



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

MORFOLOGÍA ADAPTATIVA DE *Rhinella
marina* (AMPHIBIA: ANURA).
SUPERVIVENCIA DIFERENCIAL
MEDIADA POR DEPREDADORES

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

REGINA VEGA TREJO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. José Jaime Zúñiga Vega

COMITÉ TUTOR: Dr. Hugh Drummond Durey
Dr. Zenón Cano Santana

MÉXICO, D.F.

AGOSTO, 2012



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

MORFOLOGÍA ADAPTATIVA DE *Rhinella
marina* (AMPHIBIA: ANURA).
SUPERVIVENCIA DIFERENCIAL
MEDIADA POR DEPREDADORES

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

REGINA VEGA TREJO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. José Jaime Zúñiga Vega

COMITÉ TUTOR: Dr. Hugh Drummond Durey
Dr. Zenón Cano Santana

MÉXICO, D.F.

AGOSTO, 2012



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/370/12

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 4 de junio de 2012 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **VEGA TREJO REGINA** con número de cuenta **303875897** con la tesis titulada **"Morfología adaptativa de Rhinella marina (Amphibia: Anura). Supervivencia diferencial mediada por depredadores"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. JOSE JAIME ZUÑIGA VEGA**:

Presidente: DR. ALEJANDRO CORDOBA AGUILAR
Vocal: DR. HUGH M. DRUMMOND DUREY
Secretario: DR. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES
Suplente: DRA. VERONICA FARIAS GONZALEZ
Suplente: DRA. LETICIA RIOS CASANOVA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 9 de agosto de 2012

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



MCAA/MJFM/ASR/ipp

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

A Conacyt por la beca otorgada durante el periodo de realización de esta maestría.

Al financiamiento para poder realizar este proyecto a PAPIIT IN206309-3.

Al apoyo PAEP otorgado por el Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM para realizar la estancia de investigación en la Universidad Estatal de Carolina del Norte (North Carolina State University) y para asistir al congreso de Evolución en Ottawa, Canadá.

A mi asesor, el Dr. Jaime Zúñiga.

A los miembros de mi comité tutorial, al Dr. Hugh Drummond y al Dr. Zenón Cano.

AGRADECIMIENTOS

A mi asesor, el Dr. Jaime Zúñiga por haberme aceptado como su alumna, por permitirme trabajar con anfibios, por sentarse conmigo a revisar cada palabra de este trabajo, por la confianza, por la paciencia para responder una infinidad de dudas. Por enseñarme que la ecología efectivamente tiene un montón de estadística, pero que eso no la hace ni aburrida ni tediosa, sino más interesante.

A los miembros de mi comité tutorial. Al Dr. Hugh Drummond y al Dr. Zenón Cano por sus invaluable sugerencias. Por hacer crecer este trabajo cada tutorial y por el tiempo dedicado fuera de ellos. Por guiarme, hacerme pensar en mis preguntas, por enseñarme su visión de la ciencia.

A los miembros del jurado. Al Dr. Alejandro Córdoba, Dr. Víctor Hugo Reynoso, Dra. Verónica Frías y Dra. Leticia Ríos por sus comentarios y sugerencias.

To Brian Langerhans who helped me improve this work as I never imagined I could. For all you taught me and all the time you took to explain all the methods on geomorph and statistics. For all the attentions you had with me, for having me at NCSU, and for teaching me and inspiring in me a different way of developing science.

Al apoyo en la estación de Biología de Chamela a Enrique Ramírez García, a la Sra. Eva, a la Sra. Margarita, a Delia, Gustavo, Nachita, Norma y Juan Manuel.

Al apoyo en la reserva Cuixmala a Álvaro Miranda, Rafael y Angelina.

A Fernanda Reyes, Ana Hernández, Alejandro Molina, Eduardo García, Paco, Arturo, Enrique e Israel porque sin ustedes no hubiera habido datos.

A Iván Castellanos por su ayuda con el índice de Gates.

A Enrique Ramírez por ayudarme a identificar las arañas y por las fotos tomadas en campo.

A Mauricio Montaña por ayudarme a identificar las aves.

A Adriana González por ayudarme con la identificación de las serpientes.

A Luis Martínez por ayudarme a que mis gráficas mejoraran con los dibujos de los sapitos.

A Michelle Sandoval por la maravillosa pintura que hiciste. Gracias por darle ese toque artístico a mi trabajo.

A mis maestros Mark Olson, Ernesto Vega, Hugh Drummond, Alex Córdoba, Coro Arizmendi, Leticia Ríos, Héctor Godínez y Sofía Solórzano. Gracias por compartir sus enseñanzas a lo largo de las materias y haber hecho esta experiencia de aprendizaje invaluable.

A mi mamá porque eres el pilar más grande de mi vida. Por estar siempre ahí, por tus consejos, tu tiempo, tu infinita preocupación e interés por lo que hago, por escucharme una y otra vez con mis dudas académicas y no académicas, por la paciencia, por ser una inspiración. Gracias mamá por todo lo que haces por mi.

A Mamá Socoito y Papá Ramón por su cariño, por estar y ser parte de mi. Porque ustedes son parte fundamental de mi vida y por creer en mi.

A Juan por estar conmigo aunque no siempre pueda ser de cerca. Gracias por tu interés y por estar siempre pendiente de mi.

A Ana, Aquiles, Adrián y Carolina porque cada vivencia a su lado me ha hecho crecer.

To Rudy, Elizabeth, Justa, Ryan, Corwin, and Peter for making my stay at NCSU an unforgettable and amazing experience.

A Claudia Olivera por haber compartido la estancia en Carolina del Norte conmigo. Claus, gracias por tu ayuda en la búsqueda interior de rocas de los sapitos, por las risas y estrés que compartimos. Por la paciencia en los momentos de desesperación.

A los miembros del Laboratorio Especializado de Ecología, Claudia, Lety, Hibra, Patty, Fer, Alex, Ana, Jonathan y Yaz por hacer crecer este grupo de trabajo.

A Fuentes por estar ahí entre todas las vicisitudes. Por todo lo que hemos compartido y por escucharme siempre. Gracias por distraerme tantas veces. Gracias por ser mi apoyo. Por todos estos años de amistad y los que faltan.

A Macías, Fofo, Alfon, Ito, Monk, Gnomi, Elie, Ale, Doris y Lili porque aunque estamos en ese ir y venir de vernos seguido siguen conmigo en todo momento. Porque no cabe duda de que la amistad y el cariño que nos une supera muchas barreras.

A Luis por ayudarme a crecer como persona. Por todo aquello que hemos disfrutado y sufrido.

A Magui por estar ahí siempre que lo necesito. Por escuchar y entender mis alegrías y mis miedos, por tus consejos. Gracias por cada una de las palabras que me ha dado aliento, por ser la amiga que eres.

A los miembros del Equipo de Buceo de la Facultad de Ciencias. Norma, Emman, Man, Magui, Luis, Benja, Ana, Mau, Quetza, Rich y al Doc por hacer que los fines de semana sean una liberación. Por haberme tenido la paciencia mientras no estuve y mientras volví. Gracias por enseñarme a trabajar en equipo con todo lo que ello implica, pero sobre todo por la amistad que nos une más allá del gusto de sumergirnos en el agua.

A Vanessa por ser mi cómplice y por escuchar mis quejas e historias tantas veces. Por siempre estar ahí para apoyarme.

A las gordas y al matrimonio gordo por continuar conmigo esta travesía. Vanessa, Lucía, Vitza, Montse, Estefanía y Oscar gracias por seguir a mi lado.

A Fernando (Pez) por hacerme ver que una amistad no depende de qué tan seguido veas a la otra persona. Por la confianza y cariño que perduran.

A Mau, Murray, Isis, Ana y Esme por mantenerme en perspectiva a distancia. Por leerme y compartir conmigo sus vivencias. Por su amistad.

A mis amigos de Morelia. A Murray, Daniela, Mariana, Susana, Liz, Ángela, Pauloc, Héctor, Oso y Flor porque en pocas semanas me abrieron las puertas y construimos una amistad que perdura la distancia.

A Terpsícore por todo lo que me has compartido. Hermanita gracias por tu amistad, tu luz, tu medicina, por escucharme y estar conmigo.

A mis amigas de danza. A Terp, Adriana, Michelle, Angélica, Sandra, Karla y Marisol por haberme recibido como siempre después de mi ausencia, por alegrarme las tardes, por la amistad que hemos formado.

A Graciela García Guzmán, Jesús, Hugo, Claudia por estar al pendiente y por su apoyo.

A Isra por haber llegado en un momento de estrés en campo y ayudarme a ver las cosas de otra forma. Por decirme las cosas como son, no como las quiero escuchar.

A todos mis alumnos de buceo que se convirtieron en mis amigos. Andrea, Jime, Ale M., Oli, Citla, Isra y a todos los que no menciono, pero han enriquecido esta etapa de mi vida.

Este es un sueño más que se cumple. Gracias a todos los que han formado parte de él.

Al punto se fue el piojo contoneándose. Y estaba sentado en el camino un muchacho llamado Tamazul, o sea el sapo.

—¿A dónde vas?, le dijo el sapo al piojo.

—Llevo un mandado en mi vientre, voy a buscar a los muchachos, le contestó el piojo al Tamazul.

—Está bien, pero veo que no te das prisa, le dijo el sapo al piojo. ¿No quieres que te trague? Ya verás cómo corro yo y así llegaremos rápidamente.

—Muy bien, le contestó el piojo al sapo. En seguida se lo tragó el sapo. Y el sapo caminó mucho tiempo pero sin apresurarse. Luego encontró a su vez una gran culebra que se llamaba Zaquicaz.

—¿A dónde vas, joven Tamazul?, díjole al sapo Zaquicaz.

—Voy de mensajero, llevo un mandado en mí vientre, le dijo el sapo a la culebra.

—Veo que no caminas aprisa. ¿No llegaré yo más pronto?, le dijo la culebra al sapo.

—¡Ven acá!, contestó.

En seguida Zaquicaz se tragó al sapo. Y desde entonces fue ésta la comida de las culebras que todavía hoy se tragan a los sapos.

Fragmento del Popol Vuh



Michelle Sandoval

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
ANTECEDENTES	6
Selección diferencial de variantes morfológicas en ambientes contrastantes	6
Mortalidad dependiente de la depredación y divergencia fenotípica	7
Morfología y capacidad de supervivencia de los anuros	9
El caso de <i>Rhinella marina</i> (Bufonidae, Linnaeus, 1758)	12
OBJETIVOS E HIPÓTESIS	14
Enfoque entre sitios	15
Enfoque dentro de sitios	16
MÉTODOS	19
Área de estudio	19
Trabajo de campo	21
Análisis de datos demográficos	22
Enfoque entre sitios	27
Abundancia de depredadores	27
Análisis de datos morfométricos	29
Relación supervivencia-depredación-morfología	32
RESULTADOS	34
Enfoque entre sitios	34
Abundancia de depredadores	36
Análisis de datos morfométricos	42
Relación supervivencia-abundancia de depredadores-morfología	45
Enfoque dentro de sitios	50
DISCUSIÓN	59
Variación en las tasas de supervivencia entre poblaciones	59
Variación entre sitios en la abundancia de depredadores	60
Variación entre sitios en la morfología	61
Relación entre la abundancia de depredadores, la supervivencia y la variación entre sitios en la morfología	63
Variación morfológica intrapoblacional	68
Variación morfológica intrapoblacional y su relación con la tasa de supervivencia	69
CONCLUSIONES	71
LITERATURA CITADA	72
	XI

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Esqueleto de un anuro.	11
Figura 2. Relación esperada entre la abundancia de depredadores y la tasa de supervivencia.	15
Figura 3. Relación esperada entre la supervivencia y la forma.	16
Figura 4. Relación esperada entre la morfología y la tasa de supervivencia.	17
Figura 5. Relación esperada entre la morfología y las distintas presiones de selección.	18
Figura 6. Localización de los sitios de estudio en los estados de Colima y Jalisco.	20
Figura 7. Clave utilizada para el corte de falanges.	21
Figura 8. Medidas tomadas en campo para evaluar las diferencias dentro de sitios.	25
Figura 9. Esquema del método por distancia.	27
Figura 10. Puntos de referencia anatómicos digitalizados en las radiografías.	30
Figura 11. Probabilidad de supervivencia de individuos post-metamórficos en cinco poblaciones de <i>Rhinella marina</i> .	36
Figura 12. Índice de Gates calculado para la estimación de densidad de arañas en cada uno de los sitios.	37
Figura 13. Índice de Gates calculado para la estimación de densidad de serpientes en cada uno de los sitios.	38
Figura 14. Promedio de las aves observadas en cada uno de los sitios.	39
Figura 15. Componentes principales uno y dos para los tres tipos de depredadores de <i>R. marina</i> : arañas, serpientes y aves.	40
Figura 16. Resultado de la prueba de Tukey para el PC1 de depredadores.	41
Figura 17. Resultado de la prueba de Tukey para el PC2 de depredadores.	42
Figura 18. Divergencia morfológica entre las poblaciones de <i>R. marina</i> .	44
Figura 19. Residuos del tamaño en log 10 de las estructuras morfológicas de cada población de <i>R. marina</i> .	46
Figura 20. Correlación entre abundancia de depredadores (PC1 _{dep} = arañas y serpientes) y la tasa de supervivencia.	47
Figura 21. Correlación entre abundancia de depredadores (PC2 _{dep} = aves) y la tasa de supervivencia.	48
Figura 22. Representación gráfica de los dos primeros ejes de divergencia morfológica de cada uno de los individuos de las cinco poblaciones estudiadas de <i>R. marina</i> .	51
Figura 23. Relación estimada entre la talla de los individuos M ₁ , M ₂ y M ₃ (residuos con respecto a la talla) y la tasa de supervivencia (Φ) para las cinco poblaciones de <i>R. marina</i> .	57
Figura 24. Relación estimada entre la talla de los individuos M ₄ y M ₅ (residuos con respecto a la talla) y la tasa de supervivencia (Φ) para las cinco poblaciones de <i>R. marina</i> .	58
Figura 25. Morfología promedio de cada sitio con respecto a las estructuras morfológicas medidas.	63

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Descripción de los cinco ríos estudiados en los estados de Colima y Jalisco en los que se trabajó con individuos post-metamórficos de <i>Rhinella marina</i> .	19
Tabla 2. Modelos de mayor soporte en los datos de marca y recaptura para <i>Rhinella marina</i> .	23
Tabla 3. Modelos ajustados a los datos de marca y recaptura para <i>Rhinella marina</i> .	26
Tabla 4. Modelos de mayor soporte en los datos de marca y recaptura para <i>Rhinella marina</i> .	35
Tabla 5. Tasas de supervivencia (Φ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el apoyo relativo en cada modelo.	35
Tabla 6. Resultados del ANOVA que examinó la variación entre sitios en la composición de depredadores.	41
Tabla 7. Resultados del MANCOVA que examinó la variación entre sitios en la morfología de <i>Rhinella marina</i> .	43
Tabla 8. Resultados de la regresión a pasos sabios que evaluó los efectos de la supervivencia y la abundancia de depredadores en el tamaño del centroide en <i>Rhinella marina</i> .	49
Tabla 9. Resultados de la regresión paso a paso que evaluó los efectos de la supervivencia y la abundancia de depredadores en los residuos del eje de divergencia uno (d_1) en la morfología de <i>Rhinella marina</i> .	49
Tabla 10. Resultados de la regresión paso a paso de las estructuras morfológicas (eje canónico de los residuos log transformados) que evaluó los efectos de la supervivencia y la abundancia de depredadores en <i>Rhinella marina</i> .	50
Tabla 11. Modelos de mayor soporte en los datos de marca y recaptura para <i>Rhinella marina</i> para las cinco estructuras morfológicas.	55-56

RESUMEN

Las variaciones morfológicas entre individuos de una misma especie tienen diferente adecuación. En anfibios anuros la forma de la cadera y de las extremidades traseras se encuentra bajo fuertes presiones de selección. En este estudio se usó al sapo *Rhinella marina* como modelo para evaluar la hipótesis de que los individuos con un tronco y cadera estrechos, un urostilo largo y un fémur y tibio-fíbula largos son más ágiles y por lo tanto se verán favorecidos en presencia de depredadores y tendrán una mayor tasa de supervivencia. El estudio se llevó a cabo en los estados de Jalisco y Colima en los ríos Armería, Coahuayana, Marabasco, San Nicolás y Cuixmala. Se evaluaron las variaciones en la tasa de supervivencia, abundancia de depredadores y forma corporal entre poblaciones. Se llevaron a cabo experimentos de marcaje y recaptura en estas poblaciones de *R. marina* para calcular tasas de supervivencia. La abundancia de arañas, serpientes y aves como depredadores potenciales, fue estimada mediante el método de transectos por distancia. Para examinar las diferencias morfológicas entre las poblaciones se aplicaron técnicas de morfometría geométrica. Se encontró una variación significativa entre las poblaciones en la tasa de supervivencia, la abundancia de depredadores y la forma corporal. No se encontró una relación entre la tasa de supervivencia y la abundancia de depredadores en las poblaciones de *R. marina* lo que sugiere que hay otras causas de mortalidad en estas poblaciones. En la población en la que hay mayor probabilidad de sobrevivir, los individuos mostraron caderas más estrechas y cortas y cabezas más grandes y anchas. Se encontró una asociación entre la tasa de supervivencia y la morfología. Tamaños intermedios de tronco, cadera, urostilo, fémur y tibio-fíbula estuvieron asociados a mayores tasas de supervivencia. Este resultado es evidencia de selección estabilizadora en estas estructuras morfológicas de *R. marina*.

Palabras clave: ANFIBIOS ANUROS, MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA, MARCAJE Y RECAPTURA, MORTALIDAD, SELECCIÓN NATURAL

ABSTRACT

Morphological variations among individuals of the same species have different fitness. In anurans amphibians, individuals experience different selection pressures depending on the morphology of the hip and hindlimbs. In this study, I used the cane toad *Rhinella marina* as model to test the hypothesis that individuals with a narrow trunk and hip, and long urostyle, femur, and tibiofibula should have a better performance and having a higher survival in the presence of predators. I studied populations of this toad in the states of Colima and Jalisco in the rivers Armería, Coahuayana, Marabasco, San Nicolás, and Cuixmala. I evaluated variations in survival rate, abundance of predators, and body shape among populations. I conducted mark-recapture experiments on *R. marina* populations to calculate survival rates. I estimated the abundance of spiders, snakes, and birds using linear transects with sampling distance and point counts. I examined morphological differences among populations using geometric morphometric techniques. I found a significant variation among populations in survival rates, abundance of predators, and body shape. Survival rates and predator abundance were not statistically associated suggesting that there are other causes of mortality in these populations. In the population with highest survival rate individuals have narrow and short hips and wider and longer heads. Survival rate and body shape were significantly associated. Intermediate sizes of trunk, hip, urostyle, femur, and tibiofibula were associated with higher survival rates. This result represents evidence for stabilizing selection on these morphological structures of *R. marina*.

Keywords: ANURAN AMPHIBIANS, GEOMETRIC MORPHOMETRICS, MARK-RECAPTURE, MORTALTY, NATURAL SELECTION

INTRODUCCIÓN

La selección natural actúa entre las poblaciones al favorecer a aquellos individuos que presentan las variantes fenotípicas que mejoren de alguna manera su supervivencia y su reproducción (Darwin, 1959; Wade y Kalisz, 1990). Los individuos portadores de las variantes ventajosas dejan más descendientes en la siguiente generación. El fenotipo que tenga un efecto positivo sobre la adecuación, incrementará notablemente su frecuencia dentro de la población a largo plazo (Arnold, 1983; Jones, 2001). El proceso de la selección natural es uno de los principales responsables de la divergencia fenotípica entre poblaciones de la misma especie (Grant y Grant, 1995). El efecto es más notable cuando cada población experimenta diferentes presiones de selección (Relyea, 2002).

En los sistemas naturales, los organismos se enfrentan a una multitud de retos ecológicos y pueden presentar cambios fenotípicos debido a ello (Langerhans et al., 2006). Los fenotipos resultantes observados reflejan la influencia de múltiples variables ambientales, además de otros factores evolutivos, como el flujo génico, la deriva génica y las restricciones genéticas y de desarrollo (DeWitt y Langerhans, 2003; Ackermann y Cheverud, 2004). La diversificación del fenotipo es generada y mantenida a través de regímenes selectivos divergentes que ocasionan una diferenciación genética entre poblaciones (Schluter, 2000).

Las variaciones del fenotipo están correlacionadas con variaciones en la adecuación (Nauwelaerts et al., 2007). Los rasgos como la morfología o la fisiología no determinan de manera directa la adecuación en sentido estricto (Johnson et al., 2008). Sin embargo, los portadores de formas corporales que les permitan acceder a más parejas, producir más descendencia o evadir los riesgos de mortalidad serán seleccionados a favor y tendrán mayor adecuación (Arnold, 1983; Jones, 2001). Entonces, la adecuación está determinada en una buena medida por varios aspectos del desempeño del organismo y por los rasgos asociados a dicho desempeño (Brodie y Ridenhour, 2003). Por lo tanto, el desempeño eficiente y las morfologías asociadas a éste son componentes críticos que determinan en muchos casos el resultado de la selección natural (Miles, 2004; Walker et al., 2005).

El desempeño de un organismo está dado por el vínculo entre el fenotipo y los factores ecológicos aunados a dicho desempeño (Arnold, 1983). El desempeño se refiere a la habilidad que tiene el organismo para desarrollar una tarea ecológicamente relevante cuando es llevado a sus límites morfológicos, fisiológicos y bioquímicos (Garland y Losos, 1994). El desempeño en la locomoción, en particular aquel asociado a evadir la depredación, es considerado un factor importante en la supervivencia de los vertebrados y está directamente relacionado con la adecuación (Dickinson et al., 2000; Nauwelaerts y Aerts, 2006). Por lo tanto, la morfología que determina la capacidad de sobrevivir experimenta fuertes presiones de selección (Wainwright, 1994).

Considerando esta relación entre desempeño, morfología y adecuación, es posible esperar diferencias poblacionales presumiblemente adaptativas en caracteres morfológicos asociados a la locomoción como resultado de variaciones espaciales (entre poblaciones) en las presiones de depredación y en las tasas de mortalidad (Langerhans et al., 2007). El resultado microevolutivo de este proceso selectivo es la divergencia fenotípica entre poblaciones de la misma especie que experimentan tasas de depredación y mortalidad contrastantes (Lande y Arnold, 1983).

En el caso particular de anfibios anuros, el desempeño locomotor y su capacidad de escapar de la depredación están íntimamente relacionados con el salto (Nauwelaerts y Aerts, 2006). Ciertos rasgos morfológicos, fisiológicos y conductuales son los determinantes de la capacidad de saltar (Brana, 2003). Específicamente, el salto en los anuros está determinado por las patas traseras y por su inserción a la cadera (Marsh, 1994; James et al., 2005). En consecuencia, estas estructuras morfológicas deben estar bajo constante presión de selección en anuros.

La pregunta central que da origen a esta investigación es ¿existe una relación entre la morfología y la mortalidad? A partir de esta pregunta se desprenden otras preguntas como: (1) ¿distintas poblaciones de una misma especie tienen una abundancia distinta de depredadores y distinta mortalidad? (2) ¿en poblaciones con distinta mortalidad evolucionan distintas formas corporales? (3) ¿dentro de una misma población hay organismos que exhiben distintas morfologías? y, (4) ¿la variación en la forma genera distintas probabilidades de supervivencia entre individuos de una misma población?

Para contestar estas preguntas se centró la atención en una especie de la familia Bufonidae que tiene una amplia distribución en México y habita ambientes presumiblemente contrastantes en términos de presiones de depredación y de tasas de mortalidad. Debido a que la presión de depredación puede ser un potente agente selectivo de la morfología y uno de los principales responsables de la microevolución y de la divergencia fenotípica adaptativa, la expectativa es encontrar variación fenotípica dentro de y entre poblaciones de una misma especie. Además, se intentará conocer si esta variabilidad morfológica se relaciona con la probabilidad de supervivencia.

ANTECEDENTES

Selección diferencial de variantes morfológicas en ambientes contrastantes

El tamaño y la forma en los caracteres morfológicos son rara vez constantes dentro de una especie. Aunque existen caracteres que exhiben poca variación fenotípica, otros varían entre individuos de distintas poblaciones o entre individuos de distintas generaciones de la misma especie (Travis, 1994). Las poblaciones que experimentan ambientes heterogéneos tienden a exhibir variación fenotípica (Moran, 1992; Padilla y Adolph, 1996). Caracteres de tipo fisiológico, conductual y de historias de vida presentan una enorme variabilidad tanto dentro, como entre poblaciones de una misma especie (Wainwright et al., 2007, Langerhans y Reznick, 2009; Volis y Zhang, 2010). Estas divergencias generalmente se interpretan como adaptativas al ambiente local (Mitchell-Olds et al., 2007). Desde luego, los caracteres morfológicos exhiben también amplia variación intraespecífica y diversos estudios y modelos teóricos han intentado entender las causas (Pfennig y Murphy, 2002; Langerhans, 2010; Wilson y Nussey, 2010).

Se han observado variaciones morfológicas en distintos modelos biológicos. En animales, las diferencias morfológicas entre las especies y las poblaciones reflejan adaptaciones a diferencias espaciales en las condiciones ecológicas (Svanbäck y Eklöv, 2002). Este polimorfismo intra o interespecífico puede ser una consecuencia de la selección de microambientes alternativos (Aerts et al., 2000; Kekäläinen et al., 2010).

Existen otras fuentes de variación morfológica. La competencia genera desplazamiento de caracteres, lo que ocasiona divergencia en los rasgos de las especies (Schluter, 2000; terHorst, 2011). Los fenotipos pueden ser el resultado de respuestas al ataque de herbívoros, patógenos o estrés abiótico (West-Eberhard, 2003; Saadatmand et al., 2008). Esta adaptación morfológica a distintos ambientes puede deberse a los cambios en los niveles de la expresión de los genes (Fay y Wittkopp, 2008). Asimismo y de mayor interés para esta investigación, la variación en la morfología puede deberse a la depredación (Langerhans, 2010).

Mortalidad dependiente de la depredación y divergencia fenotípica

En general, la depredación estructura a las comunidades y a las poblaciones y tiene un efecto sobre las presas al afectar tanto la abundancia como la distribución de sus distintos fenotipos posibles (Vamosi, 2003; Langerhans et al., 2004). La modificación fenotípica entre poblaciones de una misma especie puede ser el resultado de las diferencias en la intensidad de depredación (Eklöv y Svanbäck, 2006). Se ha documentado en diversos taxa que en presencia de depredadores las presas evolucionan morfologías particulares y distintas a aquellas que evolucionan en ambientes carentes de depredadores (Abrams, 2000; Vamosi, 2005; Langerhans, 2006). La depredación es, por lo tanto, una fuerza selectiva a través de la cual las presas evolucionan estrategias morfológicas, conductuales y de historia de vida para evitar el riesgo de depredación y garantizar su éxito reproductivo (Blumstein, 2002; Steiner, 2007).

La mortalidad mediada por depredadores ha sido reconocida como un agente selectivo importante en la evolución de historias de vida (Roff, 1992). La depredación puede inducir que las presas alteren su tasa de crecimiento, sus patrones reproductivos y puede generar cambios en la tasa de desarrollo (Tollrian y Harvell, 1999; Chivers et al., 2001; Langerhans y DeWitt, 2002). La depredación selectiva puede tener un efecto significativo e influenciar de manera directa el comportamiento demográfico de una población (Vonder-Brink y Vanni, 1993; Johnson y Zúñiga-Vega, 2009). Además, en presencia de depredadores potenciales, las presas presentan cambios en su conducta de escape o en sus patrones de búsqueda de refugio (Chivers et al., 2008). Las respuestas conductuales a los depredadores pueden incluir cambios sutiles en la elección del hábitat y alteraciones en la actividad de forrajeo y de reproducción (Lima, 1998; Richardson, 2001a).

La depredación es un proceso que causa selección en la naturaleza e induce distintos fenotipos en las presas (Relyea, 2002). Los depredadores matan de manera diferencial presas de distintos tamaños y formas y producen un filtro selectivo que altera el fenotipo medio de los que sobreviven (Van Buskirk et al., 1997). Se ha demostrado que aquellas poblaciones de una especie que sufren de alta depredación evolucionan distintas morfologías en comparación con las que experimentan menor depredación (Langerhans y De Witt, 2002). Un tipo de respuesta evolutiva en el fenotipo a la presencia de

depredadores han sido las defensas morfológicas. Éstas involucran la presencia de armaduras para la defensa como pelos, espinas, conchas de diferente tamaño y grosor, así como de coloraciones crípticas y aposemáticas (Edmunds, 1974; Appleton y Palmer, 1988; Harvell, 1990).

Los depredadores reducen la adecuación de las presas de manera directa al aumentar las tasas de mortalidad o de manera indirecta al inducir respuestas anti-depredatorias (Hossie et al., 2010). El efecto sobre las presas es que algunas variantes de forma deben tener mejor capacidad para evitar a estos depredadores por lo que se ven seleccionadas a favor (Laurila, et al., 2002). Este fenómeno visto en mayor escala puede ser el responsable de divergencia fenotípica entre poblaciones de una misma especie. Por ejemplo, cuando en una población hay una mayor cantidad de depredadores y, por tanto, un mayor riesgo de morir para las presas, se favorecen ciertos fenotipos capaces de sobrevivir y dejar descendencia en estos ambientes de alta mortalidad (DeWitt y Langerhans, 2003; Teplitsky, et al., 2005). Por el contrario, en poblaciones con menos depredadores y consecuentemente bajas tasas de mortalidad, la selección no es tan drástica sobre la forma (Dayton, et al., 2005). El resultado es que los organismos de ambas poblaciones diferirán en su morfología promedio (Langerhans y Gifford, 2008).

Los cambios en la morfología y su efecto sobre la supervivencia han sido registrados en ranas. La respuesta ante los depredadores es diferencial ya que las especies responden de distinta manera a la presencia de ciertos depredadores (Dayton y Fitzgerald, 2001). Existen varios estudios que han examinado las tasas de supervivencia en renacuajos cuando son sometidos a distintos regímenes de depredación (Van Buskirk y McCollum, 2000; Jara y Perotti, 2010). La supervivencia puede ser afectada por la velocidad de escape, por cuestiones conductuales y por los niveles de actividad de las presas (Watkins, 1996; Dayton et al., 2005). Sin embargo, no hay un patrón general entre los rasgos morfológicos particulares y la velocidad de escape ante los depredadores (Dayton et al., 2005). Indudablemente, las respuestas morfológicas hacia distintos tipos de depredadores involucran rasgos diferenciales para el escape o la defensa (Teplitsky et al., 2005). Particularmente en renacuajos, el fenotipo inducido por la presencia de depredadores

involucra una cola ancha y una longitud relativa menor (Van Buskirk y McCollum, 1999; Laurila et al., 2004).

La morfología juega un papel importante en la persistencia de las especies en ambientes que varían en el régimen de depredación (Dayton et al., 2005). Aunque hay estudios que indican que existen interacciones complejas entre la filogenia, la morfología, el hábitat, la tasa de crecimiento y la velocidad de escape entre especies de anuros (Richardson, 2001b; Arendt, 2003), se ha observado que la morfología de la cola en renacuajos y de las patas en adultos está funcionalmente relacionada con la velocidad de escape (Dayton et al., 2005; Gomes et al., 2009). Por lo anterior, la comprensión de la selección natural que opera a través de los depredadores sobre la morfología de las presas requiere de comparaciones morfológicas detalladas entre y dentro de poblaciones de una misma especie que experimenten distintas presiones de depredación.

Morfología y capacidad de supervivencia de los anuros

La locomoción está asociada a aspectos relevantes de la ecología de las especies tales como la eficiencia de forrajeo, los gastos energéticos y la capacidad de evadir a los depredadores (Dickinson et al., 2000). Las presiones de selección que subyacen a la variación intraespecífica en el desempeño locomotor y en sus rasgos fenotípicos asociados aún son poco entendidas (Gomes et al., 2009). Las presas responden al riesgo de depredación de manera adaptativa a través de cambios en su fenotipo en escalas temporales y espaciales (Dennis et al., 2010). La presencia de depredadores potenciales favorece formas corporales en las presas asociadas con su capacidad de evadirlos. Como consecuencia, las características morfológicas asociadas al desempeño locomotor se encuentran constantemente bajo presión de selección, particularmente en aquellos ambientes en los que existe alta depredación y, por tanto, una mortalidad intensa (Vanhooydonck et al., 2001; Langerhans y De Witt, 2004).

El principal modo de locomoción de los anuros es el salto (Emerson, 1978). Una de las funciones del salto es maximizar la distancia entre el individuo y un potencial depredador (Zug, 1972). Las variantes en la forma corporal afectan la habilidad locomotora (i.e., la capacidad de saltar) de los anuros (Zug, 1972; Emerson, 1991). La habilidad del

salto está dada por: la morfología de la cadera y de las patas traseras, la cantidad de músculos extensores de las patas traseras y la energía disponible para el salto (Emerson, 1978). En particular, la extensión de la masa muscular de las patas traseras, la posición de inserción de los músculos extensores de la cadera, la actividad del piruvato de la quinasa y la mecánica de los músculos de las patas traseras han sido señalados como los principales atributos fenotípicos asociados al desempeño locomotor de los anuros (Choi et al., 2003; James et al., 2005; Gomes et al., 2009). Sin duda, estos caracteres deben estar bajo fuerte presión de selección como resultado de la intensidad de mortalidad provocada por la depredación.

Todos los anuros comparten un plan corporal similar que consiste en una pelvis y patas traseras alargadas, músculos en las patas traseras largos y una columna vertebral pre-sacral corta, la cual reduce la masa muscular anterior para la propulsión de las patas traseras (Chadwell et al., 2002). Aquellos individuos que se encuentran expuestos a depredadores durante el periodo larval, después de la metamorfosis desarrollan patas traseras y delanteras más largas y cuerpos más estrechos en comparación con individuos libres de depredadores (Relyea, 2001). Algunos organismos pueden adaptarse a ambientes con depredadores a través de plasticidad fenotípica, mediante la cual los individuos alteran su fenotipo durante el desarrollo en respuesta a señales en el ambiente (Van Buskirk y Relyea 1998).

Las extremidades traseras más largas aumentan tanto la distancia como el tiempo en el que la fuerza muscular aplicada contra el sustrato actúa, lo cual probablemente ha evolucionado en asociación a una necesidad de saltos más grandes (Emerson, 1985). En aquellas especies en las que el desempeño del salto confiere una ventaja de adecuación, la selección puede favorecer patas más largas (James y Wilson, 2008). Por lo tanto, estos rasgos fenotípicos parecen responder microevolutivamente a la selección ocasionada por los depredadores.

La estructura del esqueleto de las patas traseras determina la morfología de las articulaciones y la velocidad del salto (Choi et al., 2003). Patas traseras de mayor longitud funcionan como palancas que resultan en una mayor velocidad de movimiento. El ilion, que forma parte de la pelvis, es un sitio importante para la unión de músculos de la pared abdominal y del muslo, lo cual permite adoptar la postura de alerta y de despegue

(Duellman y Trueb, 1996). Los ligamentos articulares de la unión ilion-sacro son una fuente de energía de reserva (Figura 1).

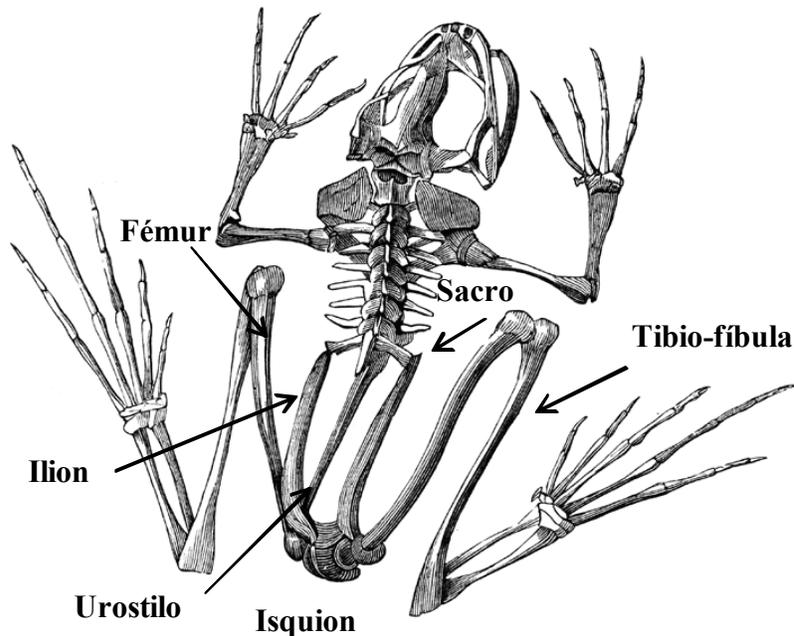


Figura 1. Esqueleto de un anuro.

Para una rana es benéfico que la longitud hocico-cloaca sea corta (LHC) y un urostilo largo para el salto (Nauwelaerts et al., 2007). Una LHC pequeña implica una masa del tronco corta, lo cual disminuye la inercia durante el salto. Durante el salto, la pelvis gira de manera vertical, lo que puede explicar la longitud del urostilo (O'Reilly et al., 2000). El largo de los músculos de la pelvis es importante al inicio del salto para elevar el tronco y alinear el cuerpo con las fuerzas de reacción del suelo (Emerson y DeJongh, 1980). Asimismo, cuando la longitud de la tibio-fíbula es mayor que la longitud del fémur, es un indicativo del buen desempeño del salto (Zug, 1972; James y Wilson, 2008).

La variación interespecífica en la morfología y su relación con la capacidad de despegue muestra que los individuos que saltan más rápido tienen una masa muscular mayor, patas traseras más largas y un ilion estrecho (Choi et al., 2000). La masa muscular

está asociada con una mayor fuerza contra la gravedad en el despegue y la longitud del ilion permite tener las patas traseras más cercanas al cuerpo para mejorar el salto (Choi y Park, 1996). Aparentemente, las articulaciones, los músculos, los huesos y sus posiciones relativas pueden variar entre especies, entre poblaciones y entre individuos (Emerson, 1978). Por lo tanto, algunas de estas variantes deben ser ventajosas bajo ciertas circunstancias (i.e., bajo cierta intensidad de depredación).

En resumen, las características morfológicas óseas y musculares asociadas con el desempeño locomotor de anfibios anuros son el tronco, la cadera, la unión isquion-sacro, el fémur y la tibio-fíbula. En general, debido a su relación con la capacidad de evadir la depredación, todos estos rasgos fenotípicos pueden ser sujetos a fuertes presiones de selección, sobre todo en ambientes donde la mortalidad es intensa. Por lo tanto, es posible esperar diferentes morfologías en sitios con muchos o eficaces depredadores en comparación con sitios en donde la depredación es menos intensa. También se puede esperar que en sitios con mucha depredación las variantes de estas estructuras morfológicas menos ventajosas sean eliminadas rápidamente y por lo tanto puede esperarse menos variación fenotípica. En contraste, en sitios donde no hay fuerte presión de depredación sería posible observar mayor variación morfológica. Las bases de estas predicciones son, en primer lugar, la relación estrecha del tronco, la cadera, la unión isquion-sacro, el fémur y la tibio-fíbula con el salto. En segundo lugar, las variantes en estas estructuras deben tener diferente adecuación. En otras palabras, distinta probabilidad de sobrevivir dependiendo de la cantidad y eficiencia de los depredadores potenciales.

El caso de *Rhinella marina* (Bufonidae, Linnaeus, 1758)

El sapo común, *Rhinella marina*, como la mayoría de los sapos, tiene patas relativamente cortas y a su vez músculos extensores cortos. Para moverse, hacen uso de saltos cortos, pero realizan varias zancadas en una secuencia (Chadwell et al., 2002). Es una especie nocturna que busca su alimento a través de múltiples saltos cortos y también puede caminar. Presenta una coloración críptica y secreciones tóxicas para eludir a sus depredadores. Es capaz de dar de cinco a seis saltos en una sola secuencia y dar varias secuencias (Chadwell et al., 2002). Durante el salto y el nado, la extensión de las patas traseras le provee a *R. marina* la fuerza propulsiva para la locomoción (Gillis y Biewener,

2000). Se ha observado que individuos con patas más largas son más rápidos y cubren distancias mayores (Phillips et al., 2006).

La tasa de mortalidad más alta en los anuros terrestres ocurre en el periodo en tierra después de la metamorfosis. *R. marina* pierde su toxicidad durante la metamorfosis y la recupera hasta que alcanza la etapa juvenil (Zug y Zug, 1979). En individuos que acaban de sufrir la metamorfosis, las principales causas de mortalidad son la desecación, las anormalidades de desarrollo, la falta de alimento y la depredación (Cohen y Alford, 1993). La actividad de los individuos durante esta etapa es mayor en el día, por lo que se exponen a depredadores diurnos como aves, reptiles, arañas, hormigas y otros anfibios incluyendo individuos adultos de *R. marina* (Zug y Zug, 1979; Freeland y Kerin, 1991; Cohen y Alford, 1993).

A pesar de que es una especie de la que se han estudiado varios aspectos de su ecología, distribución y actualmente de los efectos como especie invasora (Cohen y Alford, 1993; Mulcahy et al., 2006; Semeniuk, et al., 2007; Shanmuganathan, et al., 2009), se conoce poco sobre la relación entre sus estructuras musculares y óseas y la adecuación de los individuos con variantes en estas estructuras. Es decir, se desconocen los efectos de las posibles variaciones en el tronco, la cadera, la unión isquion-sacro, el fémur y la tibia-fíbula sobre la probabilidad de sobrevivir de estos anuros. Tampoco se conoce si las poblaciones con diferentes presiones de depredación difieren en los rasgos asociados al salto.

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Los objetivos generales de este trabajo son comparar poblaciones de *Rhinella marina* (Bufonidae) para evaluar el efecto de la depredación sobre la forma de las estructuras ósea y muscular de la cadera y las extremidades traseras, así como determinar si la variación morfológica entre individuos afecta la supervivencia.

Para alcanzar los objetivos generales se usaron dos métodos: comparación de la forma y supervivencia entre poblaciones (enfoque entre sitios) y comparación de la forma y la supervivencia dentro de poblaciones (enfoque dentro de sitios). Los objetivos, métodos, resultados y discusión se dividieron en estos dos enfoques.

Los objetivos particulares basados en el enfoque de comparación entre sitios son:

- 1) Estimar la variación en las tasas de supervivencia entre poblaciones de *Rhinella marina*.
- 2) Describir la variación entre poblaciones en la intensidad de depredación a través de la abundancia relativa de depredadores potenciales.
- 3) Describir la variación entre poblaciones en la morfología de los músculos y los huesos de la cadera y las extremidades traseras.
- 4) Identificar entre poblaciones si existe una relación entre la abundancia de depredadores, la tasa de supervivencia y la morfología.

Por otro lado, los objetivos particulares basados en el enfoque de comparación dentro de sitios son:

- 1) Describir la variación intrapoblacional en la morfología de los músculos y los huesos de la cadera y las extremidades traseras.
- 2) Conocer si la variación intrapoblacional en la forma de los músculos y los huesos de la cadera y las extremidades traseras está relacionada con la tasa de supervivencia.

La hipótesis planteada para este trabajo es que en *Rhinella marina*, los individuos con un tronco y cadera estrechos, un urostilo largo y un fémur y tibio-fibula largos son más ágiles y por lo tanto se verán favorecidos en presencia de depredadores y tendrán una mayor tasa de supervivencia.

Las predicciones derivadas de la hipótesis anterior son las siguientes:

Enfoque entre sitios

1. Las poblaciones que experimentan mayor abundancia de depredadores experimentarán una menor tasa de supervivencia (Figura 2).

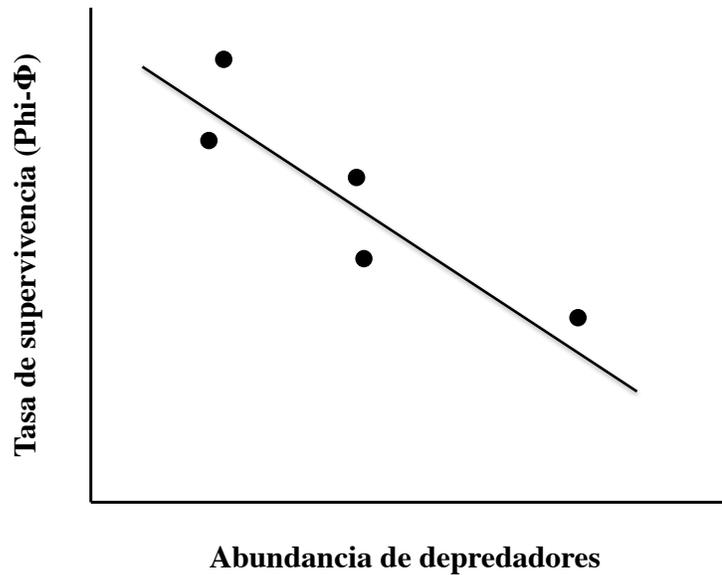


Figura 2. Relación esperada entre la abundancia de depredadores y la tasa de supervivencia (Phi).

2. Las poblaciones que experimentan menor supervivencia evolucionarán morfologías con un tronco y cadera estrechos, un urostilo, fémur y tibio-fíbula largos, en comparación con poblaciones que experimentan mayor supervivencia (Figura 3).

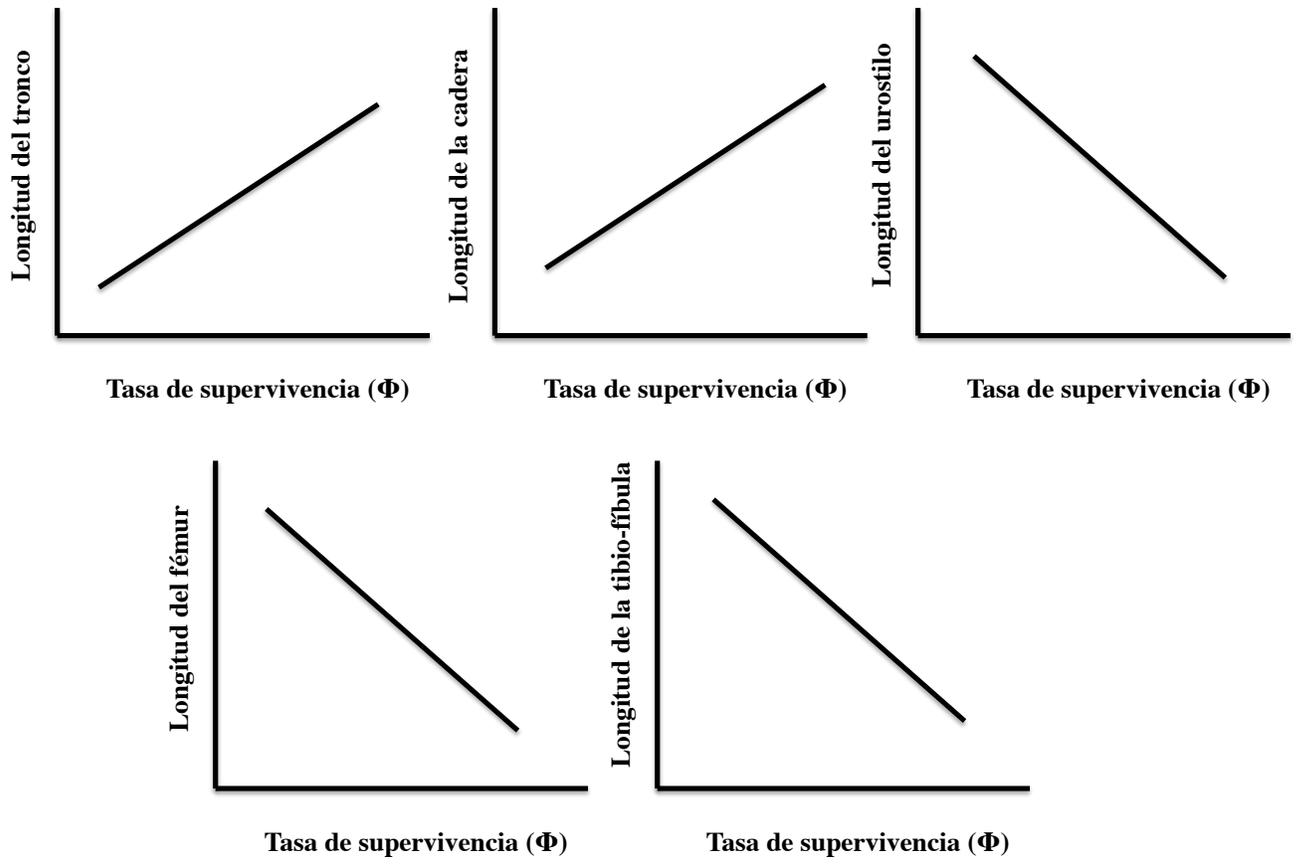
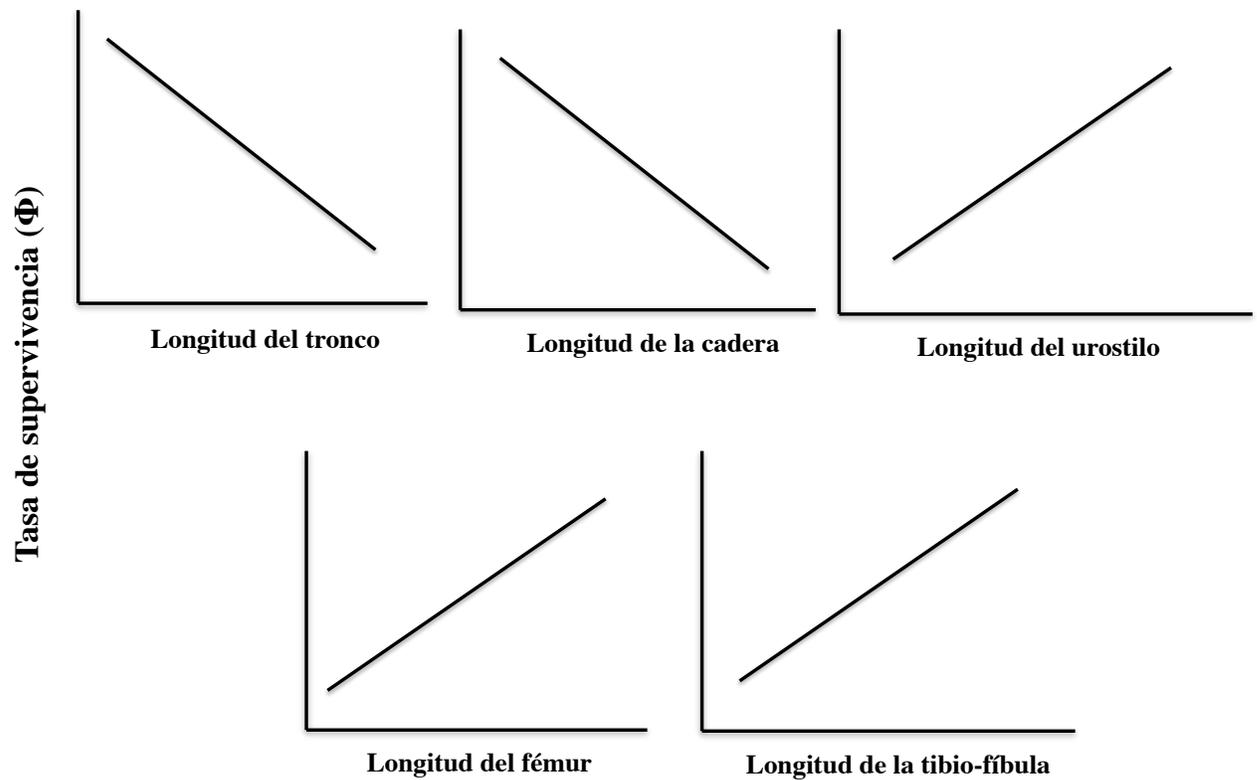


Figura 3. Relación esperada entre la supervivencia y la forma (longitud del tronco, longitud de la cadera, longitud del urostilo, longitud del fémur, longitud de la tibio-fíbula).

Enfoque dentro de sitios

3. Dentro de cada sitio los individuos con un tronco y cadera estrechos, un urostilo largo y un fémur y tibio-fíbula largos tendrán una tasa de supervivencia mayor (Figura 4).



Morfología

Figura 4. Relación esperada entre la morfología y la tasa de supervivencia.

4. En sitios con alta abundancia de depredadores y baja tasa de supervivencia los individuos con un tronco y cadera estrechos, un urostilo largo y un fémur y tibio-fíbula largos tendrán una mayor supervivencia asociada a una mayor abundancia de depredadores (Figura 5b). En contraste, en sitios con baja abundancia de depredadores y alta tasa de supervivencia la intensidad de la selección sobre la forma será baja y la supervivencia de los individuos será independiente de la morfología. Por lo tanto en este último tipo de ambientes, no habrá correlación entre la mortalidad y la morfología (Figura 5a).

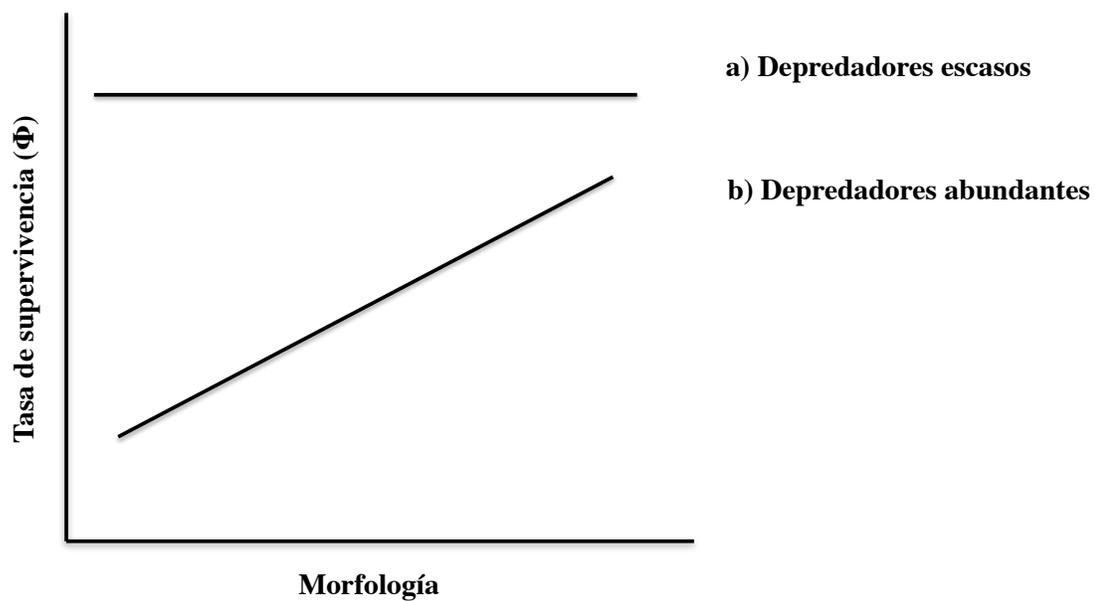


Figura 5. Relación esperada entre la morfología y las distintas presiones de selección. a) Relación esperada entre la morfología y las presiones de selección bajas (en poblaciones con baja abundancia de depredadores y alta tasa de supervivencia). b) Relación esperada entre la morfología y las presiones de selección altas (en poblaciones con mayor abundancia de depredadores y baja tasa de supervivencia).

MÉTODOS

Área de estudio

La zona de estudio se localiza en los estados de Colima y Jalisco. En el estado de Colima se trabajó en dos ríos: Armería y Coahuayana. En el estado de Jalisco el trabajo se llevó a cabo en la región de Chamela en tres ríos: Marabasco, Cuixmala y San Nicolás (Figura 6). La vegetación dominante en todos los sitios es selva baja caducifolia y asociada a los ríos la vegetación es riparia. En esta zona hay dos estaciones bien definidas a largo del año. La estación lluviosa abarca los meses de junio a octubre y la estación seca de noviembre a mayo (Maass et al., 2005). Ninguno de los ríos presenta conexión entre ellos, por lo que las poblaciones estudiadas representan poblaciones aisladas. La descripción de los sitios se encuentra en la tabla 1.

Tabla 1. Descripción de los cinco ríos estudiados en los estados de Colima y Jalisco en los que se trabajó con individuos post-metamórficos de *Rhinella marina*. Se presentan las características climáticas de cada sitio: temperatura media anual (T en °C), la precipitación anual (PP en mm), el porcentaje de lluvia anual y el clima de acuerdo a Köppen modificado por García (1989). N representa el número total de individuos post-metamórficos marcados y el símbolo será utilizado para representar a los sitios a lo largo de todo el texto.

Río	Coordenadas geográficas	T media anual	PP anual	% lluvia anual	Clima	N	Símbolo
Coahuayana	18°44'34.5'' N 103°42'9'' O	26.1	901	2.9	Aw ₀ (w)i	822	CO
Armería	18°56'24'' N 103°56'41.1'' O	26.4	753	3.9	BS ₁ (h')w(w)i	836	A
Marabasco	19°14'17.7'' N 104°33'15.6'' O	26.3	957	3.6	Aw ₀ (w)i	870	M
Cuixmala	19°23'05.7'' N 104°58'26.4'' O	26.4	776	3.7	BS ₁ (h')w(w)i	737	CU
San Nicolás	19°41'33.4'' N 105°09'41.3'' O	26.6	648	4	BS ₁ (h')w(w)i	656	SN

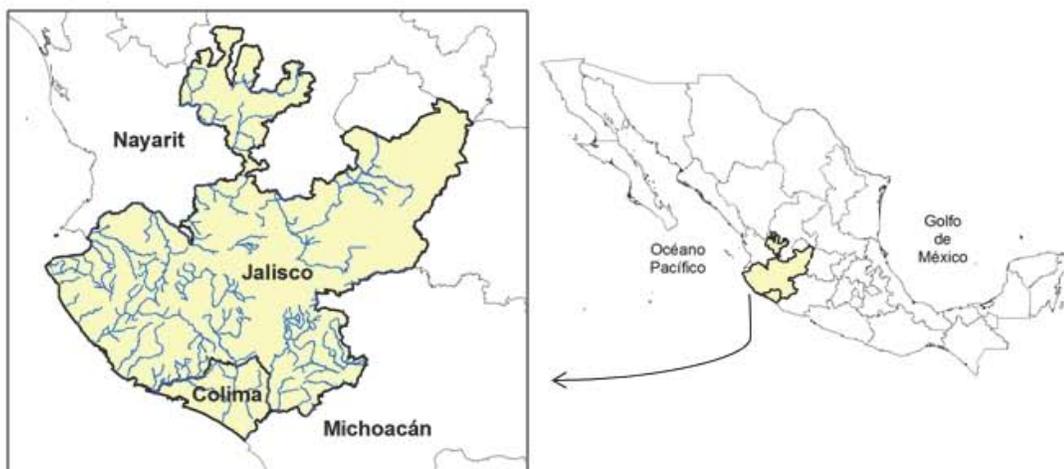


Figura 6. Localización de los sitios de estudio en los estados de Colima y Jalisco.

Trabajo de campo

Se llevó a cabo una salida al campo en los meses de mayo y junio de 2011 en los estados de Colima y Jalisco. En esta salida se seleccionaron los cinco ríos antes descritos: (1) río Coahuayana, (2) río Armería, (3) río Marabasco, (4) río Cuixmala y (5) río San Nicolás (Figura 6). Se llevaron a cabo experimentos de marcaje y recaptura en estas poblaciones de *Rhinella marina*. Cada uno de los sitios fue visitado una vez por semana a lo largo de cinco semanas. De esta manera, se registraron datos de cinco visitas para cada sitio. El procedimiento de campo para cada visita y todos los sitios fue el mismo. En la primera visita se seleccionaron 200 individuos en estado post-metamórfico al azar y se marcaron a través de corte de falanges. A cada uno de los individuos le fue asignado un número en particular con el cual fue posible identificarlos a lo largo del estudio (Figura 7). En las visitas subsecuentes se seleccionaron de igual manera ca. 200 individuos en cada población. Los individuos que ya habían sido marcados fueron registrados y el resto fueron marcados con la misma técnica. En cada captura, los organismos fueron identificados y medidos (longitud hocico-cloaca, longitud de la cadera, longitud de las patas traseras) con un vernier. En la última visita en cada población no se marcaron los individuos nuevos, únicamente fueron registrados. En esta última visita se colectaron 40 individuos de cada sitio. Los individuos fueron conservados en alcohol al 70%.

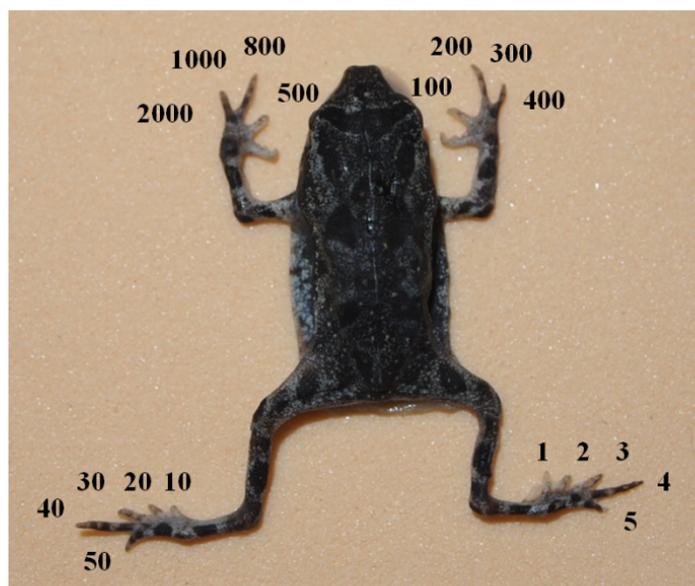


Figura 7. Clave utilizada para el corte de falanges (modificada de Martof, 1953).

Análisis de datos demográficos

Se realizó la base de datos con base en los experimentos de marcaje y recaptura para realizar los análisis demográficos. Para cada uno de los individuos que fueron marcados y recapturados se construyó una historia de captura. Las historias de captura se construyen mediante el uso de un código binario, en el que 1 indica presencia (el animal fue marcado o recapturado) y 0 indica ausencia (el animal no fue observado).

Las historias de captura fueron analizadas para calcular la tasa de supervivencia de los animales mediante el programa MARK (White y Burnham, 1999). A través de modelos para poblaciones abiertas (en las que hay pérdidas y ganancias de individuos), el programa MARK estima principalmente dos parámetros: la tasa de supervivencia entre ocasiones de captura (Φ) y la probabilidad de recaptura (p) para cada ocasión de muestreo. La estimación de los parámetros Φ y p fue obtenida a partir de métodos de máxima verosimilitud implementados en el mismo programa (Lebreton et al., 1992). Los procedimientos de verosimilitud estiman el valor de los parámetros de interés que tienen una mayor probabilidad de originar los datos que fueron observados. Es decir, que las tasas de supervivencia y recaptura calculadas se acerquen lo más posible a la realidad una vez obtenidos los datos a lo largo del estudio.

Enfoque entre sitios. Las predicciones del estudio fueron probadas a partir de la construcción de distintos modelos para la estimación de Φ y p para representar distintas hipótesis de la variación o constancia de los parámetros (Lebreton et al., 1992). Los parámetros Φ y p podían ser constantes (\cdot), variar entre sitios (s) o variar con base en el tamaño de las diferentes estructuras morfológicas medidas en campo (M , M^2 ; Figura 8). Se pusieron a prueba cinco modelos distintos para calcular la tasa de supervivencia de cada una de las poblaciones (Tabla 2). Estos cinco modelos corresponden a aquellos de mejor ajuste a los datos de acuerdo con todos los modelos que se construyeron para analizar los datos de cada sitio por separado (ver más abajo los métodos del enfoque dentro de sitios). Lo importante en este punto es que las tasas de supervivencia promedio calculadas para cada población fueron obtenidas de modelos que tienen el mayor apoyo en los datos de entre un total de 80 modelos que fueron puestos a prueba.

Tabla 2. Modelos de mayor soporte en los datos de marca y recaptura para *Rhinella marina*. Cada modelo representa una hipótesis de la variación en la probabilidad de supervivencia (Φ) y en la probabilidad de recaptura (p). Los parámetros pueden ser constantes (\cdot), variar entre sitios (s) o variar linealmente con respecto a la estructura morfológica (M) o de manera no lineal con respecto a la estructura morfológica (M^2). También puede haber efectos aditivos (+) e interactivos (\times) entre las distintas fuentes de variación.

Modelo	Interpretación
$\Phi (s \times M_1^2) p (s)$	Φ es una función no lineal de la estructura morfológica 1 y la forma de esta función depende del sitio de origen, p difiere entre sitios.
$\Phi (s + M_2^2) p (s)$	Φ es una función no lineal de la estructura morfológica 2 y la tasa de supervivencia promedio difiere entre sitios, p se mantiene constante entre sitios.
$\Phi (s + M_3^2) p (\cdot)$	Φ es una función no lineal de la estructura morfológica 3 y la tasa de supervivencia promedio difiere entre, p se mantiene constante entre sitios.
$\Phi (s + M_4^2) p (\cdot)$	Φ es una función no lineal de la estructura morfológica 4 y la tasa de supervivencia promedio difiere entre sitios, p se mantiene constante entre sitios.
$\Phi (s \times M_5^2) p (s)$	Φ es una función no lineal de la estructura morfológica 5 y la forma de esta función depende del sitio de origen, p difiere entre sitios.

La selección del modelo más verosímil se llevó a cabo a través del criterio de información de Akaike (AIC; Burnham y Anderson, 2002). De acuerdo a este criterio, el modelo que mejor se ajusta a los datos es el que presenta el menor número de parámetros y tiene el AIC más bajo. El AIC calcula la verosimilitud de cada modelo y penaliza por el número de parámetros calculados, por lo que encuentra el modelo más parsimonioso. Este modelo representa el escenario biológico más probable.

La diferencia entre los valores del AIC (ΔAIC) permite observar si los distintos modelos difieren entre sí. En términos generales, si ΔAIC es menor a 2 ambos modelos tienen el mismo ajuste estadístico. En cambio, si ΔAIC es mayor a 2, se puede concluir que hay una diferencia real entre los modelos y que el modelo con el menor AIC tiene el mayor soporte en los datos (Johnson y Omland, 2004).

El apoyo relativo de cada uno de los modelos es calculado en MARK a través del peso normalizado de Akaike (w_i). Los pesos normalizados permiten comparar la evidencia relativa que hay para cada modelo en los datos. Por ejemplo, un modelo con $w_i = 0.67$ tiene dos veces más apoyo que un modelo con $w_i = 0.31$ debido a que $0.67 / 0.31 = 2.16$.

Enfoque dentro de sitios. El análisis demográfico para este enfoque se basó en las historias de captura y en los datos de las diferentes estructuras morfológicas tomadas con datos morfométricos de los individuos. Se midieron seis estructuras morfológicas de cada uno de los individuos que fueron capturados con un vernier digital para examinar las diferencias morfológicas entre los individuos: (1) LHC: longitud hocico-cloaca, (2) longitud del tronco, (3) longitud de la cadera, (4) longitud isquion-sacro, (5) longitud del fémur, (6) longitud de la tibio-fíbula (Figura 8). Los individuos recapturados fueron medidos en cada ocasión para obtener un tamaño promedio de estas estructuras morfológicas.

Las medidas de las estructuras morfológicas fueron transformadas a su logaritmo (base10) para normalizar los datos. Se realizó un análisis de regresión de los tamaños para cada una de las estructuras morfológicas para eliminarles el efecto de la talla. Las cinco estructuras morfológicas fueron utilizadas como las variables dependientes y la longitud hocico-cloaca (LHC) fue utilizada como la variable independiente. Los residuos obtenidos del análisis de regresión fueron utilizados como covariables en el análisis demográfico.

El uso de las covariables en el análisis de marca y recaptura obliga al programa MARK a calcular una tendencia lineal (i.e. una sola pendiente) para la relación entre el tamaño de las estructuras morfológicas y los parámetros estimados (Φ y p). Este tipo de modelos tienen la siguiente forma:

$$\Phi \text{ ó } p = \beta_0 + \beta_1 \text{ medida}$$

donde la medida es una covariable continua representada por los residuos de las diferentes estructuras morfológicas de los individuos y los términos β (un intercepto y una pendiente) son estimados a través de máxima verosimilitud. Este tipo de modelos se denotaron con una letra M (modelo lineal). Adicionalmente, se calcularon relaciones no lineales entre los parámetros estimados y el tamaño de las diferentes estructuras morfológicas. Este tipo de relación ocurriría si los individuos de tamaños intermedios experimentaran tasas de supervivencia bajas o altas en comparación con individuos de mayor o menor tamaño (relación de tipo cuadrática). El modelo es representado por la siguiente ecuación:

$$\Phi \text{ ó } p = \beta_0 + \beta_1 \text{ medida} + \beta_1 \text{ medida}^2$$

donde la medida es una covariable continua representada por los residuos de las diferentes estructuras morfológicas de los individuos y los términos β (un intercepto y dos pendientes) son estimadas a través de máxima verosimilitud. Este tipo de modelos se denotaron con M^2 (modelo cuadrático).

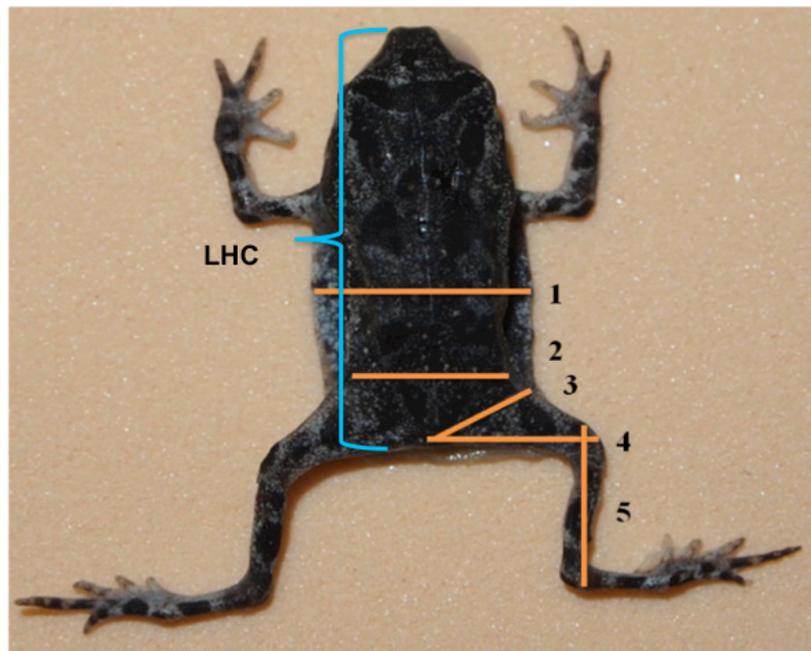


Figura 8. Medidas tomadas en campo para evaluar las diferencias dentro de sitios. LHC: Longitud hocico-cloaca (1) Longitud del tronco (2) longitud de la cadera (3) longitud isquion-sacro (4) longitud del fémur (5) longitud de la tibio-fíbula.

Se implementaron también modelos que incluyeron efectos aditivos entre el sitio y cada una de las estructuras morfológicas (i.e., $s + M$; $s + M^2$) y también modelos que incluyeron la interacción entre estos factores (i.e., $s \times M$; $s \times M^2$). A su vez, se implementaron modelos “nulos” con probabilidades de supervivencia y recaptura constantes (sin efecto del tamaño ni del sitio). Las combinaciones de los posibles efectos resultaron en 16 modelos para cada una de las estructuras morfológicas, lo que implicó un total de 80 modelos que fueron ajustados a los datos de marca y recaptura (Tabla 3). Cada modelo representa una hipótesis distinta. Por ejemplo, un modelo en el que Φ varía en función del sitio indica que este parámetro es distinto entre poblaciones, sin efecto de la talla. Un modelo en el que Φ varía en función del efecto aditivo de la estructura morfológica² y el sitio (estructura morfológica² + sitio) indica que la supervivencia tiene una relación cuadrática con la talla y que la tasa media de supervivencia difiere entre sitios. Un modelo en el que Φ varía en función de la interacción entre la estructura morfológica y el sitio (estructura morfológica \times sitio) indica que la relación entre la supervivencia y las estructuras morfológicas dependen del sitio.

Tabla 3. Modelos ajustados a los datos de marca y recaptura para *Rhinella marina*. Cada modelo representa una hipótesis de la variación de la probabilidad de supervivencia (Φ) y la probabilidad de recaptura (p). Los parámetros pueden ser constantes (.), variar entre sitios (s) o variar linealmente con respecto a la estructura morfológica (M) o de manera no lineal con respecto a las estructura morfológica (M^2). También puede haber efectos aditivos (+) e interactivos (\times) entre las distintas fuentes de variación.

Modelos que fueron ajustados a los datos de marcaje y recaptura			
$\Phi(s \times M^2)p(s)$	$\Phi(s \times M)p(s)$	$\Phi(s + M^2)p(s)$	$\Phi(s + M)p(s)$
$\Phi(s \times M^2)p(.)$	$\Phi(s \times M)p(.)$	$\Phi(s + M^2)p(.)$	$\Phi(s + M)p(.)$
$\Phi(M^2)p(s)$	$\Phi(M)p(s)$	$\Phi(s)p(s)$	$\Phi(.)p(s)$
$\Phi(M^2)p(.)$	$\Phi(M)p(.)$	$\Phi(s)p(.)$	$\Phi(.)p(.)$

Enfoque entre sitios

Abundancia de depredadores

Arañas y serpientes. Para estimar la abundancia de las arañas y serpientes que depredan individuos de *R. marina* se realizó un método por distancia (Borchers et al., 2004). Este método consiste en trazar transectos lineales al azar de una longitud L y un ancho w determinados. El resultado es la cobertura de un área de tamaño $a = 2wL$. Se registra la distancia perpendicular desde el observador a cada individuo observado. Se asume que los animales cercanos al transecto son detectados y la probabilidad de detección disminuye conforme aumenta la distancia del transecto (Borchers et al., 2004). En cada uno de los sitios se realizaron 30 transectos de 10 x 2 metros en los que se buscaron arañas y serpientes en las visitas 1, 3 y 5 durante la noche. Los transectos fueron ubicados en la zona en la que se llevó a cabo el muestreo de sapos durante la mañana y en el área circundante. Los horarios establecidos para ello fueron entre las 20 y 22 hrs. En cada transecto se registró la distancia a la que se observó al potencial depredador (Figura 9).

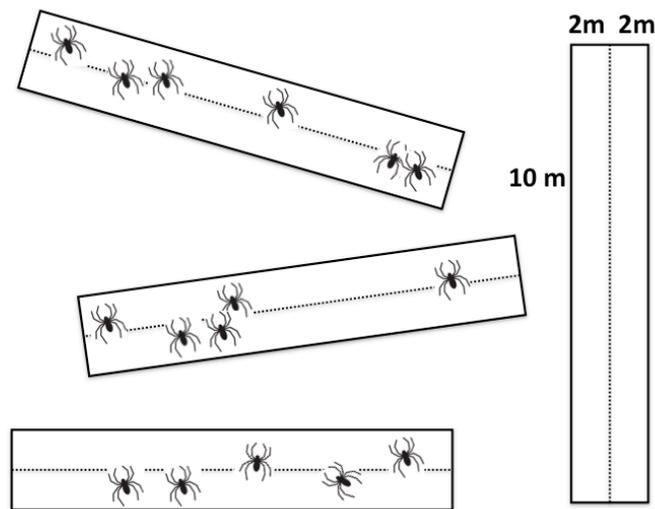


Figura 9. Esquema del método por distancia. Transectos (líneas punteadas) e individuos observados.

Para calcular la densidad de arañas y serpientes observadas en cada uno de los sitios se calculó el índice de Gates:

$$\hat{D} = [(2n - 1) / 2L\bar{r}]$$

donde n es el número de individuos observados, L es la longitud del transecto y \bar{r} es el promedio de las distancias a las que fueron observados los individuos (Southwood y Henderson, 2000). El índice de Gates fue calculado para cada una de las visitas en las que se llevó a cabo el conteo de las arañas y serpientes y se realizó un índice general para todas las visitas. No se realizó ninguna prueba estadística debido a que las variables de depredadores fueron sintetizadas en un análisis posterior.

Aves. En cada sitio se contaron las aves potenciales depredadoras de *R. marina* en las visitas 1, 3 y 5. Se realizaron observaciones por cuatro observadores con una duración de 15 minutos cada una con el uso de binoculares entre las 10 y 11 hrs. Cada observador registró las aves observadas en la zona de muestreo las cuales fueron identificadas posteriormente. Para la estimación de la abundancia de las aves se tomaron en cuenta las aves que se alimentan de anfibios de acuerdo con del Hoyo et al., (1992, 1996, 2001). Para cada especie depredadora de anfibios se calculó el número de individuos observados por sitio y por ocasión de muestreo. Posteriormente se sumaron estos valores para todas las especies para obtener un estimado del número total de aves depredadoras por sitio, por ocasión de muestreo. No se realizó ninguna prueba estadística debido a que las variables de depredadores fueron sintetizadas en un análisis posterior.

Depredadores totales. Para reducir la dimensionalidad de los depredadores potenciales de *R. marina* se llevó a cabo un análisis de componentes principales (PCA) de las tres variables (arañas, serpientes y aves) en el paquete estadístico JMP. Posteriormente se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA) de una vía para evaluar diferencias en el riesgo de depredación total entre sitios. Finalmente, para conocer las diferencias entre las poblaciones se llevó a cabo una prueba post-hoc de Tukey.

Análisis de datos morfométricos

Morfometría geométrica. Se obtuvieron radiografías de 40 individuos que fueron recolectados de cada población. Los organismos fueron colocados en la misma posición para la toma de las radiografías, las cuales fueron tomadas en vista dorsal. Las radiografías fueron tomadas con un sistema de rayos X con una fuente de enfoque micro Hamamatsu L6731-01 y un detector digital de rayos X PaxScan 2520E. En cada fotografía se digitalizaron 16 puntos de referencia anatómicos (“landmarks”) mediante el programa tpsDig2 (Rohlf, 2004a).

Los puntos de referencia anatómicos fueron seleccionados con base en las estructuras morfológicas de la cadera y las patas traseras más importantes durante el salto para evaluar las diferencias entre las poblaciones. Se digitalizaron los siguientes puntos: (1) punta posterior del isquion, (2) punta posterior izquierda del ilion, (3) punta posterior derecha del ilion, (4) punta anterior del pubis, (5) punta posterior izquierda del sacro, (6) punta anterior del urostilo, (7) punta posterior derecha del sacro, (8) punta media posterior de la vértebra ocho, (9) centro de la vértebra seis, (10) centro de la vértebra cuatro, (11) centro de la vértebra dos, (12) unión izquierda del exo-occipital con el atlas, (13) unión derecha del exo-occipital con el atlas, (14) punta izquierda de la unión del hueso proótico con el pterigoides, (15) punta derecha de la unión del hueso proótico con el pterigoides, (16) punta anterior del hueso nasal (Figura 10).

Las técnicas de geometría morfométrica cuantifican los cambios en la forma mediante puntos de referencia anatómicos (Zelditch et al., 2004). Los puntos de referencia anatómicos son puntos anatómicos discretos que pueden ser reconocidos en todos los especímenes del estudio (i.e., son homólogos) y que se representan como coordenadas cartesianas. Para investigar la variación en la forma independiente de la alometría se incluyó una medida del tamaño como una covariable. La medida geométrica utilizada en los análisis de forma fue el tamaño del centroide. El centroide se refiere a la raíz cuadrada de la suma de cuadrados de cada uno de los puntos de referencia anatómicos hacia el centro de la forma (Zelditch et al., 2004).

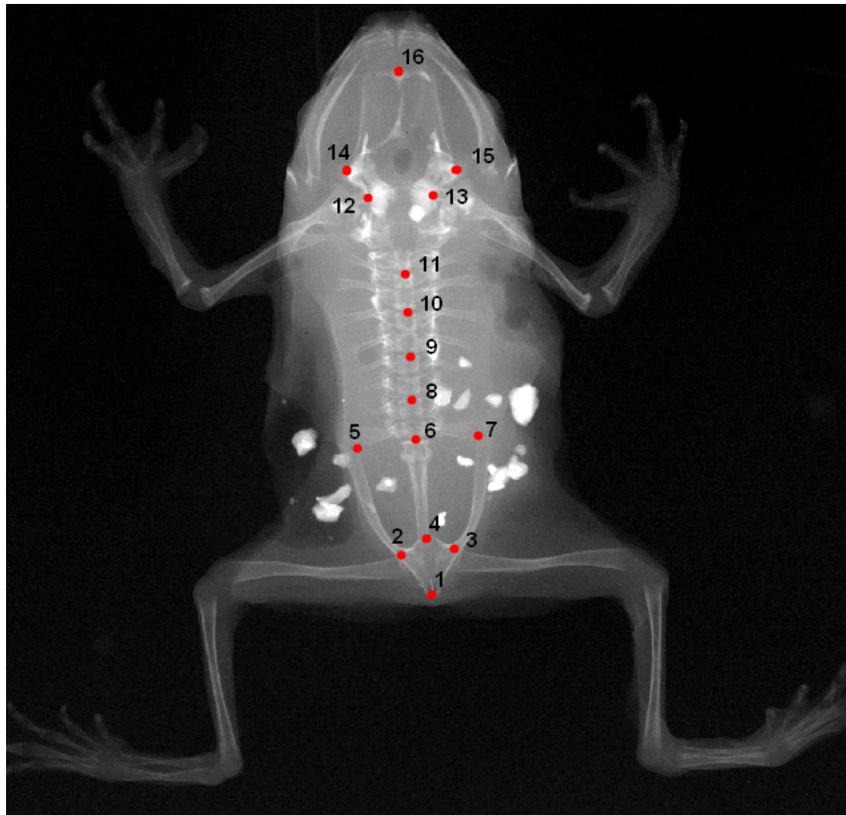


Figura 10. Puntos de referencia anatómicos digitalizados en las radiografías.

Los puntos de referencia anatómicos fueron analizados mediante el análisis de Procrustes que corrige la rotación, la traslación y la escala para remover el efecto isométrico y el efecto del tamaño (Bookstein, 1991) mediante el programa tpsRelw (Rohlf, 2004b). Las variables de forma obtenidas a partir de este programa fueron calculadas por dicho programa mediante el enfoque de placa delgada (“thin plate-spline”; Zelditch et al., 2004). Las medidas de la variación en la forma se calcularon mediante dos variables. Por un lado, los componentes de forma uniformes describen los cambios en la forma que son geoméricamente uniformes a través de todo el cuerpo a partir de una forma consenso en el plano x-y. Por otro lado, un conjunto de deformaciones parciales (“partial warps”) son componentes no uniformes de la variación morfológica. Estos componentes describen

cambios heterogéneos (i.e., deformaciones locales) con base en la posición de un conjunto de puntos de referencia anatómicos relativos a otros.

Para reducir las dimensiones de la variación en la forma se llevó a cabo un análisis de componentes principales (PCA) de las deformaciones parciales y los componentes uniformes. El resultado fue la obtención de un conjunto de deformaciones relativas (“relative warps”; RWs) para cada individuo. Cada RW corresponde a un componente principal. La variación en la forma corporal fue examinada mediante un análisis multivariado de covarianza (MANCOVA, por su nombre en inglés) en el que las deformaciones relativas (RWs) fueron utilizadas como las variables dependientes, el tamaño del centroide fue utilizado como la covariable (para controlar la alometría multivariada) y el sitio fue utilizado como la variable independiente. En el análisis se incluyó la interacción entre el tamaño del centroide y el sitio. Para evaluar la importancia relativa de los términos en el modelo se utilizó la lambda de Willks’s.

Para determinar la naturaleza de las diferencias morfológicas entre los sitios se llevó a cabo un análisis de correspondencia canónica del término del sitio obtenido en el MANCOVA (Langerhans, 2009). Posteriormente se llevó a cabo un PCA de la matriz de las sumas de cuadrados y los productos cruzados del término para derivar eigen-vectores de divergencia (d_1 y d_2). Los eigen-vectores de divergencia describen combinaciones lineales de variables dependientes que exhiben las mayores diferencias entre sitios, mientras que controlan otros factores en el modelo en el espacio euclidiano. Los vectores de divergencia fueron calculados con el espacio completo de la forma (todos los RWs). Para visualizar las diferencias entre individuos se graficó a todos los individuos en los primeros ejes de divergencia (d_1 y d_2)

Los vectores con mayor relevancia fueron visualizados mediante gráficas de deformación de la forma (“thin-plate spline”), que son representaciones gráficas en una cuadrícula de las deformaciones a partir de la forma consenso (Adams et al., 2004). Estas representaciones gráficas muestran las diferencias morfológicas entre sitios.

Morfometría tradicional. Para visualizar las diferencias entre los sitios en el tamaño de cada una de las diferentes estructuras morfológicas que fueron estudiadas (Figura 8) se graficaron las medias y los errores estándar de cada uno de los sitios.

Relación supervivencia-depredación-morfología

Supervivencia-depredación. Se llevó a cabo un análisis de correlación de Spearman (r_s) para evaluar la relación entre la tasa de supervivencia y la abundancia relativa de depredadores. Para la abundancia de depredadores fueron utilizados los dos primeros componentes principales que explicaron la mayor parte de la varianza.

Morfometría geométrica. Se llevó a cabo un análisis de regresión paso a paso (“stepwise regression”) para evaluar el efecto de la tasa de supervivencia y la abundancia relativa de depredadores sobre el tamaño corporal (promedio del tamaño del centroide) y sobre la forma corporal (d_1 ; eigen-vector de divergencia obtenido en el análisis de geometría morfométrica) en el paquete estadístico JMP. Debido a que el tamaño del centroide varió entre sitios y estuvo altamente correlacionado con la forma corporal entre las medias de los sitios ($r = 0.90$), se obtuvieron los residuos de la regresión entre d_1 y el tamaño del centroide (a nivel individual) para eliminar los efectos alométricos de la forma corporal. Las medias de cada sitio de los residuos libres del efecto del tamaño del centroide fueron utilizados para la regresión a pasos sabios para evaluar la asociación entre la forma y la supervivencia y la depredación. El tamaño del centroide ya no fue incluido como covariable debido a una alta multicolinealidad. Para la selección de los mejores modelos se estableció un $\alpha = 0.25$ debido a que dado el tamaño de muestra ($N = 5$ poblaciones) fue demasiado pequeño para detectar efectos reales con un $\alpha = 0.05$.

Morfometría tradicional. Se llevó a cabo un análisis de regresión en el que se utilizó la LHC como una variable independiente y las cinco medidas de las diferentes estructuras morfológicas tomadas en campo como las variables dependientes para remover el efecto de la talla. Al quitar el efecto de la talla se eliminó el sesgo de tomar individuos más grandes o pequeños en una población que en otra. Posteriormente, se realizó un análisis de correspondencia canónica para reducir la dimensionalidad de las estructuras morfológicas.

Se llevó a cabo un análisis de regresión paso a paso para evaluar el efecto de la tasa de supervivencia y la abundancia relativa de depredadores sobre las estructuras morfológicas en el paquete estadístico JMP. Para la selección de los mejores modelos se estableció un $\alpha = 0.25$ debido a que dado el tamaño de muestra ($N = 5$ poblaciones) fue demasiado pequeño para detectar efectos reales con un $\alpha = 0.05$. Las estructuras morfológicas medidas a través de métodos de morfometría tradicional fueron transformadas en logaritmo (base 10) para normalizar los datos.

RESULTADOS

Enfoque entre sitios

Supervivencia. En total se marcaron 822 individuos de *Rhinella marina* en el Río Coahuayana, 836 en el río Armería, 870 en el Río Marabasco, 737 en el Río Cuixmala y 656 en el Río San Nicolás. Los mejores modelos de los residuos de la talla de cada una de las estructuras morfológicas muestran una relación cuadrática de la talla con la probabilidad de supervivencia (Φ), además de un claro efecto de los sitios (la probabilidad de supervivencia difiere entre sitios; Tabla 4). Las diferencias entre los modelos están dadas por la interacción o el efecto aditivo del sitio de origen y del tamaño de las estructuras morfológicas. Además, la probabilidad de recaptura (p) parece ser constante o diferente entre sitios. El escenario más verosímil indica que la probabilidad de supervivencia es una función de las estructuras morfológicas 1 (longitud del tronco) y 3 (longitud isquion-sacro) ya que tienen un $\Delta AIC < 2$ (Tabla 4).

De acuerdo a los promedios ponderados de los modelos soportados por los datos, la supervivencia en el Río Cuixmala es mayor que en el resto de los sitios (Tabla 5, Figura 11). Aunque los intervalos de confianza en el resto de los sitios se superponen, se observa una tendencia de los sitios Marabasco y San Nicolás hacia una tasa de supervivencia más baja.

Tabla 4. Modelos de mayor soporte en los datos de marca y recaptura para *Rhinella marina*. Cada modelo representa una hipótesis de la variación de la probabilidad de supervivencia (Φ) y la probabilidad de recaptura (p). Los parámetros pueden ser constantes (\cdot), variar entre sitios (s) o variar linealmente con respecto a la estructura morfológica (M) o de manera no lineal con respecto a las estructuras morfológicas (M^2). También puede haber efectos aditivos (+) e interactivos (\times) entre las distintas fuentes de variación. AIC es el criterio de información de Akaike. El valor más pequeño indica el modelo con mayor ajuste a los datos. Se muestran también la diferencia de cada modelo con respecto al primer modelo en sus valores AIC (Δ AIC), el apoyo relativo (peso) de cada modelo en los datos (w) y el número de parámetros calculados por cada modelo. Se muestran en negritas los modelos con un Δ AIC < 2 .

Modelo	AIC	Δ AIC	w	No. parámetros
$\Phi (s \times M_1^2) p(s)$	4067.89	0	0.58	24
$\Phi (s + M_3^2) p(s)$	4068.72	0.82	0.39	14
$\Phi (s + M_4^2) p(\cdot)$	4074.67	6.78	0.03	14
$\Phi (s + M_2^2) p(\cdot)$	4085.89	17.99	<0.0001	14
$\Phi (s \times M_5^2) p(s)$	4102.87	34.97	0	24

Tabla 5. Tasas de supervivencia (Φ) estimadas a partir de los promedios ponderados por el apoyo relativo en cada modelo. Se muestra la estimación para cada sitio, así como los intervalos de confianza (95%) correspondientes.

Sitio	Promedio ponderado de Φ	Intervalo de confianza
CO	0.51	0.410 - 0.608
A	0.59	0.532 - 0.651
M	0.41	0.338 - 0.492
CU	0.72	0.648 - 0.787
SN	0.42	0.279 - 0.582

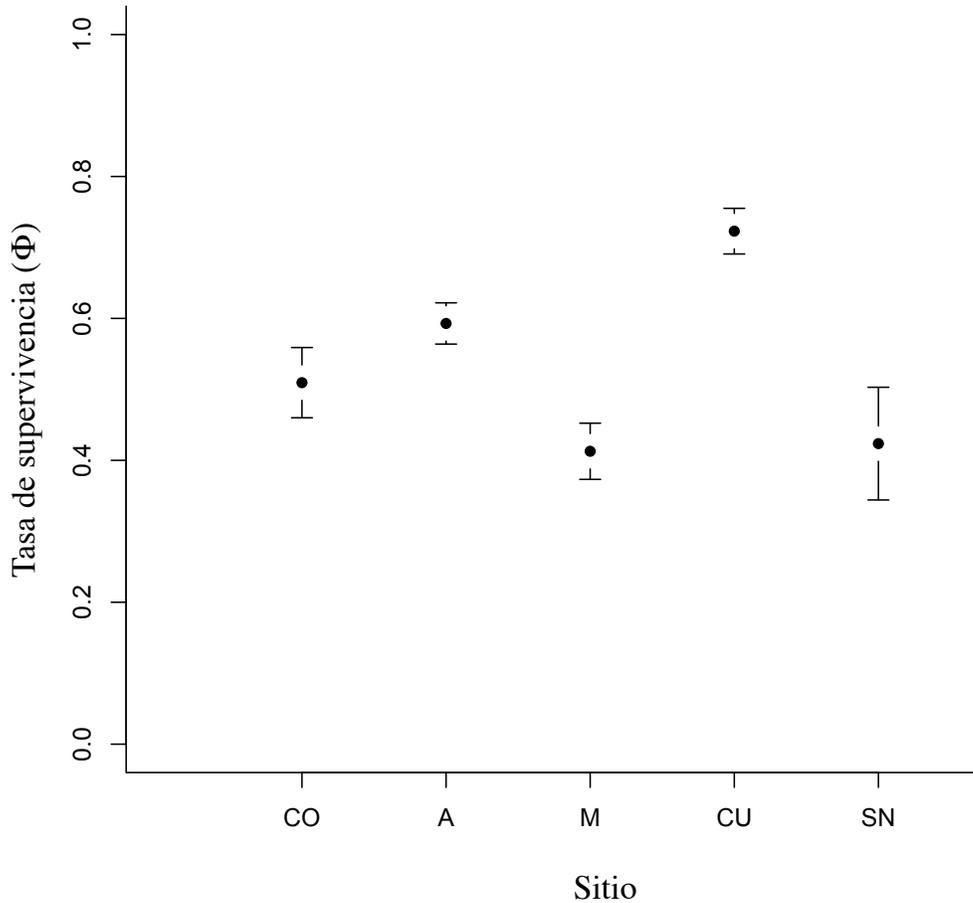


Figura 11. Probabilidad de supervivencia de individuos post-metamórficos en cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Las letras indican los sitios de acuerdo a la tabla 1. Las barras representan los intervalos de confianza (95%).

Abundancia de depredadores

Arañas. De acuerdo al índice de Gates utilizado para calcular la densidad de arañas en los sitios, se observó una densidad distinta en cada localidad (Figura 12). Los sitios con una densidad mayor fueron los sitios Coahuayana y San Nicolás (5.6 y 11.9 individuos por transecto respectivamente). La densidad promedio de arañas menor se registró en los sitios Armería (2.4 individuos), Marabasco (3.9 individuos) y Cuixmala (4 individuos). Las arañas que fueron observadas pertenecen a la Familia Lycosidae.

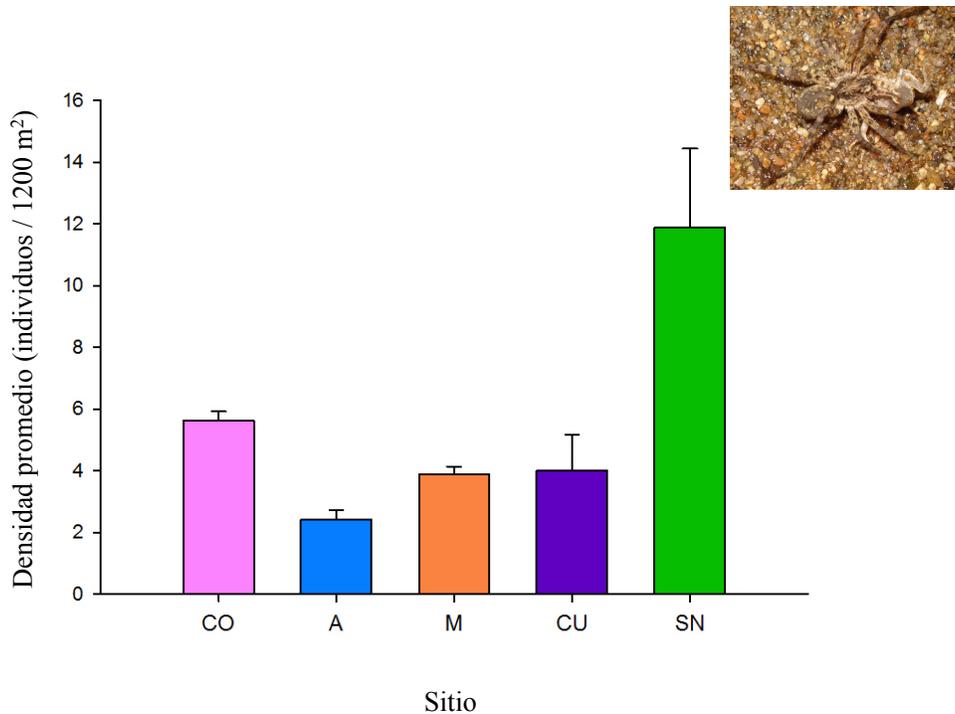


Figura 12. Índice de Gates calculado para la estimación de densidad de arañas en cada uno de los sitios. Las letras indican los sitios de acuerdo a la tabla 1. Las barras de error representan \pm un error estándar.

Serpientes. El índice de Gates calculado para las serpientes muestra que la densidad de estos depredadores fue mayor en San Nicolás con un valor de 0.57 individuos por transecto, seguida de Armería por 0.24 individuos por transecto (Figura 13). En el resto de los sitios la densidad estimada de serpientes fue de cero (Coahuayana, Marabasco y Cuixmala). Las especies de serpientes observadas fueron *Leptodeira maculata* e *Hypsiglena torquata*.

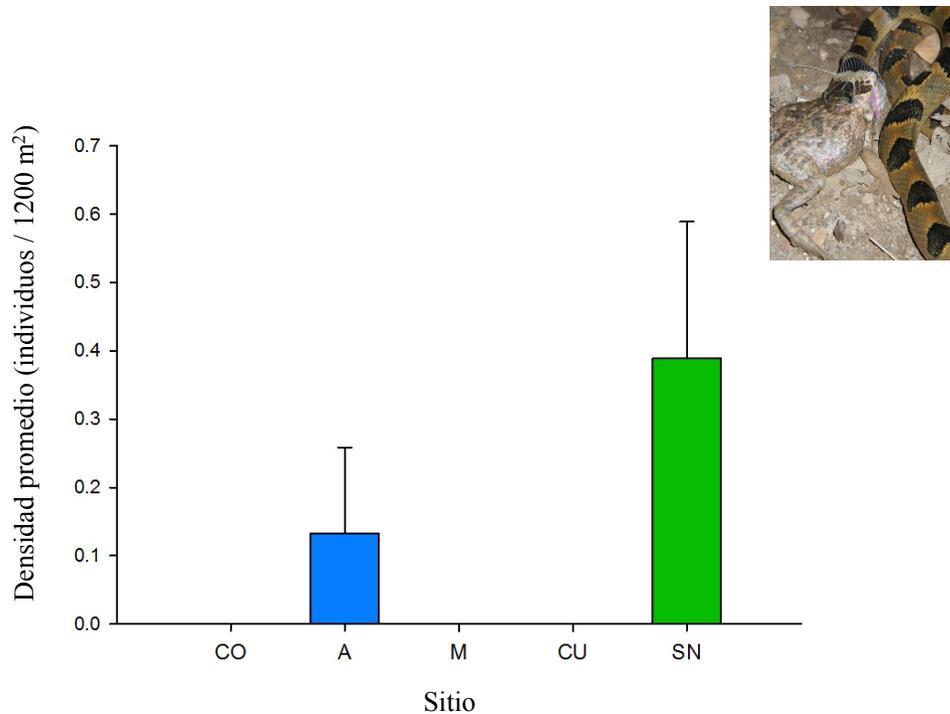


Figura 13. Índice de Gates calculado para la estimación de densidad de serpientes en cada uno de los sitios. Las letras indican los sitios de acuerdo a la tabla 1. Las barras de error representan \pm un error estándar.

Aves. El promedio de las especies de aves depredadoras de anfibios para cada sitio fue mayor en Armería con un valor de 12.6 individuos, seguido de Cuixmala con 7.4, San Nicolás con 5.2, Marabasco con 4.9 y por último Coahuayana con 3 individuos (Figura 14). Se registraron diez especies las cuales fueron: *Ardea alba*, *Ardea herodias*, *Butorides virescens*, *Egretta thula*, *Egretta tricolor*, *Eudocimus albus*, *Megaceryle alcyon*, *Nyctanassa violacea*, *Quiscalus mexicanus* y *Tigrisoma mexicanum*. Las aves con mayor incidencia observada fueron *Quiscalus mexicanus* y *Egretta thula*.

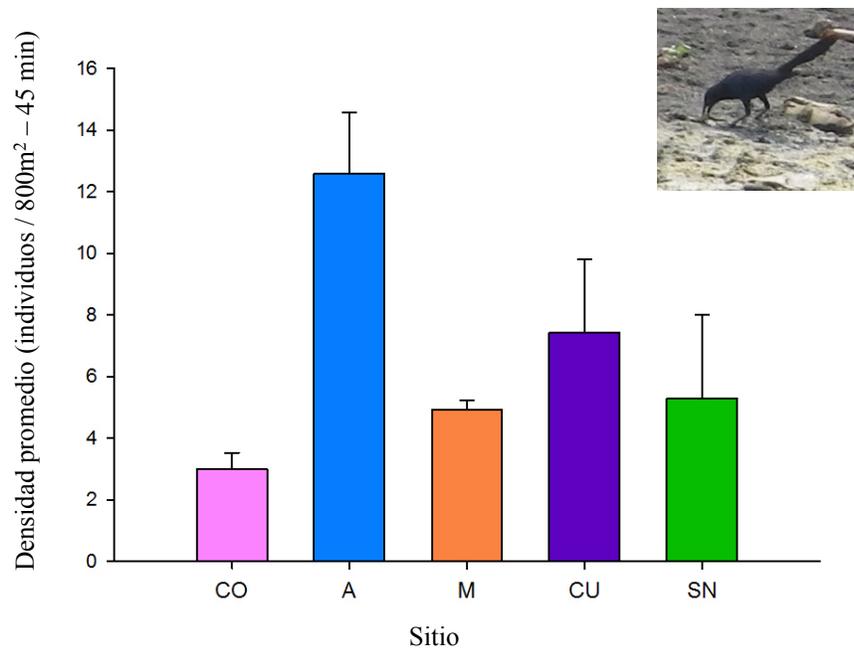


Figura 14. Promedio de las aves observadas en cada uno de los sitios. Las letras indican los sitios de acuerdo a la tabla 1. Las barras de error representan \pm un error estándar.

Número total de depredadores. El análisis de componentes principales realizado para las arañas, serpientes y aves resultó en un primer componente principal ($PC1_{dep}$) que explicó el 60.8% de la varianza, mientras que el componente principal dos ($PC2_{dep}$) explicó el 34.4% de la varianza total en los datos. El primer componente principal está cargado por las arañas y serpientes y el segundo componente principal está cargado por las aves (Figura 15). Esto indica que sitios con más arañas tienen también más serpientes y que la abundancia de estos dos grupos de organismos es independiente a la abundancia de las aves.

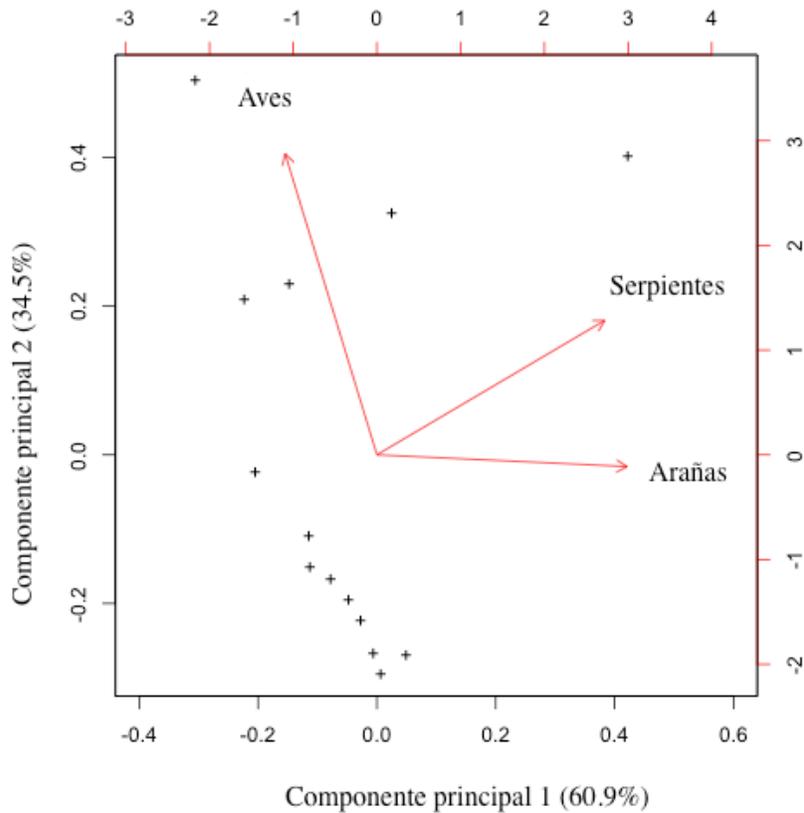


Figura 15. Componentes principales uno y dos para los tres tipos de depredadores de *Rhinella marina*: arañas, serpientes y aves. Los puntos dentro de la gráfica representan ocasiones de captura para cada población.

Los ANOVA mostraron diferencias significativas en la composición de depredadores entre sitios en los dos primeros componentes principales (Tabla 6). La prueba de Tukey realizada para el $PC1_{dep}$ muestra que San Nicolás es el sitio que difiere del resto de los sitios. El número de arañas y serpientes es mayor en este sitio (Figura 16). En cuanto al $PC2_{dep}$, Armería y San Nicolás difieren del resto de los sitios. Armería es el sitio con un mayor número de aves (Figura 17).

Tabla 6. Resultados del ANOVA que examinó la variación entre sitios en la composición de depredadores. $PC1_{dep}$ corresponde al primer componente principal de los tipos de depredadores (arañas y serpientes) y $PC2_{dep}$ corresponde al segundo componente principal (aves).

Variable de respuesta	Efecto	SS	gl	MS	F	P
$PC1_{dep}$						
	Sitio	17.11	4	4.28	5.06	0.017
	Error	8.46	10	0.85		
	Total	25.57	14			
$PC2_{dep}$						
	Sitio	8.95	4	2.24	4.05	0.033
	Error	5.52	10	0.55		
	Total	14.47	14			

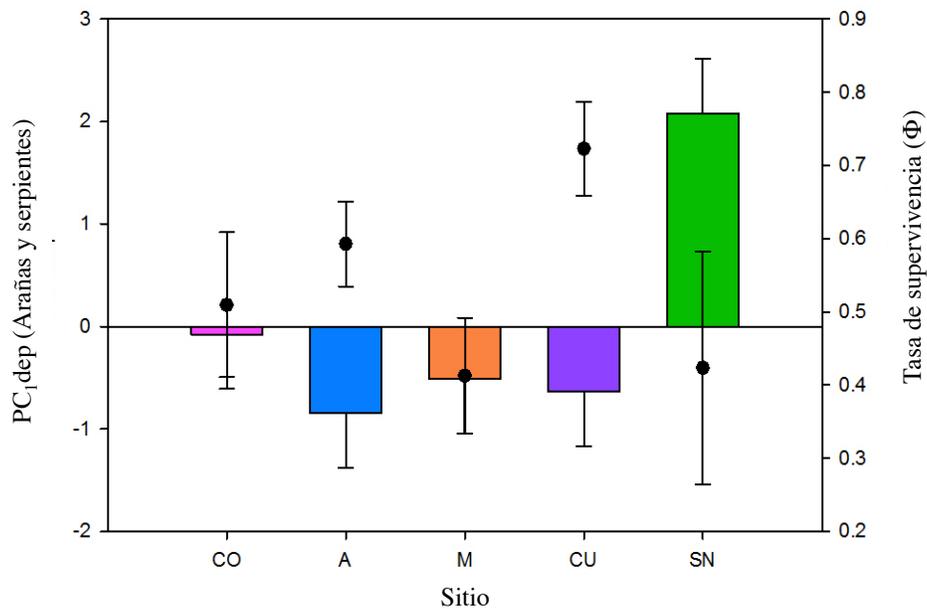


Figura 16. Resultado de la prueba de Tukey para el PC1 de depredadores. Las letras indican los sitios de acuerdo a la tabla 1. Las barras de error representan \pm un error estándar. Se muestran también las tasas de supervivencia de cada sitio con sus respectivos intervalos de confianza (95%).

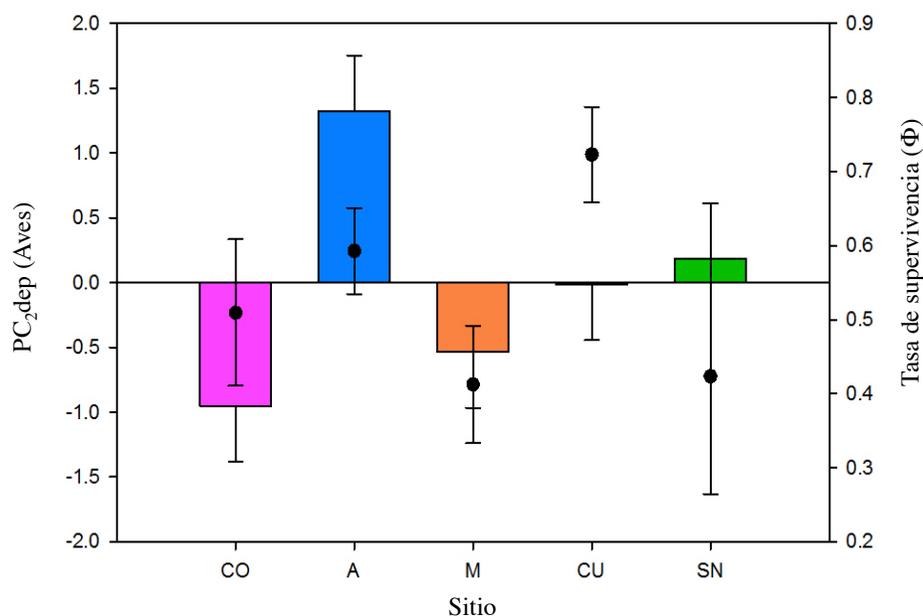


Figura 17. Resultado de la prueba de Tukey para el PC2 de depredadores. Las letras indican los sitios de acuerdo a la tabla 1. Las barras de error representan \pm un error estándar. Se muestran también las tasas de supervivencia de cada sitio con sus respectivos intervalos de confianza (95%).

Análisis de datos morfométricos

Morfometría geométrica. Las poblaciones de *R. marina* mostraron diferencias significativas en la forma corporal. El MANCOVA mostró efectos significativos del tamaño del centroide, el sitio y la interacción entre el tamaño del centroide y el sitio sobre los RWs (Tabla 7). Con base en la lambda de Wilks's (Λ), el tamaño del centroide fue el término con mayor importancia en la variación morfológica (lo cual indica alometría). De hecho, esta covariable tuvo el efecto más fuerte sobre la morfología (η^2 parcial = 0.58). Los efectos del sitio y de la interacción entre el sitio y el tamaño del centroide tuvieron efectos más débiles (sitio: η^2 parcial = 0.33, sitio \times centroide: η^2 parcial = 0.21; Tabla 7).

Tabla 7. Resultados del MANCOVA que examinó la variación entre sitios en la morfología de *Rhinella marina*. El tamaño del centroide fue incluido como covariable. La magnitud de los efectos fue estimada utilizando η^2 parciales.

Factor	Wilks's Λ	gl	F	P	η^2 parcial
Tamaño del centroide	0.013	28, 190	8.07	<0.0001	0.581
Sitio	0.207	112, 190	2.83	<0.0001	0.326
Sitio \times Tamaño del centroide	0.396	112, 190	1.52	0.001	0.207

El efecto significativo del factor sitio indica una divergencia morfológica entre sitios. Se derivaron dos eigen-vectores de divergencia del análisis de correspondencia canónica, de los cuales d_1 es el más importante debido a que capturó los aspectos más relevantes de la variación morfológica entre sitios. El eje de divergencia uno (d_1) muestra cambios en la pelvis y en la cabeza, mientras que el eje de divergencia dos (d_2) muestra una ligera rotación en el eje vertical de la columna vertebral. La representación visual de las diferencias morfológicas se muestra en las gráficas de deformación (Figura 18). La variable canónica derivada de dicho efecto (d_1) reveló que Cuixmala es un sitio con individuos con una pelvis más estrecha y comprimida y una cabeza grande, en comparación con Marabasco y San Nicolás que tienen individuos con una pelvis más ancha y alargada y una cabeza angosta. Cuixmala fue el sitio con una tasa de supervivencia mayor, mientras que Marabasco y San Nicolás tuvieron las tasas de supervivencia más bajas. Finalmente, Armería y Coahuayana son sitios con morfologías intermedias entre estos dos extremos.

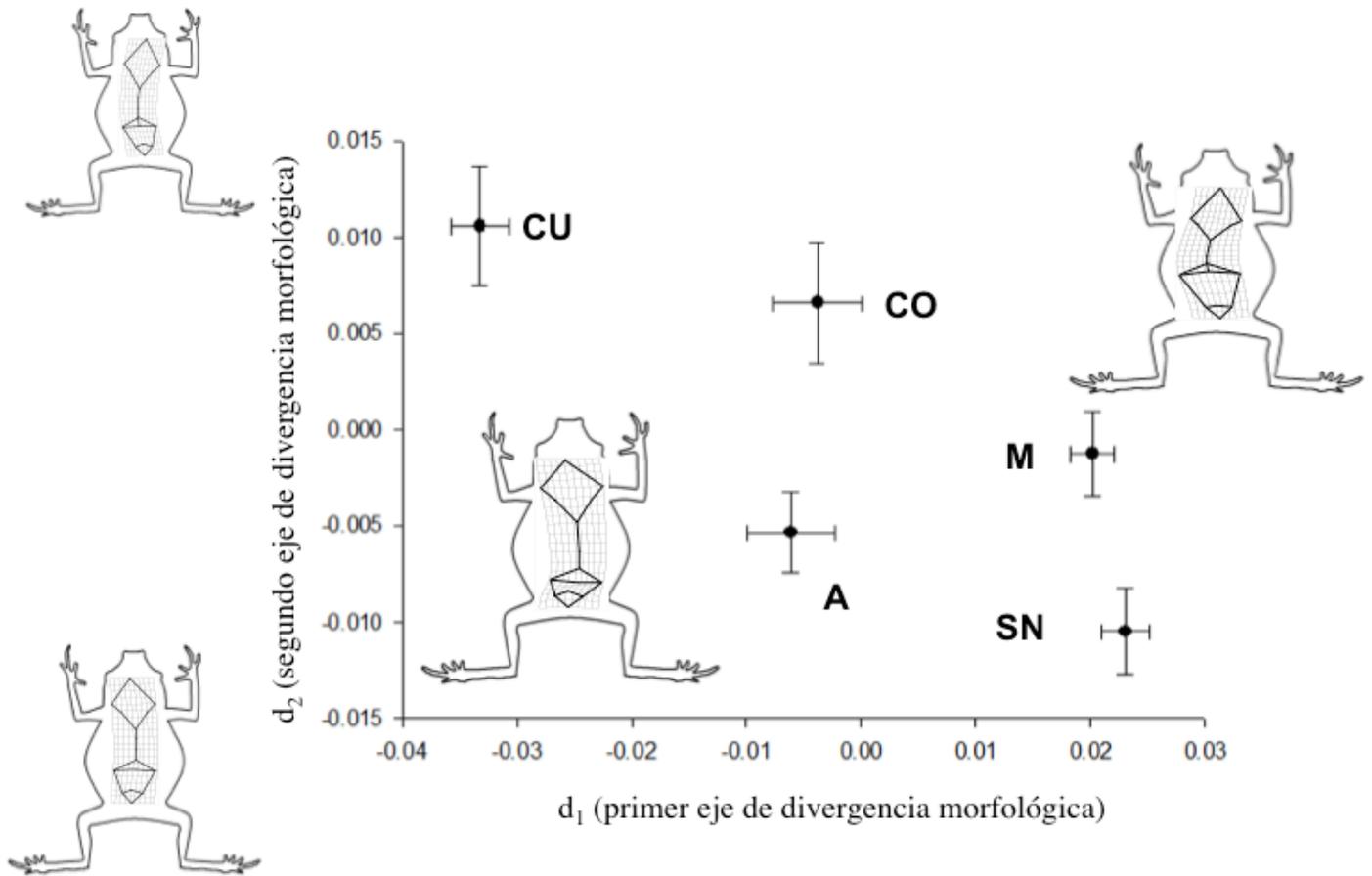


Figura 18. Divergencia morfológica entre las poblaciones de *Rhinella marina*. La variación morfológica es descrita por los ejes canónicos de divergencia morfológica (d_1 , d_2). Se muestran los valores promedio de cada población en estos ejes de divergencia y sus correspondientes gráficas de deformación. Las letras indican los sitios de acuerdo a la tabla 1. Las barras de error representan \pm un error estándar.

Morfometría tradicional. Las estructuras morfológicas que fueron medidas tuvieron distintos tamaños entre los sitios ($\Lambda = 0.82$, $P < 0001$). La longitud del tronco fue mayor en los individuos de las poblaciones de Marabasco y San Nicolás en comparación con el resto de las poblaciones (Figura 19a). El sitio con una longitud del tronco menor fue Armería. La longitud de la cadera fue mayor en los individuos de Coahuayana y menor en Armería y Cuixmala (Figura 19b). La longitud isquion-sacro fue mayor en los individuos de Coahuayana y menor en los individuos de Cuixmala (Figura 19c). La longitud del fémur

fue mayor en los individuos de Coahuayana, Armería y Marabasco y menor en Cuixmala y San Nicolás (Figura 19d). De igual manera, la longitud de la tiobiofibula fue mayor en Coahuayana, Armería y Marabasco y menor en los individuos de Cuixmala y San Nicolás (Figura 19e). La longitud del fémur y de la tibio-fibula constituyen las extremidades traseras. Por lo tanto, Cuixmala y San Nicolás fueron los sitios con extremidades traseras más pequeñas.

Relación supervivencia-abundancia de depredadores-morfología

Supervivencia- abundancia de depredadores. No se encontró una correlación mediante el coeficiente de Spearman entre el primer componente principal de depredación ($PC1_{dep}$ = arañas y serpientes) y la tasa de supervivencia ($r_s = -0.60$, $P = 0.29$; Figura 20). Asimismo, no se encontró una correlación entre el segundo componente principal de depredación ($PC2_{dep}$ = aves) y la tasa de supervivencia ($r_s = 0.30$, $P = 0.62$; Figura 21).

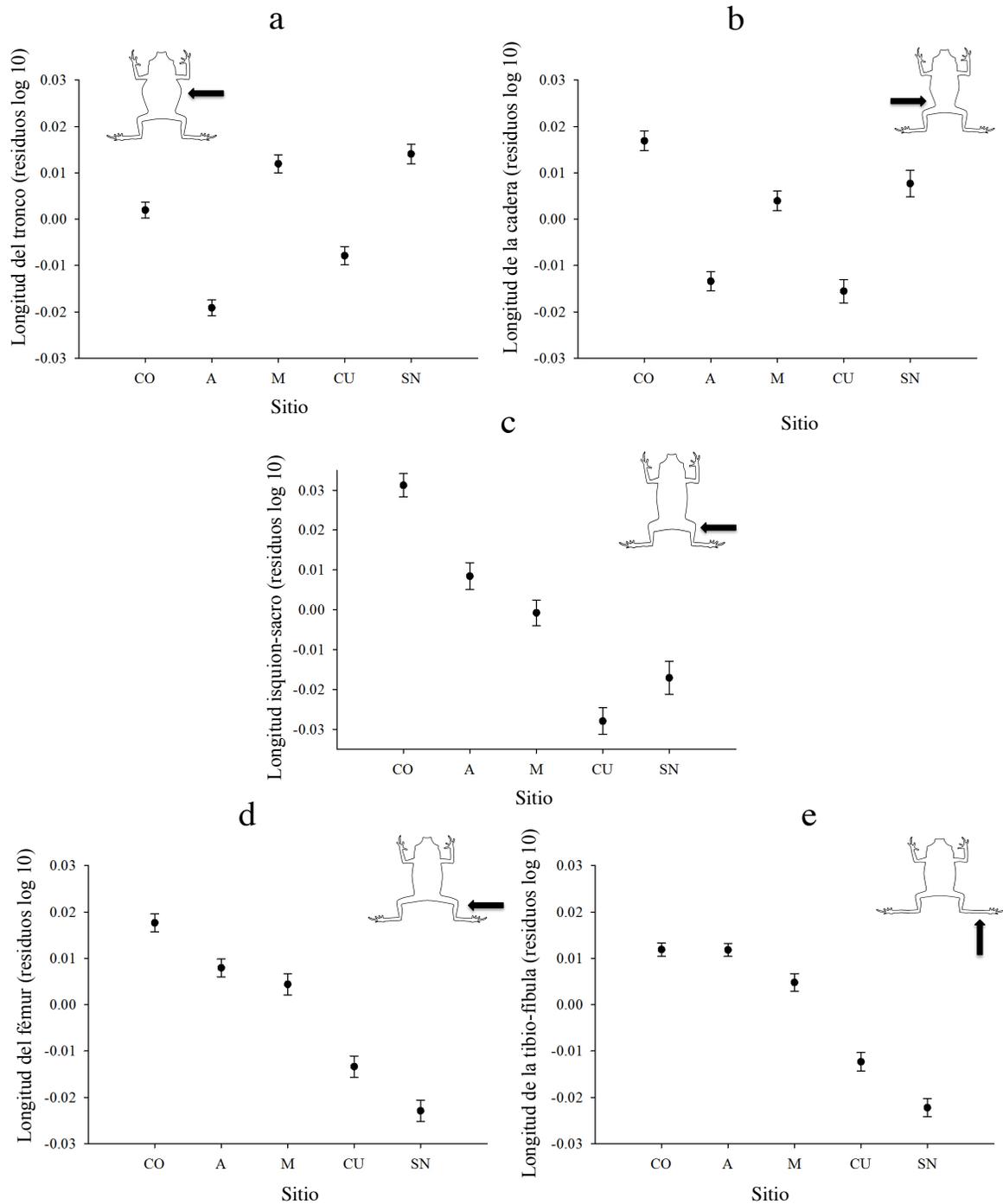


Figura 19. Residuos del tamaño en log 10 de las estructuras morfológicas de cada población de *Rhinella marina*. a) medida uno: longitud del tronco b) medida dos: longitud de la cadera c) medida tres: longitud isquion-sacro d) medida cuatro: longitud del fémur e) medida cinco: longitud de la tibio-fíbula. Las letras indican los sitios de acuerdo a la tabla 1. Las barras de error representan \pm un error estándar.

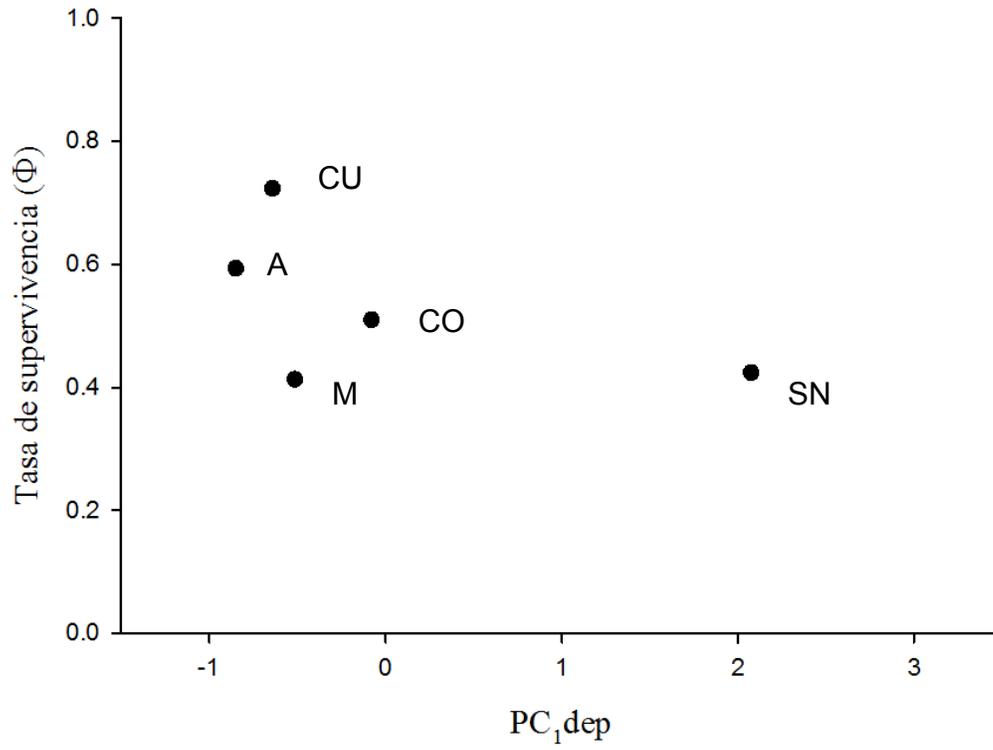


Figura 20. Correlación entre abundancia de depredadores ($PC1_{dep}$ = arañas y serpientes) y la tasa de supervivencia. Las letras indican los sitios de acuerdo a la tabla 1.

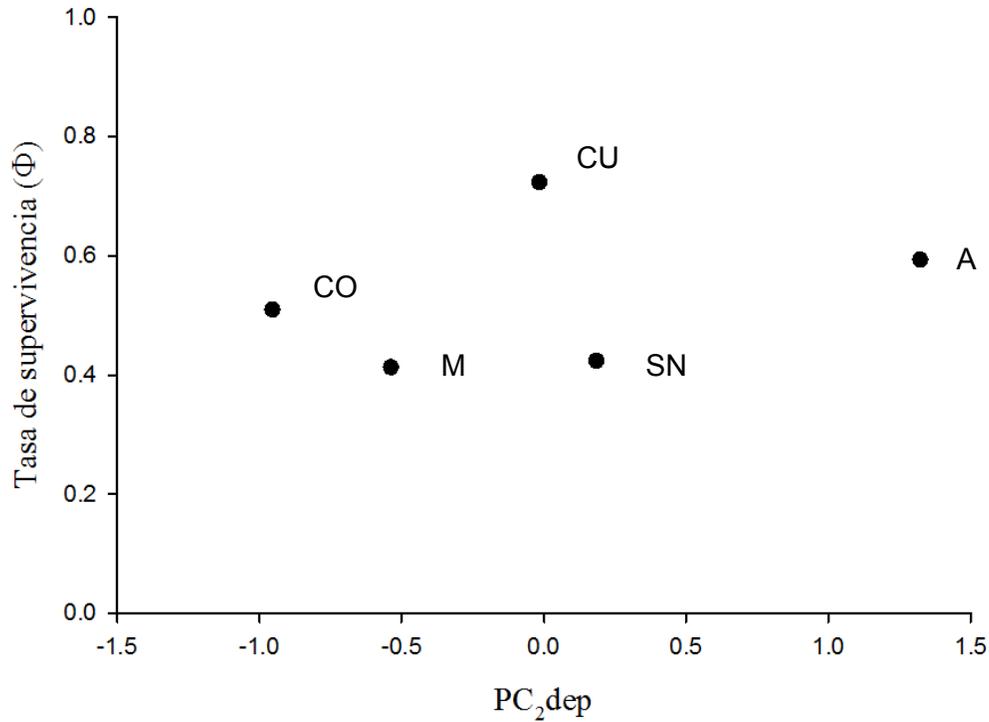


Figura 21. Correlación entre abundancia de depredadores ($PC_{2dep} = \text{aves}$) y la tasa de supervivencia. Las letras indican los sitios de acuerdo a la tabla 1.

Morfometría geométrica. El análisis de regresión a pasos sabios demostró una relación negativa entre el tamaño del centroide (C_s) y la tasa de supervivencia (Φ). Se encontró una tendencia hacia una relación negativa con la abundancia de depredadores aunque esta relación no fue significativa (Tabla 8).

Tabla 8. Resultados de la regresión a pasos sabios que evaluó los efectos de la supervivencia y la abundancia de depredadores en el tamaño del centroide en *Rhinella marina*. El modelo final incluyó solamente aquellos regresores con una $P > 0.25$. Se presentan el coeficiente parcial de regresión, los grados de libertad, el estadístico F y su probabilidad asociada.

$$\mathbf{Cs = Phi + PC1_{dep} + PC2_{dep}}$$

Factor	β	gl	F	P
Phi	-894.43	1,2	19.53	0.047
PC1 _{dep}	-39.61	1,2	4.26	0.175

El análisis de regresión a pasos sabios para evaluar la forma demostró una relación negativa entre los residuos (forma corporal independiente de los efectos alométricos) y la supervivencia, así como una relación positiva entre la forma y la densidad de arañas y serpientes (PC1_{dep}; Tabla 9).

Tabla 9. Resultados de la regresión paso a paso que evaluó los efectos de la supervivencia y la abundancia de depredadores en los residuos del eje de divergencia uno (d_1) en la morfología de *Rhinella marina*. El modelo final incluyó solamente aquellos regresores con una $P > 0.25$. Se presentan el coeficiente parcial de regresión, los grados de libertad, el estadístico F y su probabilidad asociada.

$$\mathbf{Residuos = Phi + PC1_{dep} + PC2_{dep}}$$

Factor	β	gl	F	P
Phi	-0.06	1,2	26.30	0.036
PC1 _{dep}	0.005	1,2	22.14	0.042

Morfometría tradicional. El análisis de regresión paso a paso indicó que la longitud relativa de las diferentes estructuras morfológicas no está correlacionada con la abundancia de depredadores ni con la tasa de supervivencia (Tabla 10). Se encontró una tendencia negativa entre las medidas y PC1_{dep}, aunque esta relación no fue significativa.

Tabla 10. Resultados de la regresión paso a paso de las estructuras morfológicas (eje canónico de los residuos log transformados) que evaluó los efectos de la supervivencia y la abundancia de depredadores en *Rhinella marina*. El modelo final incluyó solamente aquellos regresores con una $P > 0.25$. Se presentan el coeficiente parcial de regresión, los grados de libertad, el estadístico F y su probabilidad asociada.

Medidas tomadas en campo= Phi + PC1_{dep} + PC2_{dep}

Factor	β	gl	F	P
PC1 _{dep}	-0.004	1	3.30	0.166

Enfoque dentro de sitios

Los individuos de las poblaciones de *R. marina* mostraron alta variación en la forma corporal. Los ejes de divergencia muestran las diferencias entre los individuos de cada sitio (Figura 22). Armería, Coahuayana y Cuixmala son los sitios que presentan mayor variación entre individuos a lo largo de los ejes de variación morfológica. Los individuos de Marabasco y San Nicolás presentan una variación menor, sitios que presentaron las tasas de supervivencia más bajas (Figura 11).

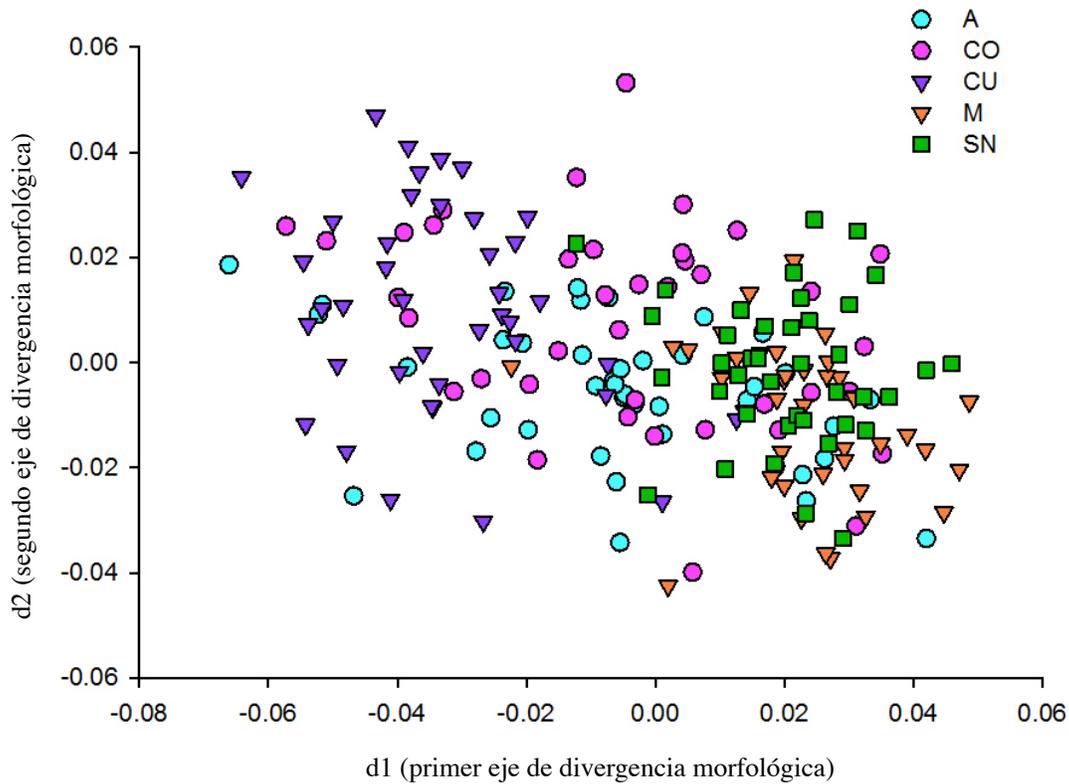


Figura 22. Representación gráfica de los dos primeros ejes de divergencia morfológica (d_1 y d_2) de cada uno de los individuos de las cinco poblaciones estudiadas de *Rhinella marina*. Cada símbolo representa un individuo.

Supervivencia. El modelo con mayor soporte en los datos de marca y recaptura para la estructura morfológica uno (longitud del tronco) mostró una relación cuadrática de la talla con la probabilidad de supervivencia (Φ) y que la forma de esta función difiere entre sitios (i.e. hay una interacción entre los efectos del tamaño de la longitud del tronco y el sitio de origen; Tabla 11). La probabilidad de recaptura (p) fue diferente entre sitios. Este modelo tuvo un apoyo relativo del 99% ($w = 0.99$). El siguiente modelo (con un $\Delta AIC > 2$ con respecto al mejor modelo) indicó que la relación es aditiva y no interactiva. Sin embargo, este modelo no tiene apoyo en los datos ($w = 0.0001$; Tabla 11).

En las cinco poblaciones los residuos de la longitud del tronco mostraron una relación cuadrática con la supervivencia (Figura 23- M_1). En general, los individuos con

valores intermedios de la longitud del tronco tienen mayor probabilidad de supervivencia. En cuatro de las cinco poblaciones las estimaciones de supervivencia en función de la longitud del tronco son poco precisas tal como lo denotan los amplios intervalos de confianza (Figura 23-M₁).

El modelo con mayor soporte en los datos de marca y recaptura para la estructura morfológica dos (longitud de la cadera) mostró una relación cuadrática de la talla con la probabilidad de supervivencia (Φ), además de un claro efecto de los sitios (la probabilidad de supervivencia promedio difiere entre sitios; Tabla 11). En este mejor modelo no hay una interacción entre la longitud de la cadera y los sitios, por lo que sus efectos son aditivos. La probabilidad de recaptura (p) fue diferente entre sitios. Este modelo tuvo un apoyo de tan solo 40% ($w = 0.40$). El siguiente mejor modelo tuvo un ajuste similar al del primer modelo ($\Delta AIC < 2$) e indicó que la relación es interactiva y no aditiva por lo que hay incertidumbre con respecto a si hay o no diferencias entre sitios en la forma de la relación entre la longitud de la cadera y la tasa de supervivencia. Este modelo tuvo un apoyo también considerable del 31% ($w = 0.31$). Otro tercer modelo también tuvo un fuerte ajuste en los datos y similar al de los dos modelos anteriores ($\Delta AIC < 2$). Este modelo también mostró un efecto aditivo de los efectos del sitio y de la longitud de la cadera sobre la tasa de supervivencia. Sin embargo, el parámetro p fue constante entre sitios. Esto indica incertidumbre también con respecto a p . Este modelo tuvo un apoyo relativo del 27% ($w = 0.27$). Estos tres modelos que ajustaron de manera similar a los datos coinciden en que hay una relación cuadrática entre la longitud de la cadera y la tasa de supervivencia.

En las cinco poblaciones los residuos de la longitud de la cadera mostraron una relación cuadrática con la supervivencia (Figura 23-M₂). La mayor tasa de supervivencia ocurre en los individuos con una longitud intermedia de la cadera. En algunos sitios como en Armería y Cuixmala las diferencias en la tasa de supervivencia de los individuos con longitudes de la cadera intermedias son más marcadas en comparación con individuos que tienen caderas más pequeñas o más grandes. En cambio, en otros sitios como Marabasco y San Nicolás la diferencia en las tasas de supervivencia de organismos con caderas intermedias en comparación con individuos con caderas más pequeñas o más grandes es menos drástica.

El modelo con mayor soporte en los datos de marca y recaptura para la estructura morfológica tres (longitud isquion-sacro) mostró una relación cuadrática de la talla con la probabilidad de supervivencia (Φ), además de un claro efecto de los sitios (la probabilidad de supervivencia promedio difiere entre sitios; Tabla 11). En este mejor modelo no hay una interacción entre la longitud del isquion-sacro y los sitios, por lo que sus efectos son aditivos. La probabilidad de recaptura (p) fue constante entre sitios. Este modelo tuvo un apoyo del 49% ($w = 0.49$). El siguiente mejor modelo tuvo un ajuste similar a los datos ($\Delta AIC < 2$) y también indicó efectos aditivos de la longitud isquion-sacro (relación cuadrática) y del sitio de origen sobre la tasa de supervivencia. La diferencia entre este modelo y el de mejor ajuste fue solo en el parámetro p , que en este caso varió entre sitios. Este modelo tuvo un apoyo del 47% ($w = 0.47$).

En las cinco poblaciones los residuos de la longitud isquion-sacro mostraron una relación cuadrática con la supervivencia (Figura 23-M₃). En las cinco poblaciones se observa que la supervivencia es mayor en individuos con una longitud intermedia del isquion-sacro. Al igual que lo que se observó en la longitud de la cadera, en algunos sitios como en Coahuayana, Armería y Cuixmala las diferencias en la tasa de supervivencia de los individuos con longitudes intermedias del isquion-sacro son más marcadas en comparación con individuos que tienen un isquion-sacro más pequeño o más grande. En cambio, en otros sitios como Marabasco y San Nicolás la diferencia en las tasas de supervivencia de organismos con longitudes intermedias del isquion-sacro en comparación con individuos con un isquion-sacro más pequeño o más grande es menos drástica.

El modelo con mayor soporte en los datos de marca y recaptura para la estructura morfológica cuatro (longitud del fémur) mostró una relación cuadrática de la talla con la probabilidad de supervivencia (Φ), además de un claro efecto de los sitios (la probabilidad de supervivencia promedio difiere entre sitios; Tabla 11). En este mejor modelo no hay una interacción entre la longitud del fémur y los sitios, por lo que sus efectos son aditivos. La probabilidad de recaptura (p) fue constante entre sitios. Este modelo tuvo un apoyo del 53% ($w = 0.53$). El siguiente mejor modelo tuvo un ajuste similar a los datos ($\Delta AIC < 2$) y también indicó efectos aditivos de la longitud del fémur (relación cuadrática) y del sitio de origen sobre la tasa de supervivencia. La diferencia entre este modelo y el de mejor ajuste

fue solo en el parámetro p , que en esta caso varió entre sitios. Este modelo tuvo un apoyo del 42% ($w = 0.42$).

En las cinco poblaciones los residuos de la longitud del fémur mostraron una relación cuadrática con la supervivencia (Figura 24-M₄). En las cinco poblaciones se observa que la supervivencia es mayor en individuos con una longitud intermedia del fémur. Al igual que lo que se observó en la longitud de la cadera y del isquion-sacro, en algunos sitios como en Coahuayana, Armería y Cuixmala las diferencias en la tasa de supervivencia de los individuos con longitudes intermedias del fémur son más marcadas en comparación con individuos que tienen un fémur más pequeño o más grande. En cambio, en otros sitios como Marabasco y San Nicolás la diferencia en las tasas de supervivencia de organismos con longitudes intermedias del fémur en comparación con individuos con un fémur más pequeño o más grande es menos drástica.

El modelo con mayor soporte en los datos de marca y recaptura para la estructura morfológica cinco (longitud de la tibio-fíbula) mostró una relación cuadrática de la talla con la probabilidad de supervivencia (Φ) y que la forma de esta función difiere entre sitios (i.e. hay una interacción entre los efectos del tamaño de la longitud media del cuerpo y el sitio de origen; Tabla 11). La probabilidad de recaptura (p) fue diferente entre sitios. Este modelo tuvo un apoyo relativo del 51% ($w = 0.51$). El siguiente mejor modelo tuvo un ajuste similar a los datos ($\Delta AIC < 2$) y también indicó una interacción entre la longitud de la tibio-fíbula (relación cuadrática) y del sitio de origen sobre la tasa de supervivencia. La diferencia entre este modelo y el de mejor ajuste fue solo en el parámetro p , que en este caso fue constante para todos los sitios. Este modelo tuvo un apoyo del 45% ($w = 0.45$).

En las cinco poblaciones los residuos de la longitud de la tibio-fíbula mostraron una relación cuadrática con la supervivencia (Figura 24-M₅). En general, los individuos con valores intermedios de la tibio-fíbula tienen mayor probabilidad de supervivencia. En Coahuayana las estimaciones de supervivencia en función de la tibio-fíbula son poco precisas tal como lo denotan los amplios intervalos de confianza. En Armería la curva es más estrecha, lo que indica que solo los individuos con tamaños muy particulares e intermedios de la tibio-fíbula tienen altas probabilidades de sobrevivir en comparación con el resto de las poblaciones.

Tabla 11. Modelos de mayor soporte en los datos de marca y recaptura para *Rhinella marina* para las cinco estructuras morfológicas. Cada modelo representa una hipótesis de la variación de la probabilidad de supervivencia (Φ) y la probabilidad de recaptura (p). Los parámetros pueden ser constantes (\cdot), variar entre sitios (s) o variar linealmente con respecto a la estructura morfológica (M) o de manera no lineal con respecto a la estructura morfológica (M^2). También puede haber efectos aditivos (+) e interactivos (\times) entre las distintas fuentes de variación. AIC es el criterio de información de Akaike. El valor más pequeño indica el modelo con mayor ajuste a los datos. Se muestran también la diferencia de cada modelo con respecto al primer modelo en sus valores AIC (Δ AIC), el apoyo relativo (peso) de cada modelo en los datos (w) y el número de parámetros calculados por cada modelo. Se muestran en negritas los modelos con un Δ AIC < 2 .

Modelo	AIC	Δ AIC	w	No. parámetros
Longitud del tronco				
$\Phi (s \times M_1^2) p(s)$	4067.89	0	0.99	24
$\Phi (s + M_1^2) p(\cdot)$	4085.28	17.39	0.0001	10
$\Phi (s + M_1^2) p(s)$	4085.32	17.43	0.0001	14
$\Phi (M_1^2) p(s)$	4098.43	39.54	0	9
Longitud de la cadera				
$\Phi(s + M_2^2) p(s)$	4085.89	0	0.40	14
$\Phi (s \times M_2^2) p(s)$	4086.38	0.49	0.31	24
$\Phi (s + M_2^2) p(\cdot)$	4086.69	0.80	0.27	10
$\Phi (M_2^2) p(s)$	4099.81	13.92	<0.0001	9
$\Phi (s + M_2) p(s)$	4158.71	72.82	0	12
Longitud isquion-sacro				
$\Phi(s + M_3^2) p(\cdot)$	4068.72	0	0.49	10
$\Phi(s + M_3^2) p(s)$	4068.81	0.08	0.47	14
$\Phi(s \times M_3^2) p(s)$	4074.66	5.94	0.02	24
$\Phi(M_3^2) p(s)$	4078.27	9.55	0.004	9
$\Phi(s \times M_3) p(s)$	4156.22	87.49	0	18

Tabla 11. Continuación.

Longitud del fémur				
$\Phi(s+M_4^2) p(\cdot)$	4074.67	0	0.53	10
$\Phi(s+M_4^2) p(s)$	4075.13	0.45	0.42	14
$\Phi(s \times M_4^2) p(\cdot)$	4080.27	5.59	0.03	20
$\Phi(s \times M_4^2) p(s)$	4085.33	10.66	0.002	24
$\Phi(M_4^2) p(s)$	4086.02	11.34	0.001	9
$\Phi(s \times M_4) p(s)$	4155.01	80.33	0	18
Longitud de la tibio-fíbula				
$\Phi(s \times M_5^2) p(s)$	4102.87	0	0.51	24
$\Phi(s \times M_5^2) p(\cdot)$	4103.15	0.28	0.45	20
$\Phi(s+M_5^2) p(s)$	4109.64	6.76	0.01	14
$\Phi(s+M_5^2) p(\cdot)$	4110.41	7.54	0.01	10
$\Phi(M_5^2) p(s)$	4121.26	18.39	<0.0001	9
$\Phi(s+M_5) p(s)$	4157.53	54.65	0	13

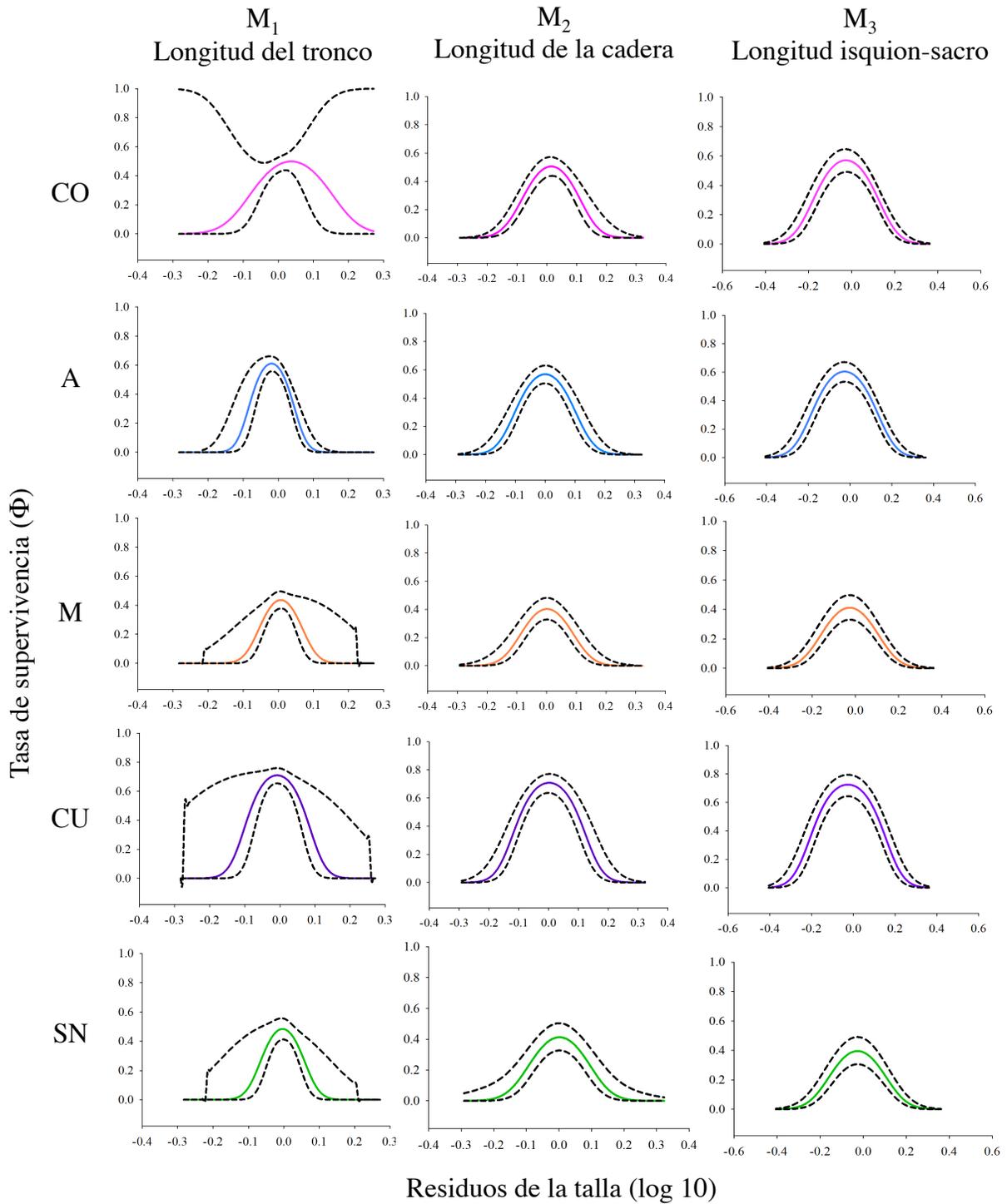


Figura 23. Relación estimada entre la talla de los individuos M_1 , M_2 y M_3 (residuos con respecto a la talla) y la tasa de supervivencia (Φ) para las cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Las líneas punteadas representan intervalos de confianza al 95%. Las letras indican cada uno de los sitios de acuerdo a la tabla 1.

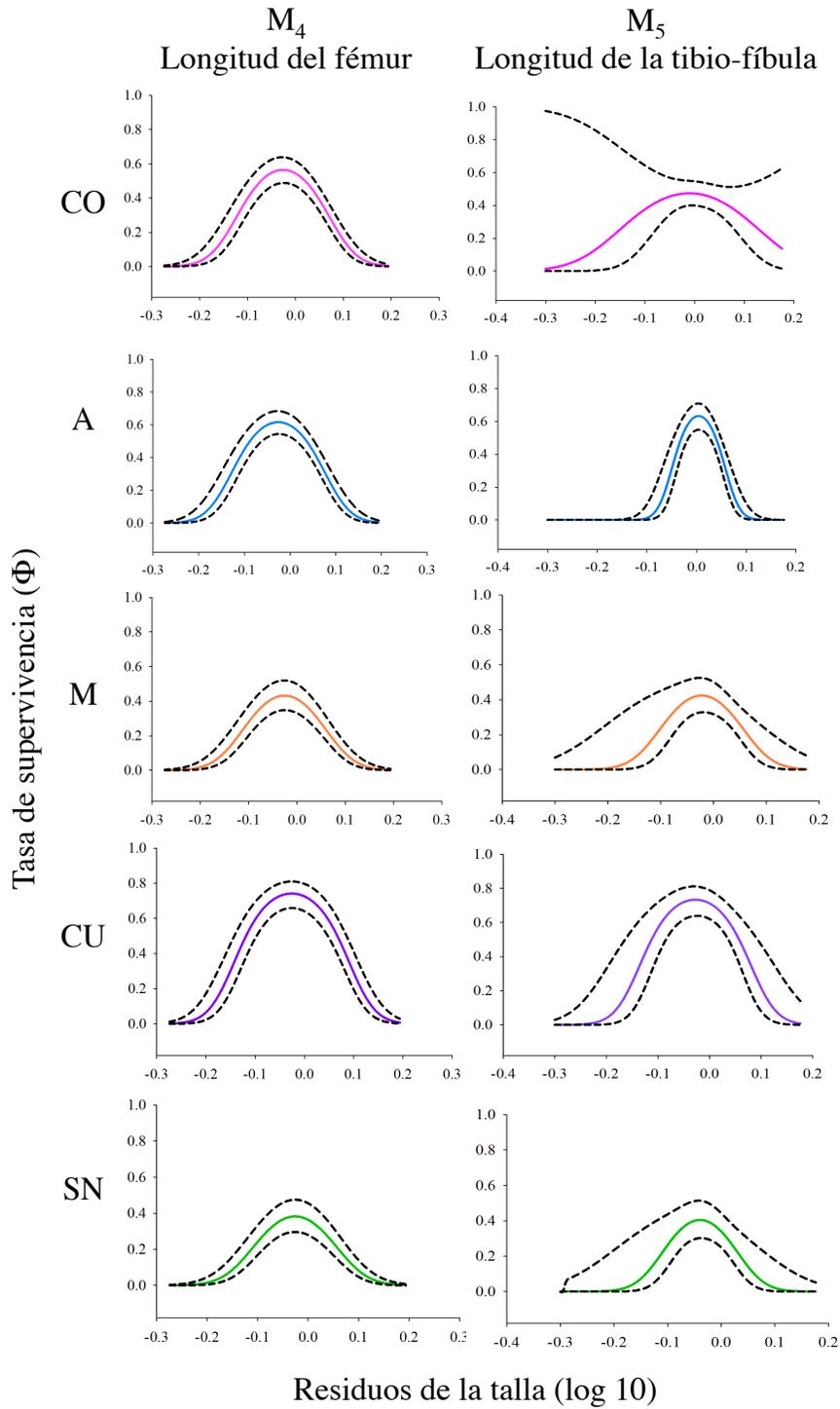


Figura 24. Relación estimada entre la talla de los individuos M_4 y M_5 (residuos con respecto a la talla) y la tasa de supervivencia (Φ) para las cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Las líneas punteadas representan intervalos de confianza al 95%. Las letras indican cada uno de los sitios de acuerdo a la tabla 1.

DISCUSIÓN

Variación en las tasas de supervivencia entre poblaciones

La supervivencia de las distintas poblaciones de *R. marina* varió en función del tamaño de la estructura morfológica y el sitio. La relación entre la tasa de supervivencia y la talla fue cuadrática más que lineal. Este patrón se repitió en todos los sitios y en todas las estructuras morfológicas de acuerdo al mejor modelo para cada estructura morfológica. En los cinco sitios los individuos con tallas intermedias experimentan una supervivencia mayor en comparación con individuos con tallas mayores o menores. El patrón de supervivencia está asociado a una selección estabilizadora en la talla. La selección estabilizadora se refiere a una selección no lineal con forma convexa en la que el fenotipo óptimo es un punto intermedio en el rango de fenotipos de la población (Lande y Arnold, 1983; Kingsolver y Pfennig, 2007).

De acuerdo al promedio de la tasa de supervivencia para cada uno de los sitios, Cuixmala fue el sitio con una tasa de supervivencia mayor y que es distinta del resto de los sitios. La supervivencia semanal de los individuos en este sitio fue del 72%. Las tasas de supervivencia más bajas se presentan en los sitios Marabasco y San Nicolás en los que sobreviven el 41 y 42% de los individuos cada semana respectivamente. Por otro lado, la supervivencia de Armería fue intermedia entre los otros sitios. La tasa de supervivencia semanal es del 60%, la cual es mayor que la de Coahuayana, Marabasco y San Nicolás.

La variabilidad en la supervivencia entre poblaciones ha sido detectada en una gran cantidad de estudios enfocados en una gran diversidad de taxa (e.g. Rodd y Reznick, 1997; Frederiksen et al., 2005; Kudô et al., 2011; Papadatou et al., 2011). Una de las principales causas de esta variación de mortalidad entre sitios es la depredación (Krivan y Eisner 2003). La depredación es uno de los factores ecológicos que tiene una influencia selectiva importante en todos los caracteres fenotípicos de las poblaciones, entre los cuales se incluye la morfología (Johnson y Zúñiga-Vega, 2009; Hossie et al., 2010).

Variación entre sitios en la abundancia de depredadores

Los anfibios son presas tanto de vertebrados como de invertebrados (Toledo et al., 2007). En el presente estudio se observó que los individuos de *R. marina* fueron depredados por arañas, serpientes y aves. La densidad de estos depredadores fue diferente entre sitios. En San Nicolás la densidad de arañas y serpientes fue la más alta, mientras que la densidad de aves fue mayor en Armería. Cuixmala y Coahyanana fueron sitios con una densidad de depredadores intermedia entre los sitios. Marabasco fue el sitio con la menor densidad de depredadores promedio. La tasa de supervivencia observada en San Nicolás fue de las más bajas, por lo que la alta densidad de arañas y serpientes puede estar asociada con la alta mortalidad de los individuos de *R. marina*.

Las arañas son invertebrados que depredan anfibios y pueden ocasionar una mortalidad significativa en las poblaciones (McCormick y Polis 1982, Toledo, 2005). Las arañas de la Familia Lycosidae fueron observadas en todos los sitios en los que se llevó a cabo el estudio tal como se ha registrado en Menin et al. (2005). De hecho, se ha observado que el tamaño de las arañas es similar o incluso menor al de la presa (Menin et al., 2005), pero en este trabajo las arañas eran de un tamaño similar al de los individuos post-metamórficos de *R. marina*. El impacto de la depredación por arañas en las poblaciones de anfibios aún se desconoce (Menin et al., 2005).

Se ha observado que los anuros que se encuentran en el proceso de metamorfosis son los más vulnerables a la depredación por serpientes (Wassersug y Sperry, 1977). Las serpientes *Leptodeira maculata* e *Hypsiglena torquata* fueron observadas únicamente en dos de los cinco sitios (Armería y San Nicolás). Sin embargo, algunas serpientes tienen hábitos crípticos por lo que pueden ser imperceptibles a la búsqueda por encuentro visual y son difíciles de observar en condiciones naturales (Reinert, 1993). Por lo tanto, no se puede descartar que en las otras poblaciones no hubiera serpientes, ni tampoco que las dos especies de serpientes observadas sean las únicas que depredan a *R. marina*. Se ha demostrado que el principal depredador de ciertas especies de anfibios son las serpientes (Marques et al., 2001; Nogueira et al., 2003). Además, uno de los principales componentes de alimentación de las serpientes son los anfibios (Vamosi, 2005).

Varias especies de aves forrajean en los márgenes de cuerpos de agua que son sitios en los que pueden encontrar anfibios como presas (Bokermann, 1978). En este estudio se

observaron diez especies alimentándose de *R. marina*, de las cuales las más abundantes fueron *Quiscalus mexicanus* y *Egretta thula*. También se registró que la abundancia y número de especies difirió notablemente entre sitios. Las aves no son los depredadores que generan una mayor depredación en las poblaciones de anfibios ya que son depredadores más generalistas (Toledo et al., 2007).

Es probable que las especies de arañas, serpientes y aves observadas en este estudio no sean las únicas que depredan individuos de *R. marina*. Otras especies pueden generar presiones de selección sobre esta especie. Además, se ha observado que varias especies de peces depredan anfibios (Toledo et al., 2007), los cuales no fueron cuantificados en este estudio.

Variación entre sitios en la morfología

La forma corporal varió entre los individuos y las poblaciones de *R. marina* de acuerdo al análisis morfométrico con las radiografías. De acuerdo con el MANCOVA, el tamaño del centroide es el factor que tiene un mayor efecto sobre la forma, lo cual indica alometría (la forma cambia en función del tamaño). Asimismo, el sitio también es un factor que tiene un efecto sobre la forma. Debido a que se encontró un valor menor para la interacción entre estos dos factores, el efecto del sitio es más fuerte que el efecto de la heterogeneidad entre la alometría y el sitio. Por lo tanto, hay diferencias significativas entre poblaciones en la forma del cuerpo de estos anuros.

De acuerdo a los eigen-vectores de divergencia obtenidos, el primer vector (d_1) capturó cambios morfológicos en la pelvis y en la cabeza. Los individuos de la población de Cuixmala difirieron en la forma corporal del resto de los sitios. La morfología de los individuos de Cuixmala está asociada a una pelvis estrecha y una cabeza grande (Figura 18). Este fue el sitio con una mayor supervivencia. Cuerpos y cabezas alargadas, cuerpos estrechos y patas largas han sido asociados con individuos post-metamórficos expuestos a ambientes con depredadores (Relyea y Hoverman, 2003; Nicieza et al., 2006). En contraste, Marabasco y San Nicolás son los sitios con una morfología similar entre sí, pero opuesta a la de Cuixmala (Figura 18). En estas poblaciones los individuos tienen cabezas más angostas y un cuerpo más alargado y ancho. Estos dos sitios corresponden a las tasas de supervivencia calculadas más bajas. Morfologías con cabezas de menor tamaño y cuerpos

de mayor tamaño han sido asociadas con individuos libres de depredadores (Relyea y Hoverman, 2003; Nicieza et al., 2006). Finalmente Coahuayana y Armería presentaron morfologías intermedias. El segundo vector de divergencia d_2 capturó únicamente una rotación en el eje vertical, por lo que la mayor parte de la variación morfológica fue capturada por d_1 .

Los individuos de *R. marina* difieren entre sitios en las medidas de las estructuras morfológicas tomadas en campo (Figura 25). Las diferencias entre sitios no se deben a diferencias entre el tamaño de los individuos sino a diferencias reales ya que se utilizaron los residuos de la talla para remover el efecto del tamaño. Al considerar las medidas de campo la longitud del tronco es más pequeña en Armería y mayor en San Nicolás. La longitud de la cadera en Armería y Cuixmala es pequeña, mientras que San Nicolás presenta una longitud mayor (Figura 28). Las longitudes de estas dos medidas para San Nicolás son similares a las encontradas en el análisis de geometría morfométrica ya que se encontró una forma con cuerpo ancho. La longitud isquion-sacro es menor en Cuixmala, lo cual coincide una vez más con lo encontrado en el análisis morfométrico ya que Cuixmala es el sitio con una pelvis más angosta. Con respecto al tamaño de las patas, San Nicolás es el sitio con los valores más pequeños (Figura 28).

La variación en la forma entre poblaciones es un fenómeno que ha sido registrado en diversos organismos (De Witt y Langerhans, 2003; Langerhans, 2009; Zúñiga-Vega et al., 2011). En anfibios ha sido estudiado particularmente en renacuajos y larvas en individuos expuestos a diferentes depredadores y regímenes de depredación (Van Buskirk y McCollum, 2000; Dayton et al., 2005; Teplitsky et al., 2005).

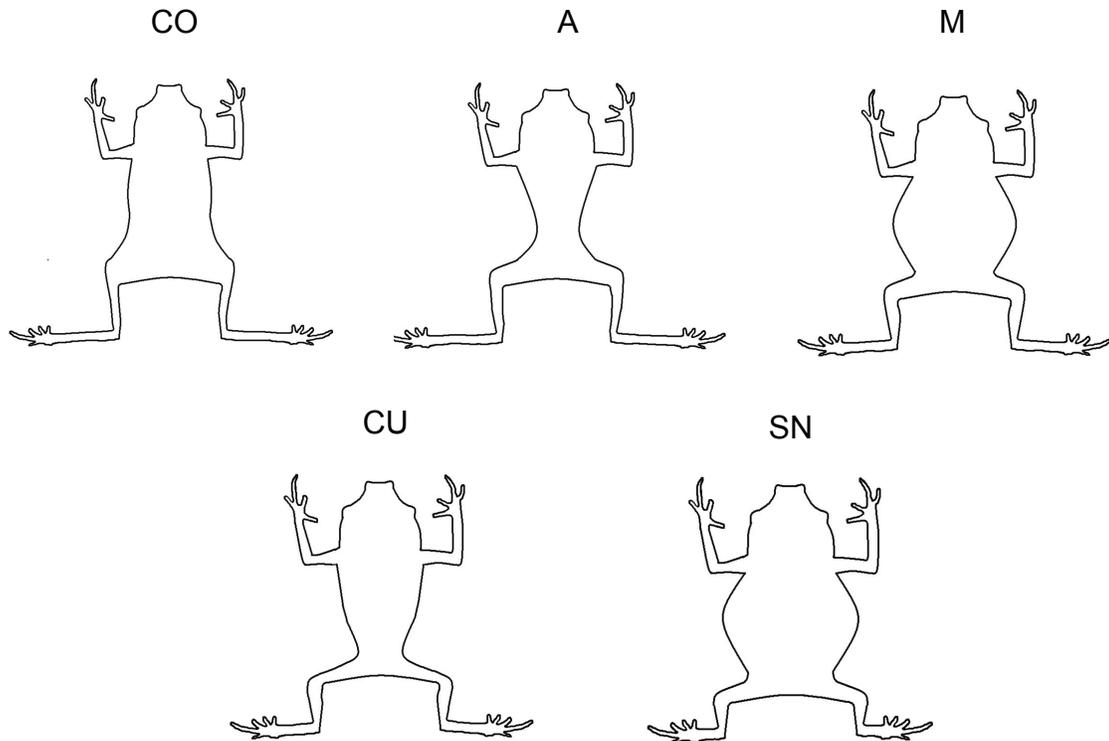


Figura 25. Morfología promedio de cada sitio con respecto a las estructuras morfológicas medidas. Las letras indican los sitios de acuerdo a la tabla 1.

Relación entre la abundancia de depredadores, la supervivencia y la variación entre sitios en la morfología

La primera predicción de este trabajo fue que las poblaciones que experimentan mayor abundancia de depredadores experimentarían una menor supervivencia. Sin embargo, no se encontró una relación entre la tasa de supervivencia y la abundancia de depredadores en las poblaciones de *R. marina*. El número de casos (cinco poblaciones) que se utilizaron para llevar a cabo esta correlación fue bajo, razón por la cual pudo no haberse encontrado una relación estadísticamente significativa entre estos dos factores.

Existen otros factores que pueden influir en la supervivencia en anfibios, además de la abundancia de depredadores. Las condiciones ambientales durante su etapa larval, tales como la temperatura del agua y la disponibilidad de alimento, pueden influir en rasgos de

individuos post-metamórficos como la supervivencia, morfología y desempeño al saltar (Alvarez y Nieceza, 2002; Ficetola y De Bernardi, 2006). La supervivencia también puede verse afectada por la habilidad de encontrar alimento y refugios para evadir el riesgo de desecación (Ficetola y De Bernardi, 2006; Johansson et al., 2010). Asimismo, la habilidad de dispersión y de ubicar microhábitats adecuados influye en la probabilidad de sobrevivir (Tejedo et al., 2000). Finalmente, factores denso-dependientes como la competencia pueden tener una relación con la supervivencia de los anfibios (Relyea y Hoverman, 2003). Todas estas fuentes de variación pudieron operar en *R. marina* durante el curso de esta investigación y explicar la falta de asociación entre la abundancia de depredadores y la tasa de supervivencia.

Las poblaciones de *R. marina* presentaron una relación negativa entre la forma y la supervivencia al tomar en cuenta el tamaño del centroide. El tamaño del centroide fue incluido en uno de los modelos debido a la necesidad de eliminar diferencias potenciales del tamaño entre poblaciones. Esta relación indicó que el tamaño corporal está asociado a la forma e influye en la supervivencia de los individuos. Individuos con un tamaño de centroide mayor (i.e. individuos más grandes) tienen una supervivencia menor. La mortalidad puede variar en función del tamaño corporal y es un fenómeno común en la naturaleza (Trexler et al., 1994; Floeter y Temming, 2003). En general, se ha documentado que el tamaño tiene una influencia positiva sobre la supervivencia, la reproducción y el reclutamiento de anfibios (Semlitsch et al., 1988; Gray y Smith, 2005). Sin embargo, la relación encontrada entre el tamaño y la supervivencia fue opuesta en este estudio.

Diversos estudios han demostrado que anfibios de mayor tamaño adquieren mejor sus recursos, escapan de depredadores de manera más eficiente, soportan mejor la deshidratación y atraen mejores parejas que individuos más pequeños (Newman y Dunham 1994; Beck y Congdon 2000). Las poblaciones compuestas por individuos de mayor tamaño son menos propensas a experimentar declinaciones demográficas que aquellas compuestas por individuos de menor tamaño (Gray y Smith, 2005). No obstante, todos estos estudios han utilizado la longitud hocico-cloaca como medida del tamaño. En este sentido, el mejor desempeño corresponde a individuos más largos y no necesariamente con una forma corporal asociada a estructuras de mayor tamaño. En este trabajo, la medida de

la talla fue el tamaño del centroide, que incorpora la noción de tamaño con respecto a la forma y no sólo a la longitud. De esta manera, un mayor tamaño del centroide está asociado a una menor supervivencia, probablemente porque la forma de ciertas estructuras al ser más grandes pueden conllevar ciertas desventajas para sobrevivir. Esta es una de las principales contribuciones de este trabajo: el desempeño en anfibios post-metamórficos de *R. marina* puede estar negativamente asociado con la magnitud de las distintas estructuras que componen su morfología.

La relación entre el tamaño del centroide y la abundancia de depredadores no fue significativa. Sin embargo, se encontró una tendencia negativa. Individuos con un mayor tamaño del centroide, asociado a formas más grandes, están asociados a una menor abundancia de depredadores. Este resultado una vez más puede parecer contradictorio en comparación con lo que se ha observado en anfibios. Un mayor tamaño en individuos post-metamórficos puede tener consecuencias en la adecuación a largo plazo, en términos de un mejor desempeño en la locomoción y una mayor supervivencia (Smith, 1987; Irschick y Garland, 2001). En general, se ha reportado que anfibios de mayor tamaño tienen una velocidad de escape y una habilidad del salto mayor (Taigen y Pough, 1981) lo que puede incrementar su oportunidad de escapar de depredadores. Un tamaño corporal mayor y longitud de patas traseras mayores mejoran el desempeño del salto lo cual aumenta la probabilidad de supervivencia ante el ataque de depredadores (Henein y Hammond, 1997; Richter-Boix et al., 2006; Johansson et al., 2010). Por ejemplo, la depredación de individuos de *R. marina* por hormigas es afectada por el tamaño de los sapos. Sapos más pequeños son más vulnerables y tienen una tasa de mortalidad mayor (Ward-Fear, et al., 2010). Sin embargo, una vez más en todos estos estudios la medida de talla utilizada fue la longitud hocico-cloaca. Es decir, los organismos con mayores capacidades para sobrevivir son organismos más largos. En este trabajo se utilizó el tamaño del centroide como medida de la talla. Claramente, estas dos medidas podrían no estar correlacionadas. Organismos más largos no necesariamente tienen las formas más grandes. En este sentido, de acuerdo con los resultados, las morfologías de mayores dimensiones son menos hábiles para escapar de los depredadores.

La asociación entre la forma corporal y la supervivencia no es simplemente un efecto del tamaño. Se encontró una relación negativa entre la supervivencia y los residuos del primer eigen-vector de divergencia (d_1). Esto indica que las diferentes tasas de supervivencia que experimentan las poblaciones de *R. marina* parecen influir en la forma promedio de los individuos que habitan las diferentes poblaciones. Asimismo, se encontró una relación positiva entre la abundancia de depredadores y los residuos de d_1 . Este resultado es equivalente al anterior. Diferentes abundancias de depredadores entre sitios promueven diferentes morfologías. Alternativamente, cabe la posibilidad de que las diferentes morfologías generen distintas probabilidades de sobrevivir. Los individuos de la población con una tasa de supervivencia más alta y una abundancia de depredadores baja por arañas y serpientes (Cuixmala) tuvieron una morfología representada por una pelvis corta, un urostilo corto y una cabeza ancha. Los individuos de las poblaciones con una probabilidad de supervivencia menor y una abundancia de depredadores alta por arañas y serpientes (Marabasco y San Nicolás) tuvieron una pelvis larga, un urostilo largo y una cabeza estrecha. Finalmente, los individuos de Coahuayana y Armería presentan parámetros intermedios en la forma corporal. Este resultado es exactamente opuesto al de la predicción número dos de este trabajo. Se esperaba que los individuos que experimentaran una mayor abundancia de depredadores y menos supervivencia tuvieran una pelvis estrecha y urostilo largo. En contraste, se esperaba que los individuos que experimentaran una menor abundancia de depredadores y más supervivencia tuvieran una pelvis ancha y urostilo corto.

Diferencias en el riesgo de depredación modifican la morfología de las presas (Brönmark y Miner, 1992; McCollum y Van Buskirk 1996). En este sentido, los cambios morfológicos en las presas pueden ser adaptativos en respuesta a la variación en las tasas de depredación (Harvell 1990). Las presas pueden alterar su fenotipo al ambiente por medio de plasticidad fenotípica (Van Buskirk y Relyea, 1998). Se ha observado que anfibios juveniles expuestos a tratamientos con depredadores en la etapa embrionaria desarrollan cuerpos más cortos y estrechos y cabezas angostas en comparación con individuos libres de depredadores una vez removido el efecto del tamaño (Relyea y Hoverman, 2003; Capellán y Nicieza, 2007). Las poblaciones con una pelvis y urostilo más largos y una cabeza más estrecha tuvieron una tasa de supervivencia menor. En contraste, poblaciones con una

pelvis y urostilo más cortos y cabeza más ancha tuvieron una probabilidad de supervivencia mayor. Por otro lado, poblaciones con una pelvis y urostilo más largos y una cabeza más estrecha estuvieron asociados a una mayor abundancia de depredadores de arañas y serpientes, mientras que poblaciones con una pelvis y urostilo más cortos y cabeza más ancha estuvieron asociados a una menor abundancia de depredadores de arañas y serpientes.

Tres hipótesis pueden explicar la presencia de una pelvis y urostilo cortos en sitios de alta supervivencia y baja abundancia de depredadores y la presencia de pelvis y urostilo largos en sitios de baja supervivencia y alta depredación. (1) Evolución fenotípica: es probable que en *R. marina* el fenotipo óptimo para evadir la depredación sea una pelvis ancha y un urostilo largo (en contraste a lo observado en otras especies de anfibios en los que el fenotipo óptimo es una pelvis estrecha y un urostilo largo; Relyea, 2001; Chadwell et al., 2002). (2) Desarrollo: es probable que el urostilo y cadera cortos sí estén asociados a un mejor salto y desempeño, pero se estén favoreciendo en la población de baja depredación debido a otros factores como altas tasas de desecación del agua, alta competencia por alimento o baja disponibilidad de refugios. Estos escenarios también harían favorable un urostilo y caderas cortos asociados a buen desempeño independientemente de la tasa de depredación. (3) No hay selección: es probable que se expresen diferentes características en individuos que tienen la misma base genética.

Las poblaciones de *R. marina* presentaron una tendencia negativa entre la abundancia de depredadores y el tamaño de las estructuras morfológicas. Individuos que habitan con mayor densidad de arañas y serpientes ($PC1_{dep}$) tienden a ser más pequeños. En general se esperaba que medidas de mayor tamaño estuvieran asociadas a una mayor abundancia de depredadores. Sobre todo, se esperaba que individuos con una longitud del fémur y tibio-fíbula mayores tuvieran una abundancia de depredadores mayor. Individuos con patas más largas son más rápidos y cubren distancias mayores lo cual los hace más eficientes ante la depredación (Phillips et al., 2006). Por lo tanto, no se cumplió la segunda predicción. En este estudio, individuos con un fémur y tibio-fíbula más cortos se encontraron en sitios con menor abundancia de depredadores.

Aunque en este estudio no se midió el desempeño del salto, la morfología de los individuos post-metamórficos y el desempeño del salto se han asociado con la supervivencia en anuros (Wassersug y Sperry, 1977; Ficetola y De Bernardi, 2006). Las características morfológicas encontradas en este estudio asociadas a un mejor desempeño no son exactamente como se esperaban. Cuerpos con una pelvis más corta, urostilo corto y patas más cortas estuvieron asociados a sitios con una mayor tasa de supervivencia y una menor abundancia de depredadores. En contraste, cuerpos con una pelvis más ancha, urostilo largo y patas más largas estuvieron asociados a menores tasas de supervivencia y a una mayor abundancia de depredadores. Estas diferencias demográficas en las poblaciones pueden tener efectos evolutivos. Uno de los efectos esperados más importantes es la divergencia fenotípica asociada a divergencia genética (Grant y Grant, 1995). Hasta este momento no es posible saber si las diferencias morfológicas observadas entre poblaciones están asociadas a diferencias genéticas entre poblaciones que podrían indicar un proceso incipiente de especiación.

Variación morfológica intrapoblacional

Existe variación intrapoblacional de *R. marina* en la forma corporal (Figura 22). Los sitios con una mayor variación morfológica entre individuos fueron Coahuayana y Armería. En estos sitios hay individuos con una pelvis estrecha y una cabeza grande, pero también individuos con cabezas más angostas y un cuerpo más alargado y ancho. La variación en los individuos de Cuixmala se refleja en la rotación de la columna vertebral. Hay individuos con la cabeza y la cadera rotadas hacia la derecha y hacia la izquierda. Finalmente, Marabasco y San Nicolás son los sitios con una menor variación entre individuos. Fueron sitios cuyos individuos presentaron en general cabezas relativamente más angostas y un cuerpo relativamente alargado y ancho.

En las poblaciones naturales hay variación fenotípica entre individuos, las cuales influyen en la supervivencia y reproducción (Beauplet et al., 2006; Ulrich et al., 2010). La selección fenotípica ocurre cuando individuos con diferentes características difieren en la supervivencia, fecundidad o éxito reproductivo (Kingsolver y Pfennig, 2007). Por lo tanto,

era de esperarse que la tasa de supervivencia fuera diferente entre individuos debido en gran parte a estas variaciones morfológicas.

Variación morfológica intrapoblacional y su relación con la tasa de supervivencia

La heterogeneidad individual puede tener efectos sobre la supervivencia. Hay individuos con rasgos con mejor calidad, es decir, rasgos que les confieran un mejor desempeño (Stopher et al., 2008). Si el desempeño a su vez influye sobre la supervivencia de los individuos, la adecuación individual se ve afectada (Lescroëll et al., 2009).

La supervivencia en los individuos de *R. marina* varía en función del tamaño de las diferentes estructuras morfológicas analizadas y del sitio. Asimismo, en los cinco sitios la relación entre la tasa de supervivencia y el tamaño de las diferentes estructuras morfológicas es cuadrática, no lineal. La supervivencia de los individuos fue mayor en aquellos con tamaños intermedios del tronco, de la cadera, del isquion-sacro, del fémur, y de la tibia-fíbula) en comparación con individuos cuyas estructuras tuvieron medidas más pequeñas o más grandes. Aún más interesante es que estas relaciones cuadráticas entre la supervivencia y la magnitud de las estructuras corporales varió notablemente entre sitios.

Existen pocos ejemplos de una mortalidad baja o alta en clases intermedias de tamaño (Spitze, 1985; Zúñiga-Vega et al., 2012), e incluso pocos ejemplos de la estimación de selección no lineal (Kingsolver et al., 2001; Blows y Brooks, 2003). En el presente estudio los tamaños intermedios fueron los que tuvieron una mayor probabilidad de supervivencia. El patrón encontrado en las cinco estructuras morfológicas en los individuos de las cinco poblaciones corresponde a una selección estabilizadora. Es notable que este tipo de selección ocurrió en todas las estructuras que fueron evaluadas. Esto sugiere que hay una correlación entre varios de los rasgos que fueron medidos. La ignorancia de la selección correlacional puede ser la responsable de la subestimación de la selección no lineal (Blows y Brooks, 2003; Brooks et al., 2005). Aunque no se analizó la correlación entre los rasgos que fueron medidos, los resultados de este trabajo indican que la selección natural, a través de la tasa de supervivencia, actúa de manera simultánea favoreciendo a los individuos con longitudes intermedias de las estructuras corporales analizadas. La predicción tres no se cumplió ya que se esperaba que individuos con un tronco y cadera

estrechos, un urostilo largo y un fémur y tibio-fíbula largos tuvieran una mayor supervivencia. Sin embargo, los individuos con tallas intermedias en dichos rasgos tienen una mayor supervivencia.

Si ocurre selección debido a la depredación de manera intensa en rasgos específicos se espera un cambio evolutivo rápido que reduzca la varianza en dichos rasgos. La varianza en el rasgo bajo selección disminuye rápidamente debido a una selección sostenida (Ward-Fear et al., 2010). Aunque existe variación en todos los rasgos que fueron medidos, se observó un patrón hacia medidas intermedias las cuales pueden conferir una probabilidad de supervivencia mayor. Además, en los individuos de algunas poblaciones la selección es mayor. En Marabasco y San Nicolás se observó una varianza menor en todas las estructuras morfológicas así como una supervivencia menor. Esto sugiere que hay una selección fuerte hacia el tamaño de ciertos rasgos y que la variación entre individuos es menor. En Coahuayana la varianza en la longitud del tronco y la longitud de la tibio-fíbula es mayor, lo cual sugiere que en este sitio los individuos tienen una probabilidad de supervivencia similar independiente del tamaño en estos rasgos. La supervivencia en este sitio fue relativamente alta. En Cuixmala la varianza en las estructuras morfológicas es intermedia comparada con el resto de los sitios. En este sitio la supervivencia fue alta, lo que sugiere que la selección no es tan fuerte. Se esperaba que en sitios con mayor abundancia de depredadores y baja tasa de supervivencia la intensidad de la selección sobre la forma fuera alta. En contraste, se esperaba que en sitios con baja abundancia de depredadores y alta tasa de supervivencia la intensidad de la selección sobre la forma fuera baja. La predicción cuatro se cumplió parcialmente ya que efectivamente hay una selección alta sobre la forma en sitios con mayor abundancia de depredadores y baja tasa de supervivencia (Marabasco y San Nicolás). Sin embargo, hubo presencia de selección sobre la forma también en sitios con menor abundancia de depredadores y alta supervivencia (Cuixmala).

CONCLUSIONES

Dado lo anterior, se formulan las siguientes conclusiones para el sistema de *Rhinella marina* en los sitios estudiados:

- 1) La abundancia de depredadores de arañas, serpientes y aves varía entre poblaciones.
- 2) No se encontró una relación entre la tasa de supervivencia y la abundancia de depredadores.
- 3) La morfología de la cabeza y la pelvis fue distinta entre poblaciones.
- 4) Las diferentes tasas de supervivencia influyen en la forma promedio de los individuos.
- 5) El tamaño corporal está asociado a la forma corporal e influye en la supervivencia individual.
- 6) Las diferencias en la abundancia de depredación que experimentan las poblaciones de *R. marina* influyen en la forma promedio de los individuos que habitan las diferentes poblaciones.
- 7) La tasa de supervivencia varía en función del tamaño de las estructuras morfológicas. Estructuras morfológicas de tamaños intermedios confieren una tasa de supervivencia mayor.

LITERATURA CITADA

- Abrams, P. A. 2000. Character shifts of prey species that share predators. *American Naturalist*. 156 (suppl.): S45–S61.
- Ackermann, R. R. y J. M. Cheverud. 2004. Detecting genetic drift versus selection in human evolution. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences of the United States of America*. 101: 17946–17951.
- Adams, D. C., F. J. Rohlf y D. S. Slice. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the revolution. *Italian Journal of Zoology*. 71: 5-16.
- Aerts, P., R. Van Damme, B. Vanhooydonck, A. Zaaf y A. Herrel. 2000. Lizard locomotion: how morphology meets ecology. *Netherlands Journal of Zoology*. 50: 261–277.
- Alvarez, D. y A.G. Nicieza. 2002. Effects of induced variation in anuran larval development on postmetamorphic energy reserves and locomotion. *Oecologia*. 131: 186–195.
- Appleton, R. D. y A. R. Palmer. 1988. Water-borne stimuli released by predatory crabs and damaged prey induce more predator-resistant shells in a marine gastropod. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences of the United States of America*. 85: 4387–4391.
- Arendt, J. D. 2003 Reduced burst speed is a cost of rapid growth in anuran tadpole: problems of autocorrelation and inferences about growth rates. *Functional Ecology*. 17: 328–334.
- Arnold, S. J. 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoology*. 23: 347–361.
- Beauplet, G., C., Barbraud, W. Dabin, C. Kussener y C. Guinet. 2006. Age- specific survival and reproductive performances in fur seals: evidence of senescence and individual quality. *Oikos*. 112: 430–441.
- Beck, C. W. y J. D. Congdon. 2000. Effects of age and size at metamorphosis on performance and metabolic rates of southern toad, *Bufo terrestris*, metamorphs. *Functional Ecology*. 14: 32–38.
- Blows, M. W. y R. Brooks. 2003. Measuring non-linear selection. *American Naturalist*. 162:815–820.
- Blumstein D. T. 2002. Moving to suburbia: ontogenetic and evolutionary consequences of life on predator-free islands. *Journal of Biogeography*. 29: 685–692.
- Bokermann, W. C. A. 1978. Observations on the feeding habits of the Crane Hawk *Geranospiza caerulescens* (Vieillot, 1817) (Aves, Accipitridae). *Revista Brasileira de Biologia*. 38: 715–720.
- Bookstein, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge Univ. Press, Nueva York.
- Borchers, D. L., S. T. Buckland y W. Zucchini. 2004. *Estimating animal abundance. Closed populations*. Reino Unido. Springer-Verlag.
- Brana, F. 2003. Morphological correlates of burst speed and field movement patterns: the behavioural adjustment of locomotion in wall lizards (*Podarcis muralis*). *Biological Journal of the Linnean Society*. 80: 135-146.
- Brodie, E. D., III., y B. J. Ridenhour. 2003. Reciprocal selection at the phenotypic interface of coevolution. *Integrative Comparative Biology*. 43: 408–418.

- Brönmark, C. y J. G. Miner. 1992. Predator-induced phenotypical change in body morphology in crucian carp. *Science*. 258: 1348-1350.
- Brooks, R., J. Hunt, M. W. Blows, M. J. Smith, L. F. Bussière y M. D. Jennions. 2005. Experimental evidence for multivariate stabilizing sexual selection. *Evolution*. 59: 871–880.
- Burnham, K. P. y D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. Segunda Edición. Springer-Verlag, New York. 488 pp.
- Capellán, E. y A. G. Nicieza. 2007. Trade-offs across life stages: does predator-induced hatching plasticity reduce anuran post-metamorphic performance? *Evolutionary Ecology*. 21: 445–458.
- Chadwell B. A., H. J. Hartwell y S. E. Peters. 2002. Comparison of isometric contractile properties in hindlimb extensor muscles of the frogs *Rana pipiens* and *Bufo marinus*: Functional correlations with differences in hopping performance. *Journal of Morphology*. 251: 309–322.
- Chivers, D. P., J. M. Kiesecker, A. Marco, J. DeVito, M. T. Anderson y A. R. Blaustein. 2001. Predator-induced life history changes in amphibians: egg predation induces hatching. *Oikos*. 92: 135-142.
- Chivers, D. P., X. Zhao, G. E. Brown, T. A. Marchant y M. C. O. Ferrari. 2008. Predator-induced changes in morphology of a prey fish: the effects of food level and temporal frequency of predation risk. *Evolutionary Ecology*. 22: 561–574.
- Choi, I. y K. Park. 1996. Variations in take-off velocity of anuran amphibians: relation to morphology, muscle contractile function and enzyme activity. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 113A: 393–400.
- Choi, I., J. H. Shim, Y. S. Lee y R. E. Ricklefs. 2000. Scaling of jumping performance in anuran amphibians. *Journal of Herpetology*. 34: 222–227.
- Choi, I., J. H. Shim, y R. E. Ricklefs. 2003. Morphometric relationships of take-off speed in anuran amphibians. *Journal of Experimental Zoology*. 299A: 99–102.
- Cohen, M. P. y R. A. Alford. 1993. Growth, survival and activity patterns of recently metamorphosed *Bufo marinus*. *Wildlife Research*. 20: 1-13.
- Darwin, C. 1859. El origen de las especies por medio de la selección natural. Alianza Editorial. (2009). Madrid. 544 pp.
- Dayton, G. H. y L. A. Fitzgerald. 2001. Competition, predation, and the distributions of four desert anurans. *Oecologia*. 129: 430-435.
- Dayton, G. H., D. Saenz, K. A. Baum, R. B. Langerhans y T. J. DeWitt. 2005. Body shape, burst speed, and escape behavior of larval anurans. *Oikos*. 111: 582–591.
- del Hoyo, J. A. Elliot y J. Sargarat (eds.). 1992. Handbook of the birds of the world. Vol. 1. Ostrich to ducks. Lynx Edicions. Barcelona.
- del Hoyo, J. A. Elliot y J. Sargarat (eds.). 1996. Handbook of the birds of the world. Vol. 3. Hoatzin to auks. Lynx Edicions. Barcelona.
- del Hoyo, J. A. Elliot y J. Sargarat (eds.). 2001. Handbook of the birds of the world. Vol. 6. Mousebirds to Hornbills. Lynx Edicions. Barcelona.

- Dennis S. R., M. J. Carter, W. T. Hentley y A. P. Beckerman. 2010. Phenotypic convergence along a gradient of predation risk. *Proceedings of the Royal Society B*. 1-10.
- DeWitt, T. J. y R. B. Langerhans. 2003. Multiple prey traits, multiple predators: keys to understanding complex community dynamics. *Journal of Sea Research*. 49: 143-155.
- Dickinson, M. H., C. T. Farley, R. J. Full, M. A. R. Koehl, R. Kram y S. Lehman. 2000. How animals move: an integrative view. *Science*. 288: 100–106.
- Duellman, W. E. y L. Trueb. 1996. Musculoskeletal system. Pp 289–365. En: *Biology of amphibians*. Duellman, W. E. y L. Trueb (eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Edmunds, M. 1974. *Defence in animals: a survey of anti-predator defences*. Longman, New York.
- Eklöv, P. y R. Svanbäck. 2006. Predation risk influences adaptive morphological variation in fish populations. *The American Naturalist*. 167: 440–452.
- Emerson, S. B. 1991. The ecomorphology of Bornean tree frogs (family Rhacophoridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 101: 337–357.
- Emerson, S. B. 1985. Jumping and leaping. En: *Functional Vertebrate Morphology*. Pp. 403, S59-S76. Hildebrand, M. E., D. M. Bramble, y K. F. Rome (eds). 2002. *The design of vertebrate muscular systems: comparative and integrative approaches*. Clinical orthopaedics and related research. Philadelphia.
- Emerson, S. B. 1978. Allometry and jumping in frogs: helping the twain to meet. *Evolution*. 32: 551–564.
- Emerson, S. B. y H. J. DeJongh. 1980. Muscle-activity at the iliosacral articulation of frogs. *Journal of Morphology*. 166: 129–144.
- Fay, J. C. y P. J. Wittkopp. 2008. Evaluating the role of natural selection in the evolution of gene regulation. *Heredity*. 100: 191–199.
- Ficetola, G. F. y F. De Bernardi. 2006. Trade-off between larval development rate and post-metamorphic traits in the frog *Rana latastei*. *Evolutionary Ecology*. 20: 143–158.
- Floeter J. y A. Temming. 2003. Explaining diet composition of North Sea cod (*Gadus morhua*): prey size preference vs. prey availability. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 60:140-150.
- Freeland, W. J. y S. H. Kerin. 1991. Ontogenetic alternation of activity and habitat selection by *Bufo marinus*. *Wildlife Research*. 18: 431-443.
- Frederiksen, M., M. P. Harris, S. Wanless. 2005. Inter-population variation in demographic parameters: a neglected subject? *Oikos*. 111: 209–214.
- García, E. 1989. *Apuntes de climatología*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 97 pp.
- Garland, T. Jr. y J. B. Losos. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles. En: *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology* pp. 240–302. P.C. Wainwright y S. M. Reilly (eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- Gillis, G. B. y A. A. Biewener. 2000. Hindlimb extensor muscle function during jumping and swimming in the toad (*Bufo marinus*). *The Journal of Experimental Biology*. 203: 3547–3563.

- Gomes, F. R., E. L. Rezende, M. B. Grizante y C. A. Navas. 2009. The evolution of jumping performance in anurans: morphological correlates and ecological implications. *Journal of Evolutionary Biology*. 22: 1088–1097.
- Grant, P. R. y B. R. Grant. 1995. Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution*. 49: 241-251.
- Gray, M. J. y L. M. Smith. 2005. Influence of land use on postmetamorphic body size of Playa Lake amphibians. *Journal of Wildlife Management*. 69: 515–524.
- Harvell, C. D. 1990. The ecology and evolution of inducible defenses. *Quarterly Review of Biology*. 65: 323–340.
- Henein J. T. y G. Hammond. 1997. Antipredator behaviors of newly metamorphosed green frogs (*Rana clamitans*) and leopard frogs (*R. pipiens*) in encounters with eastern garter snakes (*Thamnophis s. sirtalis*). *The American Midland Naturalist*. 137: 136–144.
- Hossie T. J., B. Ferland-Raymond, G. Burness y D. L. Murray. 2010. Morphological and behavioural responses of frog tadpoles to perceived predation risk: A possible role for corticosterone mediation? *EcoScience*. 17: 100-108.
- Irschick, D. J. y T. Garland. 2001. Integrating function and ecology in studies of adaptation: investigations of locomotor capacity as a model system. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 32: 367–396.
- James, R. S. y R. S. Wilson. 2008. Explosive jumping: extreme morphological and physiological specializations of Australian rocket frogs (*Litoria nasuta*). *Physiological and Biochemical Zoology*. 81: 176-85.
- James, R. S., R. S. Wilson, J. E. Carvalho, T. Kohlsdorf, F. R. Gomes y C. A. Navas. 2005. Interindividual differences in leg muscle mass and pyruvate kinase activity correlate with interindividual differences in jumping performance in *Hyla multilineata*. *Physiological and Biochemical Zoology*. 78: 857–867.
- Jara, F. G. y M. G. Perotti. 2010. Risk of predation and behavioural response in three anuran species: influence of tadpole size and predator type. *Hydrobiologia*. 644: 313–324.
- Johnson, J. B., D. B. Burt y T. J. DeWitt. 2008. Form, function, and fitness: pathways to survival. *Evolution*. 62: 1243–1251.
- Johansson, F., B. Lederer y M. I. Lind. 2010. Trait performance correlations across life stages under environmental stress conditions in the common frog, *Rana temporaria*. *Plos one*. 5: e11680.
- Johnson, J. B. y K. S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*. 19: 101-108.
- Johnson, J. B. y J. J. Zúñiga-Vega. 2009. Differential mortality drives life-history evolution and population dynamics in the fish *Brachyrhaphis rhabdophora*. *Ecology*. 90: 2243–2252.
- Jones, S. 2001. *Almost Like a Whale: The Origin of Species Updated*. Black Swan, London.
- Kekäläinen, J., J. Kähkönen, V. Kiviniemi y H. Huuskonen. 2010. Morphological variation of perch *Perca fluviatilis* in humic lakes: the effect of predator density, competition and prey abundance. *Journal of Fish Biology*. 76: 787–799.

- Kingsolver, J. G., H. E. Hoekstra, J. M. Hoekstra, D. Berrigan, S. N. Vignieri, C. E. Hill, A. Hoang, P. Gibert y P. Beerli. 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. *The American Midland Naturalist*. 157: 245–261.
- Kingsolver, J. G., y D. W. Pfennig. 2007. Patterns and power of phenotypic selection in nature. *BioScience*. 7: 561-572.
- Krivan V. y J. Eisner. 2003. Optimal foraging and predator–prey dynamics III. *Theoretical Population Biology*. 63: 269–279.
- Kudô, K., S. Koji, S. Mateus, R. Zucchi y K. Tsuchida. 2011. Worker demography in a large-colony, swarm-founding wasp. *Population Ecology*. 53: 297–306.
- Lande, R. y S. J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*. 37: 1210-1226.
- Langerhans, R. B. 2010. Predicting evolution with generalized models of divergent selection: A case study with poeciliid fish. *Integrative and Comparative Biology*. 50: 1167-1184.
- Langerhans, R. B. 2009. Trade-off between steady and unsteady swimming underlies predator-driven divergence in *Gambusia affinis*. *Journal of Evolutionary Biology*. 22: 1057–1075.
- Langerhans, R. B. 2006. Evolutionary consequences of predation: avoidance, escape, reproduction, and diversification. Pp. 177-220. En: *Predation in Organisms: A Distinct Phenomenon*. A.M.T. Elewa (ed.). Springer Verlag, Heidelberg.
- Langerhans, R. B. y T. J. DeWitt. 2004. Shared and unique features of evolutionary diversification. *The American Midland Naturalist*. 164: 335–349.
- Langerhans, R. B. y T. J. DeWitt. 2002. Plasticity constrained: overgeneralized induction cues cause maladaptive phenotypes. *Evolutionary Ecology Research*. 4: 857–870.
- Langerhans, R. B. y M. E. Gifford. 2008. Divergent selection, not life-history plasticity via food limitation, drives morphological divergence between predator regimes in *Gambusia hubbsi*. *Evolution*. 63: 561–567.
- Langerhans, R. B., M. E. Gifford y E. O. Joseph. 2007. Ecological speciation in *Gambusia* fishes. *Evolution*. 61: 2056–2074.
- Langerhans, R. B., J. H. Knouft y J. B. Losos. 2006. Shared and unique features of diversification in Greater Antillean *Anolis* ecomorphs. *Evolution*. 60:362–369.
- Langerhans, R. B., C. A. Layman, A. M. Shokrollahi y T. J. DeWitt. 2004. Predator-driven phenotypic diversification in *Gambusia affinis*. *Evolution*. 58: 2305-2318.
- Langerhans, R. B. y A. M. Makowicz. 2009. Shared and unique features of morphological differentiation between predator regimes in *Gambusia caymanensis*. *Journal of Evolutionary Biology*. 22: 2231–2242.
- Langerhans, R. B. y D. N. Reznick. 2009. Ecology and evolution of swimming performance in fishes: predicting evolution with biomechanics. Pp. 200-248. En: P. Domenici y B. G. Kapoor (eds). *Fish locomotion: an etho-ecological perspective*. Enfield: Science Publishers.
- Laurila, A., M. Jarvi-Laturi, S. Pakkasmaa y J. Merila. 2004. Temporal variation in predation risk: stage-dependency, graded responses and fitness costs in tadpole antipredator defences. *Oikos* 107: 90–99.

- Laurila, A., S. Pakkasmaa, P. A. Crochet y J. Merilä. 2002. Predator-induced plasticity in early life history and morphology in two anuran amphibians. *Oecologia*. 132: 524–530.
- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert y D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*. 62: 67-118.
- Lescroël, A., K. M. Dugger, G. Ballard y D. G. Ainley. 2009. Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology*. 78: 798-806.
- Lima, S. L. 1998. Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Advances in the Study of Behavior*. 27: 215–290.
- Maass, J. M., P. Balvanera, A. Castillo, G. C. Daily, H. A. Mooney, P. Ehrlich, M. Quesada, A. Miranda, V. J. Jaramillo, F. García-Oliva, A. Martínez-Yrizar, H. Cotler, J. López-Blanco, A. Pérez-Jiménez, A. Búrquez, C. Tinoco, G. Ceballos, L. Barraza, R. Ayala y J. Sarukhán. 2005. Ecosystem services of tropical dry forests: insights from longterm ecological and social research on the Pacific coast of Mexico. *Ecology and Society*. 10: 1-23.
- Marmolejo-Rodríguez, A. J., R. Prego, A. Meyer-Willerer, E. Shumilin y A. Cobelo-García. 2007. Total and labile metals in surface sediments of the tropical river-estuary system of Marabasco (Pacific coast of Mexico): Influence of an iron mine. *Marine Pollution Bulletin*. 55: 459–468.
- Marques, O. V. A., A. Eterovick, A. y W. Endo. 2000. Seasonal activity of snakes in the Atlantic forest in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*. 22. 103–111.
- Marsh, R. L. 1994. Jumping ability of anuran amphibians. *Advances in Veterinary Science and Comparative Medicine*. 38B: 51–111.
- Martof, B. S. 1953. Territoriality in the green frog *Rana clamitans*. *Ecology*. 34: 165-174.
- McCormick, S. y G. A. Polis. 1982. Arthropods that prey on vertebrates. *Biological Review of Cambridge Philosophical Society*. 57: 29–58.
- McCollum, S.A. y J. Van Buskirk. 1996. Costs and benefits of a predator-induced polyphenism in the gray treefrog *Hyla chrysoscelis*. *Evolution*. 50: 583–593.
- Menin, M., D. J. Rodrigues y C. Salette de Azevedo. 2005. Predation on amphibians by spiders (Arachnida, Araneae) in the Neotropical region. *Phyllomedusa*. 4:39-47.
- Miles, D. B. 2004. The race goes to the swift: fitness consequences of variation in sprint performance in juvenile lizards. *Evolutionary Ecology Research*. 6: 63-75.
- Mitchell-Olds, T., J. H. Willis y D. B. Goldstein. 2007. Which evolutionary processes influence natural genetic variation for phenotypic traits? *Nature Reviews Genetics*. 8: 845–856.
- Moran, N.A. 1992. The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *The American Midland Naturalist*. 139: 971–989.
- Mulcahy, D. G., B. H. Morrill y J. R. III Mendelson. 2006. Historical biogeography of lowland species of toads (*Bufo*) across the Trans-Mexican Neovolcanic Belt and the Isthmus of Tehuantepec. *Journal of Biogeography*. 33: 1889–1904.

- Nauwelaerts, S. y P. Aerts. 2006. Take-off and landing forces in jumping frogs. *Journal of Experimental Biology*. 209: 66–77.
- Nauwelaerts, S., J. Ramsay y P. Aerts. 2007. Morphological correlates of aquatic and terrestrial locomotion in a semi-aquatic frog, *Rana esculenta*: no evidence for a design conflict. *Journal of Anatomy*. 210: 304–317.
- Newman, R. A. y A. E. Dunham. 1994. Size at metamorphosis and water loss in a desert anuran (*Scaphiopus couchii*). *Copeia*. 2: 372–381.
- Nicieza, A. G., D. Álvarez y E. M. S. Atienza. 2006. Delayed effects of larval predation risk and food quality on anuran juvenile performance. *Journal Compilation European Society for Evolutionary Biology*. 19: 1092–1103.
- Nogueira, C., R. J. Sawaya y M. Martins. 2003. Ecology of the pitviper, *Bothrops moojeni*, in the Brazilian cerrado. *Journal of Herpetology*. 37: 653–659.
- O'Reilly J. C., A. P. Summers y D. A. Ritter. 2000. The evolution of the functional role of trunk muscles during locomotion in adult amphibians. *American Zoology*. 40: 123–135.
- Padilla, D. K. y S. C. Adolph. 1996. Plastic inducible morphologies are not always adaptive: the importance of time delays in a stochastic environment. *Evolutionary Ecology*. 10: 105–117.
- Papadatou, E., C. Ibáñez, R. Pradel, J. Juste y O. Gimenez. 2011. Assessing survival in a multi-population system: a case study on bat populations. *Oecologia*. 165: 925–933.
- Pfennig, D. W. y P. J. Murphy. 2000. Character displacement in polyphenic tadpoles. *Evolution* 54: 1738–1749.
- Phillips, B. L., G. P. Brown, J. K. Webb y R. Shine. 2006. Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature*. 439: 803.
- Reinert, H. K. 1993. Habitat selection in snakes. Pp 201-233. En: Seigel, R.A. y J.T. Collins (eds.). *Snakes: Ecology and Behavior*. McGrawHill, Inc., Nueva York, EU.
- Relyea, R. A. 2002. Local population differences in phenotypic plasticity: predator induced changes in wood frog tadpoles. *Ecological Monographs*. 72: 77-93.
- Relyea, R. A. 2001. Morphological and behavioural plasticity of larval anurans in response to different predators. *Ecology*. 82, 523–540.
- Relyea, R. A. y J. T. Hoverman. 2003. The impact of larval predators and competitors on the morphology and fitness of juvenile treefrogs. *Oecologia*. 134: 596–604.
- Richardson, J. M. L. 2001a. A comparative study of activity levels in larval anurans and response to the presence of different predators. *Behavioral Ecology*. 12: 51-58.
- Richardson, J. M. L. 2001b. The relative roles of adaptation and phylogeny in determination of larval traits in diversifying Anuran lineages. *The American Midland Naturalist*. 157: 282–299.
- Richter-Boix A, G. A., Llorente y A. Montori. 2006. Effects of phenotypic plasticity on post-metamorphic traits during pre-metamorphic stages in the anuran *Pelodytes punctatus*. *Evolutionary Ecology Research*. 8: 309–320.
- Rodd, F. H. y D. N. Reznick. 1997. Variation in the demography of guppy populations: the importance of predation and life histories. *Ecology*. 78: 405–418.
- Roff, D. A. 1992. *The evolution of life histories*. Chapman and Hall, Nueva York.

- Rohlf, F. J. 2004a. TpsDig. Department of Ecology and Evolution, State Univ. Nueva York, Stony Brook, New York.
- Rohlf, F. J. 2004b. TpsRelw. Department of Ecology and Evolution, State Univ. Nueva York, Stony Brook, New York.
- Saadatmand, A.R., Z. Banihashemi, A. R. Sepaskhah y M. Maftoun. 2008. Soil salinity and water stress and their effect on susceptibility to *Verticillium* wilt disease, ion composition and growth of pistachio. *Journal of Phytopathology*. 156: 287–292.
- Salgado-Maldonado, G., N. Mercado-Silva, G. Cabañas-Carranza, J. M. Caspeta-Mandujano, R. Aguilar-Aguilar y L. I. Iñiguez-Dávalos. 2004. Helminth parasites of freshwater fishes of the Ayuquila River, Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, West Central Mexico. *Comparative Parasitology*. 71: 67-72.
- Semeniuk, M, F. Lemckert y R. Shine. 2007. Breeding-site selection by cane toads (*Bufo marinus*) and native frogs in northern NSW, Australia. *Wildlife Research*. 34: 59–66.
- Semlitsch, R. D., D. E. Scott y J. H. K. Pechmann. 1988. Time and size at metamorphosis related to adult fitness in *Ambystoma talpoideum*. *Ecology*. 69: 184–192.
- Shanmuganathan, T., J. Pallister, S. Doody, H. McCallum, T. Robinson, A. Sheppard, C. Hardy, D. Halliday, D. Venables, R. Voysey, T. Strive, L. Hinds y A. Hyatt. 2010. Biological control of the cane toad in Australia: a review. *Animal Conservation* 13 Suppl.1: 16–23.
- Southwood, T. R. E y P. A. Henderson. *Ecological Methods*. 2000. Blackwell Science, Oxford.
- Smith, D. C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. *Ecology*. 68: 344–350.
- Schluter, D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, Oxford.
- Spitze, K. 1985. Functional response of an ambush predator: *Chaoborus americanus* predation on *Daphnia pulex*. *Ecology*. 66: 938-949.
- Steiner, U. K. 2007. Investment in defense and cost of predator-induced defense along a resource gradient. *Oecologia*. 152: 201–210.
- Stopher, K.V., J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock y T. Coulson. 2008. Individual differences, density dependence and offspring birth traits in a population of red deer. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 275: 2137–2145.
- Svanbäck, R. y P. Eklöv. 2002. Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch. *Oecologia*. 131: 61–70.
- Taigen, T. L. y F. H. Pough. 1981. Activity metabolism of the toad (*Bufo americanus*): ecological consequences of ontogenetic change. *Journal of Comparative Physiology B*. 144: 247–252.
- Tejedo, M., R. D. Semlitsch y H. Hotz. 2000. Covariation of Morphology and Jumping Performance in newly metamorphosed water frogs: effects of larval growth history. *Copeia*. 2: 448-458.
- Teplitsky C., S. Plenet, J. P. Lena, N. Mermet, E. Malet y P. Joly. 2005. Escape behaviour and ultimate causes of specific induced defences in an anuran tadpole. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 180-190.

- terHorst, C. P. 2011. Experimental evolution of protozoan traits in response to interspecific competition. *Journal of Evolutionary Biology*. 24: 36–46.
- Toledo, L.F. 2005. Predation of juvenile and adult anurans by invertebrates: current knowledge and perspectives. *Herpetological Review*. 36: 395–400.
- Toledo, L. F., R. S. Ribeiro y C. F. B. Haddad. 2007. Anurans as prey: an exploratory analysis and size relationships between predators and their prey. *Journal of Zoology*. 27: 170–177.
- Tollrian, R. y D. Harvell. 1999. *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- Travis, J. 1994. Evaluating the adaptive role of morphological plasticity. 99-122 pp. En: *Ecological morphology*. P. C. Wainwright y S. M. Reilly (eds). University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Trexler, J. C., R. C. Temple y J. Travis. 1994. Size-selective predation of sailfin mollies by two species of heron. *Oikos*. 69:250-258.
- Ulrich, K. S., S. Tuljapurkar y S. H. Orzack. 2010. Dynamic heterogeneity and life history variability in the kittiwake. *Journal of Animal Ecology*. 79: 436–444.
- Vamosi, S. M. 2005. On the role of enemies in divergence and diversification of prey: a review and synthesis. *Canadian Journal of Zoology*. 83: 894–910.
- Vamosi, S. M. 2003. The presence of other fish species affects speciation in three spine sticklebacks. *Evolutionary Ecology Research*. 5: 717–730.
- Van Buskirk, J. y S. A. McCollum. 2000. Functional mechanisms of an inducible defence in tadpoles: morphology and behaviour influence mortality risk from predation. *Journal of Evolutionary Biology*. 13: 336–347.
- Van Buskirk, J. y S. A. McCollum. 1999. Plasticity and selection explain variation in tadpole phenotype between ponds with different predator composition. *Oikos*. 85: 31–39.
- Van Buskirk, J., S. A. McCollum y E. E. Werner, 1997. Natural selection for environmentally induced phenotypes in tadpoles. *Evolution*. 51: 1983–1992.
- Van Buskirk J, y R. A. Relyea. 1998. Selection for phenotypic plasticity in *Rana sylvatica* tadpoles. *Biological Journal of the Linnean Society*. 65: 301–328.
- Vanhooydonck, B., R. Van Damme y P. Aerts. 2001. Speed and stamina trade-off in lacertid lizards. *Evolution*. 55: 1040–1048.
- Volis, S. y Y. H. Zhang. 2010. Separating effects of gene flow and natural selection along an environmental gradient. *Evolutionary Biology*. 37: 187–199.
- Vonder-Brink, R. H. y M. J. Vanni. 1993. Demographic and life history response of the cladoceran *Bosmina longirostris* to variation in predator abundance. *Oecologia*. 95: 70–80.
- Wainwright, P. C. 1994. Functional morphology as a tool in ecological research. Pp. 42–59. En: *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. Wainwright, P. C. y S. M. Reilly (eds.). Chicago: University of Chicago Press.
- Wainwright P, A. M. Carroll, D. C. Collar, S. W. Day, T. E. Higham y R. A. Holzman. 2007. Suction feeding mechanics, performance, and diversity in fishes. *Integrative Comparative Biology*. 47: 96–106.
- Wade, M. J., y S. Kalisz. 1990. The causes of natural selection. *Evolution*. 44: 1947–1955.

- Walker, J. A., C. K. Ghalambor, O. L. Griset, D. McKenney y D. N. Reznick. 2005. Do faster starts increase the probability of evading predators? *Functional Ecology*. 19: 808–815.
- Ward-Fear, G., G. P. Brown y R. Shine. 2010. Factors affecting the vulnerability of cane toads (*Bufo marinus*) to predation by ants. *Biological Journal of the Linnean Society*. 99: 738–751.
- Wassersug, R. J y D. G. Sperry. 1977. The relationship of locomotion to differential predation on *Pseudacris triseriata* (Anura: Hylidae). *Ecology*. 58: 830-839.
- Watkins, T. B. 1996. Predator-mediated selection on burst swimming performance in tadpoles of the Pacific tree frog, *Pseudacris regilla*. *Physiological Zoology*. 69: 154-167.
- West-Eberhard, M. J. 2003 *Developmental plasticity and evolution*. Nueva York: Oxford University Press.
- White, G. C. y K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*. 46: S120-S138.
- Wilson, A. J. y D. H. Nussey. 2010 What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology and Evolution*. 25: 207–214.
- Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheets y W. L. Fink. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press. Londres.
- Zug, G.R. 1972. Anuran locomotion: structure and function. 1. Preliminary observations on the relation between jumping and osteometrics of appendicular and postaxial skeleton. *Copeia*. 1972: 613–624.
- Zug, G. R. y P. B. Zug. 1979. The marine toad, *Bufo marinus*: a natural history resume of native populations. *Smithson. Contributions to Zoology*. 284: 1–58.
- Zúñiga-Vega J. J., F. R. Rodríguez-Reyes, C. Olivera-Tlahuel, R. J. Maceda-Cruz, C. M. Molina-Zuluaga y J. B. Johnson. 2012. Intraspecific variation in mortality rates of the livebearing fish *Poeciliopsis baenschi*. *Environmental Biology of fishes*. DOI 10.1007/s10641-012-9989-1.
- Zúñiga-Vega J. J., M. Suárez-Rodríguez, H. Espinosa-Pérez y J. B. Johnson. 2011. Morphological and reproductive variation among populations of the Pacific molly *Poecilia butleri*. *Journal of Fish Biology*. 79: 1029–1046.