



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

ECOLOGÍA

**EFFECTOS DE LA TEMPERATURA Y RIESGO DE DESECACIÓN EN LA
MORFOLOGÍA, CONDICIÓN CORPORAL Y METAMORFOSIS DE
RENACUAJOS Y METAMORFOS DE *Agalychnis moreletii***

TESIS

POR ARTÍCULO CIENTÍFICO

**EFFECTS OF TEMPERATURE AND DESICCATION ON THE
MORPHOLOGY, BODY CONDITION AND METAMORPHOSIS OF
TADPOLES AND FROGLETS OF *Agalychnis moreletii***

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

HERNÁNDEZ HERRERA CRISTIAN IVÁN

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

COMITÉ TUTOR: DR. JORDAN KYRIL GOLUBOV FIGUEROA

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA PLANTEL XOCHIMILCO

DRA. LETICIA MARGARITA OCHOA OCHOA

FACULTAD DE CIENCIAS, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

CIUDAD DE MÉXICO, MAYO, 2019.



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo para llevar a cabo el proyecto.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca brindada durante la obtención de grado, beca número 465064.

A Mohammed Bin Zayed Species Conservation Fund por el financiamiento que fue de gran ayuda en la logística e infraestructura del proyecto, proyecto número 152511434.

A la dirección del Área de Protección de Flora y Fauna Nahá-Metzabok por el apoyo en la realización del proyecto.

Agradecimientos personales

Al Dr. Hibraim Pérez quien además de dirigir este proyecto es un excelente mentor, amigo y ejemplo a seguir. Sin su apoyo y confianza esto no hubiera sido posible.

A los miembros del comité tutorial Dra. Leticia M. Ochoa Ochoa y Dr. Jordan K. Goluvob Figueroa quienes fueron de mucha ayuda durante la realización del proyecto y aportaron al mejoramiento del mismo.

A mis amigos y compañeros en campo Daniel Sánchez, Saraí González, Jorge Romero, Verónica López quienes además de ser de muchísima ayuda en mi proyecto hicieron de la realización del mismo algo lleno de aprendizajes académicos, pero sobre todo personales.

A mis amigos y compañeros de formación con quienes fue muy grato compartir conocimientos y experiencias: Enrique Morales, Carolina Rodríguez, Ricardo Palacios, Brasil Canales, Eduardo Bucio, Luis Jaramillo, Ricardo Figueroa, etc.

A mi familia por todo su apoyo y confianza, quienes han sido parte fundamental y principal motivación de mi formación como profesional y como persona. Y a mis otros amigos de la vida quienes me han motivado e impulsado en otras ocasiones.

ÍNDICE

1) RESUMEN	1
2) ABSTRACT	2
3) INTRODUCCIÓN	3
3.1) HIPÓTESIS.....	6
4) ARTÍCULO SOMETIDO.....	7
5) DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	38
6) REFERENCIAS.....	43

1. RESUMEN

Existen una gran variedad de atributos morfológicos y de historias de vida que tienen respuestas fenotípicamente plásticas. En anuros, la plasticidad de atributos durante el desarrollo larval es de suma importancia ya que de ello depende que se complete el proceso de metamorfosis en hábitats que son dinámicos e impredecibles. Debido a los cambios en los patrones de lluvia y el calentamiento global causado por actividades humanas es importante estudiar cómo la desecación y la temperatura de los cuerpos de agua influyen en el desarrollo larval de estos animales. Estudios previos se han enfocado en analizar el efecto de sólo una variable y han sido realizados principalmente con especies de zonas templadas. El objetivo de este estudio fue analizar el efecto de la desecación, la temperatura y la cantidad de individuos sobre la morfología, condición corporal y metamorfosis en renacuajos de *Agalychnis moreletii*. Esta es una especie rana arborícola que habita en Centroamérica. Colectamos puestas de una poza temporal en Nahá, Chiapas, México. Las puestas fueron llevadas a cautiverio y una vez eclosionados, los renacuajos se asignaron a tratamientos de temperatura incrementada, nivel de agua reducido y control. Durante y después de la metamorfosis se midieron variables morfológicas (tamaño de la cabeza, cola, extremidades, talla y masa) y se calculó la condición corporal. Realizamos pruebas de ANOVA y Kruskal-Wallis para comparar tasas de crecimiento, medidas morfológicas corregidas por talla y masa en renacuajos y metamorfos respectivamente, condición corporal y tiempo promedio a la metamorfosis, además de los índices de sincronía a la metamorfosis y coeficiente de variación de la misma. Además, realizamos GLMs para analizar el efecto del número de individuos y los tratamientos en las medidas morfológicas. Encontramos que las tasas de crecimiento de la cabeza y el cuerpo fueron significativamente diferentes entre tratamientos, la desecación retardó el tiempo de metamorfosis. La condición corporal fue afectada en mayor medida por la cantidad de individuos que por la temperatura o desecación. Por otra parte, encontramos una relación negativa entre las medidas morfológicas y la cantidad de individuos presentes durante y a la metamorfosis. Finalmente, la sincronía a la metamorfosis disminuyó con la temperatura y la desecación. En conclusión *A. moreletii* no posee la capacidad de acelerar sus tasas de crecimiento y desarrollo para evitar el riesgo de desecación, contrario a lo reportado en gran cantidad de estudios realizados con especies de anuros no tropicales. Por lo tanto, las temperaturas altas resultan limitantes, ya que aumentan la mortalidad. En consecuencia, los futuros escenarios de calentamiento global y cambios en patrones de lluvias pueden tener consecuencias demográficas negativas para la especie.

2. ABSTRACT

There are numerous morphological and life-history traits with plastic responses. In anurans, plasticity of traits during larval stages is crucial because this plasticity provides opportunities to complete the metamorphosis in highly dynamic and unpredictable habitats. Due to the impact of human activities in rainfall patterns and global warming is important to study how desiccation and temperature on ephemeral ponds affect anuran's larval development. Previous studies analyzed the effect of just one of the variables mentioned above, and were performed with species from temperate ecosystem. The aim of this study was to analyze the effect of desiccation, temperature and number of individuals on several morphological traits, body condition, and metamorphosis of tadpoles and froglets of *Agalychnis moreletii*. A tree frog species that inhabits Central America. We collected clutches from an ephemeral pond in Nahá, Chiapas, México. We kept clutches in captivity until hatching; once all individuals were in tadpole stage we randomize and assigned them to different treatments: high temperatures, desiccation risk and control. During and after metamorphosis we measured morphological traits and calculated body condition, we performed ANOVA and Kruskal-Wallis test to compare growth rates, morphological traits corrected by body size and mass in tadpoles and froglets respectively, body condition, and time to metamorphosis. In addition, we performed GLM to analyze the effect of number of individuals and treatments on morphological traits and χ^2 to compare metamorphosis synchronization index and coefficient of variation. We found that head and body growth rates were different among treatments and desiccation delayed metamorphosis day. Body condition was affected reduced mainly by individuals' number and not by treatments temperature, nor desiccation. Besides, there were a negative relation of morphological traits and number of individuals' presents during and after metamorphosis. Finally, metamorphosis synchrony was lower with high temperature and desiccation risk. In conclusion, *A. moreletii* can not speed up the growth and developmental rate to avoid desiccation risk, unlike other non-tropical anuran species. Therefore, higher temperatures are limiting because they increase mortality. Consequently, future scenarios of climate change and changes in rainfall patterns due to anthropic activities can lead to negative demographic consequences for this species.

3. INTRODUCCIÓN

Se define como plasticidad fenotípica a la capacidad de un genotipo de producir distintos fenotipos dependiendo de las condiciones ambientales (Via y Lande, 1985). Esta acción simultánea de factores intrínsecos (ej. calidad genética e inversión parental) y extrínsecos (ej. cantidad de recursos, densidad poblacional, temperatura) da lugar a una gran variedad de respuestas plásticas (Crump, 1984; Loman, 2002; Castellano *et al.*, 2004; Tejedo *et al.*, 2010). En el grupo de los anuros, se ha documentado que atributos morfológicos y fisiológicos tienen respuestas plásticas, estas respuestas son de suma importancia durante la etapa larvaria ya que causan cambios irreversibles en las que las condiciones del hábitat modifican características morfológicas y atributos de historias de vida que afectan en el desempeño de los individuos durante la metamorfosis y en la etapa adulta (Tejedo *et al.*, 2010; Wu *et al.*, 2012). Durante el estadio larval la longitud de la cola está relacionada con la capacidad de nado y se ha encontrado que individuos con cuerpos más grandes tienen mayor probabilidad de sobrevivir (Huey, 1980; Smith, 1987; Pfeening, 1992). Por otra parte, al terminar la metamorfosis el ancho de la cabeza resulta favorable para obtener presas más grandes, las extremidades anteriores ayudan a la manipulación de las presas y al desempeño locomotor en ranas arborícolas, y las extremidades posteriores están asociadas con la capacidad de salto (Emerson, 1978; Tejedo *et al.*, 2000; Manzano *et al.*, 2008). Por ello, el estudio de los cambios que puedan tener estos atributos en función de las variables del hábitat es de suma importancia.

En la actualidad los cambios antrópicos están modificando las condiciones climáticas alrededor el mundo (Foley *et al.*, 2005; Radić, 2013). Principalmente, los patrones de lluvia y la temperatura han cambiado a un ritmo acelerado en los últimos años (Dore, 2005). Tanto la cantidad, continuidad y estacionalidad de las lluvias, como las temperaturas medias de diversos sitios alrededor del mundo han cambiado, afectando además los intervalos entre las temperaturas mínimas y máximas de ciertos lugares (Rahmstorf, 1999; Zhang y Delworth, 2005). Estos cambios repercuten directamente sobre las características de los hábitats de los

anuros con larvas de vida libre, sobre todo en aquellas que habitan en cuerpos de agua temporales, en las que la presencia, duración y temperatura de los sitios de desove son cruciales para una metamorfosis óptima (Prado *et al.*, 2005).

Los estudios en cautiverio son útiles para dissociar el efecto de variables específicas y del efecto que otras puedan causar en un ambiente natural, gracias a estos estudios se han descrito patrones del efecto de las condiciones del hábitat sobre distintos atributos en numerosas especies. Entre los atributos estudiados destacan la cantidad y calidad de recursos, temperatura, desecación, riesgo de depredación y densidad poblacional (Wilbur, 1977a; Wilbur, 1977b, Merilä *et al.*, 2000; Álvarez y Nicienza, 2002; Relyea y Hoverman, 2003; Gonda *et al.*, 2010; Reading, 2010; Richter-Boix *et al.*, 2010). La calidad y cantidad de los recursos alimenticios, y la densidad poblacional afectan la talla de los individuos al terminar la metamorfosis (Wilbur, 1977b). Por otra parte, se ha encontrado que las altas temperaturas favorecen procesos fisiológicos como la absorción de comida y provocan un incremento en las tasas de crecimiento y una reducción del tiempo a la metamorfosis (Marian y Pandian, 1985). De igual forma, el riesgo de desecación de los cuerpos de agua provoca un incremento en las tasas de desarrollo y crecimiento, se ha propuesto que los individuos aceleran su desarrollo cuando la permanencia de los cuerpos de agua está en riesgo para completar de manera exitosa el proceso de metamorfosis, aunque los mecanismos no han sido detallados aún (Newman, 1988).

Estas respuestas plásticas resultan ventajosas para que los individuos terminen el proceso de metamorfosis exitosamente en hábitats con condiciones cambiantes e impredecibles (Székely, 2010). Aunque se han descrito estos patrones hace falta información ya que estos estudios analizan sólo un factor, el posible efecto sinérgico de la temperatura y la desecación, además de que en su mayoría han sido realizados con especies de hábitats templados. Debido a que los intervalos de tolerancia de temperaturas están sujetos a la variación en la temperatura de los hábitats determinados de cada especie (Snyder, 1975), las tolerancias térmicas son

diferentes entre especies de zonas templadas y climas tropicales, por lo que las respuestas también podrían serlo (Miller y Packard, 1974).

Por otra parte, atributos como la condición corporal no han sido estudiados a fondo y son de suma importancia en términos ecológicos, ya que se utiliza como una aproximación la calidad del hábitat, del estado de salud y energético de los individuos, y además está relacionado con la fecundidad y supervivencia de los individuos durante la etapa adulta (Schutte-Hostede *et al.*, 2005; Sztatecsny y Schabetsberger, 2005). De esta forma, esta medida podría ser útil para representar las reservas energéticas que los individuos son capaces de obtener durante el desarrollo larval. Asimismo, la sincronía en la metamorfosis es de suma importancia, el que las poblaciones se desarrollan de manera sincrónica pueden tener ventajas en adecuación y ante depredadores (Emlen y Demong, 1975; Augspurer, 1981). Aunque los estudios que calculan índices de sincronía están enfocados en atributos de especies florales como la germinación y la floración (Augspurer, 1983; Michalski y Durka, 2007), estudios con anuros han demostrado que los individuos que eclosionan simultáneamente tienen un menor riesgo de depredación y una adecuación relativamente mayor que aquellos que eclosionan de forma asincrónica (Petranka y Thomas, 1995), mientras que varias especies de anfibios forman agregaciones durante la etapa larval para evitar la depredación mediante el efecto de dilución (Spieler, 2003; DeVito, 2003). Además, tampoco se conoce la influencia de las condiciones ambientales en estos atributos.

Por todo lo anterior, analizar el efecto de las condiciones ambientales durante y después de la metamorfosis es de suma importancia debido a las consecuencias que pueden tener estos cambios en la adecuación y desempeño de los individuos. Mediante la elaboración de un experimento en cautiverio el objetivo de este trabajo fue analizar el efecto de la temperatura, el riesgo de desecación y el número de individuos sobre: 1) atributos morfológicos (talla, longitud de la cola, peso, ancho de la cabeza, longitud de las extremidades), 2) tasas de crecimiento, 3) condición

corporal y 4) atributos de la metamorfosis (duración, sincronía y coeficiente de variación) en renacuajos de *Agalychnis moreletii*.

3.1 Hipótesis

Dado que se ha observado plasticidad en las tasas de crecimiento y desarrollo en diferentes especies de anuros en respuesta a las condiciones ambientales, esperamos que las diferentes condiciones de desarrollo (temperaturas, y volúmenes de agua diferenciales) causarán respuestas plásticas diferentes en cada tratamiento. Específicamente, esperamos que la temperatura y el riesgo de desecación incrementen las tasas de desarrollo y crecimiento en los renacuajos de *A. moreletii* causando una reducción en el tiempo a la metamorfosis, en la talla y otros atributos morfológicos, además de que los tratamientos reducirían la sincronía de la metamorfosis.

1 **Effects of temperature and desiccation on the morphology, body condition and**
2 **metamorphosis of tadpoles and froglets of *Agalychnis moreletii***

3 Hernández-Herrera C. I.¹, Pérez-Mendoza H. A.¹ & Golubov J.²

4 Corresponding autor: hibraimperez@ciencias.unam.mx

5 ¹Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala.
6 Laboratorio de Ecología Evolutiva de Anfibios y Reptiles. Av. De Los Barrios 1, Hab. Los
7 Reyes Iztacala 54090 Tlalnepantla, Méx.

8 ²Universidad Autónoma Metropolitana Xochimilco. Lab. Ecología y Sistemática Vegetal.
9 Calz del Hueso 1100, Col. Villa Quietud, CDMX .

10 **Abstract**

11 **Hypothesis:** Temperature and desiccation will increase growth rates in *Agalychnis moreletii*
12 tadpoles, reducing size at metamorphosis and other morphological traits. Time to
13 metamorphosis will be also reduced for froglets, and metamorphosis synchrony will be
14 decoupled.

15 **Organism:** Tadpoles and early froglets of the black-eyed tree frog (*Agalychnis moreletii*).

16 **Site of Experiments:** Área de Protección de Flora y Fauna Nahá-Metzabok, Chiapas
17 Mexico.

18 **Methods:** We performed controlled experiments where we exposed tadpoles from natural
19 population to contrasting desiccation and temperature conditions. We measured snout-vent
20 length and tail length to obtain growth rates. Once metamorphosis was completed, we
21 registered metamorphosis day and the number of conspecifics remaining at the replicate. We
22 measured froglet mass, SVL, head width, forelimb, and hind limb length. We calculated three
23 different body condition indexes with snout-vent length and mass data. Finally, we calculated
24 synchrony index and coefficient of variation of metamorphosis. We performed Kruskal-

25 Wallis or ANOVA test to compare residuals of morphological traits among treatments,
26 “Derived variable statistics” to analyze growth rate, GLM to analyze the effect of number of
27 individuals in morphological traits, and ANOVA and χ^2 to compare synchrony indexes and
28 coefficient of variation respectively.

29 **Results:** Growth rates significantly differ between treatments for body size and head width.
30 Time to water emergence is lower under high temperature conditions, but delayed under
31 desiccation. In addition, we found a negative relation between all morphological traits and
32 body condition with number of individuals. Metamorphosis synchronization is also different
33 among treatments. Thus, temperature and desiccation affect morphology, metamorphosis
34 time and synchrony of tadpoles of *A. moreletii*, but also there is an effect of the number of
35 individuals in morphological traits. Contrary to other studies, we found no increase in growth
36 rate, nor early metamorphosis associated with desiccation risk. Also contrary to other studies,
37 body condition did not differ among treatments but there is an effect of number of individuals
38 present at the replicate. Finally, metamorphosis synchrony and coefficient of variation
39 differed among treatments.

40 **Keywords:** Phenotypic plasticity, tree frog, larval development, growth rate,
41 developmental plasticity, metamorphosis synchrony.

42 **Introduction**

43 Phenotypic plasticity is the modification of phenotypic characters due to the interaction of
44 genotype with environmental factors (Via & Lande, 1985). Plastic traits are controlled by
45 both ancestry (genetic quality and parental investment) and environmental factors (resources,
46 temperature, density, stress); together, these lead to a variety of plastic responses (Crump,
47 1984; Loman, 2002; Castellano *et al.* 2004; Dziminski & Alford, 2005; Tejedo *et al.* 2010).
48 Several morphological and life-history traits with plastic responses have been documented in

49 numerous anuran species. Plasticity during larval stages is particularly important because it
50 allows larvae to develop successfully in heterogeneous and changing habitats (Newman,
51 1988; Székely, 2010). Therefore, it is important to study the effects of intrinsic (e.g. parental
52 effects) and extrinsic (e.g. environment effects) factors during anuran larval development.

53 Besides, phenotypic plasticity plays a major role nowadays, as rainfall patterns and
54 temperature are changing around the world, because of land use change and global warming
55 (Cox *et al.* 2000; Foley *et al.* 2005; Radić, 2013). Changes in rainfall patterns affect the
56 amount of precipitation (mean mm per year), the continuity (if rainfall occurs on consecutive
57 days) and the seasonality of rains (delaying it or speeding it up). Also, global warming is
58 affecting mean temperatures of several habitats along the globe increasing the variability of
59 minimum and maximum temperatures (Rahmstorf, 1999; Zhang & Delworth, 2005). Those
60 changes can affect water bodies' temperature, the duration of ephemeral ponds, and the
61 beginning of mating season, which are directly linked with larval growth, development, and
62 metamorphosis completion (Prado *et al.* 2005).

63 During and after metamorphosis, morphological traits are important for individual
64 performance, and most of them have direct impacts on fitness. During the tadpole
65 development, tail length influences locomotor performance, as body size affects survivorship
66 (Huey, 1980; Smith, 1987; Pfeening, 1992). Once metamorphosis is complete, other
67 morphological traits become important. For example, head width affects food acquisition as
68 wider heads permit hunting larger and more nutritious preys (Lima & Moreira, 1993;
69 Emerson, 1985). Furthermore, forelimb length is important for prey manipulation and
70 locomotor performance in tree frogs; and hindlimb length determine jumping performance,
71 which can be critical in deterring predation and facilitating dispersal (Emerson, 1978; Tejedo
72 *et al.*, 2000; Manzano *et al.* 2008). In addition, body condition after metamorphosis reflects

73 the resource amount acquired and provides the energy reserves to be used for survival and
74 growth when metamorphosis is complete (Schulte-Hostedde *et al.* 2005; Sztatecsny &
75 Schatbetsberger, 2005).

76 Traditionally, studies on tadpole development have focused mainly on the effects of
77 environmental conditions, such as temperature, food availability, population density or
78 desiccation risk on morphological and metamorphosis traits (Wilbur, 1977a; Wilbur, 1977b,
79 Merilä *et al.* 2000; Álvarez & Nicienza, 2002; Relyea & Hoverman, 2003; Gonda *et al.* 2010;
80 Reading, 2010; Richter-Boix *et al.* 2010; Székely, 2010; Tejedo *et al.* 2010). However, these
81 aforementioned studies do not analyze the effects of more than one environmental factor, and
82 focus on species from temperate areas. Moreover, thermal tolerance of amphibians is
83 approximated to the temperatures of the environment they inhabit. As temperature decreases
84 as latitude increase, tropical anuran species may exhibit different responses than temperate
85 anuran species, due to long-term adaptations, and the less drastic changes in ecological
86 conditions across seasons (Miller & Packard, 1974; Snyder, 1975; Reading, 2007; Deutsch,
87 2008).

88 Furthermore, there is a lack of information on how conditions of larval development affect
89 metamorphosis synchrony. In most study systems, synchrony is a trait tightly related to
90 individual fitness and anti-predator responses (Augspurer, 1981; Emlen & Demong, 1975).
91 In anurans, individuals emerging relatively later have lower fitness than those emerging
92 simultaneously due to the risk of predation (Petranka & Thomas, 1995). In addition, several
93 species of tadpoles form aggregations to reduce predation risk through a dilution effect (Watt
94 *et al.* 1997; Spieler, 2003; DeVito, 2003). Based on these studies, it is likely that
95 metamorphosis synchrony is also relevant in the transition from aquatic to terrestrial habitat
96 due to predation and competition.

97 Therefore, analyzing the effect of different environmental factors in tropical species is useful
98 to understand how environmental conditions influence the process of metamorphosis. The
99 aim of this study was to determine whether growth rate, morphological traits (in tadpoles and
100 froglets) and metamorphosis (time and synchrony) are affected by variation in temperature,
101 desiccation risk and number of individuals.

102 **Methods**

103 **Study species and site**

104 *Agalychnis moreletii* (Duméril, 1853) is a tree frog occurring throughout Central America.
105 The dorsum consist of a variety of greens, flanks and inner parts of limbs are orange (Lee,
106 1996). Rainy season occurs during summer and part of autumn (May to October) when
107 individuals congregate at ephemeral ponds to mate. Females lay their eggs on vegetation
108 overhanging ponds, for complete their larval stage in the water. Larval development in the in
109 *A. moreletii* is reported as 120-121 days on average, depending on parental size (Briggs,
110 2013). This study was performed in Nahá, Chiapas, Mexico (16° 56' - 17° 02' N, 91°33' -
111 91°39' W, 800-1200 m.a.s.l.), a protected area consisting of mostly evergreen tropical forest
112 (Miranda & Hernández-X., 1963) where the mean annual temperature of 25°C and total
113 annual precipitation of 2500 mm (Muench-Navarro, 1978).

114 **Experimental design**

115 We collected 20 clutches in and around an ephemeral pond at the same date. We kept clutches
116 under a light-dark regime of 12:12 h at room temperature and moistened clutches once a day
117 during the dark hours (simulating light rains) with a water-spray to avoid egg desiccation.
118 There, we photographed each clutch next to a ruler, and measured eggs size for each clutch
119 with ImageJ (Ver. 1.51) to determine whether egg size differed among clutches.

120 Once tadpoles hatched, individuals from different clutches were mixed (as differences in egg
121 size were detected, see results section) to eliminate maternal effects on treatments and
122 replicates. We assigned 31 ± 2 individuals randomly to different treatments, each treatment
123 had five replicates. To dissociate effects of evaporation on natural conditions, we performed
124 desiccation risk and high temperature treatments. Treatments were: 1) Control (**CT**): Water
125 volume constant (5L) and room temperature (16-22°C); 2) Desiccation risk (**DT**): Decreasing
126 water volume during the experiment (300ml/week) and room temperature; 3) Moderated
127 temperature (**MT**): Water volume constant (5L) and temperatures between 26-28°C; and 4)
128 High temperature (**HT**): Water volume constant (5L) and temperatures between 29-31°C.
129 MT and HT treatments were set considering the maximum temperatures observed in the pond
130 where clutches were collected. Water temperature was kept constant during the experiment
131 in high temperature treatments by commercial fish tank thermostats. All tadpoles were fed
132 daily with fish-flakes (Wardley) 0.2 g/replica during the first month and 0.4g/replica until
133 metamorphosis, and water was changed when necessary to keep the water transparent enough
134 to make individual measurements. We removed dead individuals from each replicate to avoid
135 cannibalism and water eutrophication.

136 We photographed each replica twice a week with a measurement reference (1 mm accuracy);
137 for each photograph, using the software ImageJ (Ver. 1.51) we measured head width, body
138 length and tail length of every tadpole when possible (as some individuals were not
139 swimming horizontally when pictures were taken). After, we calculated average of individual
140 measurements per each replica for body growth rate estimation, because individual
141 recognition was not possible in replicas.

142 Once froglets emerged from the water, identified as Gosner stage 43 or 44 (Gosner, 1960),
143 we transferred each individual to terrariums until they completely reabsorbed their tail. We

144 registered metamorphosis day, counted the number of individuals present (in replica when
145 water emergence occurred), and measured mass (g), snout-vent length (mm), head width
146 (mm), forelimb length (mm) and hindlimb length (mm) with a weighting machine (0.01 g)
147 and a caliper (0.01). We calculated three body condition indexes with data obtained at the
148 day of emergence: 1) Fulton's index (K): $K = \frac{W}{SVL^3} \times 10^5$ (Sztatecsny & Schatbetsberger,
149 2005); 2) Relative mass condition index (Wr): $Wr = 100 \times \frac{M}{M_s}$ where M_s is body mass
150 predicted in a linear regression of M and SVL (Hansen, 2005); and 3) Residual Condition
151 Index (RCI) taken from the residuals of the linear regression in relative mass condition
152 (Denöel *et al* 2002). Finally, we used the package "flower" (Wang, 2015) in R (ver 3.3.2) to
153 calculate the synchrony index of Augspurer 1983 and coefficient of variation of each
154 treatment. In our case, individuals that left the water by day were analogous to and replaced
155 data that would correspond to flowers opening by day. Synchronization indexes go from zero
156 (where synchronization is totally absent) to one (where synchronization is overlapped).

157 **Statistical analysis**

158 For the analysis of morphological traits in tadpoles, we performed linear regressions on each
159 trait (head width, tail length and total length) against body length only for data from CT, and
160 then calculated the residual of each trait from the other treatments. Our aim was to analyze
161 the effect of treatments with respect to the control, which represents basal conditions. For
162 froglets data, each trait (head width, SVL, forelimb length and hindlimb length) was mass-
163 corrected to avoid false results by plastic responses occurring simultaneously on several
164 traits. For example, SVL reduced in one treatment could lead to the result that limbs are
165 longer when we correct by that trait, so mass is a better corrector to analyze differences
166 because of the independence with other traits and with the assumption that all tadpoles had

167 the same access to food. We performed Shapiro-Wilk normality tests on all data sets. As data
168 distributions were not normal, we performed Kruskal-Wallis tests to analyze differences
169 between treatments and Dunn tests for paired differences.

170 We analyzed growth rate using “Derived variable statistics” (Crowder & Hand, 1990; Diggle
171 *et al*, 1994; Davis, 2003), which consist of linear regressions of the mean data measures of
172 each replicate, with time as the independent variable and measurements (head width, body
173 length and tail length) as dependent variables. We considered the slope of each linear
174 regression as equivalent to growth rate and obtained a mean growth rate for each treatment.
175 We performed Shapiro-Wilk tests to analyze normality in the data, and next performed
176 ANOVAs or Kruskal-Wallis tests to analyze differences in growth rates by treatments.
177 Additionally, we performed a GLM to analyze effect of treatments (desiccation and
178 temperatures) and number of individuals (as mortality was different among treatments) on
179 tadpole morphological trait. Furthermore, we performed another GLM to compare
180 morphological traits and body condition indexes of froglets from the different treatments,
181 including the effect of the number of individuals present when metamorphosis occurred.
182 Finally, we compared the synchronization index among treatments with an ANOVA test and
183 the coefficient of variation of synchrony with χ^2 .

184 **Results**

185 Egg size differed among clutches ($df = 15$, $F = 39$, $P < 0.01$, mean = 3.31 ± 0.37 mm).
186 Tadpoles from MT did not reach metamorphic stages, and all froglets from HT treatment
187 were from two replicas as all other died. We found that the mean values of traits measured
188 in tadpoles were higher in CT followed by HT, DT and MT. Furthermore, mass, head width
189 and SVL are higher in froglets from HT followed by CT and DT, and both limbs are bigger
190 in CT than in DT and HT (Table 1).

191 Several morphological traits were different in tadpoles. Body length was different among
192 treatments ($\chi^2 = 47.93$, $df = 3$, $p < 0.01$), individuals from CT were larger than individuals
193 from DT and MT. In contrast, individuals from MT were smaller (Fig 1 A). Moreover,
194 comparisons performed with data corrected by size did not follow the pattern showed by
195 mean values. Residuals showed differences in head width among treatments ($\chi^2 = 21.24$, df
196 $= 3$, $p\text{-value} < 0.01$), individuals from DT had narrower heads (Fig 1 B). Besides, residuals
197 of tail length were also different among treatments ($\chi^2 = 25.52$, $df = 3$, $p < 0.01$), individuals
198 from CT had shorter tails, and individuals from MT had longer tails (Fig 1 C). In addition,
199 total length was different among treatments ($\chi^2 = 11.10$, $df = 3$, $p = 0.01$), individuals from
200 MT were longer than those from all other treatments (Fig 1 D).

201 We found that treatments affected mass-corrected morphological traits of froglets. First, mass
202 was different between treatments ($\chi^2 = 20.57$, $df = 2$, $p < 0.01$), individuals from DT have
203 lower mass (Fig 2 A). Furthermore, there were no differences in head width among
204 treatments ($\chi^2 = 2.19$, $df = 2$, $p = 0.33$) (Fig 2 B). There were differences in snout-vent length
205 among treatments ($\chi^2 = 8.85$, $df = 2$, $p = 0.01$), individuals from CT were larger than
206 individuals from DT and HT (Fig 2 C). Additionally, forelimb length was different among
207 treatments ($\chi^2 = 50.81$, $df = 2$, $p < 0.01$), individuals from CT had longer forelimbs than those
208 from DT and HT, and individuals from HT have smaller forelimbs (Fig 2 D). Finally, we
209 found differences in hindlimb length among treatments ($\chi^2 = 21.50$, $df = 2$, $p < 0.01$),
210 individuals from CT had longer hindlimbs than DT and HT, and HT individuals had shorter
211 hindlimbs than others (Fig 2 E).

212 Our results indicate that growth rates differed between treatments. Growth rate of head width
213 differed among treatments ($\chi^2 = 12.87$, $df = 3$, $p < 0.01$), being lower in DT than in MT and
214 HT (Fig 3 A). Growth rate of body length was also different among treatments ($\chi^2 = 12.87$,

215 $df = 3, p < 0.01$), it was lower in DT than in MT and HT (Fig. 3 B). Moreover, tail length
216 growth rate was different among treatments ($F = 20.14, DF = 3, p < 0.01$), except on DT vs
217 CT, and MT vs HT (Fig. 3 C). Finally, growth rate of total length was different among
218 treatments ($F = 29.9, df = 3, p < 0.01$), except in n DT vs CT, and MT vs HT (Fig. 3 D).

219 Although GLMs of morphological traits in tadpoles that include the number of individuals
220 compared among treatments showed significant differences, there were no differences in tail
221 length between CT, DT, MT and HT. In addition, there were no differences in the total length
222 of MT compared to CT; all other variables in other treatments showed significant differences
223 (Table 2).

224 However, the number of individuals per replica had a negative effect on all morphological
225 traits analyzed in froglets. There is a significant reduction in trait values when a high number
226 of individuals were present at the day of metamorphosis: mass ($t = -25.11, df = 822, p < 0.01$)
227 (Fig 4 A), snout-vent length ($t = -25.17, df = 837, p < 0.01$) (Fig 4 B), head width ($t = 17.510,$
228 $df = 835, p < 0.01$) (Fig 4 C), forelimb length ($t = -4.44, df = 837, p < 0.01$) (Fig 4 D) and
229 hindlimb length ($t = -16.12, df = 8.37, p < 0.01$) (Fig. 4 E).

230 Body condition indexes (BCIs) showed no significant differences among treatments; but
231 were affected in different ways. K is influenced by the interaction between DT and the
232 number of individuals ($t = -2.06, df = 822, P = 0.03$). Number of individuals affected Wr (t
233 $= -2.819, df = 8.22, P < 0.01$), and Residual Condition Index was influenced by both HT ($t =$
234 $2.53, df = 8.22, P = 0.01$) and Number of individuals ($t = -4.04, df = 822, P < 0.01$),
235 suggesting that density has a general negative effect on BCIs (Table 3).

236 Additionally, our results indicate that time to metamorphosis was not different among
237 treatments ($\chi^2 = 3.68, df = 2, p = 0.15$). However, time to metamorphosis was shorter when
238 individuals were exposed to high temperature treatments. The synchronization index differed

239 different among all treatments ($df = 2$, $F = 105.7$, $p < 0.01$); and in HT, synchrony was
240 inexistent. Individuals took from 43 to 151 days to complete their metamorphosis. High
241 variability was reflected in the Coefficient of Variation of metamorphosis, which was higher
242 in HT (Table 4).

243 **Discussion**

244 We found differences in egg size between different clutches. Egg-yolk provisioning is a
245 variable trait in anurans, particularly for species reproducing in ephemeral ponds, where such
246 variability may work as a bet-hedging strategy in response to environmental unpredictability
247 (Crump, 1984; Dziminski & Alford, 2005). In ephemeral ponds, environmental conditions
248 (e.g., permanency, resource amount, predators) are unpredictable and highly dynamic, thus,
249 tadpoles with differential yolk provisioning may be advantageous under changing conditions
250 and, ultimately facilitate metamorphosis in *Agallychnis moreletii*.

251 Environmental factors can modify several tadpole traits that affect directly individual fitness,
252 such as time to metamorphosis, body size, head width, tail size, limb length and body
253 condition (Huey, 1980; Emerson, 1985; Reading & Clarke, 1995; Tejedo *et al* 2000; Vega-
254 Trejo *et al* 2014). Body size, mass and body condition have tightly linked to fecundity and
255 survival when individuals become adults. In general, females prefer calls with low
256 frequencies, and high duration and repetition rates, and only males with larger size, mass and
257 body condition are capable of producing these kind of calls; thus, these traits are often under
258 strong sexual selection (Reading & Clarke, 1995; Bastos & Haddad, 2002; Parris *et al.*,
259 2009). Therefore, knowing the relative importance of each trait we analyzed on the
260 performance of individuals is useful to infer the consequences of their modification on
261 fitness, although performance tests in adults about locomotion, feeding, and mate selection
262 are necessary to analyze the direct impacts of conditions during the tadpole stage.

263 Tadpole performance is related to the environmental conditions of their habitat, especially to
264 temperatures; as higher temperatures promote faster growth rates by accelerating metabolic
265 processes like food absorption (Marian & Pandian, 1985). However, high temperatures can
266 also have negative effects on tadpoles by affecting locomotor performance or even leading
267 to mortality (Miller & Packard, 1974). Most of experiments performed with tadpoles and high
268 temperatures are focused on temperate ecosystem species, which have higher tolerances to
269 extreme temperatures than tropical species (Snyder, 1975; Deutsch, 2008). In our study, we
270 found that mortality was higher in treatments with high temperatures (more in HT than in
271 MT). This mortality leads to a reduction of number of individuals, and higher food
272 availability per capita. Low food availability has been associated with lower average larval
273 growth and size at metamorphosis (Travis, 1984). When we performed the analysis, we found
274 that tadpoles from HT treatment were similar or even bigger than CT tadpoles, and froglets
275 were bigger in HT treatment than in CT. These results suggest that there is a relationship
276 between food availability and intake: as fewer individuals survive at high temperatures, there
277 is an increase in the quantity of food available for each individual resulting in average larger
278 body size. This effect was obvious because individuals from MT had less mortality than HT,
279 were smaller, and had higher densities, which had negative effects on growth and size
280 (Wilbur, 1977a; Dash & Hota, 1980).

281 Growth rates of all morphological traits differed among treatments. We found that higher
282 temperatures increased growth rate, which is a commonly observed pattern in anurans
283 (Álvarez & Nicienza, 2002). However, we also observed that individuals from the high
284 temperature treatments were larger and heavier than in other treatments, which is inconsistent
285 with other studies where individuals under high temperatures tend to grow faster and be
286 smaller at metamorphosis (Marian & Pandian, 1985; Reading, 2010). Nevertheless, this

287 result might stem from changes in the amount food available to each individual as explained
288 previously. Other studies have demonstrated that amphibians are capable of reducing their
289 risk to variation in pond desiccation as an environmental stressor by increasing their growth
290 and developmental rate for survival (Székely *et al.* 2010). Our results indicate that body
291 growth rates under desiccation risk were significantly lower for head width and body length,
292 contrary to previous studies of species inhabiting sites with marked seasonal changes in rain
293 patterns (Mogali *et al.* 2017). Moreover, our results indicate that the *A. moreletii* are not
294 capable of responding to pond drying, therefore, drought events could have severe negative
295 demographic consequences.

296 In addition to the temperature and desiccation, the number of individuals present in ponds
297 had negative effects in growth, body size, limb length and mass (Wilbur, 1977a; Morin, 1986;
298 Loman, 2001; Relyea, 2005). Our results coincide with the literature, as we found an effect
299 of density on all treatments. We suggest that future studies must analyze not only the effect
300 of number of individuals by water volumes, but also the same number of individuals in
301 different water volumes to dissociate the effects of competition among individuals.
302 Additionally, we found that the interaction of individuals' number and treatments affect body
303 condition, highlighting the importance of considering the number of individuals in analyses
304 in the manner described above. In anurans, body condition is a trait critical for fitness, as
305 individuals having increased values of body condition have higher survival and fecundity
306 (Reading, 1995). In this study, we did not find differences on body condition among
307 treatments, but differences exist in mass and size. Individuals from DT had reduced body
308 size and mass, although these differences are not expressed in body condition due to the
309 correlation of these traits.

310 We did not find differences in time to metamorphosis among treatments, and we assume that
311 this is due to the high variability in time to metamorphosis at the individual level associated
312 with parental size (Briggs, 2013). Some individuals reached metamorphosis at day 43 while
313 others took over 151 days (more than a trifold difference). Other studies with *A. moreletii*
314 show that some characteristics of tadpole performance depend on parental genotype and
315 phenotypic traits. Therefore, individual differences in resource acquisition and genetic
316 presets in this attribute may lead to those results (Briggs, 2013). This conclusion is also
317 supported by the variation coefficients which were indicative of individual variability.

318 Despite variability at the individual level, metamorphosis synchrony differed among
319 treatments. Synchronization indexes showed that DT and HT reduce synchronization in time
320 to metamorphosis. In habitats where many other species are breeding at the same time and
321 resources are limited, low synchrony could benefit individual fitness by reducing food
322 competition (Wilbur, 1977b; Smith, 1983). In other ecological context with high number of
323 predators, both in aquatic and terrestrial habitats, high synchrony could benefit survival by
324 reducing predation risk per capita (Watt *et al.* 1997; Spieler, 2003; DeVito, 2003). Therefore,
325 the effect of synchrony on fitness likely depends on ecological contexts. Because our study
326 only examined larval stage, we encourage future studies to examine synchrony in
327 metamorphosis under natural conditions to understand the role of this trait from an
328 evolutionary perspective.

329 In conclusion, temperature and desiccation have different effects on several morphological
330 traits, growth rates and synchrony in metamorphosis. In addition, we have shown that number
331 of individuals in replicas effects morphological traits and body condition indexes. *Agalychnis*
332 *moreletii* does not exhibit a response to desiccation risk via increased growth rate or reduced
333 time to metamorphosis. Although studies of anuran larval development are abundant, there

334 is still a gap in our understanding on how different environmental factors interact to produce
335 specific plastic responses.

336 Finally, several future global change scenarios predict reductions on rainfall patterns in the
337 tropics, coupled with temperatures increases (Cox *et al.* 2000; Rahmstorf, 1999; Zhang &
338 Delworth, 2005). If predictions are accurate, these changes could lead to catastrophic
339 consequences for our study species because of their reduced thermal tolerance and their
340 limited responses to desiccation risk.

341 **Acknowledgments**

342 We thank to CONACyT (465064), the Mohamed bin Zayed Species Conservation Found
343 project 152511434 for financing this project and to the inhabitants of Nahá for their
344 hospitality and logistical assistance. Specimen handling was conducted under the permit
345 SGPA/DGVS/02145/16 from Mexican Wildlife General Direction (Dirección General de
346 Vida Silvestre).

347

348 **References**

349 Álvarez D. & Nicienza A. G. 2002. Effects of temperature and food quality on anuran
350 larval growth and metamorphosis. *Funct. Ecol.* 16: 640-648.

351 Augspurer C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: Experimental
352 studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae).
353 *Ecology.* 63(2): 775-788.

354 Augspurer C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony and fruit set of six
355 neotropical shrubs. *Biotropica.* 15: 257-267.

356 Bastos R. P. & Haddad C. F. B. 2002. Acoustic and aggressive interactions in *Scinax*
357 *rizibilis* (Anura: Hylidae) during the reproductive activity in southeastern Brazil. *Amphibia-*
358 *reptilia.* 23(1): 97-104.

359 Briggs V. S. 2013. Do big dad make big babies? Paternal effects on larval
360 performance in red-eyed treefrogs of Belize (*Agallychnis callydrias*, *A. moreletii*). *Herpetol.*
361 *J.* 23(3): 131-138.

362 Castellano S., Cucco M., & Giacoma C. 2004. Reproductive investment of female
363 green toads (*Bufo viridis*). *Copeia.* 3: 659-664.

364 Crowder, M. J. & Hand, D. J. 1990. Analysis of repeated measures. Chapman and Hall,
365 London.

366 Cox P.M., Betts R. A., Jones C. D., Spall S. A. & Totterdell I. J. 2000. Acceleration
367 of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature.* 408:
368 184-187.

369 Crump M. L. 1984. Intraclutch egg size variability in *Hyla crucifer* (Anura: Hylidae).
370 *Copeia* 1984: 302-308.

371 Dash M. C. & Hota A. K. 1980. Density effects on the survival, growth rate, and
372 metamorphosis of *Rana tigrina* tadpoles. *Ecology*. 61(5): 1025-1028.

373 Davis, C. S. 2003. Statistical methods for the analysis of repeated measurements.
374 Springer. 416pp.

375 Diggle, P. J., Liang, K. Y., & Zeger, S. L. 1994. Analysis of Longitudinal Data.
376 Oxford University Press, Oxford.

377 Denöel M., Hervant F. Schabetsberg R. & Joly P. 2002. Short- and long-term
378 advantages of an alternative ontogenetic pathway. *Biol. J. Linn. Soc.* 77: 105-112.

379 Deutsch C. A., Tewksbury J. J., Huey R. B., Sheldon K. S., Ghalambor C. K., Haak
380 D. C. & Martin P. R. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across
381 latitude. *PNAS*. 105(18): 6668-6672.

382 Dziminski M. A. & Alford R. A. 2005. Patterns and fitness consequences of
383 intraclutch variation in egg provisioning in tropical Australian frogs. *Oecologia*. 146: 98-
384 109.

385 Emerson S. B. 1978. Allometry and jumping in frogs: helping the twain to meet.
386 *Evolution*. 32: 551-564.

387 Emerson S. B. 1985. Skull shape in frogs: Correlations with diet. *Herpetologica*.
388 41(1): 177-188.

389 Emlen S. T. & Demong N. J. 1975. Adaptive significance of synchronized breeding
390 in a colonial bird: a new hypothesis. *Science*. 188: 1029-1031.

391 Foley J. A., DeFries R., Asner G. P., Bardford C., Bonan G., Carpenter S. R., Chapin
392 F. S., Coe M. T., Daily G. C., Gibbs H. K., Helkowski J. H., Holloway T., Howard E. A.,
393 Kucharik C. J., Monfreda C., Patz J. A., Prentice I. C., Rammankutty N & Snyder P. K.
394 2005. Global consequences of land use. *Science*. 309(5734): 570-574.

395 Gilbert S. F. 1991. Cell interactions at a distance: Hormones as mediators of
396 development. *Developmental Biology* 3rd ed. pp 685-694. Sinauer Associates, Inc.,
397 Massachusetts.

398 Gonda A., Trokovic N., Herczeg G., Laurila A. & J. Merilä. 2010. Predation- and
399 competition-mediated brain plasticity in *Rana temporaria* tadpoles. *J. Evol. Biol.* 23: 2300-
400 2308.

401 Gosner K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with
402 notes on identification. *Herpetologica*. 16(3): 183-190.

403 Hansen M. J. 2005. A method for correcting the relative weight (Wr) index for
404 seasonal patterns in relative condition (Kn) with length as applied to walleye in Wisconsin.
405 *N. Am. J. of Fish. Manag.* 25: 1256-1262.

406 Huey R. B. 1980. Sprint velocity of tadpoles (*Bufo boreas*) through metamorphosis.
407 *Copeia*. 1980(30): 537-540.

408 Lee, J. C. (1996). *The Amphibians and Reptiles of the Yucatan Peninsula*. Cornell
409 University Press, Ithaca, New York.

410 Lima A. P. & Moreira G. 1993. Effects on prey size and foraging mode on the
411 ontogenetic change in feeding niche of *Colostethus stepheni* (Anura: Dendrobatidae).
412 *Oecologia*. 95(1): 93-102

413 Loman J. 2001. Intraspecific competition in tadpoles of *Rana arvalis*: does it matter
414 in nature? A field experiment. *Popul. ecol.* 43: 253-263.

415 Loman J. 2002. Microevolution and maternal effects on tadpole *Rana temporaria*
416 growth and development rate. *J. Zool. Lond.* 257: 93-99.

417 Manzano A. S., Abdala V. & Herrel A. 2008. Morphology and function of the
418 forelimb in arboreal frogs: specializations for grasping ability? *J. Anat.* 213(3): 296-307.

419 Marian M. P. & Pandian T. J. 1985. Effect of temperature on development, growth
420 and bioenergetics of the bullfrog tadpole *Rana tigrina*. *J. therm. Biol.* 10(3): 157-161.

421 Merilä J., Laurila A., Timenes L. A., Räsänen & Pakkala M. 2000. Plasticity in age
422 and size at metamorphosis in *Rana temporaria* – comparison of high and low latitude
423 populations. *Ecography*. 23: 457-465.

424 Miller K. & Packard G. C. 1974. Critical thermal maximum: ecotypic variation
425 between montane and piedmont chorus frog (*Pseudacris triseriata*, Hylidae). *Experientia*.
426 30: 355-356.

427 Miranda F. & Hernández-X E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su
428 clasificación. *Boletín de la sociedad botánica de México*. 28: 29-179.

429 Mogali S., Saidapur S. & Shanbhag B. 2017. Influence of desiccation threat on the
430 metamorphic traits of the Asian common toad, *Duttaphrynus melanostictus* (Anura). *Acta*
431 *herpetol.* 12(2):175-180.

432 Morin P. J. 1986. Interactions between intraspecific competition and predation in an
433 amphibian predator-prey system. *Ecology*. 67(3):713-720.

434 Newman R. A. 1988. Adaptative plasticity in development of *Scaphiopus chouchii*
435 tadpoles in desert ponds. *Evolution*. 42(2):774-783.

436 Petranka J. W. & Thomas D. A. G. 1995. Explosive breeding reduces egg and tadpole
437 cannibalism in the wood frog, *Rana sylvatica*. *Anim. behav.* 50(3):731-739.

438 Pfeening D. W. 1992. Polyphenism in spadefoot toad tadpoles as a locally adjusted
439 evolutionarily stable strategy. *Evolution*. 46(5): 1408-1420.

440 Prado C., Haddad C. & Uetanabaro M. 2005. Breeding activity patterns, reproductive
441 modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal
442 Brazil. *Amphibia-Reptilia*. 26(2): 211-221.

443 R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R
444 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

445 Radić V., Bliss A., Beedlow A. C., Hock R., Miles E. & Cogley J. G. 2013. Regional
446 and global projections of twenty-first century glacier mass changes in response to climate
447 scenarios from global climate models. *Clim. Dyn.* 42(1-2): 37–58.

448 Rahmstorf S. & Ganopolski S. 1999. Long-term global warming scenarios computed
449 with an efficient coupled climate model. *Clim. Change.* 43: 353-367.

450 Reading C. J. & Clarke R. T. 1995. The effects of density, rainfall and environmental
451 temperature on body condition and fecundity in the common toad, *Bufo bufo*. *Oecologia.*
452 102: 453-459.

453 Reading C. J. 2007. Linking global warming to amphibian declines through its effects
454 on female body condition and survivorship. *Oecologia.* 151(1): 125-131.

455 Reading C. J. 2010. The impact of environmental temperature on larval development
456 and metamorph body condition in the common toad, *Bufo bufo*. *Amphibia-Reptilia.* 31: 483-
457 488.

458 Relyea R. A. 2001. The lasting effects of adaptative plasticity: Predator-induced
459 tadpoles become long-legged frogs. *Ecology.* 82(7): 1947-1955.

460 Relyea R. A. 2004. Fine-tuned phenotypes: Tadpole plasticity under 16 combinations
461 of predators and competitors. *Ecology.* 85(1): 172-179.

462 Relyea R. A. & Hoverman J. T. 2003. The impact of larval predators and competitors
463 on the morphology and fitness of juvenile treefrogs. *Community ecol.* 134: 596-604.

464 Richter-Boix A., Teplitsky C., Rogell B. & Laurila A. 2010. Local selection modifies
465 phenotypic divergence among *Rana temporaria* populations in the presence of gene flow.
466 *Mol. Ecol.* 19: 716-731.

467 Schute-Hostedde A. I., Zinner B., Millar J. S., & Hickling G. J. 2005. Restitution of
468 mass-size residuals: Validating body condition indices. *Ecology*. 86(1): 156-163.

469 Smith D. C. 1983. Factors controlling tadpole populations of the chorus treefrog
470 (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale, Michigan. *Ecology*. 64(3): 501-510.

471 Smith D. C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: Effects of size and date at
472 metamorphosis. *Ecology* 68(2): 344-350.

473 Snyder G. K. & Weathers W. W. 1975. Temperature adaptations in amphibians. *The*
474 *Am. Nat.* 109(965): 93-101.

475 Spieler M. 2003. Risk of predation affects aggregation size: a study with tadpoles of
476 *Phrynomantis microps* (Anura: Microhylidae). *Anim. Behav.* 65:179-184.

477 Székely P., Tudor M. & Cogălniceanu D. 2010. Effect of habitat drying on the
478 development of the Eastern spadefoot toad (*Pelobates syriacus*) tadpoles. *Amphibian-*
479 *Reptilia*. 31:425-434.

480 Sztatecsny M., & Schabetsberger R. 2005. Into thin air: vertical migration, body
481 condition, and quality of terrestrial habitats of alpine common toads, *Bufo bufo*. *Can. J. Zool.*
482 83: 788-796.

483 Tejedo M., Marangoni F., Pertolfi C., Richter-Boix A., Laurila A., Orizaola G.,
484 Nicieza A. G., Álvarez D. & Gomez-Mestre I. 2010. Contrasting effects of environmental
485 factors during larval stage on morphological plasticity in post-metamorphic frogs. *Clim. Res.*
486 43:31-39.

487 Tejedo M., Semlitsch R. D. & Hotz H. 2000. Covariation of morphology and jumping
488 performance in newly metamorphosed water frogs: effects of larval growth history. *Copeia*
489 2000:448-458.

490 Travis J. 1984. Anuran size at metamorphosis: experimental test of a model based on
491 intraspecific competition. *Ecology*. 65(4):1155-1160.

492 Vega-Trejo R., Zúñiga-Vega J. J. & Langerhans R. B. 2014. Morphological
493 differentiation among populations of *Rhinella marina* (Amphibia: Anura) in western Mexico.
494 *Evol. Ecol.* 28:69-88.

495 Via S. & Lande R. 1985. Genotype-environment interactions and the evolution of
496 phenotypic plasticity. *Evolution*. 39(3):505-522.

497 Wang X. 2015. flower: Tools for characterizing flowering traits. R package version
498 1.0.

499 Watt P. J., Nottingham S. & Young S. 1997. Toad tadpole aggregation behavior:
500 evidence for a predator avoidance function. *Anim. Behav.* 54(4): 865-872.

501 Wilbur H. M. 1977a. Density-dependent aspects of growth and metamorphosis in
502 *Bufo americanus*. *Ecology*. 58(1):196-200.

503 Wilbur H. M. 1977b. Interactions of food level and population density in *Rana*
504 *sylvatica*. *Ecology*. 58(1): 206-209.

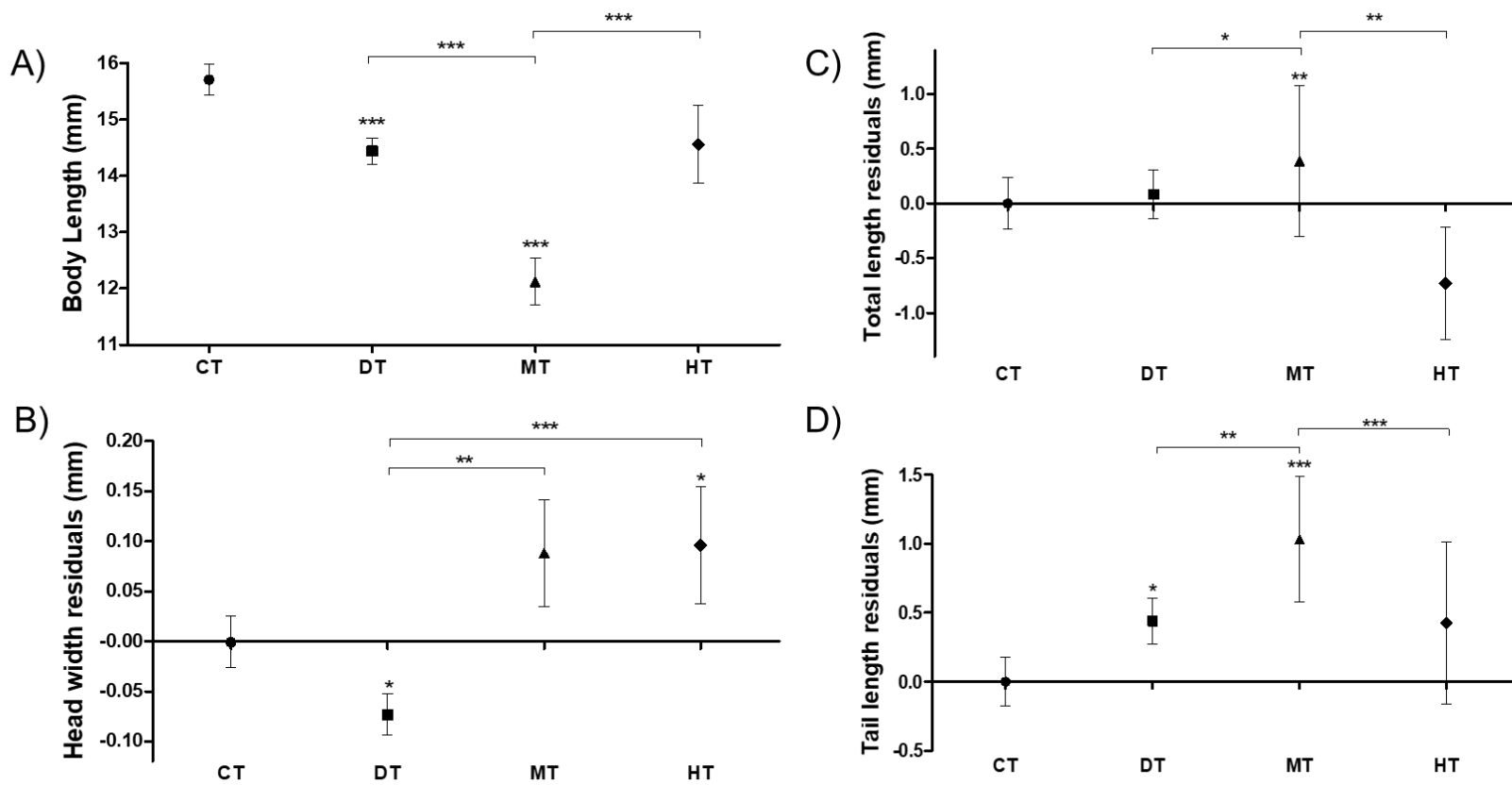
505 Zhang R. & Delworth T. L. 2005. Simulated tropical response to a substantial
506 weakening of the Atlantic thermohaline circulation. *J. Clim.* 18(12): 1853-1860.

507

508 Table 1. Means values \pm standard error of morphological traits measured in tadpoles and froglets. Treatments
 509 are CT (Control), DT (Desiccation), MT (Moderated Temperature) and HT (High Temperature), and traits are
 510 HW (Head width), BL (Body length), TL (Tail length), Total L (Total length), M (Mass), SVL (Snout-vent
 511 length), FL (Forelimb length) and HL (Hindlimb length).

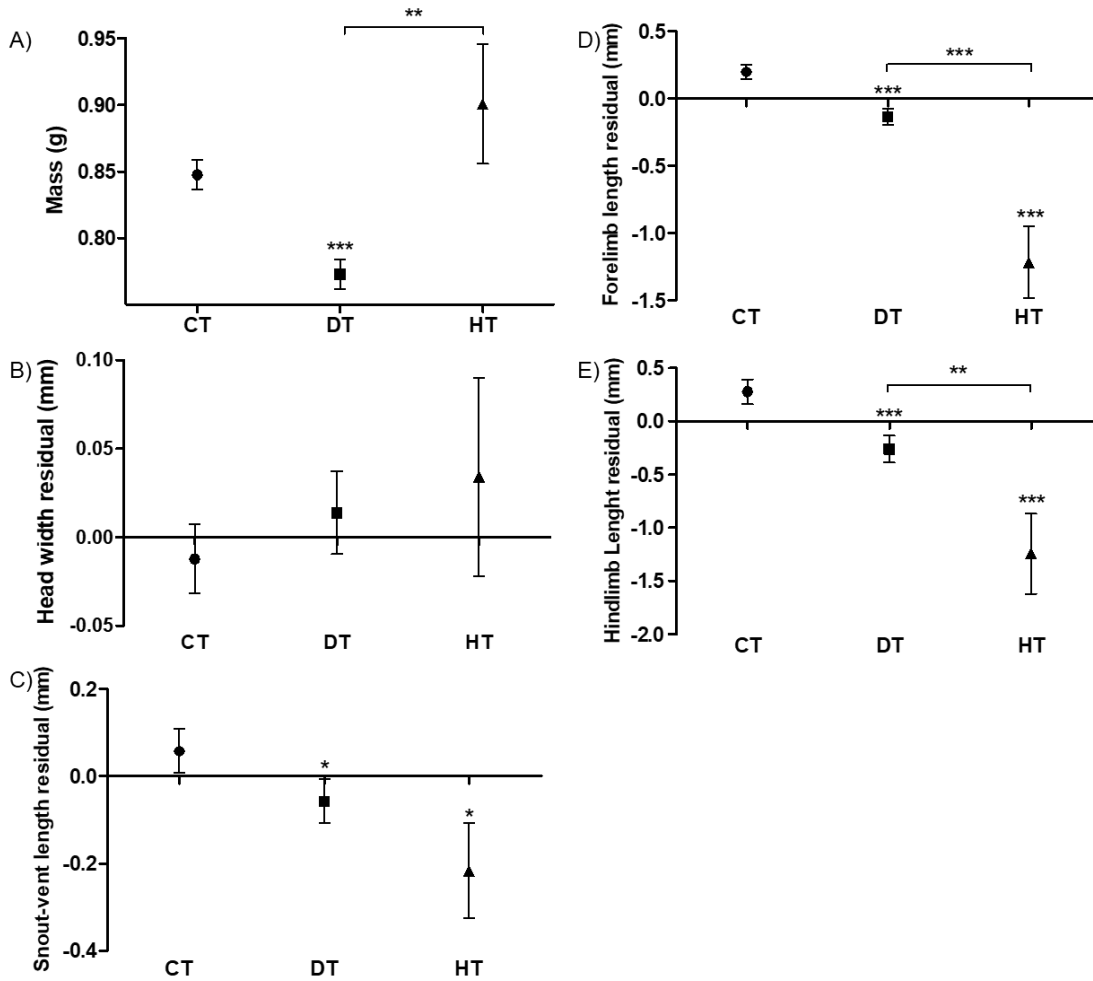
Treatment	Tadpoles				Froglets				
	HW (mm)	BL (mm)	TL (mm)	Total L (mm)	M (g)	HW (mm)	SVL (mm)	FL (mm)	HL (mm)
CT	9.03 \pm	15.70 \pm	23.32 \pm	39.34 \pm	0.84 \pm	8.39 \pm	21.99 \pm	18.61 \pm	31.40
	0.13	0.27	0.53	0.83	0.01	0.02	0.09	0.35	\pm 0.19
DT	8.36 \pm	14.43 \pm	21.74 \pm	36.23 \pm	0.77 \pm	8.31 \pm	21.39 \pm	17.53 \pm	30.25
	0.11	0.23	0.75	0.75	0.01	0.02	0.09	0.02	\pm 0.18
MT	7.44 \pm	12.12 \pm	18.14 \pm	29.87 \pm	-	-	-	-	-
	0.21	0.41	0.90	1.39					
HT	8.65 \pm	14.55 \pm	21.42 \pm	34.92 \pm	0.90 \pm	8.60 \pm	22.40 \pm	17.33 \pm	30.59
	0.34	0.67	1.40	2.14	0.04	0.08	0.29	0.29	\pm 0.31

512



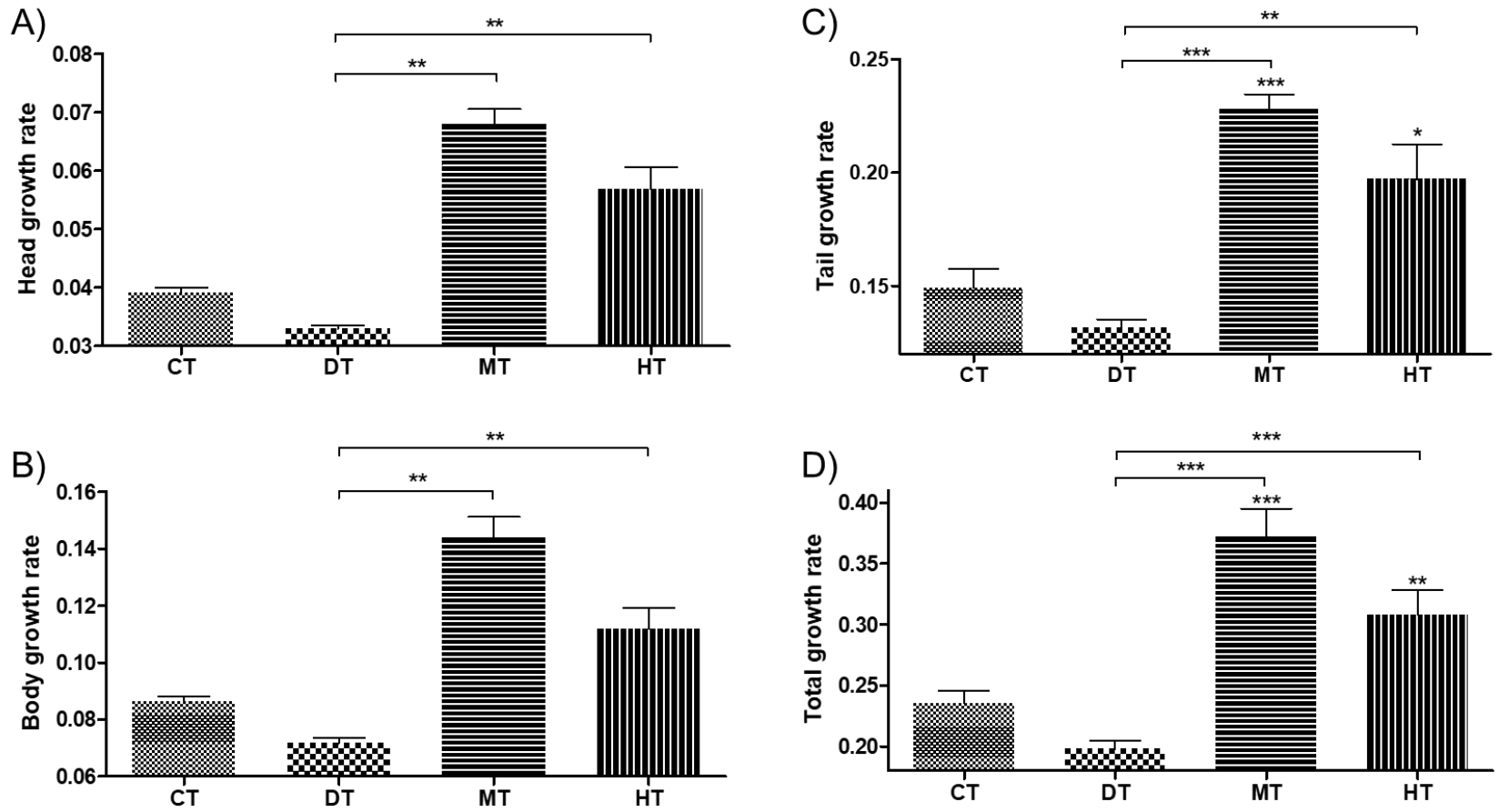
513

514 Fig 1. Means and SE of morphological traits measured in tadpoles corrected by Body Size. Treatments are CT (Control), DT (Desiccation), MT (Moderated
 515 Temperature) and HT (High Temperature). Data compared through Kruskal-Wallis test. Stars over mean and SE values represent significant differences respect to
 516 control, and horizontal bars indicate differences between pairs. * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, and *** = $p < 0.001$.



517

518 Fig 2. Means and SE of morphological traits measured in froglets corrected by Mass. Treatments are CT
 519 (Control), DT (Desiccation), MT (Moderated Temperature) and HT (High Temperature). Data compared
 520 through Kruskal-Wallis test. Stars over mean and SE represent significant differences respect to control, and
 521 horizontal bars indicate differences between pairs. * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, and *** = $p < 0.001$.



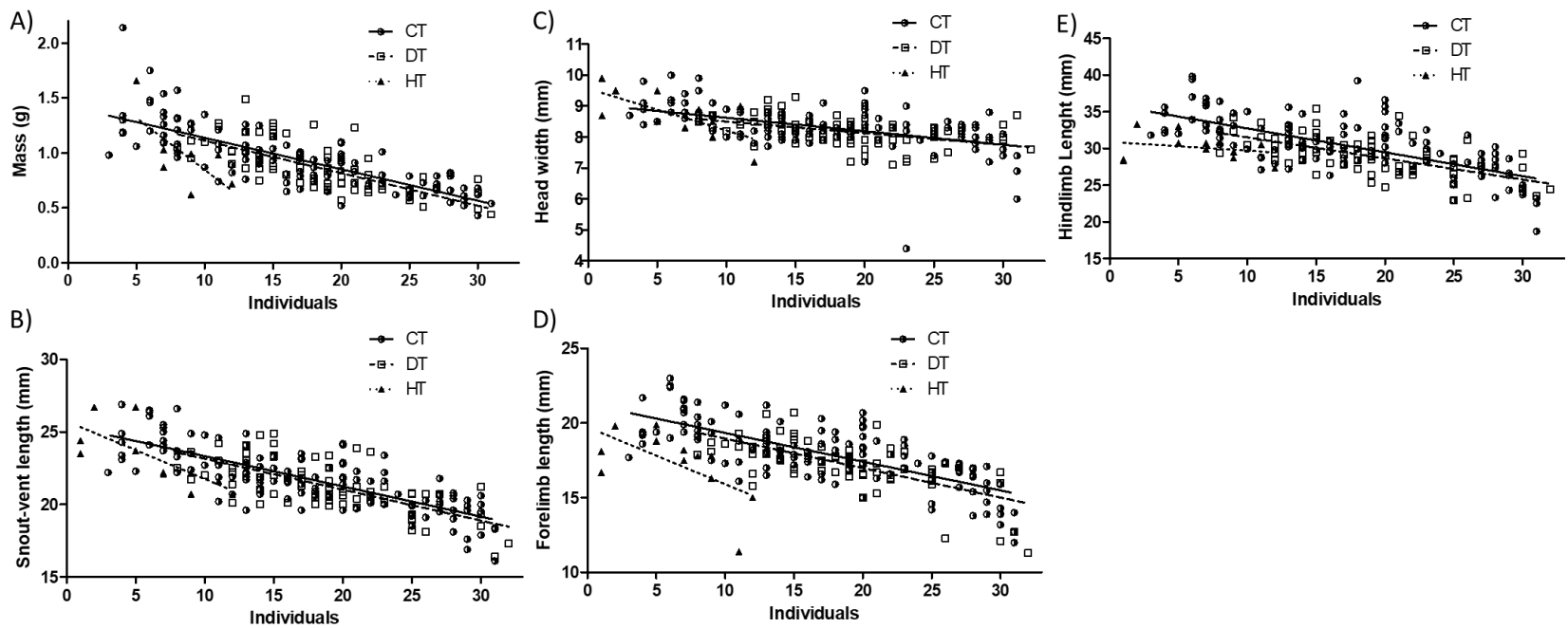
522

523 Fig 3. Means and SE of growth rates by each morphological trait measured in tadpoles. Treatments are CT (Control), DT (Desiccation), MT (Moderated
 524 Temperature) and HT (High Temperature). Data compared through Kruskal-Wallis test. Stars over mean and SE values represent significant differences respect to
 525 control, and bars indicate differences between pairs. * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, and *** = $p < 0.001$.

526 Table 2. Results of GLM comparing tadpole traits among treatments and adding the effect of individuals'
 527 number. Treatments are CT (Control), DT (Desiccation), MT (Moderated Temperature) and HT (High
 528 Temperature). In bold is shown the results with statistical differences ($\alpha=0.05$)

<i>Trait</i>		Estimate	Std. Error	T	P
<i>Head width</i>	CT.DT	-0.5497	0.1465	-3.751	<0.01
	CT.MT	-0.7169	0.1885	-3.802	<0.01
	CT.HT	-1.4812	0.2132	-6.945	<0.01
	Individuals	-0.0941	0.0043	-21.664	<0.01
<i>Body length</i>	CT.DT	-1.0287	0.2952	-3.484	<0.01
	CT.MT	-1.6959	0.3817	-4.443	<0.01
	CT.HT	-3.4110	0.4333	-7.871	<0.01
	Individuals	-0.1979	0.0087	-22.513	<0.01
<i>Tail length</i>	CT.DT	-1.2239	0.5584	-2.192	0.02
	CT.MT	0.0051	0.7665	0.007	0.99
	CT.HT	-5.9746	0.8893	-6.718	<0.01
	Individuals	-0.3744	0.0170	-21.903	<0.01
<i>Total length</i>	CT.DT	-2.5871	0.8684	-2.979	<0.01
	CT.MT	-1.4723	1.1904	-1.237	0.21
	CT.HT	-10.7217	1.3812	-7.762	<0.01
	Individuals	-0.5784	0.0265	-21.774	<0.01

529



530

531 Fig 3. Linear relation between morphological traits of froglets and number of individuals when metamorphosis was complete A) Mass, B) Snout-vent length, C)
 532 Head Width, D) Forelimb length and E) Hindlimb length. Treatments are CT (Control), DT (Desiccation), and HT (High Temperature). A negative relation with
 533 number of individuals is notorious in all traits.

534 Table 3. Mean values and standard error of body condition indexes, there are no differences between treatments
 535 in body condition.

Treatment	K	Wr	Residual Condition Index
CT	7.82 ± 0.06	98.50 ± 1.46	0.0008 ± 0.005
DT	7.82 ± 0.07	98.57 ± 1.79	0.0015 ± 0.007
HT	7.80 ± 0.22	97.68 ± 5.27	-0.0038 ± 0.018

536

537 Table 4. Mean values of Metamorphosis time ± standard error, Synchronization index (Augspurer, 1983) ±
 538 standard deviation, and Coefficient of variation of all treatments.

Treatment	Metamorphosis time	Synchronization index	Coefficient of Variation
CT	112.29 ± 2.47	0.45 ± 0.004	0.86
DT	116.72 ± 2.92	0.29 ± 0.03	0.74
HT	106.41 ± 4.87	0.0 ± 0.0	1

539

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Encontramos diferencias significativas en el tamaño de los huevos provenientes de diferentes puestas. Se sabe que la inversión de las hembras en su descendencia se encuentra comprometida entre la cantidad de huevos que ponen y el vitelo que se invierte en ellos, y que generalmente los individuos provenientes de huevos con mayor cantidad de vitelo tienen más probabilidades de completar la metamorfosis de manera exitosa (Crump, 1984; Dziminski y Alford, 2005; Dziminski *et al.*, 2009). Se ha propuesto que en especies que se reproducen en cuerpos de agua efímeros, la variabilidad en el tamaño del vitelo que invierten las hembras es usado como una estrategia de bet-hedgin debido a que los hábitats son impredecibles y huevos de diferente tamaño pueden producir “mejores” individuos dependiendo del contexto ecológico (Crump, 1981). Es decir, podrá haber épocas reproductivas en las que sea benéfico invertir poco vitelo en muchos huevos y otras en las que pocos huevos con mucho vitelo resultarán mejores. *A. moreletii* se reproduce principalmente en cuerpos de agua efímeros, por lo que la variabilidad en la cantidad de vitelo entre puestas podría explicarse por ese mecanismo de bet-hedgin. Aunque, en *Agalychnis callydrias* la masa y el tamaño de las hembras están relacionados con el número de huevos y la cantidad de vitelo respectivamente, y se encontró que en las hembras pequeñas es en las que existe mayor variación en las características de las puestas (Yeager y Gibbons, 2013), es necesario conocer la capacidad que tienen las hembras de producir puestas con diferentes arreglos de número de huevos y cantidad de vitelo, y en qué señales ambientales se basan para moldear esas características.

Las condiciones de los hábitats acuáticos en los que se da el desarrollo larval modifican ciertos atributos (morfológicos, fisiológicos o de historias de vida) relacionados con la metamorfosis de los anuros que pueden afectar positiva o negativamente su adecuación (Huey, 1980; Emerson, 1985; Reading y Clarke, 1995; Tejedo *et al.*, 2000; Vega-Trejo *et al.*, 2014). Estos cambios provocados por el ambiente son sumamente importantes ya que son irreversibles al terminar la metamorfosis y por ende al llegar a la adultez (Wu *et al.*, 2012). Las condiciones del

desarrollo larval pueden afectar la talla, peso y condición corporal de los individuos, esto puede influenciar su supervivencia y fecundidad cuando alcanzan la madurez sexual. Un patrón demostrado es que en general las hembras prefieren a machos que producen cantos a bajas frecuencias, y con mayores duraciones y tasas de repetición, las cuales son producidas por machos de mayor tamaño, peso y condición corporal; por lo que estos atributos están bajo presiones de selección muy fuertes (Forester y Czarnowsky, 1985; Bastos y Haddad, 2002), es necesario realizar estudios en los que se analicen las consecuencias de las condiciones del hábitat durante el desarrollo larval sobre la conducta reproductiva de anuros por su importancia en la adecuación, la simple modificación de la talla puede tener consecuencias en las propiedades espectrales de los cantos producidos por los individuos (Ramer, 1983). Conocer los efectos de las condiciones ambientales en distintos atributos es útil para inferir las consecuencias de sus modificaciones en adecuación. Las pruebas de desempeño motriz asociado con longitud de extremidades, supervivencia y reproducción asociados a condición corporal y de alimentación asociadas al ancho de la cabeza han sido realizados con adultos (Bastos y Haddad, 2001; Gomes *et al.*, 2002; Manzano *et al.*, 2008; Batista *et al.*, 2011), ahora se vuelve importante realizar estos análisis con metamorfos y así conocer si los efectos son iguales y si son reversibles al llegar a la edad adulta.

El desempeño motriz y las características morfológicas de los renacuajos están relacionadas con las características del hábitat, principalmente con la temperatura. Las temperaturas altas favorecen la capacidad locomotora e incrementan las tasas de crecimiento al acelerar procesos metabólicos como la absorción de comida (Marian y Pandian, 1985). Sin embargo, existen temperaturas críticas en las que la locomoción se puede ver comprometida e incluso pueden provocar la muerte (Miller y Packard, 1974). La mayoría de los estudios que analizan el efecto de la temperatura en el desarrollo larval de renacuajos han sido realizados con especies de zonas templadas, en las cuales se ha encontrado un rango de tolerancia térmica mayor que en especies de zonas tropicales (Snyder y Weathers, 1975; Deutsch *et al.*, 2008). Uno de los resultados más sobresalientes de nuestros experimentos fue

que encontramos una alta mortalidad en los tratamientos de altas temperaturas, esta alta mortalidad tuvo como consecuencia una disminución en el número de individuos en cada una de las réplicas y por ende un aumento en la cantidad de comida disponible per cápita. Esto tiene a su vez otros efectos en el desarrollo, ya que individuos que se desarrollan en condiciones de poca disponibilidad de alimento o altas densidades poblacionales tienen menor crecimiento y talla a la metamorfosis (Travis, 1984). Encontramos que los renacuajos que provenían del tratamiento con la temperatura más alta tuvieron tallas similares o incluso superiores a las que encontramos en el control, así como los metamorfos, por lo que estos resultados sugieren una estrecha relación entre la cantidad de comida disponible y el consumo: como existe una menor cantidad de individuos que sobreviven a las altas temperaturas y la cantidad de alimento dado se mantuvo constante, hubo una mayor cantidad de alimento para cada uno de los individuos sobrevivientes dando lugar a un mayor tamaño corporal promedio. Esto se comprueba incluso comparando los datos con los tratamientos de temperatura moderada, en los que la mortalidad fue menor y los individuos son de menor talla durante y al finalizar la metamorfosis. Los efectos negativos de las altas densidades y alimento limitado han sido demostrados en otras especies (Wilbur, 1977a; Dash y Hota, 1980).

Encontramos influencia de los tratamientos en las tasas de crecimiento, mismo patrón encontrado en anuros en el que las altas temperaturas incrementan las tasas de crecimiento (Álvarez y Nicienza, 2002). Aunque contrario a otros estudios, en los que demuestran que los individuos se desarrollan más rápido, pero con un tamaño y peso limitados (Marian y Pandian, 1985; Reading, 2010), los individuos provenientes de nuestros tratamientos de altas temperaturas fueron más grandes y pesados que los de los otros tratamientos, aunque eso se explica por los cambios en la cantidad de alimento de los tratamientos como se mencionó anteriormente. En anuros de zonas templadas se ha encontrado que una estrategia común para aumentar la supervivencia en respuesta al riesgo de desecación es acelerar las tasas de desarrollo y crecimiento (Székely *et al.*, 2010). Nuestros resultados indicaron que las tasas de crecimiento corporal y del ancho de la cabeza fueron

significativamente menores en condiciones de riesgo de desecación, contrario a estudios hechos con otras especies con temporadas de lluvia muy específicas (Mogali *et al.*, 2017). Estos resultados son de suma importancia porque indican que *A. moreletii* es incapaz de responder a la desecación, al ser una especie que se reproduce en cuerpos de agua temporales la permanencia de estos se vuelve crucial, y eventos de sequía o reducción de la precipitación pueden tener consecuencias demográficas graves. El hecho de que esta especie no siga el patrón de acelerar su tasa de desarrollo y crecimiento para aumentar el éxito de la metamorfosis bajo escenarios de incremento de temperatura y riesgo de desecación, hace considerar la posibilidad de que otras especies de anfibios tropicales tampoco tengan las estrategias observadas en especies de zonas templadas.

Además de los efectos de los tratamientos a los que fueron sometidos los individuos, el número de individuos presentes en cada réplica tuvo efectos negativos en el crecimiento, talla, longitud de las extremidades y masa, lo cual se había demostrado en otras especies anteriormente (Wilbur, 1977a; Morin, 1986; Loman, 2001; Relyea y Hoverman, 2003). Nuestros resultados coinciden con los estudios previos, en los que se ha demostrado que la competencia es un factor altamente limitante para el crecimiento general de los individuos. Proponemos que los estudios futuros deberían tomar en cuenta no sólo la cantidad de individuos en un mismo volumen de agua, sino también distintos volúmenes de agua con la misma cantidad de individuos, esto con la finalidad de disociar el efecto del número de individuos *per se* (competencia) de la densidad de los mismos. En cuanto a los índices de condición corporal encontramos que no existen diferencias entre tratamientos, asumimos que es por la estrecha relación que existe entre talla y la masa, de tal manera que si ambos atributos son reducidos en la misma medida por algún tratamiento no se ven reflejados en los índices de condición corporal. Por el contrario, se encontró efecto negativo del número de individuos en la condición corporal, y es algo que debe estudiarse de manera aislada por los efectos

potenciales que puede tener en supervivencia y fecundidad (Reading y Clarke, 1995).

No encontramos diferencias significativas en el tiempo a la metamorfosis entre tratamientos, y una alta variabilidad en el tiempo a la metamorfosis en los individuos independientemente del tratamiento en el que se encontraran. Esta variabilidad en el tiempo a la metamorfosis se ha asociado a la calidad genética y atributos de los padres (Briggs, 2013). Algunos individuos del estudio alcanzaron la metamorfosis en el día 43, mientras otros en el 151 (más del triple de tiempo), lo cual implica que tanto la variación individual en adquisición de recursos como cualidades genéticas modifican el tiempo a la metamorfosis y lo hacen altamente variable. Esto denota la necesidad de tomar en cuenta los efectos maternos y procurar tener siempre individuos provenientes de distintas líneas maternas para ver las respuestas a las condiciones ambientales más que la variación provocada por la carga genética.

Aunque el tiempo a la metamorfosis no fue diferente entre tratamientos sí lo fue el índice de sincronía de la misma. Nuestros datos mostraron que el tratamiento de alta temperatura y el de riesgo a la desecación reducen de forma significativa la sincronía de la metamorfosis. Esto puede ser tanto positivo como negativo para los individuos dependiendo del contexto ecológico en el que se encuentren. Por ejemplo, en un escenario en el que hay una gran cantidad de depredadores tanto en el ambiente acuático como en la transformación al terrestre, el tener una metamorfosis más sincrónica resulta benéfico porque reduce el riesgo de depredación de los individuos mediante un efecto de dilución (Watt *et al.* 1997; Spieler, 2003; DeVito, 2003), por el contrario, en un escenario en el que la cantidad de recursos alimenticios sea limitada, el tener una metamorfosis asincrónica puede resultar benéfico porque implicaría una reducción en la competencia entre los individuos por los recursos limitados (Wilbur, 1977b; Smith, 1983). El análisis de este atributo en otras especies de anuros y en condiciones naturales en el futuro sería de mucha ayuda para dilucidar este atributo desde una perspectiva evolutiva,

o incluso a nivel de comunidades, ya que en general en sitios tropicales existen varias especies reproduciéndose al mismo tiempo.

Los escenarios de cambio climático, calentamiento global proponen reducciones en los patrones de lluvia y aumento de las temperaturas medias en esta zona del trópico (Cox *et al.*, 2000; Rahmstorf y Ganopolski, 1999; Zhang y Delworth, 2005). Por lo que, si estos escenarios llegan a cumplirse, tanto una reducción en la permanencia de los cuerpos de agua como un incremento en su temperatura podrían tener consecuencias catastróficas para esta especie, debido a su tolerancia térmica reducida e incapacidad de responder al riesgo a la desecación. Es importante estudiar otras especies de anuros tropicales para saber si las respuestas son similares a lo observado en este estudio o si son más similares a lo observado en especies de ambientes templados.

Aunque en este estudio no lo tomamos en cuenta, los patógenos, dieta y depredadores también juegan un papel importante en el tiempo a la metamorfosis, tasas de desarrollo y características morfológicas de los renacuajos durante y al terminar el desarrollo larval (Beebee, 1995; Vences *et al.* 2002; Relyea, 2004, Castañeda, 2006). A pesar de las complicaciones metodológicas que integrar más variables y sus interacciones es necesario realizar más estudios para poder analizar el efecto sinérgico y o aislado de las variables analizadas en el desarrollo larval, y así tener un mejor entendimiento de las causas, mecanismos y consecuencias de la plasticidad fenotípica que es fundamental para además comprender cómo las especies reaccionan a sus ambientes inmediatos.

En conclusión, la temperatura y el riesgo de desecación tienen diferentes efectos en los atributos morfológicos, tasas de crecimiento, y sincronía de la metamorfosis. Además, encontramos que el número de individuos presentes en las réplicas afecta también los atributos morfológicos y los índices de condición corporal. Por otra parte, nuestros resultados sugieren que *Agalychnis moreletii* no sigue el patrón de incrementar sus tasas de desarrollo y crecimiento en respuesta al riesgo de

desecación, lo cual puede representar una amenaza para esta especie. Aunque los estudios acerca del desarrollo embrionario de anuros son bastantes y se han llevado a cabo desde hace muchos años, existen aún muchos vacíos en el entendimiento de cómo las condiciones ambientales afectan ciertos atributos fenotípicos y los mecanismos por los cuales se producen estas respuestas plásticas.

6. REFERENCIAS

Álvarez D. y Nicienza A. G. 2002. Effects of temperature and food quality on anuran larval growth and metamorphosis. *Functional Ecology*. 16: 640-648.

Augspurer C. K. 1981. Reproductive synchrony of a tropical shrub: Experimental studies on effects of pollinators and seed predators on *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecology*. 63(2): 775-788.

Augspurer C. K. 1983. Phenology, flowering synchrony and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica*. 15: 257-267.

Bastos R. P. y Haddad C. F. B. 2002. Acoustic and aggressive interactions in *Scinax rizibilis* (Anura: Hylidae) during the reproductive activity in southeastern Brazil. *Amphibia-reptilia*. 23(1): 97-104.

Batista R., De-Carvalho C. B., de Freitas E. B., Franco S. C., Batista C. C., Coelho W. y Faria, R. (2011). Diet of *Rhinella schneideri* (Werner, 1894) (Anura: Bufonidae) in the Cerrado, Central Brazil. *Herpetology Notes*. 4. 17-21.

Beebee T. J. C. 1995. Tadpole growth: is there an interference effect in nature? *Herpetological Journal*. 5: 204-205.

Briggs V. S. 2013. Do big dad make big babies? Paternal effects on larval performance in red-eyed treefrogs of Belize (*Agalychnis callydrias*, *A. moreletii*). *Herpetological Journal*. 23(3): 131-138.

Castañeda L. E., Sabat P., González S. P. y Nespolo R. F. 2006. Digestive plasticity in tadpoles of the Chilean Giant Frog (*Caudiverbera caudiverbera*): Factorial effects of Diet and Temperature. *Physiological and Biochemical Zoology*. 79(5): 919-926.

Castellano S., Cucco M., y Giacoma C. 2004. Reproductive investment of female green toads (*Bufo viridis*). *Copeia*. 3: 659-664.

Cox P.M., Betts R. A., Jones C. D., Spall S. A. y Totterdell I. J. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*. 408: 184-187.

Crump, M. L. 1981. Variation in propagule size as a function of environmental uncertainty for tree frogs. *American Naturalist* 117: 724–737.

Crump M. L. 1984. Intraclutch egg size variability in *Hyla crucifer* (Anura: Hylidae). *Copeia* 1984: 302-308.

Dash M. C. y Hota A. K. 1980. Density effects on the survival, growth rate, and metamorphosis of *Rana tigrina* tadpoles. *Ecology*. 61(5): 1025-1028.

Deutsch C. A., Tewksbury J. J., Huey R. B., Sheldon K. S., Ghalambor C. K., Haak D. C. y Martin P. R. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *PNAS*. 105(18): 6668-6672.

DeVito J. 2003. Metamorphic synchrony and aggregation as antipredator - responses in American toads. *Oikos*. 103(1): 75-80.

Dore M. H. I. 2005. Climate change and changes in global precipitation patterns: What do we know? *Environment International*. 31(8): 1167-1181.

Dziminski M. A. y Alford R. A. 2005. Patterns and fitness consequences of intraclutch variation in egg provisioning in tropical Australian frogs. *Oecologia*. 146: 98-109.

Dziminski M. A., Vercoe P. E. y Roberts D. 2009. Variable offspring provisioning and fitness: a direct test in the field. *Functional Ecology*. 23: 164-171.

Emerson S. B. 1978. Allometry and jumping in frogs: helping the twain to meet. *Evolution*. 32: 551-564.

Emerson S. B. 1985. Skull shape in frogs: Correlations with diet. *Herpetologica*. 41(1): 177-188.

Emlen S. T. y Demong N. J. 1975. Adaptive significance of synchronized breeding in a colonial bird: a new hypothesis. *Science*. 188: 1029-1031.

Foley J. A., DeFries R., Asner G. P., Bardford C., Bonan G., Carpenter S. R., Chapin F. S., Coe M. T., Daily G. C., Gibbs H. K., Helkowski J. H., Holloway T., Howard E. A., Kucharik C. J., Monfreda C., Patz J. A., Prentice I. C., Rammankutty N. y Snyder P. K. 2005. Global consequences of land use. *Science*. 309(5734): 570-574.

Forester D. C. y Czarnowsky R. 1985. Sexual selection in the spring peeper, *Hyla crucifer* (Amphibia, Anura): Role of the advertisement call. *Behaviour*. 92(1): 112-127.

Gomes F. R., Bevier C. R., y Navas C. A. 2002. Environmental and physiological factors influence antipredator behavior in *Scinax hiemalis* (Anura: Hylidae). *Copeia*. 2002(4): 994-1005.

Gonda A., Trokovic N., Herczeg G., Laurila A. y J. Merilä. 2010. Predation- and competition-mediated brain plasticity in *Rana temporaria* tadpoles. *Journal of Evolutionary Biology*. 23: 2300-2308.

Huey R. B. 1980. Sprint velocity of tadpoles (*Bufo boreas*) through metamorphosis. *Copeia*. 1980(30): 537-540.

Loman J. 2001. Intraspecific competition in tadpoles of *Rana arvalis*: does it matter in nature? A field experiment. *Population Ecology*. 43: 253-263.

Loman J. 2002. Microevolution and maternal effects on tadpole *Rana temporaria* growth and development rate. *Journal of Zoology*. 257: 93-99

Manzano A. S., Abdala V. y Herrel A. 2008. Morphology and function of the forelimb in arboreal frogs: specializations for grasping ability? *Journal of Anatomy*. 213(3): 296-307.

Marian M. P. y Pandian T. J. 1985. Effect of temperature on development, growth and bioenergetics of the bullfrog tadpole *Rana tigrina*. *Journal of Thermal Biology*. 10(3): 157-161.

Merilä J., Laurila A., Timenes L. A., Räsänen y Pahkala M. 2000. Plasticity in age and size at metamorphosis in *Rana temporaria* – comparison of high and low latitude populations. *Ecography*. 23: 457-465.

Michalski S. G. y Durka W. 2007. Synchronous pulsed flowering: Analysis of the Flowering Phenology in *Juncus* (Juncaceae). *Annals of Botany*. 100(6): 1271-1285.

Miller K. y Packard G. C. 1974. Critical thermal maximum: ecotypic variation between montane and piedmont chorus frog (*Pseudacris triseriata*, Hylidae). *Experientia*. 30: 355-356.

Mogali S., Saidapur S. y Shanbhag B. 2017. Influence of desiccation threat on the metamorphic traits of the Asian common toad, *Duttaphrynus melanostictus* (Anura). *Acta herpetologica*. 12(2): 175-180.

Morin P. J. 1986. Interactions between intraspecific competition and predation in an amphibian predator-prey system. *Ecology*. 67(3):713-720.

Newman R. A. 1988. Adaptive plasticity in development of *Scaphiopus chouchii* tadpoles in desert ponds. *Evolution*. 42(2):774-783.

Parris K. M., Velik-Lord M. y North J. M. A. 2009. Frogs call at a higher pitch in traffic noise. *Ecology and Society*. 14(1): 25-49.

Petranka J. W. y Thomas D. A. G. 1995. Explosive breeding reduces egg and tadpole cannibalism in the wood frog, *Rana sylvatica*. *Animal Behavior*. 50(3):731-739.

Pfeening D. W. 1992. Polyphenism in spadefoot toad tadpoles as a locally adjusted evolutionarily stable strategy. *Evolution*. 46(5): 1408-1420.

Prado C., Haddad C. y Uetanabaro M. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal Brazil. *Amphibia-Reptilia*. 26(2): 211-221.

Radić V., Bliss A., Beedlow A. C., Hock R., Miles E. y Cogley J. G. 2013. Regional and global projections of twenty-first century glacier mass changes in response to climate scenarios from global climate models. *Climate Dynamics*. 42(1-2): 37–58.

Rahmstorf S. y Ganopolski S. 1999. Long-term global warming scenarios computed with an efficient coupled climate model. *Climate Change*. 43: 353-367.

Ramer J. D. Jenssen T. A. y Hurst C. J. 1983. Size-related variation in the advertisement call of *Rana clamitans* (Anura: Ranidae), and its effect on conspecific males. *Copeia*. 1: 141-155.

Reading C. J. 2010. The impact of environmental temperature on larval development and metamorph body condition in the common toad, *Bufo bufo*. *Amphibia-Reptilia*. 31: 483-488.

Reading C. J. y Clarke R. T. 1995. The effects of density, rainfall and environmental temperature on body condition and fecundity in the common toad, *Bufo bufo*. *Oecologia*. 102: 453-459.

Relyea R. A. y Hoverman J. T. 2003. The impact of larval predators and competitors on the morphology and fitness of juvenile treefrogs. *Community Ecology*. 134: 596-604.

Relyea R. A. 2004. Fine-tuned phenotypes: tadpole plasticity under 16 combinations of predators and competitors. *Ecology*. 85(1): 172-179.

Richter-Boix A., Teplitsky C., Rogell B. y Laurila A. 2010. Local selection modifies phenotypic divergence among *Rana temporaria* populations in the presence of gene flow. *Molecular Ecology*. 19: 716-731.

Schute-Hostedde A. I., Zinner B., Millar J. S., y Hickling G. J. 2005. Restitution of mass-size residuals: Validating body condition indices. *Ecology*. 86(1): 156-163.

Smith D. C. 1983. Factors controlling tadpole populations of the chorus treefrog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale, Michigan. *Ecology*. 64(3): 501-510.

Smith D. C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: Effects of size and date at metamorphosis. *Ecology*. 68(2): 344-350.

Snyder G. K. y Weathers W. W. 1975. Temperature adaptations in amphibians. *The American Naturalist*. 109(965): 93-101.

Spieler M. 2003. Risk of predation affects aggregation size: a study with tadpoles of *Phrynomantis microps* (Anura: Microhylidae). *Animal Behavior*. 65: 179-184.

Székely P., Tudor M. y Cogălniceanu D. 2010. Effect of habitat drying on the development of the Eastern spadefoot toad (*Pelobates syriacus*) tadpoles. *Amphibia-Reptilia*. 31:425-434.

Sztatecsny M. y Schabetsberger R. 2005. Into thin air: vertical migration, body condition, and quality of terrestrial habitats of alpine common toads, *Bufo bufo*. *Canadian Journal of Zoology*. 83: 788-796.

Tejedo M., Marangoni F., Pertolfi C., Richter-Boix A., Laurila A., Orizaola G., Nicieza A. G., Álvarez D. y Gomez-Mestre I. 2010. Contrasting effects of environmental factors during larval stage on morphological plasticity in post-metamorphic frogs. *Climate Research*. 43:31-39.

Tejedo M., Semlitsch R. D. y Hotz H. 2000. Covariation of morphology and jumping performance in newly metamorphosed water frogs: effects of larval growth history. *Copeia*. 2000: 448-458.

Travis J. 1984. Anuran size at metamorphosis: experimental test of a model based on intraspecific competition. *Ecology*. 65(4): 1155-1160.

Vega-Trejo R., Zúñiga-Vega J. J. y Langerhans R. B. 2014. Morphological differentiation among populations of *Rhinella marina* (Amphibia: Anura) in western Mexico. *Evolutionary Ecology*. 28:69-88.

Vences M., Puente M., Nieto S. y Vieites D. R. 2002. Phenotypic plasticity of anuran larvae: environmental variables influence body shape and oral morphology in *Rana temporaria* tadpoles.

Via S. y Lande R. 1985. Genotype-environment interactions and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*. 39(3): 505-522.

Watt P. J., Nottingham S. y Young S. 1997. Toad tadpole aggregation behavior: evidence for a predator avoidance function. *Animal Behavior*. 54(4): 865-872.

Wilbur H. M. 1977a. Density-dependent aspects of growth and metamorphosis in *Bufo americanus*. *Ecology*. 58(1): 196-200.

Wilbur H. M. 1977b. Interactions of food level and population density in *Rana sylvatica*. *Ecology*. 58(1): 206-209.

Wu CS., Gomez-Mestre I. y Kam YC. 2012. Irreversibility of a bad start: early exposure to osmotic stress limits growth and adaptive developmental plasticity. *Oecologia*. 169: 15-22.

Yeager C. R. y Gibbons M. E. 2013. Maternal provisioning trade-off strategies of *Agalychnis callidryas*. *Journal of Herpetology*. 47(3): 459-465.

Zhang R. y Delworth T. L. 2005. Simulated tropical response to a substantial weakening of the Atlantic thermohaline circulation. *Journal of Climate*. 18(12): 1853-1860.