativa de adultos por sendero de *L. forreri* se vio mayormente relacionada a la abundancia de sus oviposiciones por sendero, a la ubicación altitudinal de los senderos y a la densidad de pozas por sendero (Cuadro 10).

Cuadro 10. Modelos mínimos cuadrados obtenidos del modelo lineal para la abundancia de adultos por sendero en cada especie. ° = p < 0.1; * = p < 0.05; ** = p < 0.01 y * = p < 0.001.**

MODELO MÍNIMO CUADRADO						
	A. dacnicolor = Puestas+Altitud+Ancho		S.baudinii = Puestas+Altitud+Ancho		L. forreri = Puestas+Altitud+Pozas	
Coefficiente de AIC	-55.535		-35.149		-54.858	
	Estimado	Pr(> t)	Estimado	Pr(> t)	Estimado	Pr(> t)
# Puestas/sendero	-0.334435	0.0041 **	0.07330	0.0861 °	0.159506	0.0089 **
# Pozas/sendero	-----	-----	-----	-----	-0.255862	0.0193 *
# Pozas activas/sendero	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Longitud del sendero	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Ancho del sendero	-0.261151	0.0060 **	0.19340	0.0622 °	-----	-----
Altitud del sendero	3.135575	0.0026 **	-3.26729	0.0204 *	0.699130	0.0169 *
Sendero con pendiente	-----	-----	-----	-----	-----	-----
# Visitas al sendero	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Promedio Herbáceas/poza	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Promedio Arbustos/poza	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Promedio Árboles/poza	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Promedio Bejucos/poza	-----	-----	-----	-----	-----	-----

DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo muestran que existen distintas estrategias reproductoras entre algunas especies que habitan en ambientes marcadamente estacionales, a pesar de su relación filogenética y ecológica. El éxito reproductor de cada especie para mantener sus poblaciones relativamente estables en este ambiente y en esta área en particular es el reflejo de una posible adaptación para coexistir de forma simpátrica. Por otro lado se obtuvieron datos nuevos sobre aspectos básicos de la reproducción e historia natural de dos especies de hílidos y un ránido.

En anteriores estudios el análisis de la coexistencia se ha basado en la no competencia por recursos alimenticios y de espacios-tiempos para el llamado reproductor por lo que en el presente estudio se intentaron considerar otros factores como los modos de reproducción y la elección de sitios de oviposición. La competencia puede tener un efecto parcial en la estructura, (Gordon, 2000), ya que como se observó, existen factores abióticos que también influyen en el actuar de las especies. Algunos estudios sugieren que la repartición de recursos en anfibios puede resultar de tres principales factores, de las cuales la competencia es sólo una; los otros dos son la depredación y factores que operan independientemente de las interacciones interespecíficas, como limitaciones fisiológicas (Donnelly & Guyer, 1994; Gorman & Haas, 2011; Prado *et al.*, 2005; Santoro & Brandáo, 2014). Dada la marcada estacionalidad del sitio de estudio, la importancia de los cuerpos de agua para las primeras etapas de desarrollo en los anuros produce una fuerte probabilidad de competencia espacio-

temporal, por lo que el reparto de criaderos puede facilitar la coexistencia interespecífica (Richter Boix, *et al.*, 2006; Crump, 2015; Duellman & Trueb, 1994).

Estrategias y actividad reproductora entre especies

De las 26 pozas registradas con oviposiciones en 16 de ellas se registraron puestas de *A. dacnicolor*, en 13 de *S. baudinii* y en cuatro de *L. forreri*. En cinco se encontraron puestas de *A. dacnicolor* y *S. baudinii* y sólo en una se registraron puestas de las tres; dichas puestas se colocaron en destiempo, de forma que aunque existió un traslape espacial, no hubo un traslape temporal, evitando la posible competencia por recursos o la depredación entre renacuajos (Crump, 2015).

Un aspecto asociado con las variaciones interespecíficas en la fecundidad de los anuros tiene que ver con sus modos reproductores (Crump, 1974; Duellman & Trueb, 1994; Guayara & Hernando, 2012). El modo de reproducción es una función dependiente de elementos como la competencia, la depredación y la incertidumbre ambiental (Yeager & Gibbons, 2013). Se ha generalizado que las especies con estrategias *r* presentan alta tasa máxima de crecimiento natural, reproducción temprana, puesta de gran número de huevos, producción explosiva, pequeño tamaño corporal, vida corta, baja tasa de supervivencia y de ambientes inestables; mientras que las de estrategia *k* presentan valores contrarios (Nichols, *et al.*, 1976).

Las especies con oviposición acuática (*S. baudinii* y *L. forreri*) presentaron valores de fecundidad más altos (estrategia R) con respecto a la fecundidad de *A. dacnicolor*, la cual al ovipositar en zonas arbóreas tiende a ser más

independiente del agua prefiriendo pozas temporales pero con mayor hidroperíodo y por tanto, ambientalmente más pronosticables, ovipositando durante eventos de poca lluvia. De acuerdo a la fecundidad de *A. dacnicolor*, se observa que es una especie que apuesta más energéticamente al tamaño del huevo y desarrollo de la larva (reproducción de tipo r , cercano a k), dado que de las tres especies, es la que tarda más en su desarrollo embrionario y la que menor fecundidad tiene. Estos resultados reafirman la premisa de que existe un costo-beneficio o compromiso (*trade-off*) entre el tamaño de la puesta y el tamaño del huevo; ante huevos de gran tamaño se presenta una puesta de menor tamaño (Nichols, *et al.*, 1976; Crump & Kaplan, 1979; Guayara & Bernal, 2012).

Con respecto a la fertilidad, se encontraron porcentajes altos en las tres especies y sin diferencias significativas, en contraste con lo que observaron (Guayara & Bernal, 2012), donde las especies con puestas acuáticas presentaron un porcentaje de fertilidad ligeramente mayor a las especies con puestas terrestres.

Durante el monitoreo se pudo observar que de acuerdo a la temporalidad, las tres especies de estudio mantuvieron una actividad reproductora compartida durante las primeras semanas del período de lluvias; elemento que induce y refuerza la competencia interespecífica (Lawler & Morin, 1993). Esta elección puede deberse a que el uso de cuerpos de agua efímeros a principios de las primeras lluvias de la temporada está asociado a un comportamiento de evasión de fuertes depredadores acuáticos que se reproducen en temporada de mayor inundación, como peces y crustáceos (Prado *et al.*, 2005; obs. pers.).

A. dacnicolor presentó una actividad reproductora más continua a lo largo de las semanas y afín al aumento en la temperatura ambiental. Su comportamiento coincide con el de otras especies de filomedusinos (e.g. *A. callidryas*, *A. saltator* y *A. spurrelli*) que han sido considerados como reproductores oportunistas, ya que durante épocas de sequía si las lloviznas llegan a mantener sitios de oviposición suficientes, se desencadena su comportamiento reproductor (Ortega-Andrade *et al.*, 2011).

S. baudinii y *L. forreri* mostraron un comportamiento reproductivo explosivo, con mayor afinidad hacia la precipitación y a la temperatura en el caso de *S. baudinii*. Estos resultados coinciden con el comportamiento de *S. baudinii* que se ha descrito (Donnelly & Guyer, 1994; Prado *et al.*, 2005; Savage, 2002). Pero difiere con lo que se ha encontrado en otras especies de *Lithobates*, donde se ha visto un desencadenamiento de la actividad reproductora por un aumento de la temperatura en los cuerpos de agua (Kaefer *et al.*, 2007; Ruthig 2013).

Estos resultados se relacionan con la idea de que las especies que utilizan estanques permanentes tienen un pico de cría que está relacionado con la temperatura, como *A. dacnicolor*, mientras que el éxito reproductor en los criadores de estanques temporales se determina por pulsos de lluvia como en *S. baudinii* y *L. forreri* (Prado *et al.*, 2005; Richter-Boix, *et al.*, 2006; Wells, 2010).

Comúnmente se han distinguido entre los anuros criadores explosivos (reproducción en pocas noches o que usan pozas temporales) de zonas áridas y aquellos criadores continuos que prolongan su reproducción durante varias semanas, durante todo el año en zonas tropicales. De acuerdo a

esta clasificación todas las especies en la selva baja caducifolia serían explosivas; sin embargo, la categorización de especies en dos extremos es en realidad una representación de un continuo (Wells, 2010). Probablemente por eso *A. dacnicolor* presenta una estrategia *r* cercana a *k* y *L. forreri* no presenta una fecundidad tan propia de la estrategia *r* como *S. baudinii*.

Microambiente de los sitios de oviposición

A. dacnicolor fue oportunista al hacer mayor uso de sustratos para ovipositar (troncos, rocas, ramas, vegetación), contrario a lo que se creía comúnmente (Lemos-Espinal, 2006; Pyburn, 1970; Paton & Harris, 2010). *S. baudinii* y *L. forreri* resultaron ser más especialistas, ocupando un único tipo de sustrato, *S. baudinii* ovipositó en la superficie acuática y *L. forreri* en vegetación subacuática.

Algunos estudios han concluido que los factores ambientales que más influyen en la selección del sitio de reproducción en anfibios son abióticos (Bosch & Martínez-Solano, 2003; Rudolf & Rödel, 2005; Vasconcelos, *et al.*, 2009). Aunque pueden variar dependiendo la especie y debe sumarse el hecho de que los factores bióticos pueden ser de gran influencia también (Wells, 2010). En este caso se observó que los factores que más influenciaron en la presencia de oviposiciones de las tres especies fueron tanto bióticos como abióticos.

En *A. dacnicolor* se encontró una mayor influencia por parte de la densidad vegetal y forestal, Blaustein *et al.*, (2001) y Wells (2010) se han referido a esto, en otras especies, como un mecanismo de protección de las puestas a una

alta incidencia lumínica y/o a una rápida desecación de la poza al proporcionar materia orgánica o a brindar espacios para ovipositar (Blaustein, *et al.*, 2001; Wells, 2010). Las oviposiciones de *S. baudinii* se vieron asociadas a cuerpos de agua con pH ligeramente mayores (entre 7–8). Posiblemente relacionado al hecho de que a mayor acidez se puede retrasar el crecimiento y otras aptitudes de las larvas, cuando esta especie tiende a desarrollarse en unas horas al preferir pozas con hidropériodo corto. Además de que los espacios abiertos en los que oviposita permiten una alta incidencia lumínica y calidez en el cuerpo de agua, que pueden ser factores influyentes en el rápido desarrollo de las larvas (Berven, 1982; Wells, 2010; Ahuitzin-Flores, 2015).

L. forreri se mostró asociada a cuerpos de agua de gran tamaño, con alta densidad de arbustos. Apenas comenzaban a formarse los arroyos y los cuerpos de agua aunque habían crecido, se mantenían delimitados. El área del cuerpo de agua fue posiblemente influyente ya que entre mayor es el área existe mayor flujo de agua y el flujo es un factor que facilita la disolución de oxígeno en el agua (Martínez, 2000; Almeida-Brito, 2014). Su relación con la densidad de arbustos, posiblemente se debió a la necesidad de colocar los huevos en ramificaciones subacuáticas o vegetación emergente (Gilbert *et al.*, 1994), además de que este modo reproductor les protege de una mayor exposición a la radiación y desecación (Wells, 2010). También se vieron influenciadas por el hidropériodo ligeramente corto, ya que generalmente los cuerpos de agua temporales tienden a ser ocupados por especies con patrones de reproducción explosivo (Vieria, *et al.*, 2009) como *L. forreri* y *S. baudinii* y tienden a ser limitantes para aquellas especies con oviposición terrestre, que generalmente

presentan una metamorfosis y desarrollo embrionario tardío (Wells, 2010) posiblemente es por eso que la mayoría de las puestas de *A. dacnicolor* se mostraron asociadas a pozas con hidropériodo largo.

Se ha visto el modo reproductor de *L. forreri* en zonas templadas o con cuerpos de agua fría, que facilita la difusión de oxígeno (Wells, 2010) dado que en esta zona tropical seca se dificultaría encontrar cuerpos de agua con estas características, posiblemente la difusión del oxígeno se facilita no por la temperatura del agua, sino por la presencia de corriente en el agua. Incluso se ha encontrado que la influencia de factores como la temperatura y el oxígeno, observados en las especies con modos acuáticos (*S. baudinii* y *L. forreri*) no se encuentran relacionados con la frecuencia reproductora de especies con modos reproductores terrestres, como en el caso de *A. dacnicolor* (Wells, 2010).

Cabe resaltar que el parámetro biótico que se relacionó significativamente con las puestas de las tres especies, fue la abundancia relativa de adultos por poza. Se ha visto que la abundancia de adultos puede ser un referente de la fecundidad y que la fecundidad puede ser un estimador de la abundancia en la población (Paton & Harris, 2010; Bionda, *et al.*, 2013).

Abundancia relativa y éxito reproductor

Se registraron adultos de las tres especies en todos los senderos; sin embargo, esto no ocurrió con las puestas. Esto se puede deber a que los anfibios tienen distintas necesidades en sus diferentes estadios, por lo que hacen un distinto uso de los hábitats a lo largo de su historia de vida (Dixon & Hayer,

1968; Donnelly & Guyer, 1994). Zarco resultó ser un sendero ambientalmente importante para salvaguardar la actividad reproductora de estas especies. Sin embargo, otro estudio encontró mayor presencia de actividad reproductora de *A. dacnicolor* y *S. baudinii* en el sendero Hornitos (Esparza-Orozco, 2014). Esto se puede deber a que el uso de estanques temporales puede variar entre años y sitios, debido a variaciones de los patrones estacionales (Donnelly & Guyer, 1994; Oliver, 2006).

Se observó una sucesión en la presencia de especies a lo largo de las semanas y una correlación importante entre la abundancia de puestas y abundancia de adultos por sendero. *A. dacnicolor* y *S. baudinii* fueron las más abundantes de las tres especies en el estudio. A pesar de que sus estrategias son muy distintas, el éxito reproductor que cada una tiene les ha permitido mantener poblaciones dominantes en EBCh. *L. forreri*, fue la que presentó menor abundancia un caso distinto; los factores bióticos y abióticos en conjunto con la fisiología de la especie, no han permitido que esta sea dominante en la comunidad. Elementos como la altura, ancho y número de pozas en los senderos muestreados, influyen en el comportamiento de los adultos en estas especies. Senderos estrechos como Búho y Chachalacas, ubicados a mayor altura y contando con mayor número de pozas, fueron principalmente ocupados por *A. dacnicolor*. Otros fueron senderos más anchos, ubicados a menor altura y con menor número de pozas, los cuales fueron principalmente ocupados por *S. baudinii*. Estos ambientes no aseguraban la presencia de adultos de *L. forreri*, ya que los adultos de esta especie mostraron más afinidad a senderos ubicados a poca altura pero con alto número de pozas, como en el sendero de Zarco. La

altitud en las especies con modos reproductores acuáticos puede influir en el sentido de que a menor altitud existe mayor presión atmosférica y esta última facilita la concentración de oxígeno en el agua (Sawyer & McCarty, 1978; Pérez, 2003). A pesar de que *L. forreri* no fuese dominante, mostró una abundancia de adultos relativamente estable, aún por pocas que hayan sido sus puestas en los senderos muestreados.

Se puede considerar que parte del su éxito y estabilidad poblacional de las especies, es gracias a su estrategia reproductora para adaptarse y hacer uso de los microambientes que se encuentran dentro de la reserva.

Se creía que un patrón general en las comunidades de anuros confinaba sus modos de reproducción a ciertos climas (modos de reproducción terrestre/arbórea a zonas húmedas y modos acuáticos a zonas tropicales y desiertos) (Crump, 1974; Duellman & Trueb, 1994; Martori *et al.*, 2010). Aunque se ha visto menor diversidad de modos reproductores en entornos estacionales (usualmente puestas en cuerpos lénticos y/o nidos de espuma) (Perotti, 1997; Prado *et al.*, 2005; Santoro & Brandáo, 2014), no es forzosamente así. El presente estudio es reflejo de la presencia de una mayor diversidad de modos reproductores en una selva seca con marcada estacionalidad, resultado de una presión ambiental e historia evolutiva distinta entre especies (Bonetti & Wiens, 2014; Viera, *et al.*, 2009).

CONCLUSIONES

Los modos de reproducción y estrategias reproductoras, pueden estar influenciados por aspectos de competencia, depredación y/o fisiológicos, para optimizar su éxito reproductor. La elección, uso y frecuencia de los sitios de oviposición también puede verse determinada por factores tanto bióticos como abióticos. La coexistencia de especies sintópicas puede atribuirse a los diferentes modos de reproducción y al uso diferencial de los recursos, tanto espaciales como temporales y representan alternativas igualmente exitosas para tratar ciertos tipos de ambientes.

La comunidad de anuros de este ambiente tropical seco demuestra tener estrategias que evitan o minimizan los efectos negativos de las temperaturas elevadas y los escasos recursos hídricos, mostrando una adaptación reproductora a los patrones de lluvias impredecibles y/o escasas y a los ciclos hidrológicos de los estanques temporales. Durante el desarrollo evolutivo independiente de cada especie, ciertas presiones selectivas de este ambiente han favorecido dichos modos reproductores, al punto de que hasta el momento *A. dacnicolor*, *S. baudinii* y *L. forreri* son de las especies más abundantes y/o con poblaciones estables dentro de la selva baja caducifolia.

Las alteraciones en este tipo de ambientes en la EBCh pueden influir negativamente en el éxito reproductor de las especies, la dinámica de las poblaciones y la estructura de la comunidad.

REFERENCIAS

- Acevedo, M. Á. M. 2007. Ecología tropical: una visión sobre la composición, la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas de la franja tropical. *Ecoe Ediciones*. Bogotá, Colombia. 70 págs.
- Aguirre Martínez, J. L., Giménez, J., Peinado, M., Delgadillo, J., & M. Á., Macías. 2014. Clasificación bioclimática de la vertiente del pacífico mexicano y su relación con la vegetación potencial. *Acta Botánica Mexicana* 109: 133-165.
- Ahuitzin-Flores, D. 2015. Correlaciones ambientales en la densidad de renacuajos de anuros en un ambiente estacional. Tesis de Licenciatura. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México. 93 págs.
- Almeida-Brito, G. 2014. Diseño e implementación de un sistema automatizado de control de cambio de agua y mantenimiento de acuarios. Tesis para la obtención del título de Ingeniero en electrónica y control. Escuela Politécnica Nacional. Ecuador. 218 págs.
- Altig, Ronald. 1987. Key to the Anuran Tadpoles of Mexico. *The southwestern naturalist*. 32 (1): 75-84.
- Angulo A., Rueda, J. V. , Rodríguez, J. V. & E. La Marca. 2006. Técnicas de inventarios y monitoreo para los anfibios de la región tropical andina. Serie manuales para la conservación 2: 299 págs.
- Bagnara, J. T., & R. K., Rastogi. 1992. Reproduction in the Mexican leaf frog, *Pachymedusa dacnicolor*. Springer New York. Págs. 98-111.
- Barboza, F. R. 2014. Retomando el concepto de plasticidad fenotípica en el estudio de los modos reproductores de anfibios anuros. *Bol. Soc. Zool. Uruguay*. 23 (1): 16-29.

- Barrios, D., M. & A. B., Melgoza. 2005. Repartición de los recursos alimentarios en un ensamble de anuros en Quilamula, Tlaquiltenango, Morelos, México. *Herpetología americana: memoria del VII Congreso Latinoamericano de Herpetología*. 1: 132 págs.
- Beaty, L. 2012. The effect of body size and personality on anuran fitness. Tesis Doctoral. Universidad Tecnológica de Texas. 62 págs.
- Beebee, T. 2002. Amphibian Phenology and Climate Change. *Conservation Biology*. 16: 1454-1455 págs.
- Berven, K.A. 1982. The Genetic Basis of Altitudinal Variation in the Wood Frog *Rana sylvatica*. I. An Experimental Analysis of Life History Traits. *Evolution*. 36: 962-983.
- Bionda, C.; Lajmanovich, R.; Sla, N.; Martino, A. & I., di Tada. 2013. Population demography in *Rhinella arenarum* (Anura: Bufonidae) and *Physalaemus bilibonigerus* (Anura: Leiuperidae) in agroecosystems in the province of Córdoba, Argentina. *Revista de Biología Tropical*. 61 (3): 1389-1400.
- Bonetti, M. F., & J. J., Wiens. 2014. Evolution of climatic niche specialization: a phylogenetic analysis in amphibians. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281(1795): 20133229.
- Bosch, J., & I., Martínez-Solano. 2003. Factors influencing occupancy of breeding ponds in a montane amphibian assemblage. *Journal of Herpetology*, 37 (2): 410-413.
- Brito, D. 2008. Amphibian conservation: Are we on the right track? *Biological Conservation*. 141 (11): 2912–2917.

- Ceballos, G., & A., García. 1995. Conserving neotropical biodiversity: the role of dry forests in western Mexico. *Conservation Biology*. 9 (6): 1349-1353.
- Ceballos, G., Szekely, A., García, A., Rodríguez, P. & F. Noguera. 1999. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAP, México D.F. 141 págs.
- Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. 1-68.
- Crump, M. L. 2015. Anuran Reproductive Modes: Evolving Perspectives. *Journal of Herpetology*. 49 (1): 1-16.
- Crump, M. L., & R. H., Kaplan. 1979. Clutch energy partitioning of tropical tree frogs (Hylidae). *Copeia*. 626-635.
- De Almeida Prado, C. P., Uetanabaro, M., & F. S., Lopes. 2000. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the Pantanal, Brazil. *Journal of Herpetology*. 135-139.
- Dillon, M. E. & J. Fiaño. 2000. Oviposition site selection by the Túngara Frog (*Physalaemus pustulosus*). *Copeia*. 3: 883-885.
- Dixon, J. R., & W. R., Heyer. 1968. Anuran succession in a temporary pond in Colima, Mexico. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*. 67(3): 129-137.
- Dodd, C. K. 2013. Frogs of the United States and Canada. Vol. I. y II. Editorial Johns Hopkins University. 981 págs.
- Doody, J. S., Freedberg, S., & J. S., Keogh. 2009. Communal egg-laying in reptiles and amphibians: evolutionary patterns and hypotheses. *The Quarterly review of biology*. 84 (3): 229-252.

- Duellman, W. E. & I., Trueb. 1994. Biology of amphibians. Editorial Johns Hopkins University. 670 págs.
- Esparza, O. A. 2014. Análisis espacio-temporal de la actividad reproductora de *Agalychnis dacnicolor* y *Smilisca baudinii* en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco. Tesis de licenciatura. Universidad de Colima, México. 63 págs.
- Espinoza, V. C. R., Canseco, J. M. R., Pérez, A. L. S., Escobedo, A. A., & M. D., Laso. 2013. Distribution of some amphibians from central western Mexico: Jalisco State. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84 (2): 690-696.
- Field, A., Miles, J., & Field, Z. (2012). *Discovering Statistics Using R* (1st edition). Publicaciones Sage. 992 págs.
- Ford, P. L., & D. M., Finch. 1995. Habitat and breeding ecology of amphibians of the tropical deciduous Forest of Jalisco, Mexico. United States Department of Agriculture Forest Service General Technical Report rm, 134-137.
- Ford, P.L. & N.J. Scott. 2006. Community level analysis of opportunistically-breeding anurans in western Mexico. *Herpetological Natural History* 9: 177-182.
- Frost, D. R. 2016. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.6. Base electrónica de datos disponible en: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA. Consulta 25 Marzo del 2015.
- García, A. & G., Ceballos. 1994. Guía de campo de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco, México. Fundación Ecológica de Cuixmala, A. C. e Instituto de Biología, UNAM, México. 184 págs.

- García-Oliva, E.; Camou, A. & J. M., Mass. 2002. Ambiente físico. En: Historia Natural de Chamela. Editores: Noguera, F.A.; Vega, R. J.; García, A. A. & A. M., Quesada. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F.
- Gilbert, M., Leclair Jr, R., & R., Fortin. 1994. Reproduction of the northern leopard frog (*Rana pipiens*) in floodplain habitat in the Richelieu River, P. Quebec, Canada. Journal of Herpetology. 465-470.
- Gordon, C. E. 2000. The coexistence of species. Revista chilena de historia natural. 73 (1): 175-198.
- Gottsberger, B., & E., Gruber. 2004. Temporal partitioning of reproductive activity in a neotropical anuran community. Journal of Tropical Ecology. 20 (03): 271-280.
- Guayara-Barragán, M. G., & M. H., Bernal. 2012. Fecundidad y fertilidad en once especies de anuros colombianos con diferentes modos reproductores. Caldasia. 34 (2): 483-496.
- Gouveia, S. F., & R. G., Faria. 2015. Effects of Habitat Size and Heterogeneity on Anuran Breeding Assemblages in the Brazilian Dry Forest. Journal of Herpetology. 49(3):442-446.
- Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica. 183-190.
- Griffiths, R. A. 1997. Temporary ponds as amphibian habitats. Aquatic Conservation: Marine and freshwater ecosystems. 7 (2): 119-126.
- Haddad, C. F., & C. P., Prado. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. BioScience. 55(3): 207-217.

- Halliday, T. R. 2008. Why amphibians are important. *International Zoo Yearbook*. 42 (1): 7–14.
- Heyer, W. R., McDiarmid, R. W., & D. L., Weigmann. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica*. 100-111.
- Heying, E. H. 2001. The evolutionary ecology and sexual selection of a madagascan poison frog (*Mantella laevis*). Tesis Doctoral. Universidad de Michigan. 213 págs.
- Kaefer, Í. L., Boelter, R. A., & S. Z., Cechin. 2007. Reproductive biology of the invasive bullfrog *Lithobates catesbeianus* in southern Brazil. In *Annales Zoologici Fennici*. 435-444.
- Kindt, R. & R., Coe. 2005. Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. Nairobi: Centro Agroforestal Mundial (ICRAF).
- Lajmanovich, R. C. 2000. Interpretación ecológica de una comunidad larvaria de anfibios anuros. *Interciencia*. 25 (2): 71-79.
- Lawler, S. P., & P. J., Morin. 1993. Temporal overlap, competition, and priority effects in larval anurans. *Ecology*. 174-182.
- Leivas, P. T., Leivas, F. W., & M. O., Moura. 2012. Diet and trophic niche of *Lithobates catesbeianus* (Amphibia: Anura). *Zoologia Curitiba*. 29 (5): 405-412.
- Lin Y. & Kam Y. 2008. Nest choice and breeding phenology of an Arboreal-breeding frog, *Kurixaluz eiffingeri* (Rhacophoridae), in a Bamboo Forest. *Zoological Studies*. 47 (2): 129-137.

- Lemos-Espinal, J. A. 2006. Anfibios y reptiles del este/noreste del estado de Sonora. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. BE002. México D. F.
- Malone, J. H. 2004. Reproduction in three species of *Smilisca* from Costa Rica. *Journal of herpetology*. 38 (1): 27-35.
- Martori, R., Aun, L., Birri, A., Rozzi Giménez, C., & E., Heredia. 2010. Reproducción comparada de tres especies de anuros sintópicos de una localidad del sudeste de Córdoba. *Cuadernos de Herpetología*, 18.
- Mendoza-Estrada, L. J., López, R. L., & R., Castro-Franco. 2008. Dieta de *Lithobates zweifeli* Hillis, Frost y Webb 1984 (Anura: Ranidae) en un río estacional del centro de México. *Acta zoológica mexicana*. 24 (1): 169-197.
- Menin, M., Rossa-Feres, D. D. C., & A. A., Giaretta. 2005. Resource use and coexistence of two syntopic hylid frogs (Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Zoologia*. 22(1): 61-72.
- Molina, R. 2002. Reproducción de *Pleurodema brachyops* (Anura: Lectodactylidae) en los llanos del Estado Apure, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle Ciencias Naturales*. 158: 117-125.
- Mostacedo, B. & T., Fredericksen. 2000. Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. Editorial El país. Santa Cruz, Bolivia. 87 págs.
- Sanabria, E. A., Quiroga, L. B., & J. C., Acosta. 2007. Sitios de oviposición y esfuerzo reproductor en *Chaunus arenarum* (Anura: Bufonidae) en el desierto del Monte, Argentina. *Revista española de herpetología*. 21: 49-53.

- Savage, J. M. 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas. Editorial Universidad de Chicago. 934 pp.
- Takashi, H. 2011. Use of oviposition sites by a Rhacophorid frog inhabiting a coastal area in Japan. *Journal of Herpetology*. 45 (4): 432-437.
- Oliver, L. 2006. Ecología de la reproducción y desarrollo larvario en un ensamble de anuros en la región de Zapotitlán Salinas, Puebla. México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 47 págs.
- Ortega-Andrade, H. M., Tobar-Suárez, C., & M., Mónica Arellano. 2011. Tamaño poblacional, uso del hábitat y relaciones interespecíficas de *Agalychnis spurrelli* (Anura: Hylidae) en un bosque húmedo tropical remanente del noroccidente de Ecuador. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*. 51(1): 1-19.
- Ortíz-Serrato, L., Ruiz-Campos, G., & J. H. Valdez-Villavicencio. 2013. Diet of the Exotic American Bullfrog, *Lithobates catesbeianus*, in a Stream of Northwestern Baja California, Mexico. *Western North American Naturalist*, 74 (1): 116-122.
- Parra-Olea, G., Flores-Villela, O. & C. Mendoza-Almeralla. 2012. Biodiversidad de anfibios en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 460–466.
- Paton, P., & R., Harris. 2010. Egg mass and nest counts. Editor: Dodd, C. K. en *Amphibian Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques*. Editorial Universidad de Oxford. 143-165.

- Paton, P. W., & W. B., Crouch. 2002. Using the Phenology of Pond-Breeding Amphibians to Develop Conservation Strategies. *Conservation Biology*. 16 (1): 194-204.
- Pérez, G. R. 2003. Bioindicación de la calidad del agua en Colombia: Propuesta para el uso del método BMWP Colombia. Universidad de Antioquia.
- Perotti, M. G. 1997. Modos reproductores y variables reproductoras cuantitativas de un ensamble de anuros. *Revista Chilena de Historia Natural*. 70: 277-288.
- Pough, F. H., Andrews, R. M., Cadle, J. E., Crump, M. L., Savitzky, A. H., & K. D., Wells. 2001. *Herpetology*. Upper Saddle River, New Jersey. Prentice Hall. 2nd ed. 612 págs.
- Prado, G. M., & J. P., Pombal. 2005. Distribuição espacial e temporal dos anuros em um brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, sudeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*. 63 (4): 685-705.
- Pyburn, W. F. 1970. Breeding behavior of the leaf-frogs *Phyllomedusa callidryas* and *Phyllomedusa dacnicolor* in Mexico. *Copeia*. 209-218.
- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Refsnider, J. M. & F. J. Janzen. 2010. Putting eggs in one basket: ecological and evolutionary hypotheses for variation in oviposition-site choice. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 41: 39-57.

- Resetarits, W. 1996. Oviposition site choice and life history evolution. American Society of Zoologists. 36: 205-215.
- Reques, R. 2004. Hábitats reproductores de anfibios en la provincia de Cádiz: perspectivas para su conservación. Revista de la sociedad Gaditana de Historia Natural. 4: 83-103.
- Richter-Boix, A., Llorente, G. A., & A., Montori. 2006. Breeding phenology of an amphibian community in a Mediterranean area. Amphibia-Reptilia. 27 (4): 549-559.
- Roldán, P. Gabriel. 2003. Bioindicación de la calidad del agua en Colombia. Editorial Universidad de Antioquia. Colombia. 175 págs.
- Rudolf, V. H., & M. O. Rödel. 2005. Oviposition site selection in a complex and variable environment: the role of habitat quality and conspecific cues. Oecologia. 142 (2): 316-325.
- Ruthig, G. R. 2013. Temperature and water molds influence mortality of lithobates catesbeianus eggs. Herpetological conservation and biology. 8 (3): 707-714.
- Santiago, P., Domínguez, M., Rosas, V. C., & J. M., Rodríguez. 2012. Anfibios y reptiles de las montañas de Jalisco: Sierra de Quila. Conabio. Guadalajara, Jalisco. México.
- Santoro, G. R., & R. A. Brandao. 2014. Reproductive modes, habitat use, and richness of anurans from Chapada dos Veadeiros, Central Brazil. North-Western Journal of Zoology. 10 (2): 365-373.

- Santos-Barrera, G. 2004. Enfermedades infecciosas y su papel en la declinación mundial de las poblaciones de anfibios. *Biodiversitas*. 56: 1-6.
- Santos-Barrera, G., Hammerson, G., Chaves, G., Wilson, L. D., Bolaños, F. & P., Ponce-Campos. 2010. *Smilisca baudinii*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 04 February 2015.
- Santos-Barrera, G., Chaves, G., Savage, J., Wilson, L.D. & F. Bolaños. 2008. *Lithobates forreri*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 08 August 2015.
- Serrano, E. A., Paterna, F. O. & M. Torralva. 2005. Fenología reproductora de la comunidad de anfibios del Noroeste de la Región de Murcia. España. 16: 59-72.
- Silva, E. T. D., Reis, E. P. D., Feio, R. N., & O. P. R. Filho. 2009. Diet of the invasive frog *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802) (Anura: Ranidae) in viçosa, Minas gerais state, Brazil. *South American Journal of Herpetology*. 4 (3): 286-294.
- Sparling, D. 2010. Water quality criteria for amphibians. En *Amphibian ecology and conservation: a handbook of techniques*. Editor: Dodd, C. K. 2010. Editorial Universidad de Oxford. 556 págs.
- Stuart, S.N., Hoffmann, M., Chanson, J.S., Cox, N.A., Berridge, R.J., Ramani, P., & B.E. Young. 2008. *Threatened Amphibians of the World*. Lynx Edicions, Barcelona, Spain; IUCN, Gland, Switzerland; and Conservation International, Arlington, Virginia, USA.

- Sawyer, C.N. & McCarty. 1978. Chemistry for Environmental Engineering. Tercera edición. McGrawHill Book Company, New York.
- Ter Braak, C. J. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. Theory and models in vegetation science. Springer Netherlands. 69-77.
- Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. Copeia: 1-21.
- Valencia A. A., Cortés, A. M. & C.A. Ruiz. 2012. Servicios ecosistémicos brindados por los anfibios y reptiles del neotropico: una visión general. Capital natural Colombia. 2: 26 págs.
- Vargas, F., & P. Gutiérrez. 2005. Cambios morfológicos y mortalidad en embriones y renacuajos de *Agalychnis spurrelli* Boulenger (Anura: Hylidae). Actualidades Biologicas. 27 (83): 189-202.
- Vasconcelos, T. S., Santos, T. G., Rossa-Feres, D. C., & C. F. B. Haddad. 2009. Influence of the environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. Canadian Journal of Zoology. 87 (8): 699-707.
- Vieira, W., Santana, G. & C. Arzabe. 2009. Diversity of reproductive modes in anurans communities in the Caatinga (dryland) of northeastern Brazil. Biodiversity and Conservation. 18:55–66.
- Warburg, M. R. 1997. Ecophysiology of amphibians inhabiting xeric environments. Springer. 182 págs.
- Webb, R. G. 1971. Egg deposition of the Mexican *Smilisca*, *Smilisca baudinii*. Journal of Herpetology. 5 (3/4): 185-187.

- Wells, K. D. 2010. Ecology and Behavior of Amphibians. Chicago, IL, USA. Editorial Universidad de Chicago. 1148 págs.
- Yeager, C. R., & M. E. Gibbons. 2013. Maternal provisioning trade-off strategies of *Agalychnis callidryas*. Journal of Herpetology. 47 (3): 459-465.
- Young, B. E., Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., & T. M. Boucher. 2004. Joyas que están desapareciendo: el estado de los anfibios en el Nuevo Mundo. Natura Serve, Arlington, Virginia. 53 págs.

ANEXOS

Anexo 1

Hidroperíodo de las 26 pozas, determinado según el total de días muestreados, el número respectivo de oviposiciones registras por especie y el promedio por poza del total de puestas registradas.

POZA	TEMPORALIDAD	Hidroperíodo			L. forreri	PROMEDIO DE PUESTAS
		(118 días de muestreo)	A. dacnicolor	S. baudinii		
Bu_102	LARGO	118	10	0	0	3.33
Ch_21	LARGO	112	4	0	0	1.33
Cha_161	LARGO	102	8	0	0	2.67
Co_101 A	CORTO	23	0	1	0	0.33
Co_101 B	LARGO	100	4	0	0	1.33
Co_103	LARGO	90	0	1	0	0.33
Co_105	LARGO	112	3	0	0	1.00
Co_92	LARGO	108	9	0	0	3.00
Ho_175	LARGO	108	1	1	0	0.67
Ho_182	CORTO	72	8	1	0	3.00
Ho_XII	CORTO	20	0	1	0	0.33
Za_111 A	CORTO	54	0	1	0	0.33
Za_102	CORTO	59	4	1	0	1.67
Za_104	CORTO	62	0	2	0	0.67
Za_105	CORTO	62	0	1	0	0.33
Za_111 B	CORTO	74	4	1	0	1.67
Za_111 C	CORTO	55	1	5	1	2.33
Za_122	CORTO	20	0	0	1	0.33
Za_131	LARGO	112	31	0	0	10.33
Za_134	LARGO	86	2	0	0	0.67
Za_62 A	CORTO	81	5	1	2	2.67
Za_62 B	LARGO	84	0	0	1	0.33
Za_85	CORTO	20	4	0	1	1.67
Za_92	CORTO	67	0	3	0	1.00
Za_VI	CORTO	74	0	1	0	0.33
Za_XII	CORTO	46	2	0	0	0.67

Anexo 2

Conjunto de variables bióticas y abióticas, con sus respectivas correlaciones. De acuerdo a estas, se eligieron variables clave para evitar la multicolinealidad en análisis posteriores.

VARIABLE	CORRELACIÓN
Densfores	-----
	OD% = 0.72
	Léntico = - 0.89
Área	Lótico = 0.89
Profund	-----
Salinid	Hemipteros = 0.62
pH	-----
°C	-----
	Área = 0.72
	Léntico = - 0.66
OD%	Lótico = 0.66
Luz	Arácnidos = 0.78
Altitud	Himenopteros = 0.83
	Arbustos = - 0.84
	Bejucos = - 0.54
	Odonatos = 0.54
	HidropCorto = - 0.56
Herbáceas	HidropLargo = 0.56
Árboles	Conlarvas = 0.52
Bejucos	Herbáceas = 0.54
Tortugas	-----
Hemipteros	-----
Coleópteros	-----
Odonatos	-----

Anexo 3

Abundancia relativa de adultos por especie, registrada en el total del censo.

ESPECIES	ABUNDANCIA RELATIVA
<i>A. dacnicolor</i>	453
<i>C. hobarthsmithi</i>	10
<i>C. occidentalis</i>	5
<i>D. sartori</i>	5
<i>D. spatulata</i>	61
<i>E. nitidus</i>	1
<i>E. smaragdina</i>	456
<i>H. ustus</i>	373
<i>H. variolosus</i>	326
<i>I. marmoreus</i>	303
<i>I. mazatlanensis</i>	27
<i>L. forreri</i>	62
<i>L. melanonotus</i>	1
<i>R. marina</i>	26
<i>R. marina</i>	1
<i>S. baudinii</i>	297
<i>S. fodiens</i>	73
<i>T. smithii</i>	736
<i>T. typhonius</i>	28
TOTAL GENERAL	3244

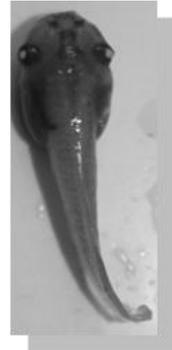
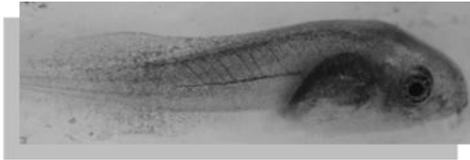
Anexo 4

Abundancia de adultos y puestas por especie y por sendero.

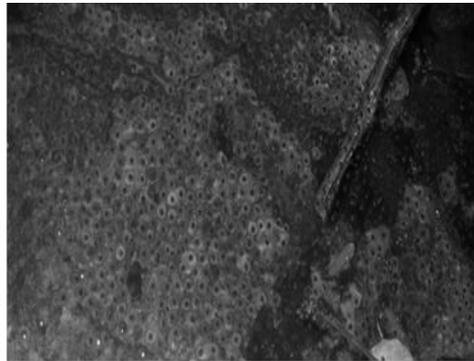
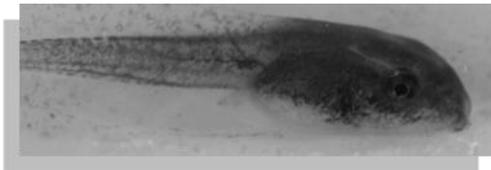
	Búho Adultos	Búho Puestas	Chachalacas Adultos	Chachalacas Puestas	Colorado Adultos	Colorado Puestas	Hornitos Adultos	Hornitos Puestas	Zarco Adultos	Zarco Puestas	Total de Adultos /sp	Total de Puestas /sp
<i>A. dacnicolor</i>	37	10	70	12	78	16	57	9	211	53	510	100
<i>L. forreri</i>	1	0	3	0	8	2	1	3	49	16	63	21
<i>S. baudinii</i>	18	0	7	0	61	0	46	0	165	6	343	6
Total	56	10	80	12	147	18	104	12	425	75		

Anexo 5: Oviposiciones y renacuajos entre estadios 26-33 de desarrollo (Gosner, 1960) de *Agalychnis dacnicolor*, *Smilisca baudinii* y *Lithobates forreri*.

A. dacnicolor



S. baudinii



L. forreri

