

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**



FACULTAD DE CIENCIAS

**Patrones fenológicos del canto de una comunidad
de anuros del Área de Protección de Flora y Fauna
Nahá, Chiapas, México**

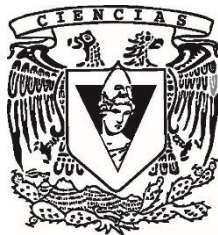
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

DIANA LAURA FUENTES DE LA ROSA



**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. LETICIA MARGARITA OCHOA OCHOA**

Ciudad Universitaria, CD. MX., 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.

1.- Datos del alumno

Apellido paterno
Apellido materno
Nombre(s)
Teléfono
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Carrera
Número de cuenta

Fuentes
de la Rosa
Diana Laura
5539526449

Biología
312053833

2.- Datos del tutor

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

Dra.
Leticia Margarita
Ochoa
Ochoa

3.- Datos del sinodal 1

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

Dr.
José Jaime
Zúñiga
Vega

4.- Datos del sinodal 2

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

Dr.
Omar
Hernández
Ordóñez

5.- Datos del sinodal 3

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

M. en C.
Marco Fabio
Ortiz
Ramírez

6.- Datos del sinodal 4

Grado
Nombre(s)
Apellido paterno
Apellido materno

Dra.
Silvia
Castillo
Argüero

7.- Datos del trabajo escrito

Título

Patrones fenológicos del canto de una comunidad de anuros del Área de Protección de Flora y Fauna Nahá, Chiapas, México

Número de páginas
Año

59pp
2019

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias, por ser las instituciones donde me forme profesionalmente, que me abrieron los ojos a nuevos conocimientos, experiencias y sobre todo por ayudarme a descubrir mi gusto por la vida y la pasión por la biodiversidad.

A la Universidad de la República en Uruguay y al Centro Universitario Regional del Este (CURE-Maldonado), por abrirme las puertas a su grupo de trabajo y permitir el planteamiento y desarrollo inicial de este proyecto.

A la UNAM porque a través del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) me brindó apoyo económico para el término de mis estudios y mi titulación mediante el proyecto PAPIIT IA206518: "Computarización de la Biblioteca digital de sonidos de anfibios de México del Museo de Zoología Alfonso L. Herrera".

A mi tutora la Dra. Leticia Margarita Ochoa Ochoa por transmitirme siempre el interés y emoción por los anfibios y en general por la biología, por ser una gran guía en el desarrollo de este proyecto y por las divertidas e interesantes pláticas en los largos caminos a Chiapas.

Al Dr. Andrés Canavero Rodríguez y a la Dra. Elena Castiñeira Latorre por recibirme en su equipo de trabajo con tanta calidez, por su paciencia al explicar, por su apoyo en todo momento, por compartir sus conocimientos sobre fenología de anuros y aportar su amplia experiencia al desarrollo de este trabajo. Al Dr. Matías Arim Ihlenfeld por sus valiosas aportaciones teóricas para el inicio de este trabajo.

Al Dr. José Jaime Zúñiga Vega, al Dr. Omar Hernández Ordóñez, al M. en C. Marco Fabio Ortiz Ramírez y a la Dra. Silvia Castillo Argüero por la revisión de esta tesis y sus valiosos comentarios que enriquecieron ampliamente este escrito.

Al Biol. Abelardo Aguilar Cámara por su apoyo en el entendimiento matemático, el sentido biológico de los modelos y por su asesoramiento en la realización de las gráficas de este trabajo.

Al M. en C. Horacio V. Bárcenas Rodríguez por ser siempre un ejemplo para mí, compartirme de su gusto por la naturaleza y la conservación. Por dejarme ser parte de algunas de sus aventuras explorando, conociendo y al mismo tiempo descubriendo nuestra amplísima biodiversidad mexicana.

Al Dr. Carlos Alberto Durán por sus clases de protistas y plantas, por sus asesorías de todo tipo durante la carrera y por maravillarme con el mundo de los ciliados y las bromelias.

A la población de Nahá por permitir y apoyar la realización de este estudio en su comunidad.

Dedicatoria

A mi familia. A mi mamá, Clementina de la Rosa, por todo su apoyo y cariño brindado, a mi papá, Juan Fuentes por inculcarme el gusto por la ciencia y la perseverancia para seguir adelante y a mi hermano Ariel Fuentes por acompañarme en los buenos y malos momentos de la vida.

A Kikitos, Martha y Mita por su apoyo invaluable, su paciencia y cariño.

A mi Nani por ser mi compañero de viaje durante toda la carrera, por crecer juntos, por levantarme en los malos momentos, por su paciencia, por apoyarme incondicionalmente, por creer en mí, por sacarme una sonrisa en los momentos menos esperados, por planear y soñar juntos y por estar conmigo siempre.

A mis amigas de toda la vida Rubi, Ana y Aileen por todos estos años de confianza, sonrisas, emociones y experiencias que nos han hecho crecer y estrechar nuestros lazos.

A mis amigos de la prepa con los que pase muchas cosas divertidas y momentos inolvidables. A Mezt, Leo y Damián. A Dany que fue siempre una excelente amiga. A Jackie por su amistad sincera y las tardes de pláticas interminables.

A mis amigos de la universidad Torito, Chech, Chepe y Milo por los buenos ratos juntos, por los torneos de smash, por los paseos en el bosque, por las pláticas biológicas, por el apoyo moral y por siempre escucharme.

A Carmina y a Zubi por compartir el gusto por la naturaleza, por todos los ratos juntos, por la confianza que nos tenemos y por hacer de la carrera un viaje más bonito.

A Erick por todas las noches de desvelo trabajando en las prácticas, por la confianza y por las malas traducciones.

A Enya por compartirme su pasión por las aves, ser mi maestra pajarera y llevarme a conocer muchas especies nuevas.

A Bebé y a Centella porque con sus ronroneos hicieron más ligero el camino.

A todas las personas que pasaron en mi vida y dejaron en mi un poco de su amor y pasión por la naturaleza.

Índice general

1. Resumen	1
2. Introducción	2
2.1 El canto de los anuros.....	2
2.2 Fenología	3
2.3 Factores ambientales y fenología	4
2.4 Modelos fenológicos	5
3. Antecedentes	7
4. Justificación	11
5. Objetivo general	12
5.1 Objetivos particulares	12
6. Hipótesis	13
7. Materiales y métodos	14
7.1 Área de estudio.....	14
7.2 Características Físicas.....	15
7.3 Obtención y análisis de datos	17
7.4 Modelos fenológicos	19
7.5 Selección de modelos	26
7.6 Selección de modelos por pasos (SMP)	27
8. Resultados	29
9. Discusión	37
9.1 Fotoperiodo.....	37
9.2 Modelado	39
9.3 Monitoreo acústico	44
10. Conclusiones	46
11. Bibliografía	47
12. Anexo 1	53

Índice de figuras

Figura 1. Ubicación geográfica del Área de Protección de Flora y Fauna Nahá, en el municipio de Ocosingo, Chiapas, México	16
Figura 2. Fotografía representativa del área de estudio, bosque tropical perennifolio	17
Figura 3. Fotografía representativa del área de estudio, bosque mesófilo de montaña.....	18
Figura 4. Figura ilustrativa de un modelo sinusoidal ajustado a datos de riqueza de especies de anuros detectados a través de su vocalización.....	19
Figura 5. Especies de anuros detectados por el SGA en las secciones temporales registradas de agosto 2013 a junio 2014 en Nahá, Chiapas.....	29
Figura 6. Fotografías de las especies reportadas en este estudio	30
Figura 7. Gráfica que muestra la temperatura promedio (trazo negro) y la lluvia acumulada (trazo azul) por sección temporal	31
Figura 8. Gráficas de los modelos lineales con variables ambientales para explicar la fenología del canto de anuros en el APFF Nahá, Chiapas. Modelos 1-7.....	32
Figura 9. Gráficas de los modelos sinusoidales con variables ambientales para explicar la fenología del canto de anuros en el APFF Nahá, Chiapas. Modelos 8-15.....	33

Índice de tablas

Tabla 1. Datos obtenidos por cada sección temporal	20
Tabla 2. Modelos utilizados para describir la fenología de cantos de anuros.....	26
Tabla 3. Resultados de la selección de modelos ajustados a la intensidad relativa de cantos de la comunidad de anuros de Nahá.....	35
Tabla 4. Resultados de la selección de modelos por pasos reversa y progresiva...	36

Resumen

La fenología es el estudio de la distribución temporal de los eventos biológicos recurrentes en un año y sus relaciones con variables ambientales como el tiempo meteorológico y el fotoperiodo. En organismos ectotermos como los anuros se ha sugerido una estrecha relación entre la temperatura, la precipitación y el fotoperiodo con los patrones de actividad del canto. El modelado de estos eventos biológicos puede ayudar a descifrar los mecanismos de interacción que subyacen estos fenómenos. En este trabajo se propone el uso de modelos matemáticos para describir patrones de actividad (fenología de cantos). Se plantearon 15 modelos que incorporaron diversas variables de importancia biológica como fotoperiodo, lluvia acumulada, estación seca o húmeda y temperatura. Dichos modelos se contrastaron con la intensidad relativa de canto acumulada de las especies de anuros que vocalizaron las cuales fueron estimadas a partir de detecciones en sistema de grabación automatizado (SGA) durante 7 meses, en los años 2013 a 2014 en Nahá, Chiapas, México. Los modelos fueron comparados a través del criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AIC_c) con la finalidad de encontrar el modelo que mejor se ajustara a la fenología del canto de los anuros. Posteriormente se realizó una selección de modelos por pasos, en vía reversa y progresiva, para observar el aporte de cada variable predictora en el mejor modelo. El modelo seleccionado por ambos métodos fue el que incorporó las variables de fotoperiodo, periodo húmedo-seco del año y la lluvia acumulada (Modelo 13). Es importante mencionar que el fotoperiodo fue una variable muy importante para la fenología del canto de anuros ya que siempre que fue considerada en los modelos los valores de AIC_c disminuyeron. Finalmente, se destaca el potencial de los SGA como herramienta de monitoreo de especies de anuros. La modelación y contrastes realizados permitieron evaluar hipótesis biológicas sobre la estructura fenológica del canto de los anuros de una comunidad del APFF Nahá identificando una combinación de mecanismos, que explican de mejor manera los patrones observados.

Introducción

El canto de los anuros

En general, las vocalizaciones en los anuros se clasifican acorde a un contexto de comportamiento (Gerhardt 1994), existiendo así cantos de anuncio y cortejo, utilizados en la atracción sexual; de agresión, llamados territoriales de corto rango y de larga distancia; de liberación, emitidos cuando se aparea un macho con otro macho o un macho con una hembra no receptiva; de alarma y peligro, producidos en situaciones de estrés como la presencia de depredadores (Serrano 2009). También pueden ser clasificados por sus atributos físicos en: trinos, interiorizados (*chuckle*) y golpes secos (Walkowiak 2006).

Los cantos de los anuros son parte esencial de su ciclo y conducta reproductores. Como en la mayoría de los vertebrados, en los anuros las funciones reproductivas dependen de interacciones entre el hipotálamo, la adenohipófisis y las gónadas que son mediados por vías neuronales a través del circuito endócrino (Rastogi *et al.* 2011). Este fenómeno es regulado por el sistema nervioso con centros de control vocales localizados a múltiples niveles cerebrales. Las neuronas de los centros de control vocales y auditivos concentran receptores de hormonas sexuales por lo que las vocalizaciones dependen fuertemente del estado hormonal del individuo. Algunas hormonas que se relacionan con el ciclo reproductivo y por lo tanto el canto son la hormona de liberación de gonadotropina (GnRH) a nivel cerebral, las hormonas gonadotrópicas (GTH) en la pituitaria y los esteroides gonadales sexuales como los andrógenos. Otros factores importantes son los corticosteroides y la arginina vasopresina, de esta última se ha sugerido que su interacción con hormonas esteroideas son lo que actúa en los centros cerebrales implicados en las vocalizaciones (Walkowiak 2006).

Las vocalizaciones en los anuros son reguladas por la laringe, que genera el sonido, los músculos del tronco, que controlan el ritmo y el saco bucal, que ayuda en la transmisión del sonido (Serrano 2009). Entre los anuros existen distintos mecanismos para la producción del canto. Generalmente las especies pertenecientes al suborden Neobatrachia, que incluye a las familias Hylidae y Craugastoridae, utilizan la corriente de aire espiratoria para generar el sonido y el movimiento es producido

por la contracción de los músculos del tronco. La contracción hace que el aire pase a través de la laringe, para ser presionado en la cavidad bucal y ser llevado a los sacos bucales, que funcionan como cajas de resonancia, acopladores acústicos o amplificadores. Los músculos del tronco presentan dimorfismo sexual, los machos cuentan con adaptaciones morfológicas y bioquímicas para la producción de los cantos (Walkowiak 2006). Sin embargo, también se han registrado cantos emitidos por hembras (Serrano 2009).

Fenología

La ecología de comunidades busca entender la manera en que las especies interactúan influenciadas por factores abióticos generando propiedades emergentes como la riqueza de especies, su abundancia relativa y la fenología (Begon *et al.* 2006). Fenología proviene del griego *phaino* significa “mostrar” o “aparecer”, y es el estudio de la distribución temporal de eventos biológicos estacionales y recurrentes del ciclo de vida de los organismos, enfocados especialmente en sus relaciones con el tiempo meteorológico y el clima durante un año (Schwartz 2013) o como Morren la definió en 1849, es “la ciencia particular que tiene como objetivo comprender las manifestaciones de la vida gobernadas por el tiempo” (Demarée y Rutishauser 2011). Ejemplos de ella son la floración, los cambios de color en las hojas durante el otoño, la migración y anidación de las aves, la hibernación y los patrones de canto de los anuros (Schwartz 2013; Wells 2007). De manera simple, la fenología es la dimensión temporal de la historia natural. Esta puede ser crítica al influir en la etapa de desarrollo alcanzada por un organismo al momento en que se intercepta temporalmente con componentes particulares de su entorno (Forrest y Miller-Rushing 2010) como puede ser la temporada húmeda o seca o la temperatura para los anuros.

La fenología es uno de los procesos en los cuales se pueden detectar variaciones en la ecología de especies en respuesta al cambio climático. Estas variaciones incluyen la llegada anticipada de aves migratorias, el florecimiento temprano de algunas plantas y el canto y desove anticipados en anfibios (Walther *et al.* 2002). La mayoría de estos eventos son consecuencia de un desacoplamiento entre eventos biológicos y el ambiente o entre las interacciones interespecíficas (Jenouvrier y Visser 2011). Por ejemplo, en Europa en los últimos años se ha

registrado un clima primaveral más cálido que ha alterado la sincronía entre la eclosión de la polilla invernal (*Operophtera brumata*) y el brote de plántulas de roble (*Quercus robur*), lo que condujo a un desajuste entre la disponibilidad de plántulas de las que se alimentan las polillas recién eclosionadas. Este desacople generó la pérdida de polillas debido a una disminución en su sobrevivencia (Visser y Holleman 2001). Éstos y otros ejemplos han llevado a un aumento en el interés por documentar y pronosticar los impactos del cambio climático en la fenología de los organismos (Forrest y Miller-Rushing 2010), y de este modo se ha posicionado como uno de los principales temas de estudio en ecología (Thackeray *et al.* 2010; Sutherland *et al.* 2013).

La variación temporal de los eventos biológicos juega un papel muy importante en la supervivencia de los organismos, su éxito reproductivo y por consiguiente en su adecuación biológica (Emerson *et al.* 2008). Esto se observa en mayor medida en climas con estacionalidad marcada, donde los periodos de reproducción coinciden con los de mayor disponibilidad de recursos, o bien los organismos llevan a cabo estrategias como la migración o la hibernación para evitar las temporadas adversas (Schwartz 2013). Para la reproducción de especies dioicas, debe existir una sincronización de los periodos reproductivos de ambos sexos y una coincidencia con los factores ambientales que permiten el desarrollo de su progenie (Forrest y Miller-Rushing 2010). Esta distribución temporal de eventos biológicos también se puede ver afectada por factores bióticos como la presencia de competidores y depredadores. Por lo que el momento en que ocurren estos eventos es esencial para las interacciones entre especies, y aún más para aquellas con ciclos de vida complejos, como los anfibios, ya que puede alterar las interacciones que acontecen en múltiples etapas de la vida, influyendo así sobre la composición de la comunidad a escala local (Forrest y Miller-Rushing 2010).

Factores ambientales y fenología

Para organismos ectotermos, de piel permeable y reproducción dependiente del agua como los anuros, la variación estacional de la temperatura, la precipitación y el fotoperiodo, han sido sugeridos como factores determinantes de la fenología de sus cantos (Both *et al.* 2008; Canavero y Arim 2009; Hartel *et al.* 2010; Steen *et al.* 2013;

Schalk y Saenz 2016). Si bien estas variables han sido identificadas en general como relevantes, en un contexto geográfico se han propuestos tres escenarios contrastantes que describen los cambios en la actividad de las comunidades de anuros (Boquimpani-Freitas *et al.* 2007; Canavero y Arim 2009; Donnelly y Guyer 1994). Se ha planteado que para comunidades de zonas templadas, la estacionalidad de temperatura y precipitación causa etapas adversas o de estrés durante el año, por lo que la actividad del canto depende de los periodos favorables de estas variables ambientales (Maiorana 1976). Por otra parte, dos escenarios fueron propuestos para comunidades tropicales siempre húmedas de anuros: el primero sugiere la existencia de una temporalidad dependiente de la precipitación, sin que la temperatura juegue un papel determinante debido a que es constante a lo largo del año (Crump, 1974; Duellman & Trueb, 1994); el segundo considera que las comunidades más cercanas al ecuador no presentan una temporalidad, pues las condiciones son favorables para su reproducción a lo largo de todo el año (Berry 1964; Inger 1969), y en consecuencia pueden presentar una segregación temporal para el apareamiento con el fin de evitar interacciones negativas con otros organismos (Maiorana 1976; Donnelly y Guyer 1994; Schoener 1974).

Modelos fenológicos

El uso de modelos matemáticos resulta útil para explicar cómo una variable responde a los cambios con relación a otras (Zuur *et al.* 2009), así mismo ayudan a entender tanto la estructura como los mecanismos de interacción entre ciertos procesos biológicos; identificar hipótesis comprobables, generar predicciones clave y sugerir experimentos apropiados dirigidos a la profundización del tema (Burnham y Anderson 2002). Además, es posible replantear diversas aproximaciones al proporcionar nuevas formas de pensar acerca de un problema (Otto y Day 2007). El término “modelado” tiene muchos significados dependiendo el ámbito en que es utilizado. En un contexto fenológico, Lieth (1974) propuso la siguiente definición: “Modelar es el intento de cuantificar relaciones entre procesos biológicos (como eventos fenológicos) y parámetros ambientales o entre diferentes procesos biológicos con el propósito de describir, comprender, predecir y simular de manera más precisa sus correlaciones, causas, procesos y fuerzas conductoras” (Lieth 1974). Por tal motivo, la intención

general del presente trabajo es la identificación y descripción de la relación entre la precipitación, temperatura y fotoperiodo con la actividad vocal de una comunidad de anuros, en aras de postular un modelo matemático que brinde herramientas para la inferencia y predictibilidad del fenómeno de reproducción en anuros neotropicales, bosquejando posibles factores clave, que puedan ayudar directa o indirectamente en la toma de decisiones para la conservación de anuros. El cual, es un grupo en global decadencia. Además de contribuir generando conocimientos dentro de un grupo que posee un amplio desconocimiento de sus ciclos de vida.

Antecedentes

A nivel mundial existen numerosos trabajos relacionados con la descripción de la fenología de los cantos de anuros y los factores que dirigen estos patrones temporales. Por ejemplo, Berry (1964) estudió los patrones de reproducción de anuros mediante el registro de cantos, colecta de individuos, presencia de huevos y renacuajos de siete especies de anuros en Singapur, que se ubica a una latitud de 2°N. La temperatura en la localidad se caracteriza por oscilar entre los 26.6 y los 28.8°C y mostrar poca variación a lo largo del año, la humedad relativa siempre es alta, y más de una semana sin lluvia es raro en esta zona, por lo que Singapur tiene uno de los climas más constantes a nivel mundial. A pesar de que la presencia de huevos fue diferente en términos de abundancia para cada una de las especies, los renacuajos fueron registrados en la mayoría de los meses muestreados. En general encontraron que las siete especies se reprodujeron a lo largo de todo el año. Sin embargo, en algunas la actividad se incrementó después de lluvias fuertes. Dicho estudio sugiere que la regularidad de la actividad reproductiva de los anuros está en función de la temporalidad climática y no de un ciclo fisiológico inherente (Berry 1964).

Crump (1974) estudió los patrones anuales de reproducción de una comunidad de anuros en Ecuador, diferenciando tres grupos: reproductores continuos, los cuales cuentan con hembras grávidas y organismos juveniles a lo largo del año; reproductores oportunistas, que son especies que se reproducen después de lluvias intensas, y que utilizan charcas temporales para reproducirse; y reproductores esporádicos, los cuales se reproducen en periodos secos o esporádicamente después de lluvias intensas.

Aichinger (1987), estudió la actividad reproductiva de anuros neotropicales, describiendo la distribución temporal y duración del periodo reproductivo en Panguana, Brasil a lo largo de un año. En dicho estudio se encontró que la actividad de cantos de la mayoría de las especies depende de la temporada de lluvias. Sin embargo, también fueron encontradas otras especies cantando durante la temporada de secas. No obstante, estas últimas se encontraban cerca de cuerpos de agua permanentes (Aichinger 1987).

Donnelly y Guyer (1994) describieron los patrones de reproducción y uso de hábitat de hílidos en una charca al noreste de Costa Rica. La reproducción resultó ser

estacional, ocurriendo durante los meses húmedos. Algunas especies vocalizaron, pero no se reprodujeron durante la temporada seca. Las especies se solaparon en tiempo y espacio, pero difirieron en el uso de estratos y fenología. Las diferencias fenológicas se asociaron con las estrategias de apareamiento, explosivo o prolongado (Donnelly y Guyer 1994).

Moreira y Barreto (1997) realizaron un análisis fenológico en el cual estudiaron la actividad de los cantos de anuros en la sabana de la región central de Brasil, relacionando esta actividad con dos variables climáticas: precipitación y temperatura, hallaron patrones similares en la variación de riqueza y diversidad de especies cantando. Además, observaron decremento de vocalizaciones en los meses más secos y fríos, contrastando con incrementos de actividad en los primeros meses de la temporada de lluvias. A pesar de ello, no encontraron relación entre los factores climáticos de temperatura promedio máxima y mínima del mes, y precipitaciones totales acumuladas en el mes, en las semanas analizadas (Moreira y Barreto 1997).

Bridges y Dorcas (2000) realizaron un monitoreo acústico con Sistemas de Grabación Automatizada (SGA) para observar la variación temporal en la actividad de los cantos de anuros en Estados Unidos de América. Los autores describieron variación significativa en el patrón de vocalización de cada especie, con cambios en el número de días y horas diarias con actividad acústica. Los autores atribuyen estos resultados a que la temperatura del aire y del agua varió a lo largo del día, lo que pudo haber incrementado la actividad de unas especies durante la mañana y de otras durante la tarde o diferentes horas del día dependiendo de la temperatura. Otra opción que describen los autores es que los anuros prefieren evitar la competencia interespecífica y la posible interferencia acústica. Y por último atribuyen esta variación diaria en los cantos a patrones filogenéticos. Es decir, que las familias de anuros podrían compartir momentos de actividad de canto durante el día, por ejemplo, los hílidos presentaron picos de actividad entre la puesta de sol y la media noche (Bridges y Dorcas 2000).

Weir y colaboradores (2005) utilizaron datos de cantos de anuros en Maryland, EUA, para investigar aquellos factores con influencia sobre la probabilidad de detección y sitios de ocupación de diez especies, desarrollando modelos que relacionaron con diversas variables de importancia para su detección. Ellos encontraron que para más de la mitad de las especies la probabilidad de detección varió más con la estación (día del año), temperatura del aire, e iluminación de la luna.

Mientras que la ocupación de los sitios varió en función de la cantidad del hábitat llamado "Humedal palustre boscoso", incrementando la ocupación de sitios con la prevalencia de este hábitat (Weir *et al.* 2005).

Saenz y colaboradores (2006) registraron los cantos de anuros en seis charcas de Texas, así como la temperatura y la lluvia. Estos factores fluctuaron estacionalmente con temperaturas extremas y periodos sin lluvias prolongadas. Ellos encontraron estrategias de reproducción diferentes basados en los cantos, los cuales estaban relacionados con los factores abióticos propuestos. En general encontraron dependencia reproductiva con la lluvia local en verano y con la temperatura en invierno (Saenz *et al.* 2006).

Kopp y Eterovick (2006) estudiaron la distribución temporal y espacial de las actividades reproductivas y la influencia de factores bióticos y abióticos sobre los patrones de actividad de anuros, relacionando la distribución temporal con la temperatura y la precipitación (caída promedio mensual en mm³). Los resultados mostraron una correlación positiva entre el número de machos cantando, con la precipitación y temperatura. Los patrones de actividad variaron intraespecíficamente, desde individuos activos todo el año, hasta individuos con cantos concentrados en una temporada (Kopp y Eterovick 2006).

Continuando la descripción de los factores que encausan la fenología de los cantos de los anuros, Canavero y Arim (2009), introdujeron y aportaron argumentos en favor del fotoperiodo como el elemento de mayor relevancia para modelar la estacionalidad de un sistema que representa las variaciones en la actividad de vocalización a lo largo de un año. Para ello desarrollaron un modelo de escala mensual, que considera el fotoperiodo, la temperatura y la precipitación, encontrando que la respuesta en vocalización de las especies de anuros de zonas templadas, se correlaciona con más fuerza al involucrar el fotoperiodo en el modelo (Canavero y Arim 2009).

Schalk y Saenz (2016) realizaron un estudio con anuros bolivianos en el cual evaluaron la correlación de factores abióticos con la actividad de los cantos y describieron su patrón fenológico a nivel de especie. La actividad se concentró en la temporada de lluvias y los cantos se correlacionaron positiva y significativamente con el fotoperiodo en la mayoría de las especies analizadas, mientras que la relación asociada con la lluvia y la temperatura fue distinta entre las especies (Schalk y Saenz 2016).

En México los trabajos al respecto son escasos, pero destacan algunos como el de García y Cabrera-Reyes (2008), quienes midieron el efecto de la temporalidad ambiental y estructura de la vegetación sobre la riqueza, diversidad y abundancia de la herpetofauna en un bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco. Este estudio tuvo como resultado una fluctuación temporal de riqueza de anfibios siendo mayor en temporada de lluvia (ocho especies) que en la temporada seca (tres especies) y de abundancia de individuos (184 en lluvias y cuatro en secas). Esto fue atribuido a que la actividad y diversidad del grupo es dependiente de la disponibilidad de agua (García y Cabrera-Reyes 2008).

Por otra parte, Figueroa-Huitrón (2015) realizó un monitoreo bioacústico de las poblaciones de anuros de la Reserva de la Biósfera Nahá con SGA, donde describió los cantos de 12 especies y los patrones temporales de la actividad vocal de las especies entre agosto del 2013 y junio del 2014. Los picos de vocalización se centraron en los meses de abril, mayo y junio, mismos que coinciden con el inicio de la temporada de lluvias y con las temperaturas más altas del año. Además, encontró variación interespecífica en la actividad, registrando especies como *Dendropsophus ebraccatus*, *Agalychnis callidryas* y *Agalychnis moreletii* cantando durante casi todo el año de muestreo, con mayor actividad en la temporada de lluvias. Mientras que las ranas del género *Craugastor* comenzaron sus vocalizaciones en el mes de abril, con algunas especies manteniéndose activas hasta el mes de diciembre, aunque siendo baja la actividad de canto para estas ranas. Esta baja actividad el autor la atribuye a que su desarrollo es independiente de cuerpos de agua, por lo cual los individuos pueden encontrarse más dispersos en el área y por lo tanto contar con una detección menor respecto a la de los hílidos.

En un esfuerzo por aportar al conocimiento ecológico de los anuros de México, Arias-Balderas y Méndez-de la Cruz (2016) describieron la fenología de las especies *Hyla arenicolor*, *Spea multiplicata* e *Hyla eximia* en el bosque de la Sierra de Guadalupe. A lo largo de cinco años registraron datos de presencia, sexo, grupo de edad y temperatura en dos pozas y un pantano. Encontraron que el año que presentó un mayor retardo en el inicio de la temporada de lluvias tuvo un impacto negativo sobre la presencia de las especies en los sitios reproductivos, así como en la duración de sus etapas larvarias (Arias-Balderas y Méndez-de la Cruz 2017).

Justificación

El declive y pérdida de las poblaciones de anfibios a nivel global, detectado desde la década de 1950 (Houlahan et al., 2000), es producto de la sinergia entre factores como, la alteración y destrucción del hábitat, la contaminación, la introducción de especies invasoras y las enfermedades infecciosas emergentes (Ceballos *et al.* 2017). El Área de Protección de Flora y Fauna (APFF) Nahá se encuentra en la región Neotropical y forma parte de la Selva Lacandona, que es una de las zonas más diversas y a su vez más amenazadas del país (Couturier *et al.* 2012). A pesar de ello, en esta zona existen pocos estudios sobre anfibios y su dinámica temporal (Ochoa-ochoa y Whittaker 2014; Hernández-Ordóñez *et al.* 2015). Esta acelerada pérdida de biodiversidad ha fomentado el desarrollo de trabajos que describen las propiedades básicas de las comunidades, como lo son sus cambios en el tiempo y los factores principales que dirigen o encausan estos patrones temporales. Conocer la fenología de un atributo biológico como es el canto nos brinda información sobre el ciclo reproductivo de los anfibios, sus patrones conductuales, así como conocer el momento en que ocurren los periodos críticos en la supervivencia de estas comunidades y los factores relacionados con la reincidencia del fenómeno año tras año. En este sentido el desarrollo de modelos que describan y predigan la dinámica fenológica del canto de una comunidad en función de las fluctuaciones de sus variables ambientales es importante para dilucidar sus patrones temporales, para anticipar un escenario donde esta relación puede cambiar y por lo tanto provocar desacoplamientos ecológicos importantes (Visser *et al.* 2010).

Objetivo general

Proponer un modelo matemático que se ajuste a la actividad del canto de una comunidad de anuros en el APFF Nahá, Chiapas, México para describir su fenología en función de variables ambientales de importancia para la producción del canto.

Objetivos particulares

- Obtener los datos fenológicos del canto de la comunidad de anuros del APFF Nahá, Chiapas, en los años 2013 y 2014.
- Generar modelos con las variables fotoperiodo, temperatura, precipitación y su interacción para describir la fenología del canto de los anuros del APFF Nahá, Chiapas.
- Seleccionar y proponer un modelo que mejor describa la actividad del canto de anuros del APFF Nahá, Chiapas.

Hipótesis

Los anuros son organismos ectotermos sensibles a la temperatura ambiental, la importancia de esta variable en la actividad del canto ha sido registrada en comunidades templadas. Como el APFF Nahá se ubica en una región tropical donde la temperatura es relativamente constante a lo largo del año, esta variable no debería desencadenar la actividad del canto y por consiguiente no debería estar presente en el modelo seleccionado para describir este fenómeno.

El fotoperiodo permite a los anuros sincronizar su fisiología y comportamiento al momento del año, este factor ha sido descrito como conductor fenológico del canto de comunidades templadas (Canavero y Arim 2009). Debido a que el APFF Nahá se encuentra más cercana al ecuador los cambios en la cantidad de luz son menores por lo que es posible que esta variable no sea un factor clave en los cambios de comportamiento reproductivos para desencadenar el canto y por lo tanto no sea incorporada al mejor modelo.

La precipitación es una variable importante en la temporalidad de las comunidades de anuros tropicales, esto debido a que las fases críticas de la reproducción, como el cortejo, los cantos y el desarrollo de los renacuajos dependen de cuerpos de agua estacionales. Por ello se espera que esta variable sea un conductor importante para la actividad del canto de los anuros de Nahá, incorporándose en el modelo que mejor se ajuste a los datos observados.

Materiales y métodos

Área de estudio

El APFF Nahá se ubica en el sureste mexicano. En la porción noreste de la Selva Lacandona en el municipio de Ocosingo, Chiapas (Figura 1). Se encuentra limitada por las siguientes coordenadas: al sur $16^{\circ}56'41''$, al norte $17^{\circ}00'42''$, al este $-91^{\circ}32'52''$, y al oeste $-91^{\circ}37'43''$. Colinda al norte con el ejido Villa Las Rosas, al este con el ejido El Jardín y al oeste con el ejido Ignacio Zaragoza. Nahá cuenta con una población de 257 habitantes mayas-lacandones, que se encuentran al interior del área (CONANP-SEMARNAT 2006). Esta reserva tiene una altitud que va desde 910 msnm hasta 1100 msnm. La superficie total correspondiente a Nahá es de 3847.41 ha (Hernández-Nava 2003).

Los tipos de vegetación presentes en la zona son el bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque de coníferas y vegetación secundaria. El bosque tropical perennifolio es el tipo de vegetación que ocupa la mayor extensión del APFF Nahá. Por la altura arbórea este tipo de vegetación puede dividirse en tres estratos: el estrato superior, que llega hasta los 60 m de altura conformándose de árboles sin ramificaciones y con contrafuertes en la base; el estrato medio, que forma un dosel continuo entre los 25 y 40 m; y el estrato bajo, que se conforma de árboles ramificados que llegan a medir entre 10 y 20 m. Las epifitas son abundantes en los estratos superiores. Los arbustos y las herbáceas son escasos. En este tipo de vegetación al noreste de la comunidad se pueden encontrar ejemplares arbóreos de entre 40 y 60 m de altura (Hernández-Nava 2003). Algunas de las especies más comunes son: *Peltapteris peltata*, *Podocarpus matudae*, *Guatteria anómala*, *Aristolochia grandiflora*, *Viola guatemalensis*, *Siparuna thecaphora*, *Chamaedorea arenbergiana*, *Ch. elegans*, *Ch. oblongata*, *Cryosophila stauracantha*, *Dracaena americana*, *Arpophyllum giganteum*, *Epidendrum flexuosum*, *Viburnum hartwegii*, *Metalepis peraffinis*, *Chromolaena collina*, *Hebeclinium macrophyllum*, *Pluchea carolinensis*, *Garcinia intermedia*, *Alchornea latifolia*, *Chamaecrista nictitans*, *Dussia mexicana*, *Bunchosia lindeniana*, *Heliocarpus donnellsmithii*, *Conostegia caelestis*, *Miconia hyperprasina*, *Ardisia compressa*, *Billia rosea*, *Sideroxylon salicifolium*, *Styrax warscewiczii* (Durán-Fernández et al. 2016).

Por otro lado, el bosque mesófilo de montaña ocupa 127 ha de esta área natural protegida. El estrado arbóreo llega hasta los 30 m de altura y las especies más frecuentes son *Oecopetalum mexicanum*, *Podocarpus matudae*, *Calatola laevigata*, *Billia colombiana*, *Quercus corrugata* y *Q. skinneri*. Los estratos herbáceo y arbustivo, están representados principalmente por *Cryosophila argentea*, *Chamaedorea ernesti-augusti*, *Ch. arenbergiana*, *Ch. oblongata*, *Ch. elegans*, *Ch. metallica* y *Justicia aurea* (Hernández-Nava 2003).

Características Físicas

La hidrología del APFF Nahá se encuentra asociada al sustrato predominante, la roca caliza, ya que éstas favorecen la conformación de un karst activo, por los cuales se forman corrientes subterráneas de agua, con escasos afluentes superficiales. El área se encuentra en la subcuenca del Río Lacanjá; en la porción alta del Río Lacantún (CONANP-SEMARNAT 2006). Existen nueve lagos, dos de las cuales son de gran tamaño: Nahá y El Ocotálito, con 56.26 ha y 7.41 ha respectivamente. El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano Aw2(w)(i*). La precipitación total anual es de 1862 mm³. Dentro de la zona existe una temporalidad bien marcada, con una mitad del año húmeda (de mayo a diciembre) y otra temporada de relativa sequía (de enero a abril) con fenómenos esporádicos de lluvias causadas por masas de aire frío provenientes de latitudes medias (Acevedo-Rosas y Díaz-Peón 2005), conocidos como “nortes” que generalmente ocurren de octubre a mayo. La temperatura media mensual es de 23.6°C, siendo enero el mes más frío, con un promedio de 20.9°C, mientras que mayo y junio son los más cálidos con un promedio de 25.6°C (CONANP-SEMARNAT 2006).

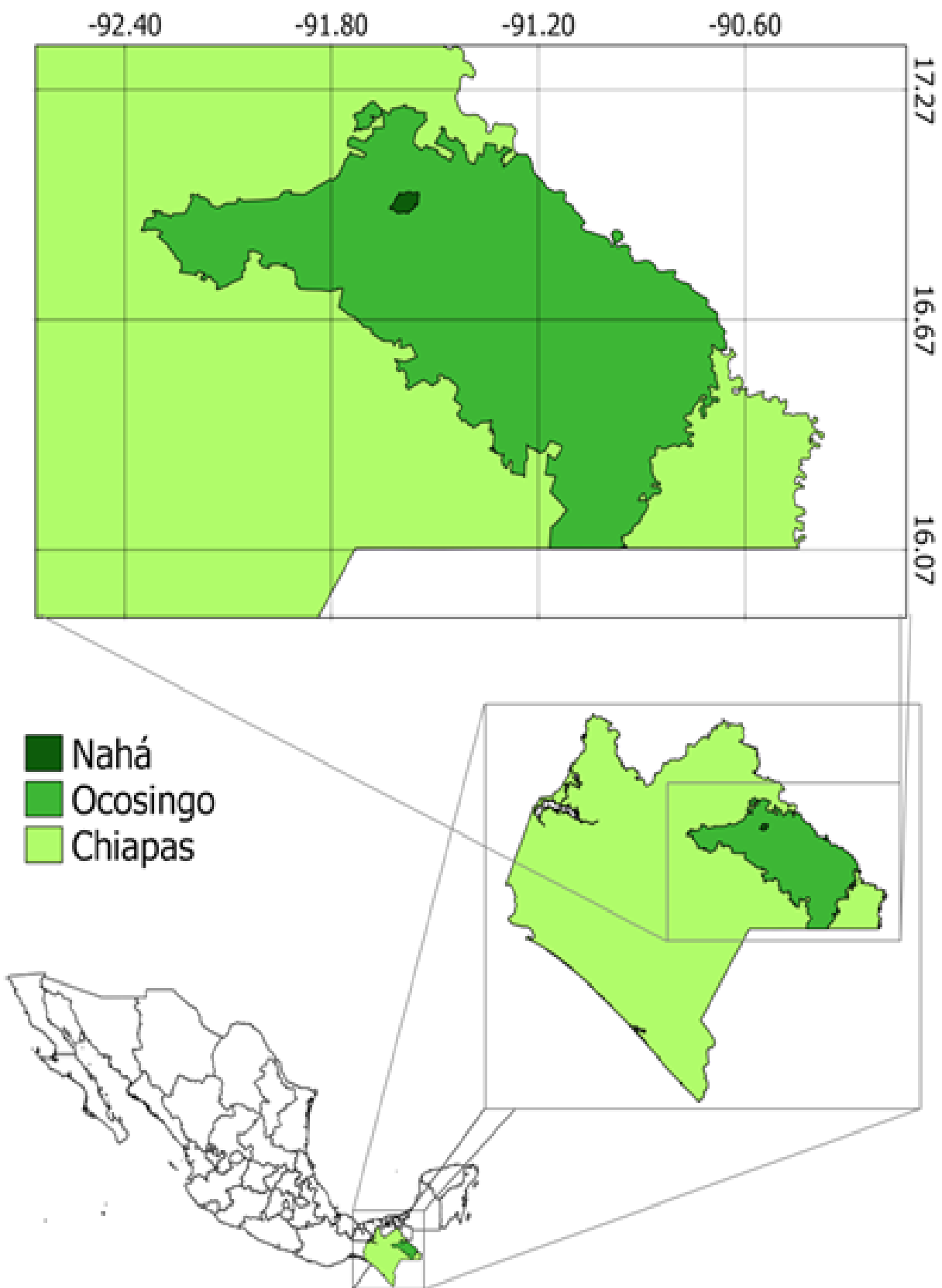


Figura 1. Ubicación geográfica del Área de Protección de Flora y Fauna Nahá, en el municipio de Ocosingo, Chiapas, México.

Obtención y análisis de datos

Los datos de actividad acústica se obtuvieron de un trabajo previo (Figuroa-Huitrón 2015) mediante un sistema de grabación automatizado (SGA), compuesto por dos grabadoras *Song Meter* modelo SM2 (Firmware 3.1.0) de dos canales y dos micrófonos modelo SMX-II (*Wildlife Acoustic Inc.*). El SGA se programó para obtener grabaciones los primeros cinco minutos de cada hora desde las 18:00 hrs hasta las 7:00 hrs, comenzando en agosto del 2013 y terminando en junio del 2014. Las grabaciones tuvieron formato .wav, con una tasa de muestreo de 48 KHz. La primera grabadora (grabadora A) fue colocada a 2 metros de altura en un bosque tropical perennifolio, con coordenadas 16°57'34" y -91°35'38" a 850 msnm cerca de un sitio con formación de charcas temporales en temporada de lluvias; y la segunda fue colocada a dos metros de altura del suelo (grabadora B) en un bosque mesófilo de montaña con coordenadas 16°58'10" y -91°35'12" a 971 msnm (Figuras 2 y 3).



Figura 2. Fotografía representativa del área de estudio, bosque tropical perennifolio (Fotografía por Diana Laura Fuentes de la Rosa, 2018).

Las grabaciones se analizaron visual y auditivamente haciendo uso del programa Adobe Audition 3 (*Adobe Systems Incorporated* 2007). La identificación de las especies vocalizando fue realizada mediante espectrogramas con un valor de FFT entre los 200 y 250, de los repertorios conocidos proporcionados por la Dra. Leticia Margarita Ochoa Ochoa, obtenidos de grabaciones *in situ* de cada especie. Para el caso de los craugastoridos Figueroa-Huitrón (2015) realizó un análisis de componentes principales que incluyó cuatro variables del canto (pulsos por nota, tasa de pulsos, duración del pulso de máxima amplitud y tiempo de caída del pulso de máxima amplitud) para diferenciar a las especies. La temperatura fue obtenida con el sensor del SGA. El periodo de muestreo cuenta con tres partes discontinuas de datos debido a la pérdida de grabaciones, la primera parte va de la sección temporal A4-8 a S19-24, la segunda de N6-11 a D21-25 y la tercera de A7-11 a J11-17. Para probar



Figura 3. Fotografía representativa del área de estudio, bosque mesófilo de montaña. (Fotografía por Diana Laura Fuentes de la Rosa, 2019).

si la temperatura fue constante en las tres secciones se realizó un análisis de varianza ANOVA entre los valores de temperatura de dichos periodos. Las precipitaciones se

categorizaron de acuerdo con su intensidad en las grabaciones con los siguientes valores ordinales: 0 en ausencia de lluvia, 1 con presencia de lluvias, y 2 con presencia de lluvias intensas. Los meses se dividieron en secciones temporales de seis días (ver anexo 1). Los datos provenientes de cada grabadora fueron agrupados por sección temporal por Figueroa-Huitrón en 2015 y a partir de estos datos se calcularon los valores de la tabla 1.

Modelos fenológicos

Por modelos fenológicos nos referimos a la gama de ecuaciones propuestas para describir la actividad vocal de una comunidad de anuros. El presente trabajo puso a prueba 15 modelos, cada uno de ellos asumiendo relaciones distintas entre las variables ambientales y los parámetros incorporados. Es posible distinguir dos esquemas generales en los que se agrupan los modelos utilizados. El primero, son los modelos lineales, conformados por relaciones de proporcionalidad y representados por la ecuación de la recta $R=A+B*M$. Por otra parte, están los modelos sinusoidales, que incorporan la función seno, gracias a la cual adquieren una representación gráfica oscilatoria, asumiendo que los patrones fenológicos describen un curso temporal de configuración similar (Figura 4).

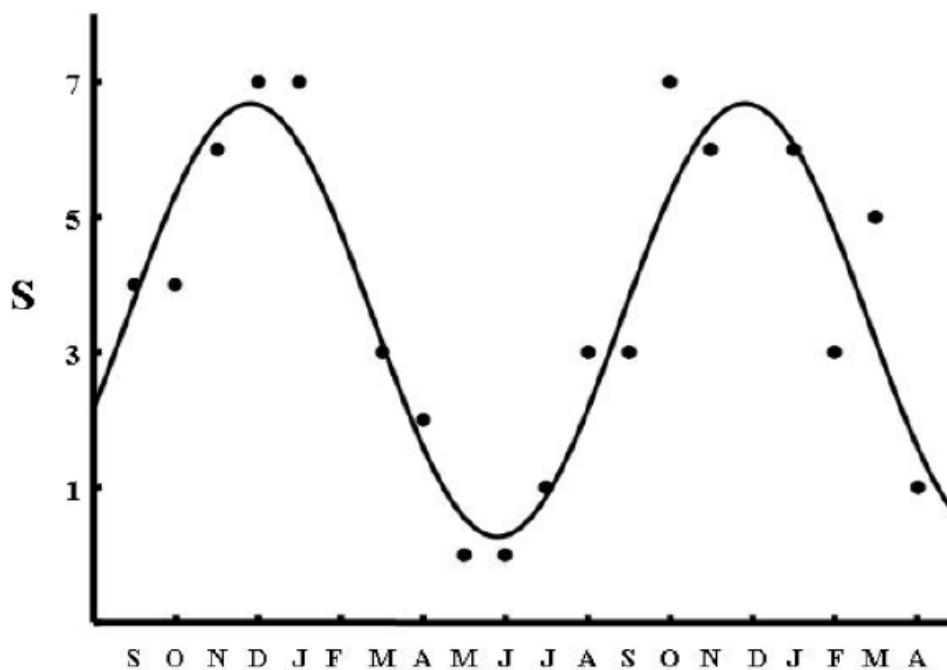


Figura 4. Figura ilustrativa de un modelo sinusoidal ajustado a datos de riqueza de especies (S) de anuros detectados a través de su vocalización. El eje horizontal representa el tiempo en meses con la inicial del mes en inglés y el vertical la riqueza de especies. Los puntos representan valores observados. Imagen tomada de (Canavero *et al.* 2008).

Tabla 1. Datos obtenidos por cada sección temporal.

Datos	Descripción	Definición matemática
Índice de actividad de canto (C)	De las grabaciones analizadas visual y auditivamente se registraron los siguientes valores: 1, cuando existían cantos sin solapamiento; 2, cuando hubo solapamiento de cantos, sin llegar a conformar un coro y 3 cuando existió un coro completo (Heyer <i>et al.</i> 1994), con solapamiento total de cantos (realizado por Figueroa-Huitrón, 2015).	$C = \begin{cases} 1, \text{ cantos sin solapamiento} \\ 2, \text{ cantos con solapamiento} \\ 3, \text{ coro completo} \end{cases}$
Intensidad relativa de cantos (R)	Suma de los valores más altos de los índices de actividad de canto (C) de las nueve especies presentes en una sección temporal (valores entre 3 y 12) (p. ej. Canavero et al., 2008)	$R = \sum_{x=1}^9 C_{max}$ <p>Sea C_{max} el valor más alto del índice de actividad de canto de una especie (x) en una sección temporal. Y nueve el número total de especies.</p>
Lluvia en el tiempo t (L_t)	Donde 0 representa la ausencia de lluvia, 1 lluvia moderada y 2 lluvia fuerte.	$L_t = \begin{cases} 0, \text{ ausencia de lluvia} \\ 1, \text{ lluvia moderada} \\ 2, \text{ lluvia fuerte} \end{cases}$ <p>Sea L_t la lluvia al tiempo t</p>
Lluvia acumulada (L_a)	Suma de todos los valores categóricos de lluvia por sección temporal (96 valores, valores de 2 a 57).	$L_a = \sum_{t=1}^{96} L_t$ <p>Sea L_a la lluvia acumulada en una sección temporal</p>
Temperatura promedio (\bar{T})	Promedio de temperaturas por cada sección temporal en grados centígrados (°C) (valores entre 18 y 23.5).	$\bar{T} = \frac{\sum T_i}{N}$ <p>Sea N el número total de registros de temperatura para una sección temporal</p>
Periodo húmedo-seco (HS)	Calculado mediante lo registrado en CONANP-SEMARNAT (2006) donde 0 representa el periodo seco (de enero a abril) y 1 el húmedo (de mayo a diciembre).	$HS = \begin{cases} 0, \text{ periodo seco} \\ 1, \text{ periodo húmedo} \end{cases}$
Rmed	Valor promedio de las intensidades relativas de cantos acumuladas (R).	Parámetro de los modelos sinusoidales que permite desplazar la curva verticalmente.
Ramp	Desviación máxima de la intensidad relativa de canto acumulada (Rmed), es decir, el punto en el modelo que dista más de Rmed.	Parámetro de los modelos sinusoidales que modifica la amplitud de la onda.
A,B,C,D,E,G	Parámetros de las variables.	Parámetros que son estimados mediante el ajuste y definen la proporción de la relación de la variable con R.
Ftp al tiempo (t)	Fotoperiodo calculado a partir de la sección temporal.	$Ftp = \frac{\sin 2\pi (t + c)}{72}$ <p>Sea t la sección temporal (existen 72 secciones temporales) y c un parámetro que actúa como factor de corrección para el tiempo.</p>

Al interior de ambos conjuntos, los modelos pueden distinguirse entre sí por la o las variables ambientales consideradas como conductores de la fenología. La lógica detrás de la agrupación de los modelos del presente trabajo pretende ser el eje de discusión del mismo, para lo cual, fueron llevadas a cabo comparaciones entre todos los modelos, a fin de encontrar aquel que mejor describa el patrón fenológico de la comunidad de anuros en el APFF Nahá.

Modelo lineal periodo húmedo-seco (Modelo 1). El escenario biológico supone dependencia directa de la actividad vocal con el periodo de lluvia como lo reportan Schalk y Saenz (2016), siendo éste un importante conductor fenológico contemplado por la variable estación húmeda y seca (HS), que, de forma categórica ordinal, adquiere valor de 0 para el periodo del año correspondiente a las secas, y valor de 1 durante el periodo de lluvia. Es por ello que se propone para probar una relación lineal entre la estación húmeda y seca (HS) con la intensidad relativa de cantos (Ecuación 1; figura 8; tabla 2).

$$R = A + B * HS \quad (1)$$

Modelo lineal de lluvia acumulada (Modelo 2). El segundo modelo nace de la observación de que algunas comunidades de anuros dependen de la presencia de cuerpos de agua efímeros o de algunos días de lluvia para encontrar una charca y efectuar sus cantos de anuncio (Schalk y Saenz 2016; Saenz *et al.* 2006), así como otras etapas de su reproducción, particularmente la puesta y el desarrollo de renacuajos. De este modo, el historial de precipitación en este modelo es el factor determinante de la fenología de las vocalizaciones, siendo involucrado como una variable directamente proporcional a la actividad (Ecuación 2; figura 8; tabla 2)

$$R = A + B * L_a \quad (2)$$

Modelo lineal de temperatura (Modelo 3). Como animales ectotermos, los anuros presentan una estrecha dependencia metabólica con la temperatura ambiental. Esto se refleja en distintos aspectos de su historia de vida, incluyendo los cantos (Saenz *et al.* 2006). Esta variable es considerada en algunos trabajos como

uno de los principales conductores de la fenología en los anuros (Bradshaw y Holzapfel 2007; Steen *et al.* 2013). Debido a ello, algunos autores han relacionado la temperatura media ambiental con el número de especies de anuros cantando (Canavero *et al.* 2017). Por esto, el tercer modelo contrasta la actividad de canto de los anuros con la temperatura (Ecuación 3; figura 8; tabla 2).

$$R= A+B*\bar{T} \quad (3)$$

Modelo lineal combinando lluvia acumulada y temperatura promedio (Modelo 4). El cuarto modelo relaciona la temperatura y la lluvia con la actividad de cantos ya que éstas se han considerado como los factores climáticos determinantes para la reproducción en anuros de zonas tropicales y subtropicales (Saenz *et al.* 2006; Both *et al.* 2008; Bertoluci y Rodrigues 2002). Dicho modelo surge debido a que se ha observado que la interacción de ambas variables conforma un escenario propicio para la reproducción y, por lo tanto, para la vocalización de algunas especies. (Ecuación 4; figura 8; tabla 2).

$$R= A+B*L_a+C*\bar{T} \quad (4)$$

Modelo lineal combinando lluvia acumulada y periodo húmedo-seco (Modelo 5). El quinto modelo propone que tanto la lluvia acumulada (Schalk y Saenz 2016; Saenz *et al.* 2006) como el periodo pluvial del año (Saenz *et al.* 2006) actúan sinérgicamente como conductores de la actividad del canto de la comunidad (Ecuación 5; figura 8; tabla 2).

$$R= A+B*L_a+C*HS \quad (5)$$

Modelo lineal combinando periodo húmedo-seco y temperatura promedio (Modelo 6). El sexto modelo propone que el periodo pluvial del año y la temperatura promedio actúan sinérgicamente como conductores de la actividad del canto de la comunidad (Saenz *et al.* 2006; Ecuación 6; figura 8; tabla 2).

$$R= A+B*HS+C*\bar{T} \quad (6)$$

Modelo lineal triple, periodo húmedo-seco, temperatura promedio y lluvia acumulada (Modelo 7). Este modelo toma en cuenta todas las variables ambientales propuestas en los modelos anteriores. Temperatura, lluvia acumulada y periodo húmedo-seco (Ecuación 7; figura 8; tabla 2).

$$R = A + B * HS + C * \bar{T} + D * L_a \quad (7)$$

Sinusoidal simple (Modelo 8). Este modelo es propuesto ya que incorpora la descripción del componente circannual de la actividad del canto en un periodo de un año estimando dos parámetros con interpretación biológica: intensidad relativa de cantos acumulada calculada por la riqueza de especies (R_{med}) y la amplitud de la fluctuación estacional (R_{amp} , desviación máxima de la intensidad relativa de cantos acumulada respecto al promedio) (Canavero et al., 2008). Este modelo sinusoidal describe la variación de la duración del día (fotoperiodo) a lo largo del año (Canavero y Arim 2009). Esta variable ha sido correlacionada con la actividad del canto en especies neotropicales (Schalk y Saenz 2016) y especies de zonas templadas (Both et al. 2008; Ecuación 8; figura 9; tabla 2).

$$R = R_{med} + R_{amp} * \sin(2\pi (t+c)/72) \quad (8)$$

Sinusoidal periodo húmedo-seco (Modelo 9). Este modelo nace de la combinación del modelo 5 y la variable ambiental categórica, periodo húmedo/seco, esta permite considerar un componente todo o nada en la vocalización, en un ambiente con temporalidad marcada. Adquiere valor de 0 para el periodo del año correspondiente a las secas, y valor de 1 durante el periodo de lluvia. La manera de incorporar la información sobre la precipitación se sitúa en una escala más amplia, con el propósito de evitar la sobreinformación al modelar la caída de lluvia con valores continuos específicos (Ecuación 9; figura 9; tabla 2).

$$R = R_{med} + R_{amp} * \sin(2\pi (t+c)/72) + D * HS \quad (9)$$

Sinusoidal lluvia acumulada (Modelo 10). El escenario biológico de este modelo mantiene al fotoperiodo como la variable subyacente de la fenología, y se

complementa del aporte del historial reciente de lluvias como una variable ambiental que favorece la actividad de la comunidad (Saenz *et al.* 2006; Schalk y Saenz 2016) (Ecuación 10; figura 9; tabla 2).

$$R=R_{med}+R_{amp}*\sin(2\pi (t+c)/72)+D*L_a \quad (10)$$

Sinusoidal con temperatura promedio (Modelo 11). Este modelo considera al fotoperiodo y a la temperatura, como las variables ambientales que acotan la actividad de los cantos de la comunidad. La temperatura es descrita como una variable detonante en el comportamiento de los anuros (Bertoluci y Rodrigues 2002; Both *et al.* 2008; Saenz *et al.* 2006) debido a su metabolismo de naturaleza ectoterma (Ecuación 11; figura 9; tabla 2).

$$R=R_{med}+R_{amp}*\sin(2\pi (t+c)/72)+D*\bar{T} \quad (11)$$

Sinusoidal combinando lluvia acumulada y temperatura promedio (Modelo 12). Como su nombre lo indica, este modelo complementa el elemento circanual de la actividad de canto, con las variables ambientales de temperatura y lluvia acumulada. Pudiera considerarse como el más informativo, sin embargo, también es el modelo con más parámetros y esto le atribuye una desventaja respecto al resto de modelos en la prueba de Akaike (Burnham y Anderson 2002; Ecuación 12; figura 9; tabla 2).

$$R=R_{med}+R_{amp}*\sin(2\pi (t+c)/72)+D*L_a+E*\bar{T} \quad (12)$$

Sinusoidal con lluvia acumulada y periodo húmedo-seco (Modelo 13). Este modelo complementa el elemento circanual de la actividad de canto (fotoperiodo) con las variables ambientales de lluvia: lluvia acumulada y el periodo húmedo-seco (Ecuación 13; figura 9; tabla 2).

$$R=R_{med}+R_{amp}*\sin(2\pi (t+c)/72)+D*L_a+E*HS \quad (13)$$

Sinusoidal periodo húmedo-seco y temperatura promedio (Modelo 14).

Este modelo plantea que el fotoperiodo, el periodo húmedo-seco (HS) y la temperatura promedio actúan influyendo en los periodos de actividad reproductiva de la comunidad de anuros (Ecuación 14; figura 9; tabla 2).

$$R=R_{med}+R_{amp}*\sin(2\pi (t+c)/72)+D*HS+E*\bar{T} \quad (14)$$

Sinusoidal triple con lluvia acumulada, temperatura y periodo húmedo-seco (Modelo 15).

Este modelo toma en cuenta el fotoperiodo, con todas las variables ambientales propuestas en los modelos anteriores. Temperatura, lluvia acumulada y periodo húmedo-seco. Si bien, pudiera considerarse como el más informativo, es también el modelo con más parámetros, lo que le atribuye una desventaja respecto al resto de modelos en la prueba de Akaike (Ecuación 15; figura 9; tabla 2).

$$R=R_{med}+R_{amp}*\sin(2\pi (t+c)/72)+D*L_a+E*\bar{T} +G*HS \quad (15)$$

Tabla 2. Modelos utilizados para describir la fenología de cantos de anuros. Los primeros cuatro modelos son lineales y los siguientes cuentan con un componente sinusoidal. R= intensidad relativa de cantos de anuros, HS=periodo húmedo-seco, L_a =lluvia acumulada, \bar{T} =temperatura promedio, R_{med} = promedio de la intensidad relativa de cantos, R_{amp} =desviación máxima de R_{med} (amplitud de la función, estacionalidad de la comunidad), t=tiempo (sección temporal; ver anexo 1).

Modelo	Fórmula	No de parámetros
1	$R = A + B * HS$	2
2	$R = A + B * L_a$	2
3	$R = A + B * \bar{T}$	2
4	$R = A + B * L_a + C * \bar{T}$	3
5	$R = A + B * L_a + C * HS$	3
6	$R = A + B * HS + C * \bar{T}$	3
7	$R = A + B * HS + C * \bar{T} + D * L_a$	4
8	$R = R_{med} + R_{amp} * \sin(2\pi (t+c)/72)$	3
9	$R = R_{med} + R_{amp} * \sin(2\pi (t+c)/72) + D * HS$	4
10	$R = R_{med} + R_{amp} * \sin(2\pi (t+c)/72) + D * L_a$	4
11	$R = R_{med} + R_{amp} * \sin(2\pi (t+c)/72) + D * \bar{T}$	4
12	$R = R_{med} + R_{amp} * \sin(2\pi (t+c)/72) + D * L_a + E * \bar{T}$	5
13	$R = R_{med} + R_{amp} * \sin(2\pi (t+c)/72) + D * L_a + E * HS$	5
14	$R = R_{med} + R_{amp} * \sin(2\pi (t+c)/72) + D * HS + E * \bar{T}$	5
15	$R = R_{med} + R_{amp} * \sin(2\pi (t+c)/72) + D * L_a + E * \bar{T} + G * HS$	6

Selección de modelos

Para la selección de modelos se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC) el cual es un método que permite elegir entre posibles modelos estadísticos.

Penalizando los modelos complicados, favoreciendo la relación entre la simplicidad del modelo y un buen ajuste a los datos (Sakamoto *et al.* 1986). El AIC fue probado en un amplio rango de problemas estadísticos estándar, con datos discretos, continuos y de frecuencia, entre otros (Sakamoto *et al.* 1986). La selección de modelos AIC consiste en estimar la información perdida cuando la probabilidad de distribución f que es la realidad de lo que ocurre en el fenómeno estudiado y se asocia con el modelo verdadero (generador) es aproximada por la probabilidad de

distribución g que se asocia con el modelo que será evaluado (Burnham y Anderson 2002). La medida de discrepancia entre el modelo generador y el modelo aproximado está dada por la elección del modelo con menor pérdida de información, el modelo que minimice la discrepancia Kullback-Leibler esperada (Wagenmakers y Farrell 2004). La discrepancia Kullback-Leibler mide la diferencia o distancia entre una distribución de probabilidad y una segunda distribución (Kullback y Leibler 1951). Para la elección de modelos en este trabajo se ocupó la corrección AIC_c que es recomendada para muestras donde el cociente de n/V es menor a 40. Donde n es el número de datos y V el número de parámetros (Wagenmakers y Farrell 2004; Burnham y Anderson 2002).

Cuando los valores de AIC de varios modelos a elegir difieren poco, es difícil intuir la importancia estadística que se atribuye a la diferencia del valor de AIC del mejor modelo y el segundo mejor modelo. Por ello, se utilizó Akaike weight, $w_i (AIC_c)$ para evaluar el peso de la evidencia en favor del mejor modelo. El valor de Akaike weight, $w_i (AIC)$ se puede interpretar como la probabilidad de que el modelo sea el mejor modelo (Burnham y Anderson 2002).

Las diferencias en los valores de AIC_c (ΔAIC_c) y Akaike weight, $w_i (AIC_c)$ entre los modelos son importantes en la clasificación y ordenamiento de las hipótesis propuestas representadas por modelos, pues evidencian en favor o en contra entre las hipótesis propuestas (Burnham y Anderson 2002).

Selección de modelos por pasos (SMP)

Con el objetivo de observar el aporte de cada variable predictora en cada uno de los modelos, se realizó un análisis de selección de modelos por pasos (*Stepwise selection model*) el cual ha sido usado anteriormente para estudios similares (Gottsberger y Gruber 2004) y sugerido en otros estudios. Este proceso se llevó a cabo por dos vías; selección reversa y selección progresiva. La primera opera partiendo de un modelo con todas las variables ($ftp, HS, L_\alpha, \bar{T}$) calculando su valor de AIC_c y optimizándolo en cada iteración, restando las variables con menor aporte, hasta encontrar un modelo cuyo escenario no pueda mejorarse. El segundo, parte de un modelo sin variables que a cada iteración añade las variables predictoras propuestas ($ftp, HS, L_\alpha, \bar{T}$), recalculando el valor de AIC_c , y de nueva cuenta deteniendo el proceso cuando no pueda mejorarse dicho valor. Por lo tanto, este análisis permite dilucidar

paso a paso el efecto de cada variable sobre la capacidad predictora del mejor modelo.

Todos los procesos de análisis descritos anteriormente se realizaron en el programa R versión 3.5.1 (R Core Team 2018) con las paqueterías MuMIn (Bartoń 2018) y MASS (Venables y Ripley 2002). Los gráficos fueron realizados en el programa OriginPro (OriginLab Corporation 2016).

Resultados

Con el uso del SGA se obtuvieron 370 horas de grabaciones que permitieron detectar nueve especies de anuros mediante sus cantos de anuncio. Estos pertenecen a dos familias: Hylidae y Craugastoridae, la primera representada por las siguientes tres especies: *Agalychnis callidryas*, *A. moreletii*, *Dendropsophus ebraccatus*; y la segunda por seis especies: *Craugastor rhodopsis*, *C. sp1*, *C. sp2*, *C. sp3*, *C. sp4* y *C. sp5*. La grabadora A registró las nueve especies y la grabadora B sólo registró a *C. sp2*, *C. sp4* y *C. sp5*. Su presencia a lo largo del tiempo de muestreo se observa con

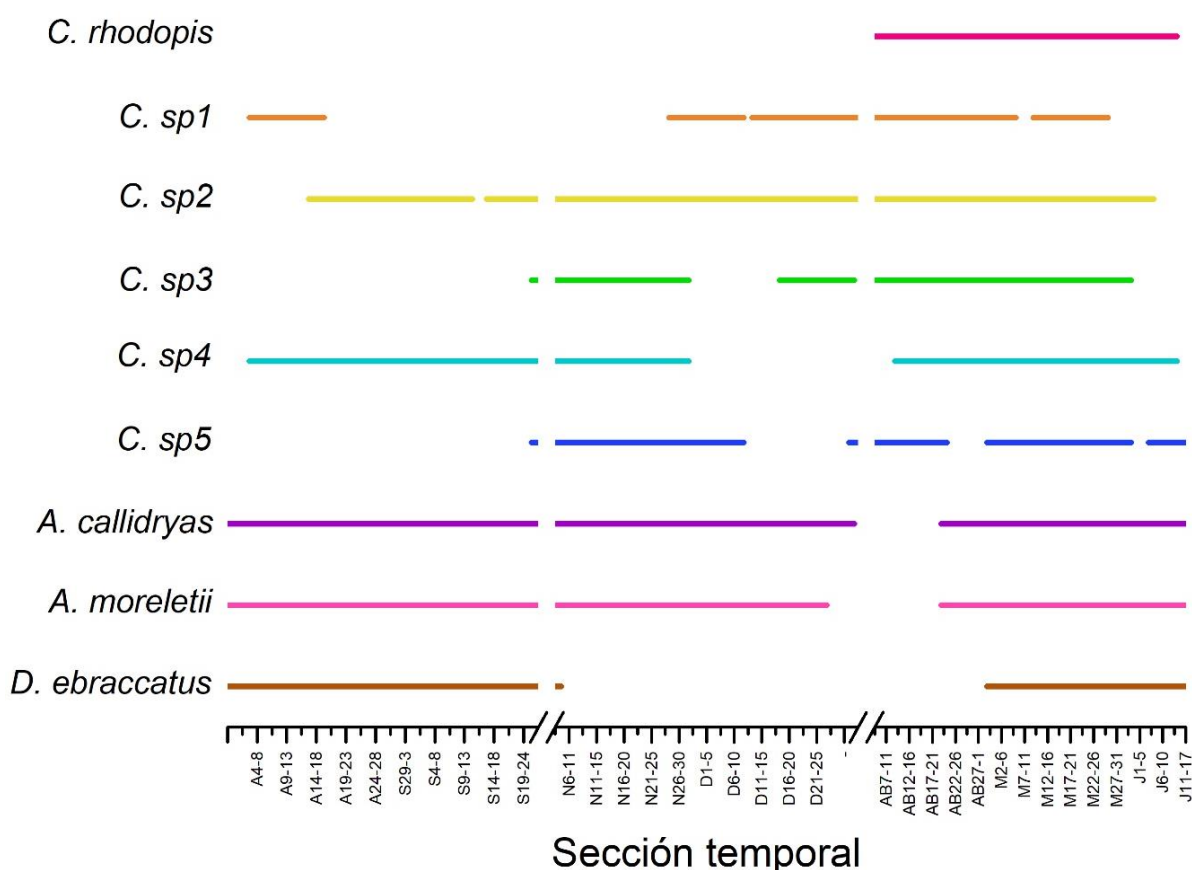


Figura 5. Especies de anuros detectados por el SGA en las secciones temporales registradas (32 en 7 meses), de agosto 2013 a junio 2014 en Nahá, Chiapas. Guiones horizontales indicando la ausencia de registros. La primera letra de los datos del eje horizontal es la inicial de cada mes y los números son los días del mes abarcados. Para ver a qué mes corresponde cada sección temporal ver anexo 1.

una línea horizontal de un color para cada especie en la figura 5. En esta figura se observa que hay especies con actividad del canto continua a lo largo del muestreo como *A. callidryas*, *A. moreletii* y otras con presencia en las grabaciones más restringida en el tiempo como *C. rhodopsis*, *C. sp3* y *C. sp5*. Se observa que todas las

especies estuvieron activas de abril a junio, siete en el periodo de noviembre y diciembre y seis en el periodo de agosto a septiembre (Figura 5).

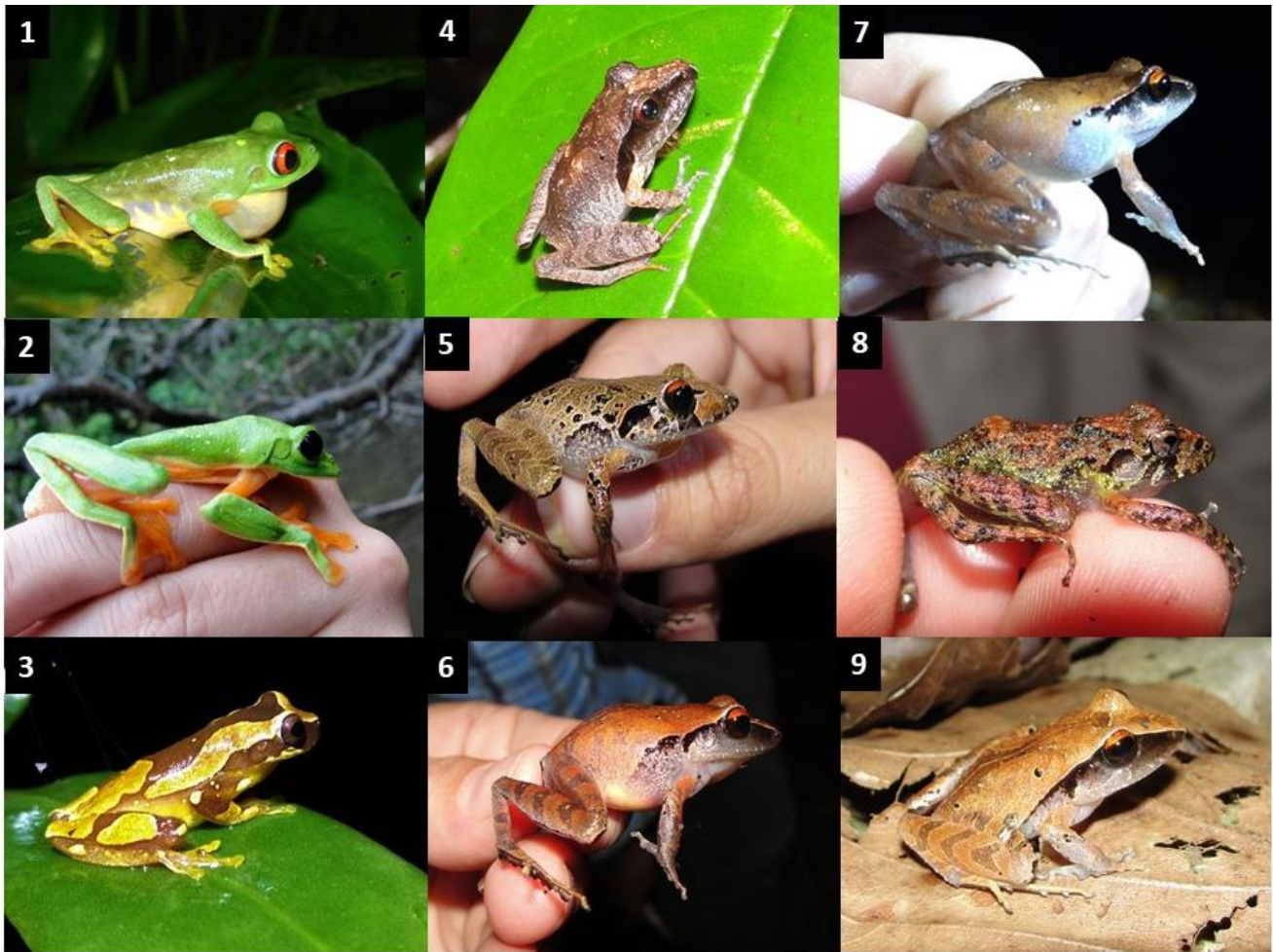


Figura 6. Fotografías de las especies reportadas en este estudio. Familia Hylidae (1-3). *Agalychnis callidryas* (1), *A. moreletii* (2), y *Dendropsophus ebraccatus* (3). Familia Craugastoridae (4-9). *Craugastor rhodopis* (4), *C. sp1* (5), *C. sp2* (6), *C. sp3* (7), *C. sp4* (8), *C.sp5* (9). Fotografías por LMOO (1,2,4,5,6,8,9) y Diana Laura Fuentes de la Rosa (3, 7).

En la Figura 6 se muestran fotografías de ejemplares de las especies encontradas en este estudio tomadas en el sitio de estudio. La figura 7 muestra el curso temporal de los registros de las variables ambientales temperatura promedio en grados centígrados y lluvia acumulada (ver tabla 1) en las secciones temporales en estudio, el trazo negro corresponde a las oscilaciones de temperatura que varió entre los 15.7 y los 23.5 °C mientras que la temperatura promedio fue de 20.2°C. La temperatura de los tres grupos discontinuos de secciones temporales en el análisis de varianza mostró que los valores no varían significativamente ($p=0.164$, $F=2.1$, $GL=1$). Bajo ese criterio es posible afirmar que la temperatura es constante en la

localidad durante la duración de este estudio. El trazo azul muestra el cambio de valores de lluvia acumulada durante el muestreo de este trabajo, la lluvia acumulada promedio fue de 17, el valor mínimo fue 0 y el valor máximo 57 (suma de valores categóricos de lluvia, ver tabla 1).

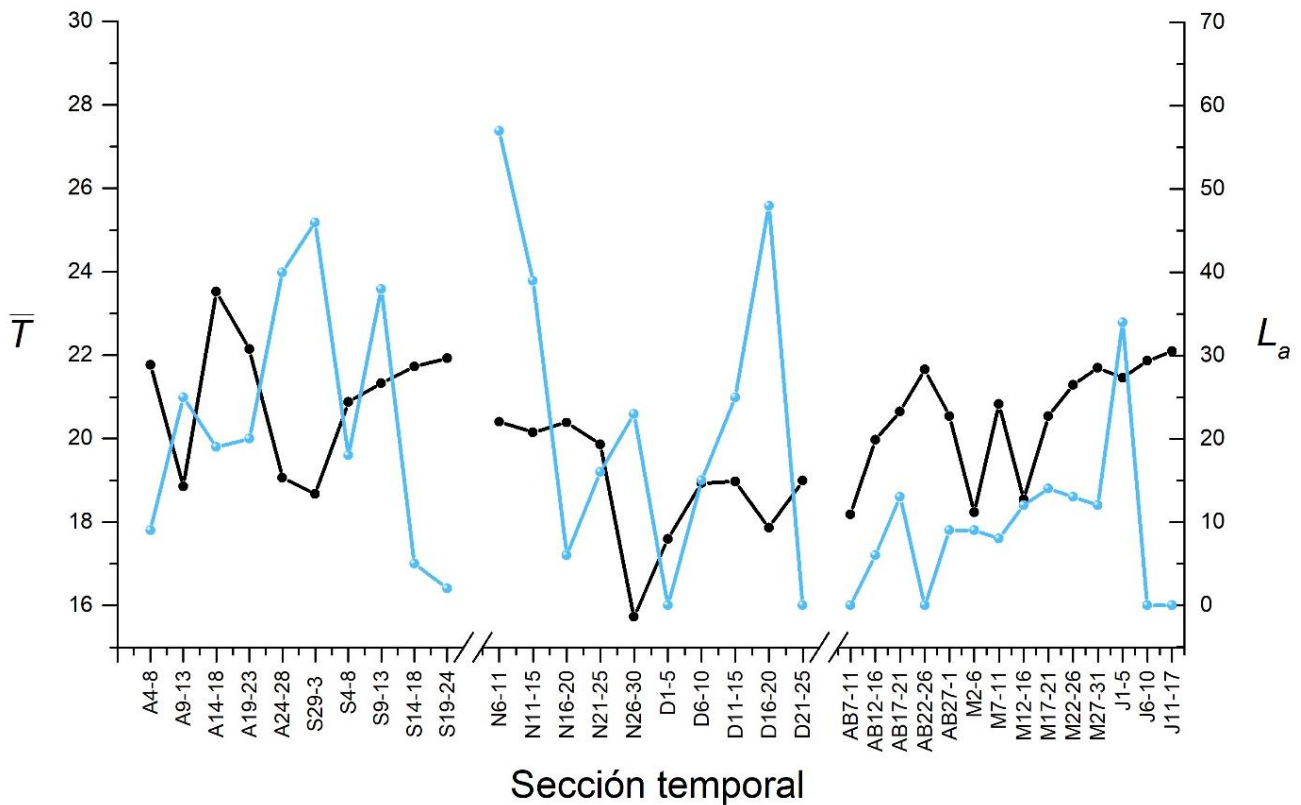


Figura 7. Gráfica que muestra la temperatura promedio \bar{T} (°C) (trazo negro) y la lluvia acumulada L_a (trazo azul) por sección temporal (32 en 7 meses). Los cortes representan las secciones temporales sin datos disponibles. La primera letra de los datos del eje horizontal es la inicial de cada mes y los números son los días del mes abarcados. Para ver a qué mes corresponde cada sección temporal ver anexo 1.

La intensidad relativa de cantos tuvo valores más grandes en los meses de agosto y septiembre en promedio, posteriormente disminuyó en los meses de noviembre y diciembre y en el periodo de abril a junio aumentó nuevamente sin ser mayores al primer periodo (figura 8). Cada una de las gráficas de la figura 8 corresponde a los datos predichos por un modelo, indicados en cada figura con las líneas continuas, los puntos corresponden a los datos provenientes del SGA. Al sobreponer los datos predichos directamente en los datos del SGA se pretende ilustrar el rendimiento de los modelos. El mejor modelo lineal fue el Modelo 6, que incorporó las variables periodo húmedo-seco y temperatura promedio, con un valor de ΔAIC_c de 15.73. El Modelo 2 incluyó sólo la variable de lluvia acumulada y fue el que tuvo una mayor diferencia respecto al mejor modelo con un valor de ΔAIC_c de

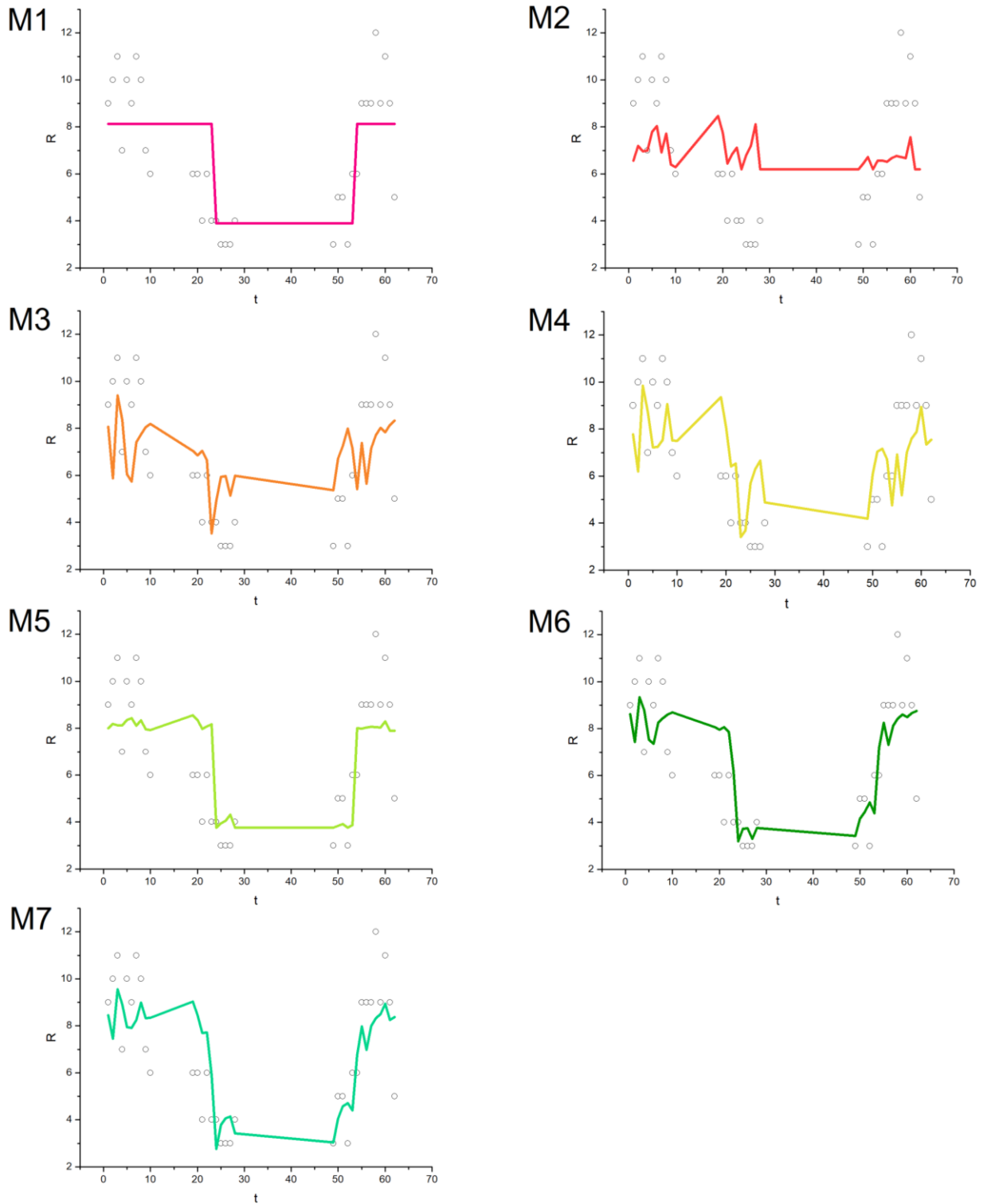


Figura 8. Gráficas de los modelos lineales con variables ambientales para explicar la fenología del canto de anuros en el APFF Nahá, Chiapas. Modelos 1-7 (M1-M7; ver tabla 2 y metodología para la descripción de los modelos). R= intensidad relativa de cantos, t=tiempo (sección temporal, ver métodos y anexo 1).

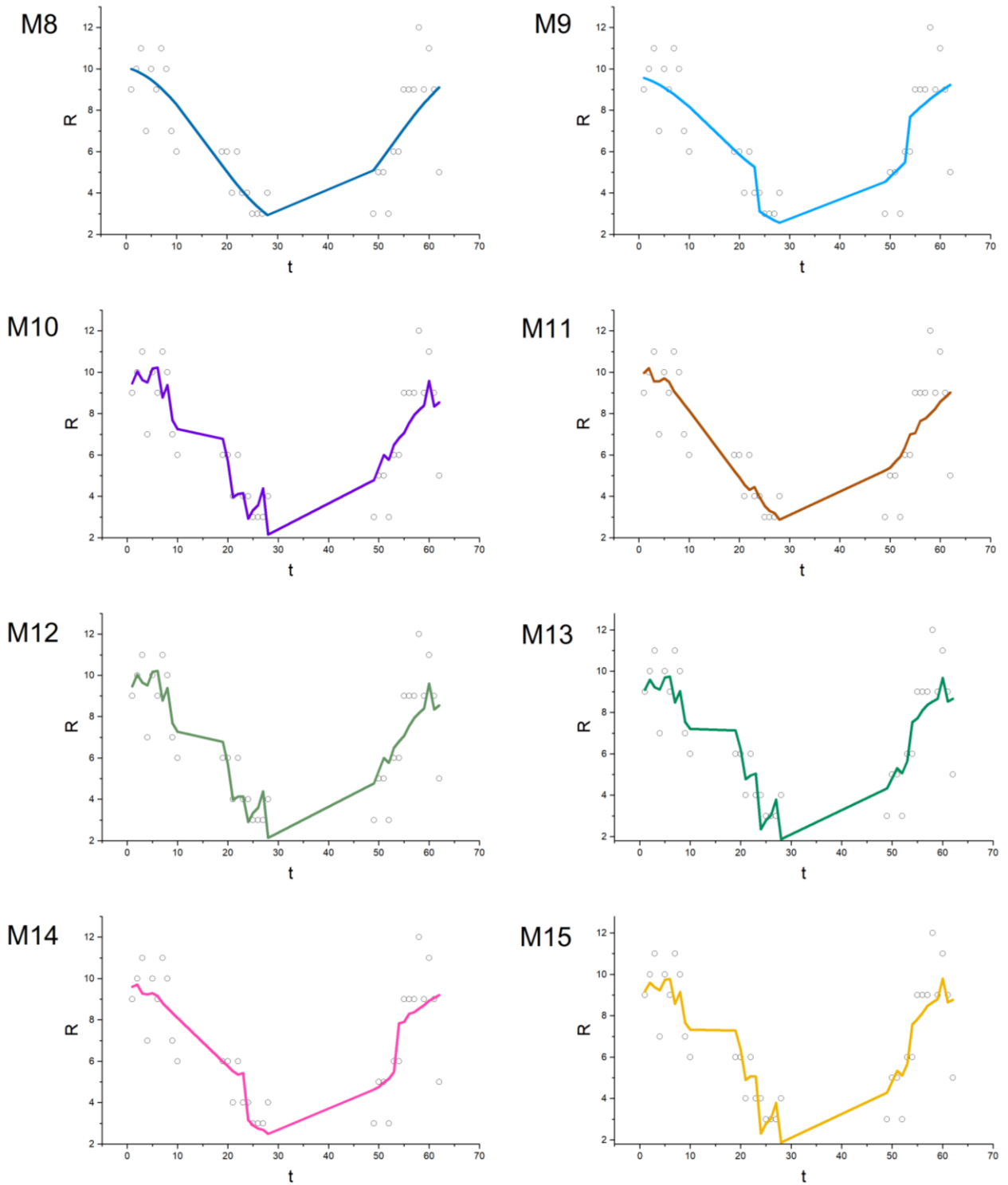


Figura 9. Gráficas de los modelos sinusoidales con variables ambientales para explicar la fenología del canto de anuros en el APFF Nahá, Chiapas. Modelos 8-15 (M8-M15; ver tabla 2 y metodología para la descripción de los modelos). R= intensidad relativa de cantos, t=tiempo (sección temporal, ver métodos y anexo 1).

lo que la probabilidad de que estos modelos sean los mejores es nula respecto a todos los modelos probados. Para ver un resumen de los valores de cada modelo ver la tabla 3.

Las gráficas de intensidad relativa de cantos modelada por ecuaciones sinusoidales muestran la respuesta de la fenología del canto con relación a la variable Ftp (fotoperiodo), así como sus parámetros de corrección. Las líneas continuas representan las predicciones de los modelos y los puntos, los datos provenientes del SGA. El mejor modelo resultó ser el Modelo 13 que incorporó las variables fotoperiodo, periodo húmedo-seco y lluvia acumulada. El Modelo 11 conformado por las variables fotoperiodo y temperatura promedio fue el que obtuvo el valor más alto de ΔAIC_C con un valor de 7.29, y por lo tanto fue el que, peor se ajustó a los datos observados entre los modelos sinusoidales. En general, los modelos sinusoidales fueron los que mejor se ajustaron a los valores obtenidos de los SGA. Para ver un resumen de los valores de cada modelo ver tabla 3.

Se observó que los modelos lineales (1 a 7) representan una aproximación menos cercana al fenómeno en comparación a los modelos sinusoidales (8 a 15), esto fue evidente al contrastar sus valores de ΔAIC_C , con una discrepancia entre 37.96 y 15.73 respecto al mejor modelo. Por otra parte, los modelos 9, 10, 13 y 15 tuvieron una diferencia en el valor bruto de AIC_C muy pequeña, por lo que los análisis de pesos de evidencia ($w_i (AIC_C)$) general y en subconjunto hicieron factible la selección del Modelo 13 como el mejor, por lo que este se postula para la descripción del fenómeno biológico estudiado (tabla 3).

La selección de modelos por pasos reversa (SMPR) y progresiva (SMPP), coincide con el modelo escogido por el método (Modelo 13). Si bien el criterio seguido es común (AIC_C), la forma de proceder permite la visualización de las variables con mayor aporte al modelo. Para el escenario de eliminación de variables (SMPR) se observó que la variable Ftp es muy importante para la capacidad predictiva ya que, sin ella el valor de AIC_C aumentó a 52.762. Sin las variables HS y L_a el valor de AIC_C también aumentó de manera muy similar entre sí. Por otro lado, en el escenario de aumento de variables (SMPP) al añadir la variable \bar{T} el valor del AIC_C aumentó de 31.717 a 33.693 por lo que esta variable no aportó al ajuste del modelo y por lo tanto no fue incluida (tabla 4).

Tabla 3. Resultados de la selección de modelos ajustados a la intensidad relativa de cantos de la comunidad de anuros de Nahá donde se evalúa el número de parámetros, la suma de cuadrados, valor de AIC_C (Criterio de Información de Akaike corregido para muestras pequeñas) y el valor del delta AIC_C y w_i (AIC_C). Para los modelos (9), (10), (13) y (15) se realizó el análisis de pesos de evidencia contemplando sólo con esos modelos (Subconjunto w_i (AIC_C)). Abreviaciones en tabla 1. Negritas indicando el mejor modelo.

Modelo	Nº de parámetros	Suma de cuadrados	AIC_C	ΔAIC_C	w_i (AIC_C)	Subconjunto w_i (AIC_C)
13	5	68.3	132.2	0	0.441	0.511
15	6	68.25	134.18	1.98	0.164	0.190
9	4	77.42	134.46	2.26	0.142	0.165
10	4	78.36	134.87	2.67	0.116	0.134
11	4	89.76	139.49	7.29	0.012	
8	3	90.46	137.75	5.55	0.027	
12	5	78.36	136.87	4.67	0.043	
1	2	135.52	149.50	17.3	0	
2	2	248.83	170.16	37.96	0	
3	2	209.42	164.29	32.09	0	
4	2	179.58	161.92	29.72	0	
5	3	134.51	151.24	19.04	0	
6	3	122.00	147.93	15.73	0	
7	4	117.30	148.59	16.39	0	

Tabla 4. Resultados de la selección de modelos por pasos reversa (-) y progresiva (+). La primera sección muestra los valores del escenario final escogido por el análisis. Negritas indicando el valor más bajo de AIC_C alcanzado con ambos métodos. La segunda sección de la tabla corresponde a los escenarios hipotéticos al eliminar una de las variables del modelo. La última sección de la tabla muestra el escenario hipotético donde se agrega la variable \bar{T} al modelo. Abreviaciones: \bar{T} =temperatura promedio, HS=periodo húmedo-seco, L_a =lluvia acumulada, Ftp=fotoperiodo, R=intensidad relativa de cantos.

Escenario final (Modelo 13)	Valor de los residuales	Valor de AIC_C
R~ Ftp + Hs + La	68.302	31.717
Escenario sin la variable (-)		
(-) Ftp	134.52	52.762
(-) HS	81.486	35.719
(-) L_a	78.558	34.474
Escenario con la variable (+)		
(+) \bar{T}	68.252	33.693

Discusión

La selección de modelos por AIC_C y la SMP para la intensidad relativa de cantos de anuros arrojó que el modelo 13 (fotoperiodo, lluvia acumulada y periodo húmedo-seco) fue el de mejor capacidad predictiva. Estos resultados sugieren que una combinación de factores ambientales actúa como conductores fenológicos del canto de los anuros. Su orden en relevancia de acuerdo al proceso de selección por pasos (tabla 4.) es el siguiente: 1) fotoperiodo; 2) periodo húmedo-seco; y 3) lluvia acumulada. El fotoperiodo fue una variable determinante para el modelado y sorprendentemente la más importante aun cuando Nahá se encuentra en una zona tropical (latitud de 16°). Así mismo, se confirmó que la temperatura no es un factor relevante para esta comunidad acústica, y probablemente se debió a su poca variabilidad durante el monitoreo. Por otra parte, la lluvia resultó un elemento destacable en el modelado, puesto que ambas versiones fueron incluidas en el modelo mejor valorado.

Para el análisis de los modelos, se seguirá un esquema de lo general a lo particular. En primer lugar, por la comparación de los valores de AIC_C (Tabla 3) de los dos grupos de modelos (lineales y sinusoidales), es evidente que la mejor aproximación es la que permiten los modelos sinusoidales. Una posible inferencia es la idea de que, a cualquier variable ambiental propuesta como un posible conductor fenológico, le subyace una estructura general de oscilación circanual o el fotoperiodo (Canavero *et al.* 2008). Esto contrasta con diversas observaciones donde se sugiere que las principales variables con asociaciones significativas a la actividad del canto son la lluvia y la temperatura (Saenz *et al.* 2006; Kopp y Eterovick 2006; García y Cabrera-Reyes 2008; Rastogi *et al.* 2011).

Fotoperiodo. Los resultados obtenidos en el presente estudio, postulan al fotoperiodo como el conductor fenológico más importante de la actividad del canto de la comunidad de anuros de Nahá, esto concuerda con distintos trabajos realizados con anuros y en particular con su actividad del canto (Schalk y Saenz 2016; Canavero y Arim 2009; Weir *et al.* 2005; Both *et al.* 2008). El fotoperiodo también ha sido descrito como una variable importante en los ciclos circanuales de diversos fenómenos biológicos en otros grupos de animales como lo son la inducción y termino

de la diapausa, cambios en tasas de crecimiento, eclosión, dispersión y reproducción en insectos (Nylin y Gotthard 1998; Danks 2003), la latencia, migración y maduración sexual en peces teleósteos (Gilles y Le Bail 1999; Bradshaw y Holzapfel 2007), el incremento en la alimentación y crecimiento para el comienzo de la reproducción en lagartijas (Bradshaw y Holzapfel 2007), el cambio de color y grosor del pelaje, el letargo, la diapausa embrionaria y los ciclos reproductivos en mamíferos (Bradshaw y Holzapfel 2007) y la migración, muda y reproducción en aves (Dawson *et al.* 2001).

Para entender cómo la variación de la cantidad de luz a lo largo del año pudiera afectar los patrones temporales de la reproducción y de los cantos en anuros es importante mencionar como es la fotorrecepción de estas señales. La fotorrecepción relacionada con el fotoperiodismo en vertebrados es exclusivamente retinal en los mamíferos y por otro lado, involucra fotorreceptores retinales, pineales, de cerebro profundo (hipotálamo), a la glándula harderiana y a la piel en anfibios (Bradshaw y Holzapfel 2007; Mohun y Davies 2019). Este sistema retinal se basa en la existencia de canales nerviosos más o menos directos desde la retina al hipotálamo, donde sus secreciones son transportadas por las venas hasta la corteza adrenal, la tiroides y las gónadas de tal manera que se activan o inactivan mediante retroalimentación positiva o negativa. El sistema retino-hipotálamo-hipofisario junto con el reticular, límbico, y el órgano pineal parecen controlar el crecimiento, desarrollo y mantenimiento de los organismos al iniciar las fases de reproducción en temporadas óptimas para su desarrollo (Hague y Hague 1970). Es interesante mencionar que en anuros como en *Xenopus laevis*, se encontraron en la piel melanóforos con melanopsina, un pigmento no-visual identificado y conocido por mediar la fotorrecepción. La melanopsina junto con la pinopsina, la opsina parapineal, la neuropsina y la panopsina pertenecen al grupo de opsinas que son asociadas a la fotorrecepción no-visual implicada en procesos circadianos (Mohun y Davies 2019).

Si bien se han descrito los mecanismos posiblemente implicados en la fotorrecepción no-visual en los anuros, el papel del fotoperiodo en el control de la reproducción de anfibios es inconcluso en un contexto general debido al limitado número de estudios disponibles (Bradshaw y Holzapfel 2007) y a otros estudios con resultados no uniformes y a veces contradictorios (Rastogi *et al.* 2011). Estos últimos se centran en la utilización de organismos ciegos o en la extracción de la glándula pineal (pinelectomía) para tratar de entender la transducción neuroendocrina de la información fótica (luz-oscuridad) con la actividad reproductiva. A pesar de que no

existen datos experimentales para demostrar inequívocamente la relación entre el fotoperiodo y la reproducción de los anuros, las vías neuroanatómicas de los ojos y la glándula pineal que conducen al hipotálamo y específicamente al área preóptica del cerebro, podrían sugerir que estos órganos están involucrados en la transducción de señales fotoperiódicas en hormonales (Rastogi *et al.* 2011).

En un contexto ecológico, existen ejemplos que señalan una relación entre el desarrollo y crecimiento de anuros y el fotoperiodo (Laurila *et al.* 2001) así como ejemplos de correlaciones de la actividad del canto y el fotoperiodo (Schalk y Saenz 2016; Canavero y Arim 2009; Weir *et al.* 2005; Both *et al.* 2008) por lo que esta señal ambiental parece ser clave para la fenología de la reproducción y por consiguiente del canto de los anuros. Lo anterior puede explicarse gracias a que el fotoperiodo es una variable predictiva sumamente informativa que subyace la aparición de otras variables, distantes en el tiempo como la temperatura, disponibilidad de recursos y otras condiciones ecológicas importantes (Bradshaw y Holzapfel 2007; Helm y Lincoln 2017). El fotoperiodo brinda una señal directa del momento del año, que ha estado siempre presente en la historia evolutiva de los organismos (Nylin y Gotthard 1998), permitiendo la aparición de sistemas de retroalimentación como los ciclos circadianos y circanuales, que hacen posible a los organismos coordinar y optimizar distintas acciones, con implicaciones directas sobre la adecuación, y por lo tanto, de alta presión evolutiva (Helm y Lincoln 2017).

Modelado. Si bien el escenario fenológico más probable encontrado en este trabajo contempla al fotoperiodo como la variable predictora de mayor importancia, esto no es excluyente con el posible aporte de otras variables ambientales, sino una atribución distinta en la importancia de cada una. Ya que las discrepancias pueden ser atribuidas tanto a los métodos de dichas medidas y/o a la escala del estudio (Levin 1992).

La escala es un factor importante en las aproximaciones científicas de un fenómeno (Schneider 2006; Levin 1992). Muchas variables ambientales pueden ser medidas únicamente en sitio, pero su extrapolación hacia una escala superior es un paso muy discutido (Schneider 2006). El trabajo previamente citado de Saenz y colaboradores (2006) se sitúa en la escala de comunidad, sin embargo, ellos proceden realizando un análisis a nivel de especies y después encontrando un consenso. A diferencia de ellos, este estudio, al igual que el de Canavero y

colaboradores (2008), aborda la fenología de la comunidad a partir de los valores del canto del ensamble de especies donde los patrones observables a nivel de población no necesariamente prevalecen en escalas ecológicas superiores (Levin 1992).

A diferencia del trabajo de Saenz y colaboradores (2006), los vectores conteniendo los valores de precipitación en el presente trabajo, fueron construidos como variables categóricas ordinales. Si la precipitación fuera el principal conductor fenológico, este hecho se vería reflejado independientemente del tipo de variable utilizada. Pese a ello, los modelos con elementos construidos únicamente con información proveniente de la precipitación no representaron la mejor aproximación para la comunidad estudiada. Esto puede explicarse porque la precipitación al ser una variable que necesita ser sostenida para la formación de charcas temporales y por consiguiente para que ocurran algunas fases críticas de la reproducción, como el cortejo, los cantos y el desarrollo de los renacuajos, puede no brindar información sobre la disponibilidad de agua a futuro. También es posible que la variable categórica de lluvia acumulada no rescatara el fenómeno y por lo tanto la relación entre la lluvia y la fenología del canto no tuviera la misma importancia en la selección de modelos que la que tiene en el contexto ecológico real. El estudio de Saenz y colaboradores (2006) fue realizado en una zona templada (latitud de 31°) donde los factores abióticos varían durante el año en mayor medida, lo que propicia la existencia de periodos desfavorables muy pronunciados. En el APFF Nahá, es posible distinguir, de forma ligera, un periodo con menor precipitación (enero a abril). No obstante, la variación de la precipitación y temperatura a lo largo del año, no provocan escenarios que pudiésemos llamar como altamente desfavorables.

Las estructuras de ecuaciones utilizadas poseen una flexibilidad distinta. Las lineales poseen un punto a favor gracias a su sencillez, ya que el criterio de Akaike penaliza el incremento en el número de parámetros (Burnham y Anderson 2002), mientras que las sinusoidales poseen mayor versatilidad de ajuste a costa de una mayor cantidad de parámetros penalizados por el AIC_C . Bajo este criterio el mejor modelo lineal fue el M6, que incorporó las variables periodo húmedo-seco y temperatura promedio. Siendo el periodo húmedo-seco la variable con mayor aporte al ajuste del modelo. Esto posiblemente se debe a la simplicidad misma de la variable, ya que la distribución de los datos de actividad en el plano (R, t) puede ser más fácilmente modelada por una regresión lineal. Además, la variable lluvia acumulada cuenta con una mayor cantidad de valores y por lo tanto cuenta con una mayor fuente

de error que la variable ordinal que sólo puede adquirir dos valores (0 y 1). Sin embargo, las diferencias entre los modelos lineales no son tan pronunciadas como en los modelos sinusoidales, esto es recapitulado por la adición de la variable \bar{T} al modelo 6, debido a que la diferencia entre el escenario con y sin ella es mínima siendo $\Delta AIC_c = 1.57$.

Los modelos lineales con el desempeño más bajo fueron M2 y M3 los cuales contemplan la acción individual de L_a y \bar{T} respectivamente. Esto suma evidencia en favor del periodo pluvial HS como una variable importante. Por otra parte, el fallo de la lluvia acumulada y la temperatura promedio como conductores fenológicos individuales puede deberse a que éstas jueguen un papel secundario en el patrón fenológico de la comunidad o a que no fueron registradas de manera adecuada, es decir con valores directos de volumen de agua para el caso de la lluvia acumulada y con una unidad meteorológica diferente a la del SGA para la temperatura promedio.

Para discutir el mejor ajuste de los modelos sinusoidales sobre los lineales al explicar la fenología del canto de anuros en el APFF Nahá, es necesario tener en cuenta que éstos tienen parámetros que modifican la amplitud (Ramp), la línea de equilibrio (Rmed) de la onda, y su sincronización (C) mediante el desplazamiento en el eje horizontal. Estos pueden ser interpretados en un sentido biológico (Canavero *et al.* 2008), de la siguiente manera: Rmed es la intensidad relativa promedio de anuros cantando y Ramp es la desviación máxima de intensidad relativa de cantos, este parámetro determina lo pronunciado de las crestas y valles, es decir, qué tan distintos son los periodos de máxima y mínima actividad de la comunidad. Si observamos los valores del ajuste y AIC_c del modelo sinusoidal más simple (tabla 3), podemos decir que basta la incorporación del fotoperiodo, un componente sinusoidal para modelar la fenología de la comunidad incluso sin considerar el aporte de las otras variables. Este hecho constituye una evidencia más en favor del fotoperiodo como el conductor fenológico más importante para la comunidad tropical estudiada. Los mejores modelos sinusoidales fueron aquellos que contienen la lluvia como variable secundaria (M13, M9, M10) esto concuerda con lo visto en los modelos lineales y con la hipótesis biológica propuesta por lo que se recalca la importancia de este factor en el modelado (tabla 3).

El peor modelo sinusoidal fue el que incorporó la temperatura (M11) lo cual nuevamente concuerda con lo visto en los modelos lineales, esto indica que la

temperatura puede descartarse como conductor del canto para esta comunidad tropical. El curso temporal de la temperatura exhibe poca variabilidad. Esto pudo ser corroborado mediante un análisis de varianza, donde no se encontraron diferencias significativas entre los periodos discontinuos de monitoreo. Si bien la temperatura es un factor muy importante en diversos procesos fisiológicos para los anfibios (Wells 2007) y ha sido reportada como conductora de actividad de cantos (Walther *et al.* 2002; Varajão-Garey 2012; Kopp y Eterovick 2006; Rastogi *et al.* 2011) los pequeños cambios que esta sufre en el ambiente donde habita la comunidad estudiada, parecen no ser suficientes para detonar la actividad vocal (Berry 1964). El desarrollo de un mecanismo mediante el cual los anuros pudieran ligar la temperatura con la proximidad de un periodo favorable para la reproducción no es un escenario evolutivo muy sencillo, ya que, a diferencia de la lluvia, esta variable no resume de manera directa, la aparición de recursos clave en la reproducción (Helm y Lincoln 2017). En el mismo sentido, las decisiones que las variables ambientales detonan en los organismos no tienen un objetivo inmediato en el tiempo, por ejemplo, la aparición de un día con temperatura significativamente distinta no provocaría la actividad vocal de la comunidad de inmediato, debido a que, en lo individual, los organismos deben llevar a cabo diversos procesos fisiológicos y conductuales para preparar una respuesta, este periodo de tiempo debe influir sobre la jerarquía de las variables que dirigen los patrones fenológicos a nivel de comunidad (Visser *et al.* 2010). Esto puede ser corroborado con el modelo 13 ya que dos de tres variables incluidas no pueden variar de un día a otro tan abruptamente, por ejemplo, el fotoperiodo presenta variaciones en el tiempo graduales y la temporalidad húmeda-seca solo tiene la posibilidad de estar o no estar en la temporada húmeda (1 o 0).

Respecto a las otras variables ambientales, sus efectos parecen tener impactos similares al ser incorporados en ambos grupos de modelos, ya que los mejores modelos de cada grupo incorporan la variable HS, mostrando el valor más bajo de AIC_C . Esta evidencia soporta la postulación de la lluvia como el segundo conductor fenológico en importancia. Esto concuerda con diferentes estudios que prueban la asociación de esta variable con el canto (Schalk y Saenz 2016; Gottsberger y Gruber 2004; Varajão-Garey 2012).

Resulta interesante que, aunque existe poca diferencia entre los valores de AIC_C de los modelos con ambas variables de lluvia (M1 y M2; M9 y M10), es ligeramente mejor el que se construye con un elemento en apariencia más simple y

menos informativo. La posible causa biológica de esta observación es que la actividad vocal de los anfibios es sensible a cambios sustanciales y mantenidos en la lluvia, contemplados en el periodo del año (Gottsberger y Gruber 2004). Dicho de otra forma, la comunidad de anuros de Nahá, no responde a cambios aislados y esporádicos, pues más importante que la aparición de una charca temporal, es el mantenimiento de la misma durante un periodo que abarque el tiempo mínimo para la reproducción de los anuros. Considerando el periodo comprendido entre el amplexo y la metamorfosis de la descendencia, incidiendo directamente sobre el éxito mismo de la temporada reproductiva. Una manera de explicar la inclusión de lluvia acumulada (La) al modelo 13 radica en que el análisis de selección de pasos puede construir modelos demasiado complejos (Chatfield 1995).

Para el desarrollo de trabajos futuros, otras variables que pudieran incorporarse a este tipo de modelos son la luminosidad lunar, la interacción entre la luz de la luna y la cobertura de nubes, el viento, el ruido antropomórfico (Weir *et al.* 2005), la profundidad de la charca (Gottsberger y Gruber 2004), así como la multiplicación de los vectores con las variables predictoras para la estimación del efecto de su interacción. Otros factores por considerar en la fenología del canto son los endógenos como los relojes circadianos y circanuales que en algunos animales se ha demostrado que permiten mantener ciclos anuales como la migración, la muda, el desarrollo gonadal y la hibernación sin la acción de otras variables estacionales (como luz y oscuridad) (Visser *et al.* 2010). El punto de vista que estudia la fenología relacionando los relojes endógenos y los factores ambientales externos es la cronobiología que, bajo el supuesto de permanencia de los ciclos anuales, plantea que los factores ambientales externos funcionan como sincronizadores de los ritmos determinando el periodo del ciclo (su largo) y la fase en la que se encuentra (Visser *et al.* 2010).

Trabajos futuros también podrían incorporar variables continuas de lluvia, registros de temperatura de estaciones meteorológicas, así como probar otras variables predictoras. Así mismo, utilizar datos de abundancias y de registros directos en este tipo de modelos y contrastarlos con datos de monitoreos acústicos. Se sugiere la realización de monitoreos en periodos de más de un año para robustecer las inferencias del estudio. Estos monitoreos que describen la fenología del canto de los anuros son indispensables debido a que, en un mundo con constantes cambios, no favorables para la fauna nativa tenemos que conocer esta parte de sus historias de

vida y con ello, cómo cambian en el tiempo y la influencia de los cambios ambientales en ellos.

Si bien la abstracción matemática de los fenómenos ecológicos deja fuera muchas de las variables que no podemos conocer en fenómenos altamente complejos, la modelación nos permite sintetizar y simplificar el entendimiento de un fenómeno biológico. La importancia de este trabajo radica en que, al ser el primero en México en utilizar modelos matemáticos para tratar de realizar inferencias sobre los factores ambientales relacionados con la actividad del canto de anuncio de una comunidad de anuros tropicales, es un aporte a la base teórica de la descripción de este fenómeno ecológico.

Monitoreo acústico. En el fenograma de la figura 5 se encontró que la presencia de cantos en los registros auditivos fue distinta entre cada especie en el tiempo de estudio. Aparentemente los organismos analizados más cercanos filogenéticamente poseen un patrón de actividad vocal más parecido lo cual se ha propuesto en otros trabajos (Bridges y Dorcas 2000; Littlejohn 1958). Sin embargo, para concluir respecto a ello primero deben hacerse estudios que permitan profundizar sobre dicha relación en las especies analizadas. La actividad vocal del ensamble fue mayor durante los meses de abril y mayo, siendo estos los meses de mayor temperatura e inicio de las precipitaciones (Hernández-Nava 2003). Esto sugiere una relación entre estas variables y la actividad del canto. Sin embargo, mediante la evaluación con los modelos sólo se tiene evidencia para la relación con las precipitaciones.

Los monitoreos acústicos automatizados cuentan con características favorables en el estudio de la ecología y conducta de los anuros, como lo es el escaso impacto e invasividad que provocan en los sitios de muestreo, que incrementa la probabilidad de detección de especies con poca tolerancia al disturbio humano (Bridges y Dorcas 2000). Además, permiten el monitoreo exhaustivo para captar periodos cortos de actividad de canto a lo largo de un día o bien, los patrones de actividad de cantos durante periodos de tiempo prolongados. Dependiendo del enfoque del estudio es posible estimar métricas poblacionales como ocurrencia y abundancia de especies, y en el caso del presente estudio, de comunidades como riqueza y composición (Weir *et al.* 2005; Blumstein *et al.* 2011). Así mismo se tiene la

ventaja de disminuir el presupuesto necesario para monitoreos continuos en zonas remotas (Bridges y Dorcas 2000).

A pesar de las bondades de los SGA, es posible que la detección se vea afectada por la composición fisiográfica del área de estudio, así como por los hábitos y estrategias de reproducción. Los hílidos de este estudio cuentan con hábitos arbóreos, cantos de anuncio y puestas sobre el follaje de hojas o rocas cerca de cuerpos de agua y cuentan con un desarrollo indirecto, es decir atraviesan etapas larvarias con mayor dependencia al agua (Vitt y Caldwell 2014; Ospina-L y Touchon 2018). Por ello, su detección con los SGA en el sitio de estudio es más probable que en otros grupos sin esta estricta dependencia al agua en el periodo reproductivo. Por otro lado, los craugastoridos de este estudio poseen hábitos terrestres, cantos de anuncio cerca de corrientes de agua, puestas en nidos terrestres y desarrollo directo (Urbina-Cardona y Reynoso 2009). Por lo que su detección pudiera atribuirse a una mayor vagilidad, abundancia o al desplazamiento de los individuos por competencia sobre los sitios de canto y puesta. Por otra parte, una posible fuente de subestimación de la riqueza de anuros en estos monitoreos es el sesgo que supone la falta de descripción de especies nuevas y sus repertorios vocales. En contraste, el método de muestreo utilizado no busca la presencia del mayor número de especies posible sino el monitoreo exhaustivo de un sitio particular. Debido a que el estudio tiene como objetivo analizar patrones fenológicos a nivel de comunidad, la identificación a nivel de especie no es un impedimento sobre las posibles inferencias de su análisis. Por lo tanto, los SGA son una herramienta útil para el muestreo acústico dirigido al estudio de poblaciones y comunidades de anuros. Los datos obtenidos a partir de un muestreo continuo por SGA permitieron realizar inferencias importantes sobre la fenología del canto de anuros de la comunidad presente en el APFF Nahá.

Conclusiones

- Mediante el uso de SGA fue posible el monitoreo exhaustivo de anuros en el APFF Nahá, donde se encontraron nueve especies de anuros pertenecientes a dos familias (Hylidae y Craugastoridae).
- El grupo de modelos que brindaron una mejor aproximación al fenómeno fueron los sinusoidales, siendo mejor puntuados por el criterio de información de Akaike en todos los casos.
- El Modelo 13 que incorpora las variables fotoperiodo, periodo húmedo-seco y lluvia acumulada fue seleccionado como el mejor mediante dos métodos, AIC_c y SMP.
- La adición de otras variables no presentes en este estudio puede aportar información importante para describir la fenología de los cantos de anfibios en comunidades tropicales en futuros trabajos.
- El fotoperiodo fue la variable predictora con mayor importancia, seguida del periodo húmedo-seco y la lluvia acumulada para describir la fenología del canto de anuros del APFF Nahá. A su vez, la temperatura fue la variable predictora con menor importancia.
- Puede considerarse al fotoperiodo como una variable que subyace otros factores ambientales. Esto implica que a pesar de que la lluvia tiene un impacto fisiológico en los anuros, el componente fótico parece ser la principal fuente de información para el inicio de actividad de cantos, y por lo tanto para la fenología de los cantos de los anuros en el APFF Nahá.

Bibliografía

- Acevedo-Rosas F. & Díaz-Peón A. L. (2005) Principales Fenómenos Meteorológicos que Afectaron al Estado de Veracruz en el Año 2005. *Inundaciones 2005 en el estado Veracruz*.
- Aichinger M. (1987) Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. *Oecologia* **71**, 583–592.
- Arias-Balderas S. F. & Méndez-de la Cruz F. R. (2017) Phenology of three anuran species in Sierra de Guadalupe forest, Mexico. *J. Environ. Biol.* **38**, 7–14.
- Bartoń K. (2018) MuMIn: Multi-Model Inference.
- Begon M., Townsend C. & Harper J. (2006) *Ecology. From individuals to ecosystems*. Blackwell publishing.
- Berry Y. P. (1964) The Breeding Patterns of Seven Species of Singapore Anura. *J. Anim. Ecol.* **33**, 227–243.
- Bertoluci J. & Rodrigues M. T. (2002) Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic Rainforest anurans at Boracéia, Southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* **23**, 161–167.
- Blumstein D. T., Mennill D. J., Clemins P. *et al.* (2011) Acoustic monitoring in terrestrial environments using microphone arrays: applications, technological considerations and prospectus. *J. Appl. Ecol.* **48**, 758–767.
- Boquimpani-Freitas L., Marra R. V., Van Sluys M. & Rocha C. F. D. (2007) Temporal niche of acoustic activity in anurans: Interspecific and seasonal variation in a neotropical assemblage from south-eastern Brazil. *Amphib. Reptil.* **28**, 269–276.
- Both C., Kaefer I. L., Santos T. G. & Cechin S. T. Z. (2008) An austral anuran assemblage in the Neotropics: Seasonal occurrence correlated with photoperiod. *J. Nat. Hist.* **42**, 205–222.
- Bradshaw W. E. & Holzapfel C. M. (2007) Evolution of Animal Photoperiodism. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **38**, 1–25.
- Bridges A. S. & Dorcas M. E. (2000) Temporal Variation in Anuran Calling Behavior: Implications for Surveys and Monitoring Programs. *Copeia* **2**, 587–592.
- Burnham K. P. & Anderson D. R. (2002) *Model Selection and Multimodel inference. A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer-Verlag, United States of America.

- Canavero A. & Arim M. (2009) Clues supporting photoperiod as the main determinant of seasonal variation in amphibian activity. *J. Nat. Hist.* **43**, 2975–2984.
- Canavero A., Arim M., Pérez F., Jaksic F. M. & Marquet P. A. (2017) A metabolic view of amphibian local community structure: the role of activation energy. *Ecography (Cop.)*. **41**, 388–400.
- Canavero, Arim M., Naya D. E., Camargo A., Rosa I. Da & Maneyro R. (2008) Calling activity patterns in an anuran assemblage: The role of seasonal trends and weather determinants. *North. West. J. Zool.* **4**, 29–41.
- Ceballos G., Ehrlich P. R. & Dirzo R. (2017) Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **30**, E6089–E6096.
- Chatfield C. (1995) Model Uncertainty, Data Mining and Statistical Inference. *J. R. Stat. Soc. Ser. A. Stat. Soc.* **158**, 419–466.
- CONANP-SEMARNAT (2006) *Programa De Conservación Y Manejo. Área de Protección De Flora Y Fauna Nahá*. CONANP, Mexico.
- Couturier S., Núñez J. M. & Kolb M. (2012) Measuring Tropical Desorestation with Error Margins: A Method for REDD Monitoring in South-Eastern Mexico. En: *Tropical Forests* (eds. P. Sudarshana, M. Nageswara-Rao, & J. R. Soneji) p. 388 InTech, Croatia.
- Crump M. (1974) Reproductive strategies in a Tropical Anuran Community. *Misc. publ. Univ. Kans. Mus. Nat. Hist.* **61**, 1–68.
- Danks H. V. (2003) Studying insect photoperiodism and rhythmicity: Components, approaches and lessons. *Eur. J. Entomol.* **100**, 209–221.
- Dawson A., King V. M., Bentley G. E. & Ball G. F. (2001) Photoperiodic control of seasonality in birds. *J. Biol. Rhythms* **16**, 365–380.
- Demarée G. R. & Rutishauser T. (2011) From “Periodical Observations” to “Anthochronology” and “Phenology” - the scientific debate between Adolphe Quetelet and Charles Morren on the origin of the word “Phenology”. *Int. J. Biometeorol.* **55**, 753–761.
- Donnelly M. A. & Guyer C. (1994) Patterns of Reproduction and Habitat Use in an Assemblage of Neotropical Hylid Frogs. *Oecologia* **98**, 291–302.
- Durán-Fernández A., Aguirre-Rivera J. R., García-Pérez J., Levy-Tacher S. & De Nova-Vázquez J. A. (2016) Inventario florístico de la comunidad lacandona de Nahá, Chiapas, México. *Bot. Sci.* **94**, 105–121.

- Emerson K. J., Bradshaw W. E. & Holzapfel C. M. (2008) Concordance of the circadian clock with the environment is necessary to maximize fitness in natural populations. *Evolution (N. Y.)* **62**, 979–983.
- Figueroa-Huitrón R. (2015) *Monitoreo bioacústico de las poblaciones de anuros de la reserva de la biosfera Nahá, Chiapas, México*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Forrest & Miller-Rushing (2010) Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **365**, 3101–3112.
- García A. & Cabrera-Reyes A. (2008) Estacionalidad y estructura de la vegetación en la comunidad de anfibios y reptiles de Chamela, Jalisco, México. *Acta Zool. Mex.* **24**, 91–115.
- Gilles B. & Le Bail P.-Y. (1999) Does light have an influence on fish growth? *Aquaculture*.
- Gottsberger B. & Gruber E. (2004) Temporal partitioning of reproductive activity in a neotropical anuran community. *J. Trop. Ecol.* **20**, 271–280.
- Hague E. B. & Hague T. E. (1970) Aspects of intra-relevancies of photoperiodism a review. *J. Interdisciplinary Cycle Res.* **1**, 89–93.
- Hartel T., Sas I., Pernetta A. & Geltsch I. C. (2010) The reproductive dynamics of temperate amphibians: a review. *North-West J. Zool.* **3**, 127–145.
- Helm B. & Lincoln G. (2017) Circannual Rhythms Anticipate the Earth's Annual Periodicity. En: *Biological Timekeeping: Clocks, Rhythms and Behaviour* (ed. V. Kumar) pp. 1–662 Springer, New Dehli, India.
- Hernández-Nava J. (2003) Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar (FIR). *Conanp* **7**, 1–12.
- Hernández-Ordóñez O., Arroyo-Rodríguez V., González-Hernández A. *et al.* (2015) Range extensions of amphibians and reptiles in the southeastern part of the Lacandona rainforest, Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* **86**, 457–468.
- Heyer W. R., Donnelly R. W., McDiarmid L., Hayek A. C. & Foster M. . (1994) Measuring and Monitoring Biological Diversity. En: *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians* pp. 35–44 Smithsonian Press.
- Houlahan J. E., Findlay C. S., Schmidt B. R., Meyer A. H. & Kuzmin S. L. (2000) Quantitative evidence for global amphibian population declines. *Nature* **404**, 752–

755.

Inger R. F. (1969) Organization of Communities of Frogs Along Small Rain Forest Streams in Sarawak. *J. Anim. Ecol.* **38**, 123–148.

Jenouvrier S. & Visser M. E. (2011) Climate change, phenological shifts, eco-evolutionary responses and population viability: Toward a unifying predictive approach. *Int. J. Biometeorol.* **55**, 905–919.

Kopp K. & Eterovick P. C. (2006) Factors influencing spatial and temporal structure of frog assemblages at ponds in southeastern Brazil. *J. Nat. Hist.* **40**, 1813–1830.

Kullback S. & Leibler A. R. (1951) On Information And Sufficiency. *Ann. Math. Stat.*

Laurila A., Pakkasmaa S. & Merilä J. (2001) Influence of seasonal time constraints on growth and development of common frog tadpoles: A photoperiod experiment. *Oikos* **95**, 451–460.

Levin S. A. (1992) The Problem of Pattern and Scale in Ecology. *Ecology* **73**, 1943–1967.

Lieth H. (1974) *Phenology and Seasonality Modeling*. (eds. J. J. München, L. L. O. Würzburg, J. s Olson, & W. I. Wiesier). Springer Science + Business Media New York, New York, USA.

Littlejohn M. J. (1958) Call Differentiation in a Complex of Seven Species of *Crinia* (Anura, Leptodactylidae). *Soc. Study Evol. Stable* **13**, 452–468.

Maiorana V. (1976) Predation, submergent behavior, and tropical diversity. *Evol. Theory* **177**, 157–177.

Mohun S. M. & Davies W. I. (2019) The evolution of amphibian photoreception. *Front. Ecol. Evol.* doi: 10.3389/fevo.2019.00321.

Moreira G. & Barreto L. (1997) Seasonal variation in nocturnal calling activity of savanna anuran community in central Brazil. *Amphib Reptil* **18**, 49–57.

Nylin S. & Gotthard K. (1998) Plasticity in Life-History Traits. *Annu. Rev. Entomol.* **43**, 63–83.

Ochoa-ochoa L. & Whittaker R. (2014) Spatial and temporal variation in amphibian metacommunity structure in Chiapas , Mexico –. *J. Trop. Ecol.* **30**, 537–547.

OriginLabCorporation (2016) Origin(Pro).

Ospina-L A. M. & Touchon J. C. (2018) *Dendropsophus ebraccatus*. *Cat. anfibios y Reptil. Colomb.* **4**, 37–47.

Otto S. P. & Day T. (2007) *A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution*. Princeton University Press, United State of America.

- Rastogi R. K., Pinelli C., Polese G., D'Aniello B. & Chieffi-Baccari G. (2011) Hormones and Reproductive Cycles in Anuran Amphibians. *Horm. Reprod. Vertebr.* **2**, 171–186.
- RCoreTeam (2018) R: A language and environment for statistical computing. [online]. Available from: <http://www.r-project.org/>.
- Saenz D., Fitzgerald L. A., Baum K. A. & Conner R. N. (2006) Abiotic Correlates of Anuran Calling Phenology: The Importance of Rain, Temperature, and Season. *Allen Press behalf Herpetol. Leag.* **20**, 64–82.
- Sakamoto Y., Ishiguro M. & Kitagawa G. (1986) Akaike Information Criterion Statistics. *J. R. Stat. Soc.* **37**, 9–11.
- Schalk C. M. & Saenz D. (2016) Environmental drivers of anuran calling phenology in a seasonal Neotropical ecosystem. *Austral Ecol.* **41**, 16–27.
- Schneider D. C. (2006) The Rise of the Concept of Scale in Ecology. *Bioscience* **51**, 545–553.
- Schoener T. W. (1974) Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science (80-)*. **185**, 27–39.
- Schwartz M. D. ed. (2013) *Phenology: An integrative environmental science*. 2nd ed. Springer Science+Business Media, Milwaukee, USA.
- Serrano J. M. (2009) *Comunicación acústica de machos y hembras de Eleutherodactylus cystignathoides (anura: Eleutherodactylidae) en el centro de Veracruz, México*. Instituto de Ecología A.C.
- Steen D. A., McClure C. J. W. & Graham S. P. (2013) Relative influence of weather and season on anuran calling activity. *Can. J. Zool.* **91**, 462–467.
- Sutherland W. J., Freckleton R. P., Godfray H. C. J. *et al.* (2013) Identification of 100 fundamental ecological questions. *J. Ecol.* **101**, 58–67.
- Thackeray S. J., Sparks T. H., Frederiksen M. *et al.* (2010) Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Glob. Chang. Biol.* **16**, 3304–3313.
- Urbina-Cardona J. N. & Reynoso V. H. (2009) Uso del microhábitat por hembras grávidas de la rana de hojarasca *Craugastor loki* (shannon y werler, 1955) en la Selva Alta Perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz - México. *Rev. Mex. Biodivers.* **80**, 571–573.
- Varajão-Garey M. (2012) *Estrutura da comunidade de anfíbios do Parque Nacional da Serra da Bocaina, São Paulo, Brasil*. Universidade Estadual Paulista.

- Venables W. N. & Ripley B. D. (2002) Modern Applied Statistics with S. [online]. Available from: <http://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4>.
- Visser M. E., Caro S. P., Oers K. Van, Schaper S. V & Helm B. (2010) Phenology, seasonal timing and circannual rhythms: Towards a unified framework. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **365**, 3113–3127.
- Visser M. E. & Holleman L. J. M. (2001) Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **268**, 289–294.
- Vitt L. J. & Caldwell J. P. (2014) *Herpetology An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 4th ed. Elsevier, China.
- Wagenmakers E. & Farrell S. (2004) AIC model selection using Akaike weights. *Psychon. Bull. Rev.* **11**, 192–196.
- Walkowiak W. (2006) Call Production and Neural Basis of Vocalization. En: *Handbook for Auditory Research. Hearing and Sound communication in Amphibians* Springer-Verlag, New York.
- Walther G., Post E., Convey P. *et al.* (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**, 389–395.
- Weir L. A., Royle J. A., Nanjappa P. & Jung R. E. (2005) Modeling Anuran Detection and Site Occupancy on North American Amphibian Monitoring Program (NAAMP) Routes in Maryland. *J Herpetol* **39**, 627–639.
- Wells K. D. (2007) *The Ecology & Behavior of Amphibians*. The University of Chicago, USA.
- Zuur A., Ieno E. N., Walker N., Saveliev A. A. & Smith G. M. (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer-Verlag New York, New York, USA.

Anexo 1

Se presenta el mes correspondiente a las secciones temporales, la primera letra representa la inicial del mes y los números los días que abarca cada sección temporal.

Los NA se refieren a datos inexistentes para esos meses.

MES	SECCIÓN TEMPORAL
AGOSTO	A4-8
	A9-13
	A14-18
	A19-23
	A24-28
SEPTIEMBRE	S29-3
	S4-8
	S9-13
	S14-18
	S19-24
OCTUBRE	S25-30
	O1-6
	O7-11
	O12-17
	O18-21
NOVIEMBRE	O22-26
	O27-31
	N1-5
	N6-11
	N11-15
DICIEMBRE	N16-20
	N21-25
	N26-30
	D1-5
	D6-10
ENERO	D11-15
	D16-20
	D21-25
	NA
	NA
ENERO	NA
	NA
	NA

ENERO	NA
	NA
	NA
FEBRERO	NA
	NA
	NA
	NA
	NA
MARZO	NA
	NA
	NA
	NA
	NA
ABRIL	NA
	AB7-11
	AB12-16
	AB17-21
	AB22-26
MAYO	AB27-1
	M2-6
	M7-11
	M12-16
	M17-21
JUNIO	M22-26
	M27-31
	J1-5
JUNIO	J6-10
	J11-17