



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA Y MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

Efecto de la mortalidad juvenil sobre atributos de historia de vida en

***Rhinella marina* (Amphibia: Bufonidae)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA:

RODRÍGUEZ REYES FERNANDA RENEÉ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. José Jaime Zúñiga Vega, Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Gabriela Parra Olea, Instituto de Biología, UNAM

Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, Instituto de Ecología, UNAM

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2013



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

ECOLOGÍA Y MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

Efecto de la mortalidad juvenil sobre atributos de historia de vida en

***Rhinella marina* (Amphibia: Bufonidae)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA:

RODRÍGUEZ REYES FERNANDA RENEÉ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. José Jaime Zúñiga Vega, Facultad de Ciencias, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Gabriela Parra Olea, Instituto de Biología, UNAM

Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, Instituto de Ecología, UNAM

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2013



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

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

OFICIO FCIE/DEP/015/13

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 **22 de octubre de 2012** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **RODRÍGUEZ REYES FERNANDA RENEÉ** con número de cuenta **302070927** con la tesis titulada **"Efecto de la mortalidad juvenil sobre atributos de historia de vida en *Rhinella marina* (Amphibia: Bufonidae)"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA:**

Presidente: DRA. NORMA LETICIA MANRÍQUEZ MORÁN
Vocal: DRA. MARICELA VILLAGRÁN SANTA CRUZ
Secretario: DRA. GABRIELA PARRA OLEA
Suplente: M. EN C. LUIS CANSECO MÁRQUEZ
Suplente: DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 15 de enero de 2013

M. del Coro Arizmendi
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, a la UNAM y a la Facultad de Ciencias.

Al Programa de Becas para Estudios de Posgrado del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT).

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM, a través de su Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (proyecto PAPIIT-IN206309-3).

Al comité tutorial: Dr. José Jaime Zúñiga Vega, Dra. Gabriela Parra Olea y Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez.

Al Laboratorio de Microscopía Óptica de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala de la UNAM.

A la Estación de Biología Chamela del Instituto de Biología de la UNAM.

A la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Agradezco de manera muy especial al Dr. José Jaime Zúñiga Vega por todas esas flagelaciones, regaños, consejos, correcciones, albures, etc., que me han hecho crecer profesionalmente y por aguantarme todos estos años. Además claro, por su valiosa amistad.

A la Dra. Maricela Villagrán, la Dra. Norma Manríquez y al M. en C. Luis Canseco por sus valiosos comentarios y por enriquecer este trabajo.

Al Laboratorio Especializado en Ecología de la Facultad de Ciencias por su apoyo durante todo este tiempo y a los chicos del grupo de Ecología Evolutiva y Demografía Animal: Rex, Paty, Lety, Hibra, Clau, Jonny be good, a las malas personitas Ana y Ale por todos esos días de incontables aventuras en el playa (jajaja o bueno en las salidas al campo), por la ñoñez compartida y por su linda amistad.

A los técnicos académicos Dra. Mariana Hernández Apolinar y M. en C. Pedro Mendoza Hernández por su apoyo durante mi formación.

Al M. en C. Héctor Barrera, Arlett y Carlos por su grata convivencia y por aprender juntos un poco de la histología de los sapitos.

A todas las bitches y chicos: Isa, Flor, Ama, Rebe, Sergio, Yeyo, Gus, etc., por su amistad, por cada risa, consejo y chisme compartido y por su gran apoyo, que aunque ha pasado el tiempo y nuestros caminos se han separado, siempre han estado ahí cuando los he necesitado. Y obvio le agradezco a la pequeña bitch (Letty) no solo por ser mi mejor amiga, sino por convertirse en mi hermanita mayor y compartir nuestras tristezas, alegrías, nuestros logros y claro...nuestras tantas y tantas muertes durante ya bastantes años. También agradezco a mis nuevos amigos con los que he empezado a formar una familia y a los que vendrán.

A mi disfuncional pero hermosa familia, por su apoyo y amor incondicional. A mis tíos Julio (Yapchis) y Lalo (Cronchi) por ser como mis segundos padres y a mi tío Manuel (Walito) por ser como un hermanito mayor. A mis primitos Kika y Lalo por sus locuras, los juegos, las penas que

luego me hacen pasar y por todos esos momentos felices y divertidos. A Vale y Dany por considerarme siempre un ejemplo a seguir, recordarme lo mucho que significa para mí la biología y por compartirla conmigo... y obvio por su hostigosa compañía y por cuidarme cuando estoy enferma. También a mis sobrinitos por ser unas lindas lucecitas que llegaron inesperadamente a mi vida: Ferts, Marlen, Itzel y Pame.

Y por último, pero no menos importantes, a mi abuelita Motita por consentirme, preocuparse y estar pendiente de mí en todo momento. A mi hermano, a mi mejor amigo que en la vida tendré, por ser mi cómplice en cada travesura, por su amor, por todos los secretos compartidos y claro, por creer siempre en mí.

Y claro, a las dos personitas que me han apoyado toda mi vida y a los que poco a poco me han permitido hablarles como iguales al convertirse en mis amigos... a mis padres Paty y Jorge, por cumplirme cada capricho, correr conmigo a todos lados, por su cariño y por apoyarme en cada paso que doy. Además, por ser las personas más maravillosas que he conocido.

A mi abuela Motita

A mi querido hermano Ernesto

A mis padres Patricia y Jorge

A la vida, por permitirme explorar en sus más íntimos secretos

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES	3
Efecto de la mortalidad juvenil	4
JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVO GENERAL	6
Objetivos particulares	6
HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	7
MÉTODOS	8
Especie de estudio	8
Métodos de campo	11
Estimación de tasas de supervivencia y su relación con atributos de historias de vida	15
Estimación de tasas de crecimiento corporal	21
Estimación del tamaño de puesta	25
Estimación de la talla a la madurez sexual	28
RESULTADOS	31
Estimación de tasas de supervivencia-mortalidad	32
Tasas de crecimiento corporal	38
Estimación del tamaño de puesta	41
Tamaño mínimo a la madurez	44
Relación entre mortalidad juvenil y caracteres de historias de vida	48
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	50
Relación entre la mortalidad y atributos de historia de vida	50
Tasas de supervivencia	52
Tasas de crecimiento	54
Tamaño de puesta	56
Tamaño mínimo a la madurez	58

REFERENCIAS	60
Anexo 1	70
Anexo 2	73
Anexo 3	74
Anexo 4	76

FIGURAS

- Figura 1.** Ciclo de vida de *Rhinella marina*. A) durante los meses de abril y julio, los huevos eclosionan alrededor de tres días y posteriormente el desarrollo larvario y la metamorfosis ocurre en un promedio de un mes. B) los individuos postmetamórficos permanecen cerca de los cuerpos de agua durante aproximadamente dos meses hasta la época de lluvias. C) posteriormente a la época de lluvias, los individuos adultos y sub-adultos estivan. D) durante la época de secas los individuos salen a alimentarse y a reproducirse.....9
- Figura 2.** A) Individuo post-metamórfico (LHC = 13 mm) y B) individuo adulto de *Rhinella marina*.....10
- Figura 3.** Localización de las cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Altitud de 16-32 m s.n.m.....11
- Figura 4.** Sistema de numeración individual para el marcaje de individuos post-metamórficos de *Rhinella marina* mediante el corte de diferentes dedos.....13
- Figura 5.** Hembra adulta de *Rhinella marina*. Se observa una coloración moteada en el dorso, una forma corporal ancha así como una línea dorsal de la cabeza hasta la cloaca.....14
- Figura 6.** Relación estimada de la talla (LHC) y la tasa de supervivencia (ϕ) para las cinco poblaciones de *Rhinella marina*. A = Armería, B = Coahuayana, C = Marabasco, D = San Nicolás y E = Cuitzmala. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza (95%).34
- Figura 7.** Tasas de supervivencia promedio (ϕ) para las cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Las barras de error denotan intervalos de confianza (95%).....35
- Figura 8.** Tasas de crecimiento corporal promedio (ΔLHC) para cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Las letras distintas identifican medias que son estadísticamente diferentes. Las barras de error denotan intervalos de confianza (95%).....39
- Figura 9.** Gónada femenina de *Rhinella marina*. A) Ovarios con huevos en desarrollo. B) Ovarios con huevos desarrollados.....41
- Figura 10.** Tamaño de puesta promedio para cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Las barras denotan $\pm EE$42

Figura 11. Observación de distintos cortes histológicos a 10x en diferentes estadios de las gónadas femeninas en *Rhinella marina*. A y B – Estadio VIII y IX, ovocitos vitelogénicos entre 60 y 100 μ de diámetro con células foliculares (CF) y vitelo (V). Ovogonias (Ov) desplazadas a las orillas y ovocitos previtelogénicos (Op). C – Estadio X, se observan diferentes tallas de ovocitos vitelogénicos (Ov) envueltos en células foliculares desarrolladas con diámetros entre 120 y 257 μ . Se observan también ovocitos previtelogénicos (Op) y ovogonias (Ov) desplazadas a las orillas.....45

Figura 12. Tamaño mínimo a la madurez para cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Las barras denotas \pm EE.....48

CUADROS

Cuadro 1. Ecuaciones diferenciales de tres modelos de crecimiento corporal: el modelo de Von Bertalanffy, el modelo logístico por longitud y el modelo logístico por peso. Estos modelos se ajustaron a los datos de crecimiento observados en cinco poblaciones de *Rhinella marina*. A corresponde al tamaño corporal asintótico, r al parámetro característico de crecimiento, LHC es la longitud hocico-cloaca observada y ΔLHC son las tasas de crecimiento corporal.....22

Cuadro 2. Características generales de las estructuras observadas al microscopio de las diferentes etapas de desarrollo gonadal femenino en anuros. Los estadios VIII, IX y X fueron considerados para identificar a hembras potencialmente maduras sexualmente.....29

Cuadro 3. Número de individuos post-metamórficos marcados en las cinco poblaciones de *Rhinella marina* durante el periodo mayo-junio de 2011. Se muestra el número de individuos que fueron recapturados al menos una vez y el intervalo de tallas longitud hocico cloaca (LHC) observadas en cada población.....31

Cuadro 4. Resultados de los modelos con el mayor ajuste a los datos en el programa MARK para los datos de marca y recaptura de cinco poblaciones de *Rhinella marina*.....33

Cuadro 5. Resultado de selección de 25 modelos post-hoc. Estos modelos representan todas las posibles comparaciones entre poblaciones de la relación entre la supervivencia (ϕ) y la talla (LHC) en *Rhinella marina*. Los

números de la primera columna representan las poblaciones de estudio de la siguiente manera: 1 = Armería, 2 = Coahuayana, 3 = Marabasco, 4 = San Nicolás y 5 = Cuitzmala. Sólo se muestran los modelos ajustados con pesos $w_i \geq 0.01$37

Cuadro 6. Resultados del ajuste de las tasas de crecimiento corporal para cinco poblaciones de *Rhinella marina* a tres modelos de crecimiento corporal.....38

Cuadro 7. Número de hembras adultas en cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Se presenta el número de hembras con huevos desarrollados y en desarrollo. Se muestra además el tamaño promedio de puesta para cada población y las tallas promedio de las hembras utilizadas para dicha estimación.....42

Cuadro 8. Resultados de los modelos con el mayor ajuste a los datos para la determinación de diferencias entre tamaños de puesta promedio de las cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Estos modelos representan todas las posibles comparaciones entre poblaciones en relación al tamaño de puesta. Los números de la primera columna representan las poblaciones de estudio de la siguiente manera: 1 = Armería, 2 = Coahuayana, 3 = Marabasco, 4 = San Nicolás y 5 = Cuitzmala.....43

Cuadro 9. Número de individuos observados con desarrollo gonadal en estadios VIII y IX así como un porcentaje de ovocitos diplotenos vitelogenéticos mayor al 65%. Se muestran las tallas promedio (LHC) correspondientes a la talla mínima a la madurez para cada población de *Rhinella marina*.....44

Cuadro 10. Resultado de los modelos con mejor ajuste para la determinación de diferencias entre poblaciones de *Rhinella marina* en la talla mínima a la madurez. Estos modelos representan todas las posibles comparaciones entre poblaciones en relación al tamaño de puesta. Los números de la primera columna representan las poblaciones de estudio de la siguiente manera: 1 = Armería, 2 = Coahuayana, 3 = Marabasco, 4 = San Nicolás y 5 = Cuitzmala.....47

Cuadro 11. Tendencias de cinco poblaciones de *Rhinella marina* sobre dos escenarios de estrategias de historia de vida cuando la mortalidad juvenil es alta. Escenario 1: a mayor mortalidad juvenil se favorecen tasas de crecimiento corporal rápido (+), madurez temprana (-) y tamaños de puesta grandes (+; o viceversa). Escenario 2: a mayor mortalidad juvenil se favorecen tasas de crecimiento corporal lento (-), madurez tardía (+) y tamaños de puesta bajos (-; o viceversa).....49

RESUMEN

Diversos factores se han propuesto como responsables de la evolución y expresión correlacionada en las características de historias de vida de los organismos. La mortalidad juvenil puede ser uno de estos factores. Varios estudios han demostrado que variaciones intra-específicas en la tasa de mortalidad juvenil, pueden ocasionar dos escenarios aparentemente alternativos. Por un lado, la mortalidad alta en los jóvenes puede favorecer tasas de crecimiento corporal rápido, tallas a la madurez pequeñas y tamaños de puesta grandes. Sin embargo, el escenario opuesto también ha sido documentado: tasa de mortalidad alta en los jóvenes favorece una tasa de crecimiento corporal lento, tallas a la madurez grandes y tamaños de puesta pequeños. En este estudio se examinó la posible relación de la variación entre poblaciones en la mortalidad de individuos jóvenes (post-metamórficos) del sapo *Rhinella marina*, y la variación entre poblaciones en la talla a la madurez sexual, la tasa de crecimiento corporal y el tamaño de puesta. Seleccionamos cinco poblaciones de *R. marina* en los estados de Jalisco y Colima. Para las cinco poblaciones se estimaron las tasas de mortalidad post-metamórfica a través de procedimientos de máxima verosimilitud. También se estimaron tasas de crecimiento corporal, tamaño de puesta y talla a la madurez mediante la disección de hembras. Se encontraron diferencias significativas entre poblaciones en las tasas de mortalidad juvenil y en las tasas de crecimiento corporal, pero no en el tamaño de puesta ni en la talla a la madurez. De acuerdo con los resultados, la mortalidad de los jóvenes no está relacionada con la variación observada en ninguna de las características de historia de vida que fueron examinadas. Discutimos otras posibles causas de la variación intra-específica encontrada.

PALABRAS CLAVE: Anfibios anuros, individuos post-metamórficos, supervivencia, tamaño de puesta, tasas de crecimiento corporal.

ABSTRACT

Several factors have been proposed as determinants of the correlated evolution and expression of life-history traits. Juvenile mortality might be one of these factors. Numerous studies have demonstrated that intraspecific variation in juvenile mortality rates may cause two apparently alternative scenarios. First, high mortality in juvenile individuals might promote fast rates of body growth, small size at maturity, and large clutches. Second, the opposite scenario also has been documented: high mortality in juveniles might promote slow rates of body growth, large size at maturity, and reduced clutches. In this study we examined the potential relationship between interpopulation variation in juvenile mortality (post-metamorphic mortality) of the toad *Rhinella marina* and interpopulation variation in size at maturity, body growth rates, and clutch size. We selected five populations of *R. marina* located in the states of Jalisco and Colima. We estimated for these five sites post-metamorphic mortality rates by means of maximum likelihood procedures. We also estimated body growth rates, clutch size, and minimum size at maturity from collected females. We found significant differences among populations in juvenile mortality rates and in body growth rates. However, no interpopulation differences were found in clutch size or size at maturity. According to our results, juvenile mortality is not related to any of the examined life-history traits. We discuss other possible explanations for the observed intraspecific variation.

KEY WORDS: Anuran amphibians, body growth rates, clutch size, post-metamorphic individuals, survival.

INTRODUCCIÓN Y ANTECEDENTES

En la naturaleza es posible observar una diversidad amplia de ciclos de vida. En otras palabras, atributos fenotípicos como la tasa de crecimiento corporal, la edad a la primera reproducción, el número y tamaño de la progenie, la longevidad, etc., varían drásticamente entre especies, entre poblaciones de una misma especie e incluso entre individuos (Stearns 1992). La teoría de historias de vida analiza cómo han evolucionado estos rasgos así como las posibles causas de esta gran diversidad (Stearns 1992; Roff 2002). Dado que las características de historias de vida tienen un efecto directo sobre la adecuación de los organismos, generalmente se encuentran bajo presiones fuertes de selección natural (Stearns 1992; MacGraw y Caswell 1996; Kaplan y Gangestad 2004). Como consecuencia, es posible considerar que la variación encontrada en los rasgos de historia de vida es el reflejo de la adaptación de especies y poblaciones a sus ambientes locales (Cole 1954; Roff 2002).

La teoría de historias de vida intenta saber si diferentes tipos de ambientes seleccionan conjuntos particulares de caracteres de historias de vida. En otras palabras, resulta importante conocer si algún factor selectivo en particular es capaz de promover la evolución correlacionada de este tipo de atributos (Johnson 2002). A estos conjuntos predecibles de atributos de historias de vida se les conoce como estrategias de historias de vida (Chapleau et al. 1988).

La intensidad de mortalidad se ha considerado como un factor de selección de atributos de historias de vida, independientemente de las causas que la generen (Charnov 1990; Johnson 2002). Existe evidencia fuerte de que a diferentes intensidades de mortalidad se pueden promover diferentes patrones de historias de vida (Schaffer 1974b; Charnov 1990; Promislow y Harvey 1990). En 1990 Promislow y Harvey observaron que tasas de mortalidad adulta diferentes en mamíferos se encontraban correlacionadas con diferentes estrategias de historia de vida. A partir de estas observaciones se desarrolló el modelo denominado “continuo rápido-lento”. En este

modelo, las especies que experimentan intensidades de mortalidad adulta alta presentan crecimiento rápido, madurez sexual temprana, alto esfuerzo reproductivo (usualmente muchas crías pequeñas) y longevidad reducida (extremo rápido; Reznick et al. 1990; Reznick et al. 1996). Esto se debe a que bajo estas condiciones, se maximiza el esfuerzo por dejar descendencia cuando el ser adulto implica alto riesgo de morir. De manera que, en especies o poblaciones con estrategia “rápida”, se favorecerá una asignación mayor de recursos a la producción de prole. Por otro lado, especies que experimentan baja intensidad en la mortalidad adulta, muestran un crecimiento lento, madurez tardía, bajo esfuerzo reproductivo (usualmente pocas crías más grandes) y mayor longevidad (extremo lento; Blackburn 1990). Estas características son favorecidas puesto que la probabilidad de supervivencia de los adultos es alta y por lo tanto, la probabilidad de dejar descendencia también. Así, en especies o poblaciones con estrategia “lenta”, se favorecerá una mayor asignación de recursos en la permanencia de los adultos (Oli, 2004). Bajo estos escenarios, se propone que la mortalidad adulta puede ser un factor selectivo en la evolución de historias de vida y que el resultado es un continuo que va desde especies o poblaciones que sufren intensa mortalidad adulta y como consecuencia desarrollan ciclos de vida “rápidos”, hasta especies o poblaciones que experimentan baja mortalidad adulta y que como consecuencia, desarrollan ciclos de vida “lentos” (Franco y Silvertown 1996).

Efecto de la mortalidad juvenil

Además de los patrones de historia de vida observados bajo diferentes intensidades de mortalidad adulta por Promislow y Harvey (1990), también deben existir efectos de la mortalidad juvenil sobre características de historia de vida particulares. Los autores observaron también que cuando las tasas de mortalidad juvenil en mamíferos son altas, se exhibe una menor talla a la madurez y altas tasas de fecundidad. Además, detectaron relaciones positivas entre la mortalidad adulta y la mortalidad juvenil. Este patrón relacionado con tasas altas de mortalidad juvenil ha sido apoyado

con evidencia teórica y empírica. En general para algunos organismos como aves, peces, invertebrados marinos, arácnidos, entre otros, se ha observado que en ambientes con una mayor intensidad en la mortalidad juvenil, se favorece un crecimiento rápido, madurez temprana y alto esfuerzo reproductivo (Cole 1954; Wilbur et al. 1974; Hirshfield y Tinkle 1975; Vollrath y Parker 1992; Campana 1996; Gosselin y Qian 1997; Martin 2002). De manera que, alcanzar tallas grandes de manera rápida, permite a los organismos evadir la probabilidad de morir cuando la depredación es intensa en tallas jóvenes (Morris 1992). También, intensificar el esfuerzo reproductivo permite incrementar el número total de crías que sobreviven cuando la mortalidad es intensa en el estadio juvenil, en comparación con adultos que tienen menor esfuerzo reproductivo y que, por lo tanto, producen menos crías (Martin 2002).

Sin embargo, otro gran conjunto de evidencia conformado por trabajos teóricos y experimentales revela un patrón distinto e incluso opuesto. La evidencia que otros autores han encontrado del efecto de la mortalidad juvenil sobre características de historia de vida indica que en algunas especies o poblaciones (i. e., cladóceros, caracoles, peces, invertebrados) con altas tasas de mortalidad juvenil (principalmente cuando la mortalidad adulta es relativamente constante o más baja; Crowl 1990) se favorece un retraso en la madurez, con tallas adultas más grandes y un menor esfuerzo reproductivo que se expresa con pocas crías pero más grandes o varias puestas pequeñas distribuidas a lo largo del tiempo (Murphy 1968; Wilbur et al. 1974; Law 1979; Michod 1979; Lynch 1980; Stearns y Crandall 1981; Crowl 1990; Reznick et al. 1990; Charnov 1991; Stibor y Lüning 1994; Sand 1996). De acuerdo con estos últimos autores, ambientes donde la mortalidad juvenil es muy intensa, la producción de crías más grandes tiene ventajas al reducir el tiempo que tardan en alcanzar tallas adultas (Wilbur et al. 1974; Stearns 1977; Stearns y Crandall 1981). Además, crías grandes usualmente experimentan tasas de supervivencia relativamente altas durante su etapa juvenil (Reznick y Endler 1982; Crowl 1990).

Debido a este retraso en la madurez, los adultos experimentan una mayor probabilidad de supervivencia al reducir el esfuerzo reproductivo por lo que exhiben una mayor longevidad (Schaffer 1974a; Stearns 1977; Stearns y Koella 1986). A pesar de que un retraso en la madurez sexual iría aparentemente en contra de la fecundidad actual (Gadgil y Bosert 1970; Stearns y Crandall 1981), dicho retraso puede incrementar la adecuación a largo plazo, al aumentar la supervivencia de los adultos y de sus crías (Stearns 1992).

JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVO GENERAL

En el caso de los anfibios, no existe algún estudio formal que relacione el efecto de la mortalidad específica de un estadio particular como es el estadio juvenil sobre la evolución de atributos de historia de vida. Por lo tanto, el objetivo de esta investigación es conocer si existe un efecto de diferentes tasas de mortalidad juvenil en tres caracteres de historias de vida (la talla a la madurez, el tamaño de puesta y la tasa de crecimiento corporal) en cinco poblaciones de un anfibio de distribución amplia (*Rhinella marina*).

Objetivos particulares

- 1) Estimar tasas de mortalidad y crecimiento corporal en individuos post-metamórficos (juveniles) de cinco poblaciones de *Rhinella marina*.
- 2) Estimar el tamaño de puesta (esfuerzo reproductivo), así como el tamaño mínimo a la madurez sexual en cinco poblaciones de *Rhinella marina*.

3) Determinar si existen relaciones significativas entre los atributos de historia de vida (esfuerzo reproductivo, crecimiento y madurez sexual) y la tasa de mortalidad juvenil (específicamente en la fase post-metamórfica).

HIPOTESIS Y PREDICCIONES

Bajo la hipótesis donde la intensidad de la mortalidad juvenil es un factor selectivo de atributos de historia de vida, de acuerdo con el escenario donde mortalidad juvenil alta favorece tasas de crecimiento corporal rápido, tamaños de puesta grandes y tallas a la madurez pequeñas, poblaciones con mortalidad juvenil alta experimentarán: 1) Una relación negativa entre la mortalidad juvenil y la talla a la madurez. 2) Una relación positiva entre la mortalidad juvenil y el tamaño de puesta. 3) Una relación positiva entre la mortalidad de los jóvenes y la velocidad de crecimiento corporal.

En contraste, bajo el escenario alternativo donde la mortalidad juvenil alta favorece tasas de crecimiento corporal lento, tamaños de puesta pequeños y tallas a la madurez grandes, poblaciones con mortalidad juvenil alta experimentarán: 1) Una relación positiva entre la mortalidad juvenil y la talla a la madurez. 2) Una relación negativa entre la mortalidad juvenil y la fecundidad. 3) Una relación negativa entre la mortalidad en los jóvenes y la velocidad de crecimiento corporal.

MÉTODOS

Especie de estudio

Rhinella marina (Linnaeus, 1758) es una especie de sapo con una distribución natural desde Texas hasta Sudamérica. En México, esta especie se encuentra distribuida en las costas del Pacífico y el Golfo de México (Zug y Zug 1979; López et al. 2009; Solís et al. 2010). *R. marina* puede encontrarse en diversos tipos de vegetación, como bosques tropicales, sabanas, pastizales, zonas áridas, vegetación ribereña, así como también dentro de los asentamientos urbanos cerca de cuerpos de agua (Zug et al. 1975; Solís et al. 2010). Esta especie presenta dimorfismo sexual donde las hembras tienen patrones de coloración y tamaños corporales mayores comparados a los machos (Zug y Zug 1979).

En su ciclo de vida, los huevos eclosionan durante los meses de abril-junio en cuatro días promedio y posteriormente el desarrollo larval (fase acuática) y la metamorfosis, se alcanzan alrededor de los 45 días (Fig. 1A; López et al. 2009). Los individuos post-metamórficos, tienen actividad diurna y pueden ser observados a las orillas de los ríos, principalmente en suelos arenosos (Fig. 1B y Fig. 2A; Menin et al. 2008). Estos individuos pueden alcanzar la madurez sexual aproximadamente un año después de la eclosión con tallas entre los 60 y 120 mm de longitud hocico cloaca (LHC; Zug y Zug 1979). La reproducción de estos organismos (desde el amplexo hasta la ovoposición) se puede observar entre los meses de abril y junio, correspondientes a la época de secas (Fig. 1C y Fig. 2B; Zug y Zug 1979; López et al. 2009). En esta etapa es posible observar individuos adultos, los cuales tienen hábitos nocturnos y pueden alcanzar tallas hasta de 238 mm de longitud hocico cloaca (LHC; López et al. 2009). Su dieta está basada en insectos, otras especies de anfibios e inclusive pueden exhibir canibalismo (Zug et

al. 1975; López et al. 2009; observación personal). Las hembras depositan los huevos en forma de largos cordones generalmente pegados a la vegetación en aguas someras. Los tamaños de puesta oscilan entre 8,000 y 30,000 huevos (Solís et al. 2010).

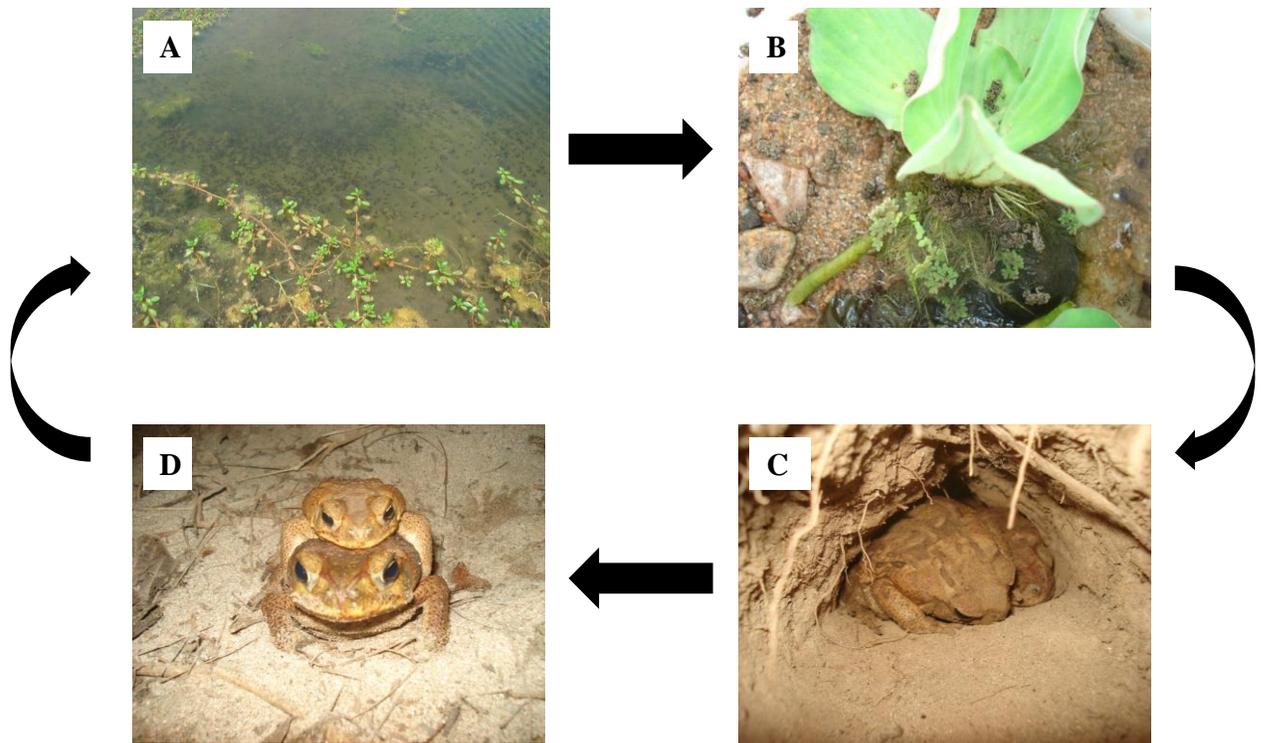


Figura 1. Ciclo de vida de *Rhinella marina*. A) durante los meses de abril y julio, los huevos eclosionan alrededor de tres días y posteriormente el desarrollo larvario y la metamorfosis ocurre en un promedio de un mes. B) los individuos postmetamórficos permanecen cerca de los cuerpos de agua durante aproximadamente dos meses hasta la época de lluvias. C) posteriormente a la época de lluvias, los individuos adultos y sub-adultos estivan. D) durante la época de secas los individuos salen a alimentarse y a reproducirse.

Rhinella marina, se encuentra clasificada como especie de preocupación menor en la lista roja de especies amenazadas de la UICN debido a su amplia distribución (Solís et al. 2010). Particularmente *R. marina* tiene la característica de ser muy buena competidora y se ha observado su capacidad de desplazar a otras especies nativas (López et al. 2009). Esta especie ha sido introducida en varias partes del mundo haciéndola una especie exótica invasora. Algunas de estas regiones son Australia, Jamaica, Puesto Rico, Palau, entre otras (Hagman y Shine 2009; López et al. 2009).

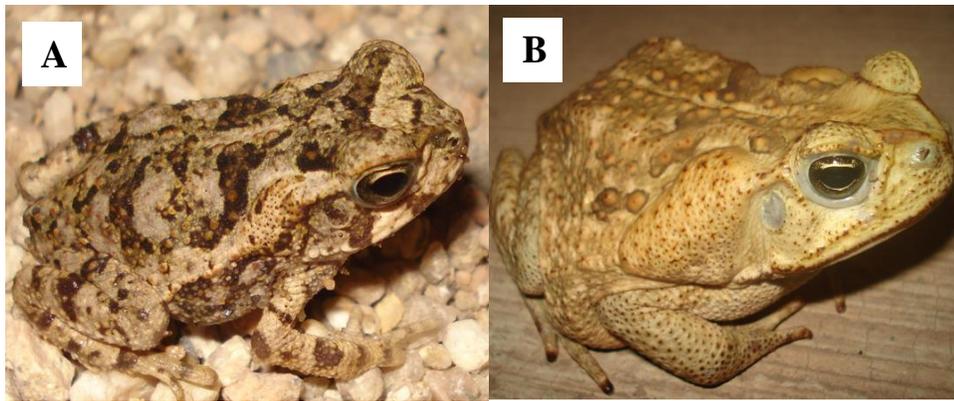


Figura 2. A) Individuo post-metamórfico (LHC = 13 mm) y B) individuo adulto de *Rhinella marina*.

Métodos de campo

Se llevaron a cabo experimentos de captura, marcaje y recaptura de individuos post-metamórficos en cinco poblaciones de *R. marina* localizadas en los estados de Colima y Jalisco (Fig. 3) durante mayo y junio de 2011 (permiso para trabajo de campo número FAUT-0240-SEMARNAT).

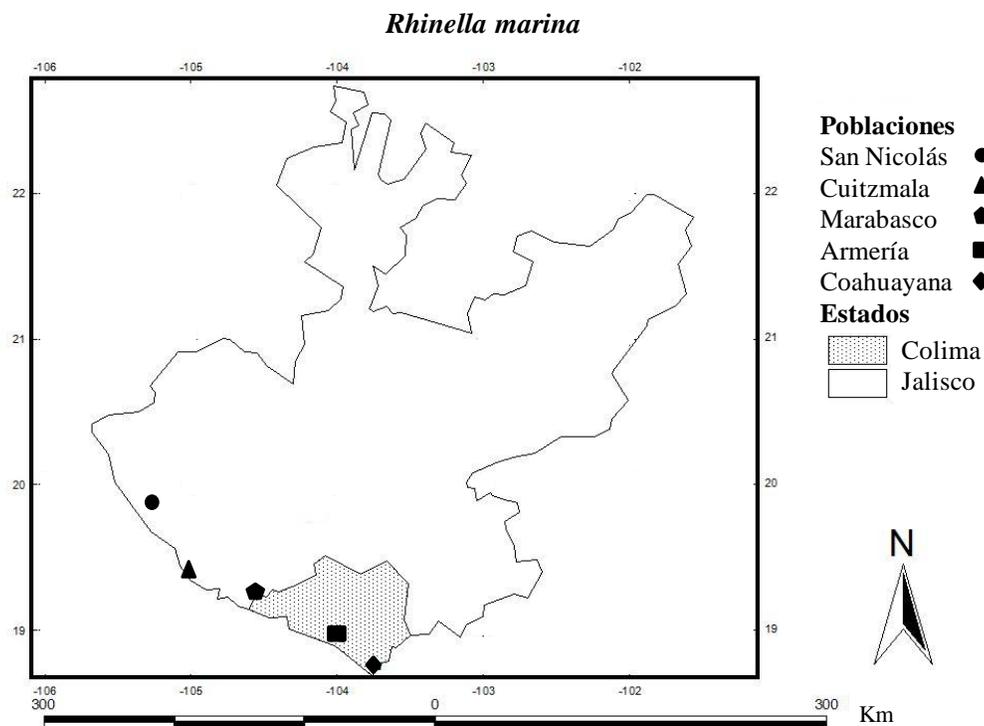


Figura 3. Localización de las cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Altitud de 16-32 m s.n.m.

Las fechas de muestreo se definieron porque los individuos post-metamórficos de *R. marina* son abundantes en la costa del Pacífico Mexicano al final de la época seca (entre abril y junio). Justamente se estudió esta fase crítica del desarrollo, antes de las lluvias, evitando tomar en cuenta a organismos más grandes (sub-adultos) que exhiben más dispersión y que se alejan de los cuerpos de agua (Freeland y Kerin 1991; Child et al. 2008).

Las poblaciones se localizaron en vertientes de cinco ríos independientes: los Ríos Coahuayana y Armería en Colima y los Ríos San Nicolás, Marabasco y Cuitzmala, en Jalisco. Todas las poblaciones se encuentran en áreas con un clima sub-húmedo con lluvias en verano, un tipo de vegetación ribereña y suelos arenosos y rocosos.

Los individuos fueron marcados individualmente por medio de corte de falanges (Fig. 4; Heyer et al. 1994). Cada población fue monitoreada una vez por semana hasta completar cinco semanas de estudio (cinco visitas en total por población). Estas cinco semanas de trabajo de campo, que tuvieron lugar entre mayo y junio de 2011, abarcan una buena parte de la temporada en la que los individuos post-metamórficos de *R. marina* son más abundantes. En cada visita, se utilizó un muestreo de búsqueda por tiempo en un horario de 09:00 am a 15:00 pm que corresponde a su periodo de actividad. De esta manera, se obtuvieron historias de captura que corresponden a los registros de cada individuo de cada población en una matriz de presencias y ausencias (denotadas como unos y ceros, respectivamente) durante el periodo de muestreo (cinco visitas por cada población). Además, se obtuvieron datos de la talla de los individuos tomando la longitud hocico-cloaca (LHC) para cada uno de los individuos.

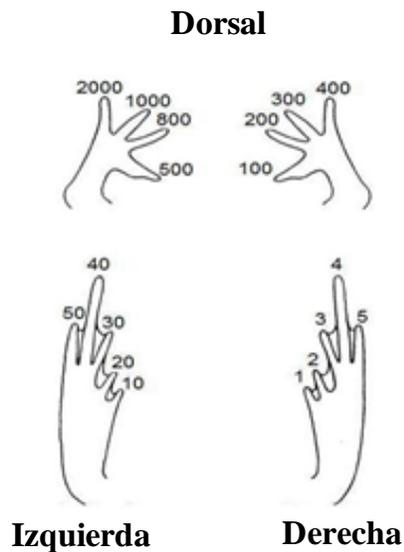


Figura 4. Sistema de numeración individual para el marcaje de individuos post-metamórficos de *Rhinella marina* mediante el corte de diferentes dedos.

El experimento de marcaje y recaptura sólo se llevó a cabo en los individuos post-metamórficos para estimar la supervivencia en cada población. Consideramos individuos post-metamórficos a aquellos cuyos tamaños estuvieran entre 10 y 30 mm LHC. Para la estimación de los parámetros reproductivos (talla mínima a la madurez y tamaño de puesta), se colectaron hembras cuyas tallas oscilaron entre 60 mm y 200 mm en cada población. Su identificación se basó en la observación de individuos con una coloración café moteada en el dorso, una forma corporal ancha y una línea dorsal y ventral de hocico a cloaca (Fig. 5). La colecta se realizó durante la noche en un horario de 8:00 pm a 11:00 pm que corresponde a su horario de actividad. Las hembras se sacrificaron a partir de una sobredosis de anestésico diluido en agua (ácido metanosulfónico etil 3-aminobenzoato, denominado comercialmente MS-222, Sigma-Aldrich Química S.A. de C.V.). Posteriormente se fijaron en formol al 10% y fueron depositadas en alcohol al 70% para su preservación.



Figura 5. Hembra adulta de *Rhinella marina*. Se observa una coloración moteada en el dorso, una forma corporal ancha así como una línea dorsal de la cabeza hasta la cloaca.

Estimación de tasas de supervivencia y su relación con atributos de historias de vida

El cálculo de las tasas de supervivencia para cada población, se obtuvo a partir de las historias de captura mediante métodos de máxima verosimilitud implementados en el programa MARK (White y Burnham 1999). El observar un individuo marcado en una ocasión de muestreo depende de dos parámetros: la probabilidad de que un individuo sobreviva de un tiempo a otro (ϕ) y la probabilidad de recapturarlo (p). A partir de métodos de máxima verosimilitud, es posible estimar dichos parámetros (Lebreton et al. 1992). La máxima verosimilitud implica la estimación de los valores de los parámetros (ϕ y p) que, con el mayor grado de certeza, resultarían en los datos observados, en este caso en los registros de presencia y ausencia para todos y cada uno de los individuos marcados de cada población.

En este estudio se asume que la emigración de individuos post-metamórficos lejos de las pozas en las que los marcamos por primera vez fue mínima. Esto se basa en estudios previos que han documentado que los individuos post-metamórficos de *R. marina* que tienen tallas menores a los 30 mm se mantienen congregados en los cuerpos de agua durante la temporada seca para evitar la deshidratación ocasionada por altas temperaturas (Freeland y Kerin 1991; Child et al. 2008). Por lo tanto, las estimaciones de supervivencia (ϕ) son robustas ya que el trabajo se realizó con organismos cuyas tallas oscilaron entre los 10 y los 30 mm LHC y no tienen sesgos debido a individuos que simplemente pudieron haber abandonado los sitios de trabajo.

Las probabilidades p y ϕ pueden ser estimadas a partir de diferentes modelos que representan distintas hipótesis biológicas acerca de la forma en que varían estos parámetros (Lebreton et al. 1992). Por ejemplo, tanto p como ϕ pueden ser constantes a lo largo del periodo de muestreo (c) o variar entre poblaciones ($s = \text{población } 1, 2, \text{ etc.}$). Además, la probabilidad de supervivencia (ϕ) puede estar relacionada con la talla de los individuos (medida como la LHC). Esto es, cabe la posibilidad de que los individuos de tallas pequeñas presenten bajas tasas de supervivencia en

comparación con individuos de tallas más grandes o viceversa (relación lineal), o que individuos de tallas intermedias experimenten mayores probabilidades de supervivencia (relación cuadrática). En otras palabras, la probabilidad de supervivencia puede aumentar o disminuir en función del tamaño de los individuos (relaciones lineales) e incluso los individuos de tallas intermedias podrían experimentar mayores o menores probabilidades de sobrevivir (relaciones cuadráticas). Los modelos en los que la probabilidad de supervivencia (φ) es una función de la talla, se consideraron como un análisis de selección en el que φ = adecuación y la talla es el atributo que se encuentra bajo selección. De esta manera, fue posible determinar si individuos de tallas específicas se encuentran favorecidos en comparación con individuos de otras tallas (i.e., se examinó si la adecuación está en función de la talla; Lande y Arnold 1983; Arnold y Wade 1984; Palleiro et al. 2006).

La ecuación de una relación lineal entre la talla y φ es:

$$\varphi = \beta_0 + \beta_1 \text{talla}$$

donde β_0 corresponde al intercepto y β_1 corresponde a la pendiente.

La ecuación de una relación cuadrática entre la talla y φ es:

$$\varphi = \beta_0 + \beta_1 \text{talla} + \beta_2 \text{talla}^2$$

donde β_0 corresponde al intercepto y los parámetros β_1 y β_2 corresponden a las dos pendientes de una parábola.

Adicionalmente, se construyeron modelos que representaran diferentes hipótesis sobre la relación de los atributos de historia de vida estimados [la tasa de crecimiento corporal (ΔLHC), el tamaño de puesta promedio (TP) y la talla mínima a la madurez (TMM)] con la tasa de supervivencia (φ). Estos modelos se construyeron con el fin de conocer si la tasa de supervivencia o mortalidad es un factor selectivo en los atributos de historia de vida. En estos modelos, se representaron todas las posibles combinaciones de un efecto lineal de los atributos de historia de vida sobre el parámetro de supervivencia φ . Por ejemplo, en uno de los modelos más simples, la probabilidad de supervivencia (φ) puede estar relacionada con la tasa de crecimiento corporal (ΔLHC). Esto es, que individuos con tasas de crecimiento más rápido presenten una tasa de supervivencia mayor en comparación a individuos con tasas de crecimiento más lento o viceversa. Por lo que, en este modelo, la probabilidad de supervivencia puede aumentar o disminuir en función de la tasa de crecimiento corporal de los individuos. La ecuación de una relación lineal entre la tasa de crecimiento (ΔLHC) y φ es:

$$\varphi = \beta_0 + \beta_1 \Delta LHC$$

donde: β_0 corresponde al intercepto y β_1 corresponde a la pendiente.

En otro modelo, la probabilidad de supervivencia puede estar en función de la talla y de los tres atributos de historia de vida. Dicha relación estaría expresada por la siguiente ecuación:

$$\varphi = \beta_0 + \beta_1 \text{talla} + \beta_2 \Delta LHC + \beta_3 TP + \beta_4 TM$$

donde β_0 corresponde al intercepto y $\beta_1, \beta_2, \beta_3$ y β_4 corresponden a la pendiente asociada a cada factor. De todas estas posibles fuentes de variación para p (constante y distinto entre poblaciones) y ϕ (constante, diferente entre sitios y en función de la talla, de la tasa de crecimiento corporal, del tamaño promedio de puesta y de la talla mínima a la madurez) se generaron 96 modelos (Anexo 1).

Para la selección del mejor modelo, es decir, para escoger el escenario biológico más verosímil, se utilizó el criterio de información de Akaike (*AIC*; Burnham y Anderson 2002). Este *AIC* es una medida del nivel de ajuste de cada modelo a los datos así como de la parsimonia de cada modelo. El *AIC* de cada modelo se estima de la siguiente manera:

$$AIC = -2 \ln(L) + 2K$$

donde L es la verosimilitud del modelo correspondiente y K es el número de parámetros en el modelo.

El modelo con mejor ajuste a los datos utilizando el menor número de parámetros, y que por lo tanto, es el más verosímil está determinado por el valor más bajo del *AIC* (Akaike 1973). Cuando una diferencia entre los valores de *AIC* entre dos modelos (ΔAIC) es menor a 2, se asume que ambos modelos tienen aproximadamente el mismo ajuste en los datos. En contraste, cuando esta diferencia (ΔAIC) es mayor a 2, entonces existe evidencia suficiente de que hay una diferencia real entre ambos modelos en su nivel de ajuste a los datos (Burnham y Anderson 2002; Johnson y Omland 2004). Además, MARK calcula también medidas del apoyo relativo que tiene cada modelo respecto a los demás, lo que permite comparar entre ellos. Estas medidas se denominan pesos *AIC* (*wAIC*) y se calculan de la siguiente manera:

$$w_i = \frac{\exp\left(\frac{-\Delta AIC}{2}\right)}{\sum \left\{\exp\left(\frac{-\Delta AIC}{2}\right)\right\}}$$

donde: ΔAIC corresponde a la diferencia del AIC entre dos modelos y \exp es la base de los logaritmos naturales. MARK estima las tasas de supervivencia y recaptura a partir de promedios ponderados utilizando la verosimilitud y los pesos de todos los modelos de la siguiente manera:

$$Promedio (\theta) = \sum w_i \theta_i$$

donde θ representa la probabilidad de supervivencia o de recaptura específica por talla, θ_i representa el parámetro correspondiente derivado del modelo i , w_i representa el peso del modelo i y la suma es a través de todos los modelos ajustados. Estos promedios ponderados de ϕ y p , incorporan la incertidumbre en el proceso de selección de modelos, considerando el apoyo relativo de cada modelo. De este modo, las estimaciones de promedios ponderados son más robustas que las derivadas de cualquier modelo por sí solo (White y Burnham 1999; Burnham y Anderson 2002; Johnson y Omland 2004).

Después de seleccionar el mejor modelo, se observó que la tasa de supervivencia es una función de la talla y es diferente entre sitios (ver resultados). Se realizó un procedimiento post-hoc para identificar en cuál o cuáles de los sitios la relación entre talla y supervivencia es muy distinta a los demás sitios. Se construyeron modelos que representaran todas las combinaciones de los principales efectos que pudieran derivarse del modelo con el mejor ajuste ($[\phi (s \times talla^2) p (s)]$; ver resultados). Los modelos puestos a prueba, correspondieron a todas las posibles

comparaciones entre poblaciones (1 = Armería, 2 = Coahuayana, 3 = Marabasco, 4 = San Nicolás y 5 = Cuitzmala) de la relación entre la talla y la supervivencia (i. e., poblaciones 1, 2 vs. poblaciones 3, 4, 5; población 3 vs. poblaciones 1, 2, 4, 5; etc.). El proceso de selección del mejor modelo siguió el método explicado anteriormente para identificar el modelo post-hoc más verosímil.

Estimación de tasas de crecimiento corporal

Las tasas de crecimiento corporal (ΔLHC) de los individuos post-metamórficos en cada población se estimaron a partir de la siguiente ecuación:

$$\Delta LHC = \frac{LHC_2 - LHC_1}{t}$$

donde: ΔLHC indica el cambio de talla en un tiempo determinado (mm/día; tasa de crecimiento corporal), LHC_1 la longitud hocico-cloaca inicial, LHC_2 la longitud hocico-cloaca a una siguiente ocasión y t corresponde al número de días transcurridos entre una medición y otra.

Las tasas de crecimiento corporal se ajustaron a tres modelos de crecimiento corporal modificados de Dunham (1978): el modelo de Von Bertalanffy (Von Bertalanffy 1938), el modelo logístico por longitud y el modelo logístico por peso (Schoener y Schoener 1978) que describen la relación entre la talla (LHC) y la tasa de crecimiento (Cuadro 1). El modelo de Von Bertalanffy indica que la velocidad de crecimiento decrece linealmente conforme la talla aumenta. Los modelos logístico por longitud y logístico por peso indican que la velocidad de crecimiento es relativamente baja en las tallas iniciales, aumenta hasta llegar a un máximo en tallas intermedias y después disminuye rápidamente en tallas más grandes. Esto es, las tasas de crecimiento son una función cuadrática de la talla. La diferencia entre el modelo logístico por longitud y el modelo logístico por peso es que este último considera la relación cúbica que hay entre la longitud y la masa de los organismos (ver la tercera ecuación en el cuadro 1).

Cuadro 1. Ecuaciones diferenciales de tres modelos de crecimiento corporal: el modelo de Von Bertalanffy, el modelo logístico por longitud y el modelo logístico por peso. Estos modelos se ajustaron a los datos de crecimiento observados en cinco poblaciones de *Rhinella marina*. A corresponde al tamaño corporal asintótico, r al parámetro característico de crecimiento, LHC es la longitud hocico-cloaca observada y ΔLHC son las tasas de crecimiento corporal.

Modelo	Ecuación
Von Bertalanffy	$\Delta LHC = Ar[1 - (LHC/A)]$
Logístico por longitud	$\Delta LHC = LHCr[1 - (LHC/A)]$
Logístico por peso	$\Delta LHC = (r LHC/3)[1 - (LHC^3/A^3)]$

A partir del ajuste de las ecuaciones de los tres modelos a las tasas de crecimiento observadas de *R. marina*, se calcularon los coeficientes de determinación de cada modelo (R^2). La intención era saber si existía un efecto de la talla sobre las tasas de crecimiento antes de compararlas entre poblaciones. Sin embargo, el ajuste de los modelos a las tasas de crecimiento corporal fue marcadamente bajo (ver resultados) y, por lo tanto, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía para comparar las tasas de crecimiento corporal calculadas entre poblaciones.

Adicionalmente, se realizó un análisis de selección sobre las tasas de crecimiento corporal en las cinco poblaciones (Lande y Arnold 1983; Arnold y Wade 1984; Palleiro et al. 2006). La probabilidad de supervivencia (ϕ) se consideró como adecuación y la tasa de crecimiento (ΔLHC) como el atributo bajo selección. Para este análisis, se generaron en primer lugar modelos donde la variación en la probabilidad de supervivencia fuera una función lineal del crecimiento. En estos modelos, individuos con tasas de crecimiento rápidas podrían presentar probabilidades de

supervivencia mayor o, por el contrario, individuos con tasas de crecimiento lento podrían presentar probabilidades de supervivencia más altas. Estos modelos están representados por la siguiente ecuación:

$$\varphi = \beta_0 + \beta_1 \text{crecimiento}$$

donde: β_0 corresponde al intercepto y β_1 corresponde a la pendiente.

También se generaron modelos donde la probabilidad de supervivencia fuera una función cuadrática del crecimiento. En estos modelos, individuos con tasas de crecimiento intermedias podrían presentar mayores probabilidades de supervivencia en comparación con individuos con tasas de crecimiento mayores o menores.

En este mismo sentido individuos con tasas de crecimiento corporal intermedias también podrían presentar probabilidades de supervivencia menores en comparación con tallas menores o mayores. Estos modelos están representados por la siguiente ecuación:

$$\varphi = \beta_0 + \beta_1 \text{talla} + \beta_2 \text{talla}^2$$

donde β_0 corresponde al intercepto y los parámetros β_1 y β_2 corresponden a las dos pendientes de una parábola.

A partir de estos modelos se pudo determinar si la tasa de crecimiento corporal en individuos post-metamórficos en las cinco poblaciones de estudio es un atributo de historia de vida que se encuentra bajo algún tipo de selección (estabilizadora, disruptiva o direccional; Futuyma 2009). Adicionalmente se construyeron modelos donde φ fuera constante (c) y diferente entre

poblaciones (s). De esta manera, se pusieron a prueba 12 modelos que representan todas las posibles combinaciones de las fuentes especificadas de variación para el parámetro ϕ (Anexo 2). La selección del mejor modelo siguió el mecanismo descrito en los métodos para la estimación de supervivencia (criterio de información de Akaike; Akaike 1973; Burnham y Anderson 2002).

Estimación del tamaño de puesta

El tamaño de puesta para cada población se estimó a partir del promedio del número de huevos presentes dentro de cada hembra en cada una de las poblaciones. A partir de visitas nocturnas, se colectaron hembras consideradas sexualmente maduras (aquellas hembras receptivas o en amplexo durante la estación reproductiva que va de mayo a junio; nuestro periodo de muestreo fue precisamente durante mayo). Las hembras colectadas fueron disectadas para obtener los huevos desarrollados dentro los ovarios.

Los huevos de cada hembra fueron expuestos a una temperatura de 56 °C por 24 horas en una estufa para la eliminación de agua y para obtener el peso seco. El peso seco de los huevos fue utilizado para calcular el tamaño de puesta para cada hembra. Debido a la gran cantidad de huevos por puesta, por medio de una regla de tres considerando el peso total de los huevos y de una fracción del peso de 100 huevos, se calculó el número de huevos para cada hembra de cada población y posteriormente, el tamaño promedio de puesta de las cinco poblaciones:

$$\text{Tamaño de puesta por hembra} = \frac{\text{Peso total de los huevos} \times 100}{\text{Peso de 100 huevos}}$$

Se realizaron análisis de correlación de Spearman para determinar la posible relación entre el tamaño corporal y el número de huevos por hembra para cada población. Ya que como en otros organismos, se ha observado que al incrementar la talla de las hembras la producción de huevos es mayor (Congdon y van Loben Sels 1991; Hearnden 1991; Honek 1993).

Para saber si existen diferencias estadísticas en el tamaño de puesta promedio entre las cinco poblaciones se llevó a cabo un procedimiento inferencial basado en modelos múltiples y en estimaciones de verosimilitud (Burnham y Anderson 2002; Anderson 2008). Se construyeron 26 modelos que representaban todas las posibles combinaciones entre poblaciones respecto a sus diferencias hipotéticas en los tamaños promedio de puesta (Anexo 3: i. e., poblaciones 1, 4 vs. poblaciones 2, 4, 5; población 5 vs. poblaciones 1, 2, 3, 4; etc.), incluyendo el modelo nulo donde: población 1 = población 2 = población 3 = población 4 = población 5 y el modelo en el que todas las poblaciones son distintas entre sí: población 1 \neq población 2 \neq población 3 \neq población 4 \neq población 5. Donde, los números representan las poblaciones de estudio de la siguiente manera: 1 = Armería, 2 = Coahuayana, 3 = Marabasco, 4 = San Nicolás y 5 = Cuitzmala. De cada modelo se calculó su devianza, que representa una medida de cuánto se desvían los datos observados de los valores esperados de acuerdo con cada modelo (Burnham y Anderson 2002). La devianza se calcula de la siguiente manera:

$$\text{Devianza} = -2 \ln(L)$$

donde L representa a la verosimilitud de cada modelo y:

$$\ln(L) = -\frac{1}{2} n \ln(\sigma^2)$$

donde:

$$\sigma^2 = \frac{\text{SCE}}{n}$$

donde: σ^2 = varianza estimada del modelo, SCE = suma de cuadrados del error y n = número de datos. A partir de la devianza calculada, se estimó el *AIC* de cada modelo a partir de la siguiente ecuación:

$$AIC = -2 \ln(L) + 2K$$

donde: $-2 \ln(L)$ = devianza y K es el número de parámetros del modelo. Para la selección del mejor modelo se siguió el procedimiento mencionado en los métodos de estimación de supervivencia.

Estimación de la talla a la madurez sexual

La talla a la madurez sexual se obtuvo a partir del estudio histológico de las gónadas femeninas en las poblaciones de *R. marina*. La histología permite estudiar los tejidos a un nivel microscópico. En este sentido, es posible observar el estado de desarrollo de las células reproductivas (ovocitos) y estimar el grado de madurez (Zug y Zug 1979). Para el estudio histológico se consideraron gónadas de hembras cuyas tallas oscilaron entre 60 y 110 mm LHC que corresponden a las registradas como tallas a la madurez sexual para algunas poblaciones de esta especie (Zug y Zug 1979).

La técnica histológica consistió en la obtención de cinco gónadas femeninas por cada población fijadas previamente en formol al 10% y su deshidratación en alcoholes graduales para su inclusión en parafina siguiendo las técnicas modificadas de Luna (1968) y Garrido-Fariña y Cornejo-Cortés (2000). Los cortes se realizaron en un microtomo tipo American Optical a 5 μ de espesor. Los cortes se desparafinaron y se tiñeron con hematoxilina y eosina para la observación al microscopio. Se utilizó un microscopio óptico tipo Leica DME y una cámara Moticam 2000 en objetivo 10x con el programa Motic Images Plus versión 2.0 para la observación y toma de imágenes.

Se consideraron dos criterios para la identificación de una gónada madura. El primer criterio correspondió a la observación y la identificación de los estadios de desarrollo VIII, IX y X resumidos en Ogielska y Kotus (2004) y Ogielska (2009; Cuadro 2) en 20 campos tomados al azar en 5 laminillas. En el segundo criterio, se consideró que las gónadas tuvieran un 65% de ovocitos vitelogénicos con núcleos multinucleados y células foliculares desarrolladas. En este criterio, se utilizaron 10 campos al azar en las 5 laminillas para dicha identificación. Las tallas de las hembras que presentaran maduración sexual a partir de estos dos criterios en cada población

fueron utilizadas para estimar la talla mínima a la madurez promedio de cada una de las cinco poblaciones de *R. marina*.

Cuadro 2. Características generales de las estructuras observadas al microscopio de las diferentes etapas de desarrollo gonadal femenino en anuros. Los estadios VIII, IX y X fueron considerados para identificar a hembras potencialmente maduras sexualmente.

Estadio	Características
VII	Incremento en el número de ovocitos diplotenos previtelogénicos y se observan primeros ovocitos en vitelogénesis.
VIII y IX	Mayor proporción y tamaño de ovocitos diplotenos en vitelogénesis con núcleos multinucleados. Decrecen las ovogonias.
X	Ovario compuesto de ovocitos diplotenos vitelogénicos de mayor tamaño con parches de ovogonias restringidas a las paredes del ovario.

Para saber si existen diferencias estadísticas en la talla mínima a la madurez promedio entre las cinco poblaciones se llevó a cabo también un procedimiento inferencial basado en múltiples modelos y en estimaciones de verosimilitud tal como se hizo para comparar los tamaños promedio de puesta (Anexo 4; Burnham y Anderson 2002; Anderson 2008) incluyendo el modelo

nulo donde: población 1 = 2 = 3 = 4 = 5 y el modelo donde todas las poblaciones son distintas entre sí: población 1 \neq población 2 \neq población 3 \neq población 4 \neq población 5. Donde, los números representan las poblaciones de estudio de la siguiente manera: 1 = Armería, 2 = Coahuayana, 3 = Marabasco, 4 = San Nicolás y 5 = Cuitzmala.

Para todos estos modelos se calculó su devianza y su correspondiente *AIC* tal como se explicó anteriormente. La selección del mejor modelo siguió también los procedimientos utilizados en la estimación de las tasas de supervivencia.

RESULTADOS

Los individuos marcados en cada población y que fueron recapturados por lo menos una vez, se muestran en el cuadro 3. Las poblaciones de San Nicolás y Cuitzmala presentaron el menor número de individuos marcados (657 y 738 individuos, respectivamente). Las poblaciones de Armería, Coahuayana y Marabasco presentaron un número de individuos marcados similares durante el periodo de muestreo. Por otro lado, la población con mayor número de individuos que fueron recapturados por lo menos una vez fue Cuitzmala (184 individuos), mientras que la población de San Nicolás presentó el menor número de individuos recapturados (Cuadro 3).

Cuadro 3. Número de individuos post-metamórficos marcados en las cinco poblaciones de *Rhinella marina* durante el periodo mayo-junio de 2011. Se muestra el número de individuos que fueron recapturados al menos una vez y el intervalo de tallas longitud hocico cloaca (LHC) observadas en cada población.

Población	N	Individuos recapturados	Talla promedio (mm)
Armería	828	157	12.3 (10.2 - 22.2)
Coahuayana	821	122	13.4 (10 - 26.9)
Marabasco	867	90	15.0 (10.7 -29.7)
San Nicolás	657	60	12.6 (10.1 -27.3)
Cuitzmala	738	184	12.8 (10 - 24.2)

Estimación de tasas de supervivencia-mortalidad

El modelo con mayor ajuste a los datos de marcaje y recaptura de las cinco poblaciones de *R. marina* ($AIC = 4350.56$; Cuadro 4), fue aquel donde la probabilidad de supervivencia es una función cuadrática de la talla y además, esta función difiere entre poblaciones (ϕ ($s \times \text{talla}^2$); Cuadro 4). De acuerdo con el modelo ($p(s)$), La probabilidad de recaptura es variable entre poblaciones. EL modelo tuvo un apoyo del 40% en los datos ($wAIC = 0.40$). Por lo tanto, la probabilidad de supervivencia de los individuos post-metamórficos de *R. marina* en las cinco poblaciones depende de la talla. En general, la supervivencia es baja en individuos con tallas pequeñas, esta incrementa a tallas intermedias y decrece en individuos de tallas más grandes (Fig. 3). Es precisamente este patrón el que hace que ϕ sea una función cuadrática de la talla. Sin embargo, la forma de esta función difiere marcadamente entre las cinco poblaciones.

En algunas poblaciones, como en Coahuayana y Cuitzmala, la relación entre ϕ y la talla es muy marcada. En la población de Coahuayana, la supervivencia es muy alta en individuos con tallas entre los 15 y 17 mm, mientras que en Cuitzmala, la supervivencia de los individuos incrementa a tallas entre los 13 y 15 mm (Fig. 6B y 6E, respectivamente). En el caso de las poblaciones de Armería y Marabasco la relación entre ϕ y la talla es menos notable (Fig. 6A y 6C). En la población de Armería, la tasa de supervivencia incrementa a lo largo de un intervalo de tallas entre los 17 y 23 mm, mientras que en la población de Marabasco, la supervivencia incrementa en tallas entre los 11 y 14 mm. Particularmente la población de San Nicolás mostró una relación entre ϕ y la talla menos notable ya que en general, la supervivencia es similar en un intervalo de tallas amplio (12 a 24 mm; Fig. 3D).

Los siguientes tres modelos, en términos de su capacidad de ajuste a los datos, también indican que la probabilidad de supervivencia es una función cuadrática de la talla que difiere entre poblaciones. Estos modelos difieren entre sí en que también incluyen relaciones de ϕ con el tamaño de puesta promedio [modelo 2: $\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{puesta } p(s)$], la talla mínima a la madurez [modelo 3: $\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{madurez } p(s)$] y una combinación de la tasa de crecimiento corporal y el tamaño de puesta promedio [modelo 4: $\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{crecimiento} + \text{puesta } p(s)$] (Cuadro 4). En estos tres modelos, la probabilidad de recaptura es diferente entre poblaciones ($p(s)$). Sin embargo, la diferencia entre el primer modelo y estos tres modelos, indica una diferencia real entre estos modelos en su capacidad de ajuste a los datos ($\Delta AIC = 2.03$). Además, basado en los pesos, el primer modelo tiene casi 3 veces más apoyo que los siguientes tres modelos ($[w_{\text{modelo 1}} = 0.40] / [w_{\text{modelo 2}} = 0.14] = 2.8$). Los otros modelos tuvieron un apoyo muy débil ($w \leq 0.05$; Cuadro 4).

Cuadro 4. Resultados de los modelos con el mayor ajuste a los datos en el programa MARK para los datos de marca y recaptura de cinco poblaciones de *Rhinella marina*.

Modelo	AIC	ΔAIC	$wAIC$
$\phi (s \times \text{talla}^2) p(s)$	4350.56	0.00	0.40
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{puesta } p(s)$	4352.49	2.03	0.14
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{madurez } p(s)$	4352.49	2.03	0.14
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{crecimiento} + \text{puesta } p(s)$	4352.49	2.03	0.14

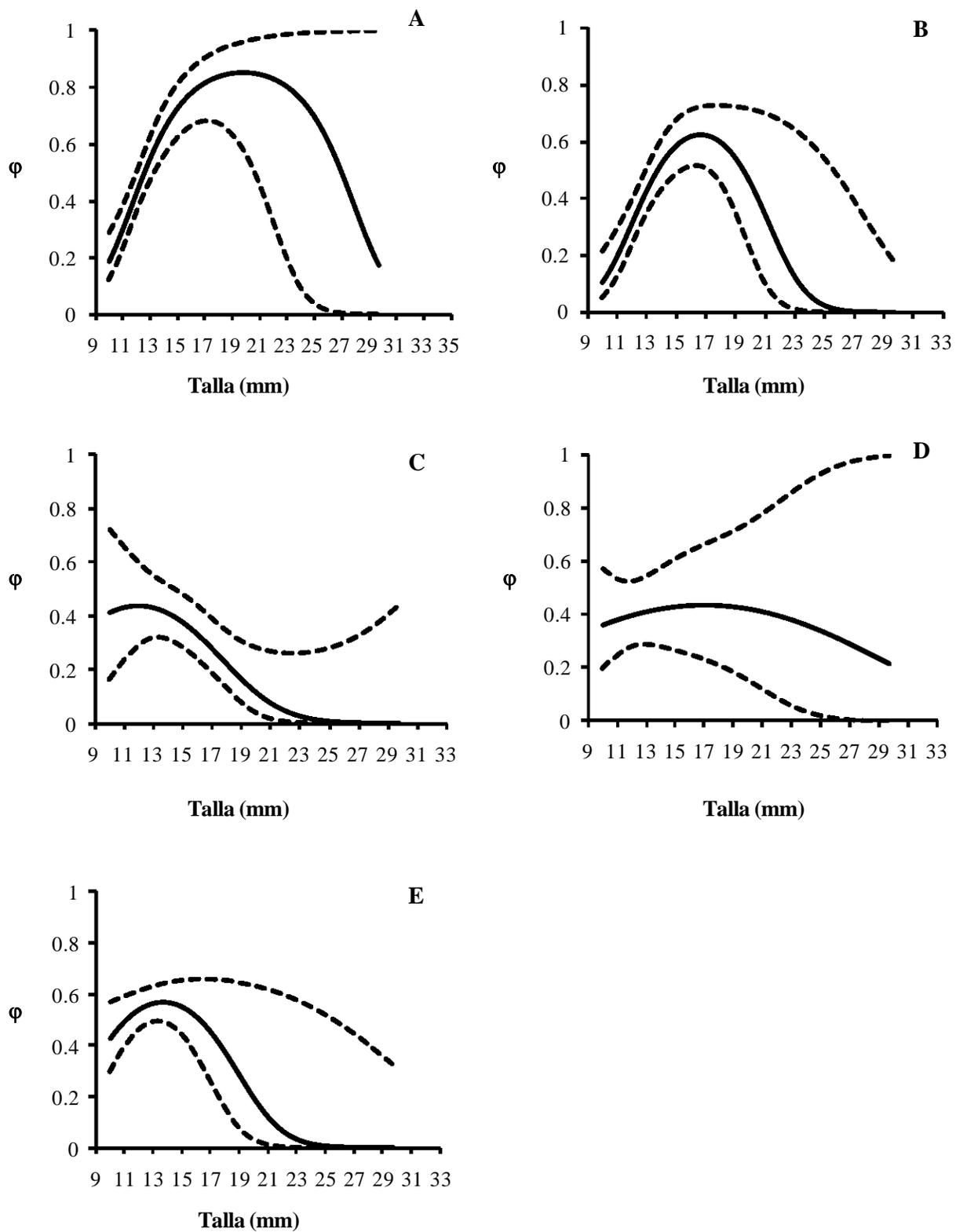


Figura 6. Relación estimada de la talla (LHC) y la tasa de supervivencia (ϕ) para las cinco poblaciones de *Rhinella marina*. A = Armería, B = Coahuayana, C = Marabasco, D = San Nicolás y E = Cuitzmala. Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza (95%).

Las tasas de supervivencia obtenidas a partir de promedios ponderados respecto al primer modelo (Fig. 7), muestran que los individuos de las poblaciones de Armería y Cuitzmala tienen una mayor probabilidad de supervivencia respecto a las otras poblaciones ($\varphi = 0.58 \pm 0.041$ y $\varphi = 0.56 \pm 0.036$; respectivamente). Las poblaciones de Coahuayana, Marabasco y San Nicolás mostraron tasas de supervivencia similares: $\varphi = 0.46 \pm 0.042$, $\varphi = 0.42 \pm 0.056$ y $\varphi = 0.42 \pm 0.07$, respectivamente.

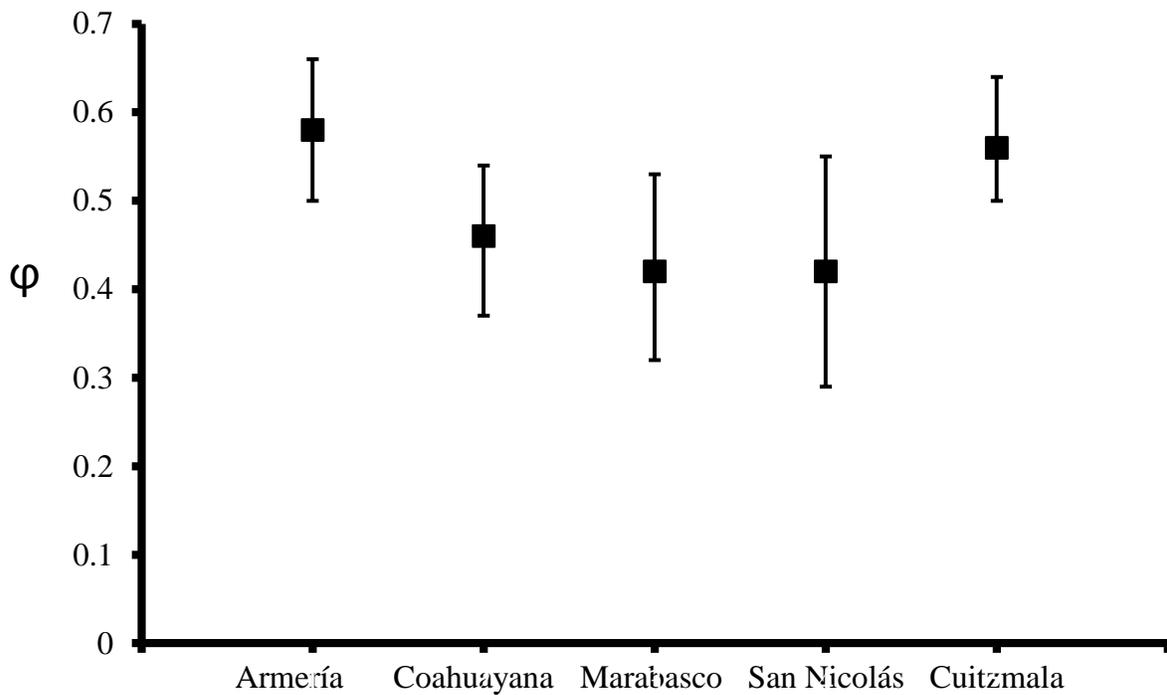


Figura 7. Tasas de supervivencia promedio (φ) para las cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Las barras de error denotan intervalos de confianza (95%).

Además de las tasas de supervivencia, se obtuvieron las probabilidades de recaptura para cada una de las poblaciones a partir de promedios ponderados. Las tasas de recaptura muestran que en las poblaciones de San Nicolás y Marabasco la probabilidad de recaptura fue menor respecto a las otras poblaciones ($p = 0.18 \pm 0.043$ y $p = 0.29 \pm 0.053$, respectivamente). Las poblaciones de Armería y Coahuayana presentaron probabilidades de recaptura similares (0.35 ± 0.042 y 0.37 ± 0.045 , respectivamente). En la población de Cuitzmala, la probabilidad de recaptura fue mayor en comparación con las otras poblaciones (0.45 ± 0.042).

Al identificar que la variación de la tasa de supervivencia era el resultado de una interacción de las poblaciones con la talla, y que la talla tiene un efecto cuadrático sobre la supervivencia, se ajustaron 25 modelos post-hoc correspondiente a todas las posibles combinaciones para determinar qué población o poblaciones eran diferentes en términos de la relación entre la supervivencia y la talla (Cuadro 5).

Cuadro 5. Resultado de selección de 25 modelos post-hoc. Estos modelos representan todas las posibles comparaciones entre poblaciones de la relación entre la supervivencia (ϕ) y la talla (LHC) en *Rhinella marina*. Los números de la primera columna representan las poblaciones de estudio de la siguiente manera: 1 = Armería, 2 = Coahuayana, 3 = Marabasco, 4 = San Nicolás y 5 = Cuitzmala. Sólo se muestran los modelos ajustados con pesos $w_i \geq 0.01$.

Modelo	AICc	$\Delta AICc$	$wAICc$
1 vs. 2 vs. 5 vs. 3, 4	4346.58	0	0.21
1 vs. 2 vs. 3, 4, 5	4346.61	0.026	0.20
1 vs. 2 vs. 3 Vs 4, 5	4346.99	0.41	0.17
1, 2 vs. 3, 4, 5	4347.20	0.62	0.15
1 vs. 2 vs. 4 vs. 3, 5	4347.84	1.26	0.11
3 vs. 5 vs. 1, 2, 4	4349.99	3.41	0.04

Cinco diferentes modelos post-hoc mostraron un buen ajuste en los datos ($\Delta AIC < 2$). Este resultado indica que no es claro cuáles son las poblaciones que difieren entre sí en lo que respecta a la relación entre ϕ y la talla. Sin embargo, lo que resulta evidente es que las poblaciones 1 y 2 (Armería y Coahuayana; Fig.7) difieren entre sí y también en comparación con las otras tres poblaciones (en cuatro de los cinco mejores modelos post-hoc las poblaciones 1 y 2 difieren entre sí; Cuadro 5).

Tasas de crecimiento corporal

Las tasas de crecimiento corporal observadas en las poblaciones de *R. marina* que fueron ajustadas a los tres modelos de crecimiento (Von Bertalanffy, logístico por longitud y logístico por peso) presentaron un bajo ajuste en general. La proporción de varianza explicada en cada uno de los modelos (R^2) fue mínima (Cuadro 6). Por lo tanto, en las poblaciones de *R. marina*, no existe un efecto de la talla sobre las tasas de crecimiento corporal en individuos post-metamórficos.

Cuadro 6. Resultados del ajuste de las tasas de crecimiento corporal para cinco poblaciones de *Rhinella marina* a tres modelos de crecimiento corporal.

Población	Coefficiente de determinación R^2		
	Von Bertalanffy	Logístico por longitud	Logístico por peso
Armería	0	0.004	0.004
Coahuayana	0.027	0.025	0.255
Marabasco	0	0.003	0
San Nicolás	0.003	0.064	0.061
Cuiztmala	0.270	0.290	0.230

Los resultados del análisis de varianza (ANOVA) de una vía mostraron una diferencia significativa entre las tasas de crecimiento corporal calculadas entre poblaciones ($F_{4,547} = 8.73$, $P = 0.03$). Se realizó una prueba post-hoc (contrastos octagonales) para estimar las diferencias

significativas entre los promedios de las tasas promedio de crecimiento de cada población (Fig. 8). Los resultados muestran que las poblaciones de Armería y Cuitzmala difieren entre sí ($\Delta LHC = 0.11$ mm/día y $\Delta LHC = 0.13$ mm/día respectivamente). Por otro lado, las poblaciones de Marabasco, Coahuayana y Cuitzmala, presentaron tasas de crecimiento corporal similares ($\Delta LHC = 0.22$ mm/día, 0.17 y $\Delta LHC = 0.2$ mm/día, respectivamente). Mientras que las poblaciones de Armería y San Nicolás presentaron una tasa de crecimiento corporal similar y menores a las otras tres poblaciones ($\Delta LHC = 0.11$ mm/día y $\Delta LHC = 0.13$ mm/día, respectivamente).

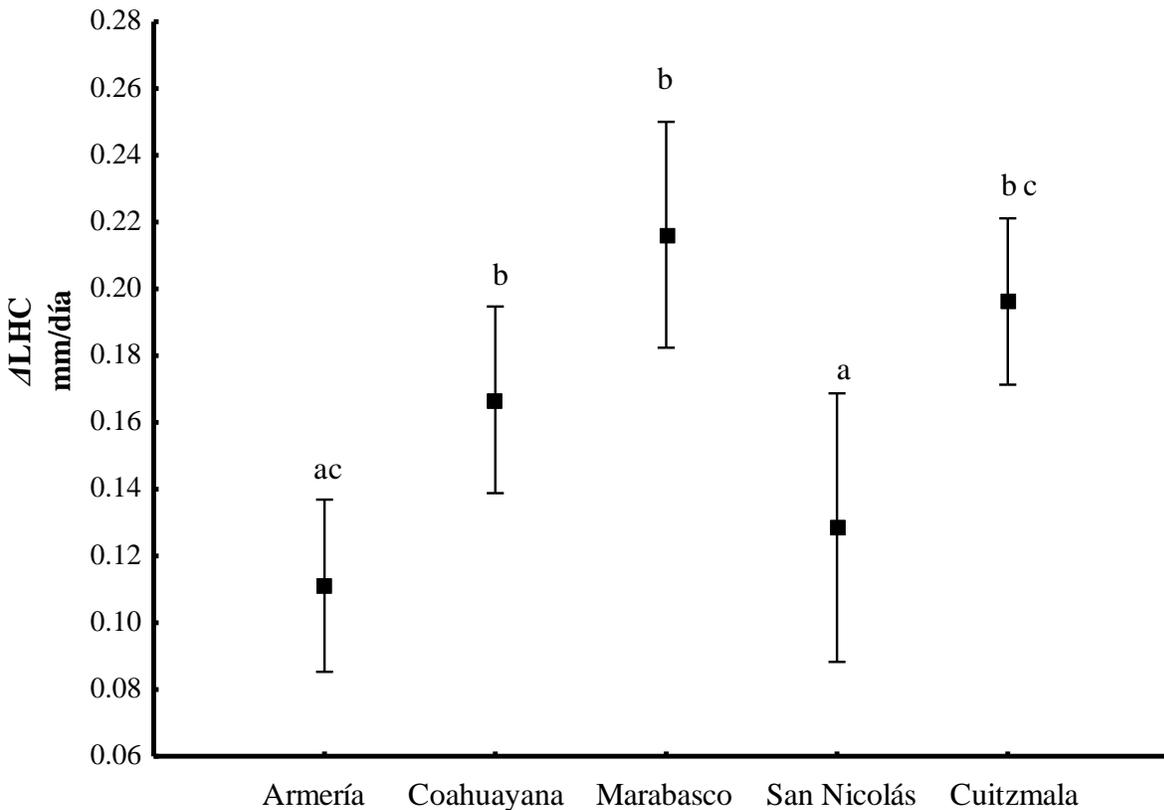


Figura 8. Tasas de crecimiento corporal promedio (ΔLHC) para cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Las letras distintas identifican medias que son estadísticamente diferentes. Las barras de error denotan intervalos de confianza (95%).

En cuanto al análisis de selección sobre la tasa de crecimiento corporal de los individuos post-metamórficos, los resultados muestran que el crecimiento no es un atributo de historia de vida que se encuentre bajo selección. Esto se debe a que el modelo con el mejor ajuste a los datos es aquel en el que la supervivencia varía entre poblaciones $\phi(s)$ y la probabilidad de recaptura es constante $p(c)$, con un apoyo del 92% ($wAIC = 0.92$; Anexo 2). El modelo con ajuste más alto no incluye una relación entre las tasas de crecimiento corporal y la tasa de supervivencia. Los modelos que incluyeron una función lineal o cuadrática del crecimiento corporal sobre las tasas de supervivencia mostraron un ajuste muy débil con $\Delta AIC < 2$ respecto al mejor modelo [$\phi(s) p(c)$] y tuvieron poco apoyo en los datos ($wAIC \leq 0.01$).

Estimación del tamaño de puesta

El número de hembras adultas recolectadas en cada población se resume en el Cuadro 7. De las hembras recolectadas se observaron hembras con huevos en desarrollo (Fig. 9A) y hembras con huevos desarrollados (Fig. 9B) los cuales fueron utilizados para la estimación de este atributo.



Figura 9. Gónada femenina de *Rhinella marina*. A) Ovarios con huevos en desarrollo. B) Ovarios con huevos desarrollados.

En ninguna de las cinco poblaciones de *R. marina* existe una relación entre la talla de las hembras y el número de huevos ($p \geq 0.05$). Por lo tanto, el número de huevos por hembra en estas poblaciones no parece estar determinado por el tamaño corporal.

Cuadro 7. Número de hembras adultas en cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Se presenta el número de hembras con huevos desarrollados y en desarrollo. Se muestra además el tamaño promedio de puesta para cada población y las tallas promedio de las hembras utilizadas para dicha estimación.

Población	<i>n</i> de hembras colectadas	<i>n</i> hembras con huevos desarrollados	<i>n</i> tamaño de puesta promedio por población	EE	LHC promedio (mm)	<i>n</i> hembras con huevos en desarrollo	LHC promedio (mm)
Armería	22	8	10,627	5594	151	14	134
Coahuayana	19	9	15,504	5755	171	10	120
Marabasco	20	9	14,537	3678	161	11	130
San Nicolás	24	9	17,322	3787	158	15	130
Cuitzmala	28	8	13,427	2450	161	20	130

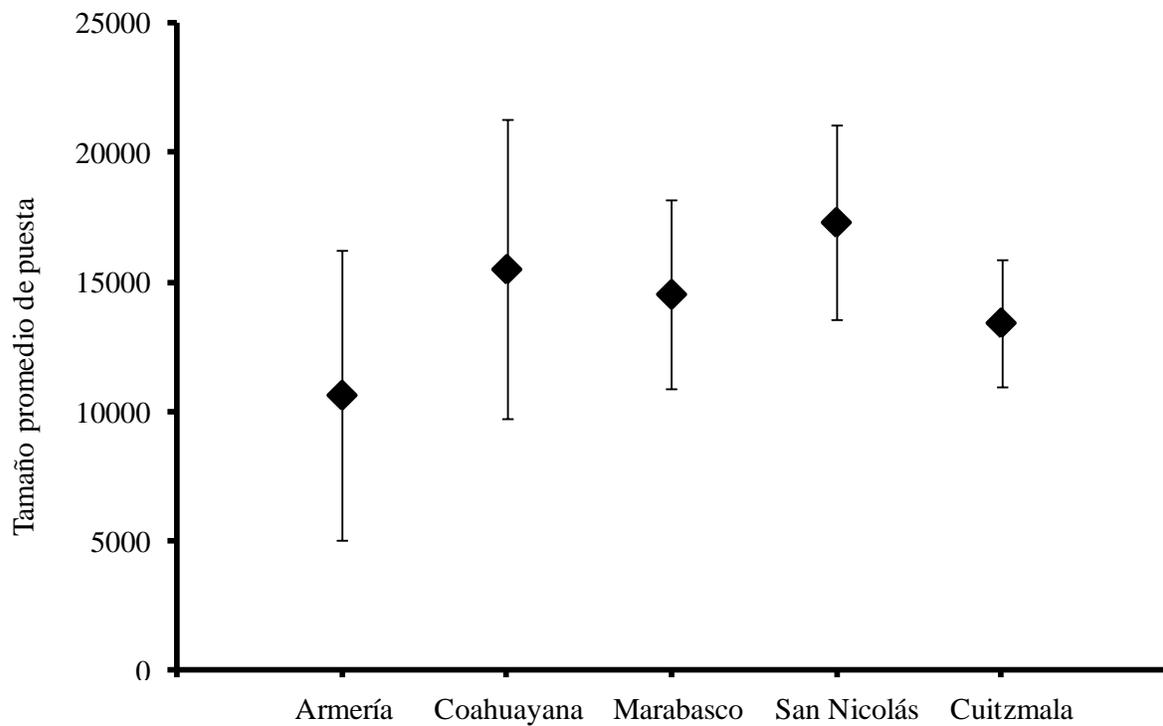


Figura 10. Tamaño de puesta promedio para cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Las barras denotan \pm EE.

La estimación de diferencias en el tamaño de puesta promedio entre poblaciones muestra que cinco modelos diferentes tienen un buen ajuste en los datos ($\Delta AIC < 2$; Cuadro 8). El modelo con el menor valor de AIC ($1 = 2 = 3 = 4 = 5$) indica que no existen diferencias en el tamaño de puesta entre poblaciones (Fig. 10), mientras que los siguientes cuatro modelos muestran posibles diferencias entre las poblaciones 3, 4 y 5. Sin embargo, estos resultados indican que no es claro si existen diferencias y cuáles son las poblaciones que difieren entre sí en relación al tamaño de puesta. Por lo tanto, se puede sugerir que el tamaño de puesta promedio estimado es similar entre las cinco poblaciones.

Cuadro 8. Resultados de los modelos con el mayor ajuste a los datos para la determinación de diferencias entre tamaños de puesta promedio de las cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Estos modelos representan todas las posibles comparaciones entre poblaciones en relación al tamaño de puesta. Los números de la primera columna representan las poblaciones de estudio de la siguiente manera: 1 = Armería, 2 = Coahuayana, 3 = Marabasco, 4 = San Nicolás y 5 = Cuitzmala.

Modelo	<i>AICc</i>	$\Delta AICc$	<i>Devianza</i>
1 = 2 = 3 = 4 = 5	815.10	1.10	-21.66
4 vs. 1, 2, 3, 5	816.20	1.37	-22.57
3 vs. 1, 2, 4, 5	816.47	1.91	-22.55
5 vs. 1, 2, 3, 4	817.01	1.94	-21.82
1 vs. 2, 3, 4, 5	817.04	2.00	-21.68

Tamaño mínimo a la madurez

En todas las poblaciones, las estimaciones fueron realizadas a partir de gónadas en estadios de desarrollo VIII y IX y con un porcentaje mayor al 65% de ovocitos en estadio de diploteno (Fig. 11A-B; Cuadro 9) a excepción de un ejemplar de Coahuayana con un estadio de desarrollo X (LHC = 94 mm; Fig. 11C).

Cuadro 9. Número de individuos observados con desarrollo gonadal en estadios VIII y IX así como un porcentaje de ovocitos diplotenos vitelogenéticos mayor al 65%. Se muestran las tallas promedio (LHC) correspondientes a la talla mínima a la madurez para cada población de *Rhinella marina*.

Población	<i>n</i>	Talla mínima promedio (LHC) y máxima y mínima(mm)	EE	Estadio de desarrollo VIII y IX	% Promedio de número de diplotenos en vitelogénesis
Armería	3	93 (85-99)	0.41	3	72
Coahuayana	4	93 (87-97)	0.21	3	73
Marabasco	3	94 (88-101)	0.38	3	81
San Nicolás	2	96 (94-98)	0.20	2	69
Cuitzmala	3	90 (84-95)	0.34	3	72

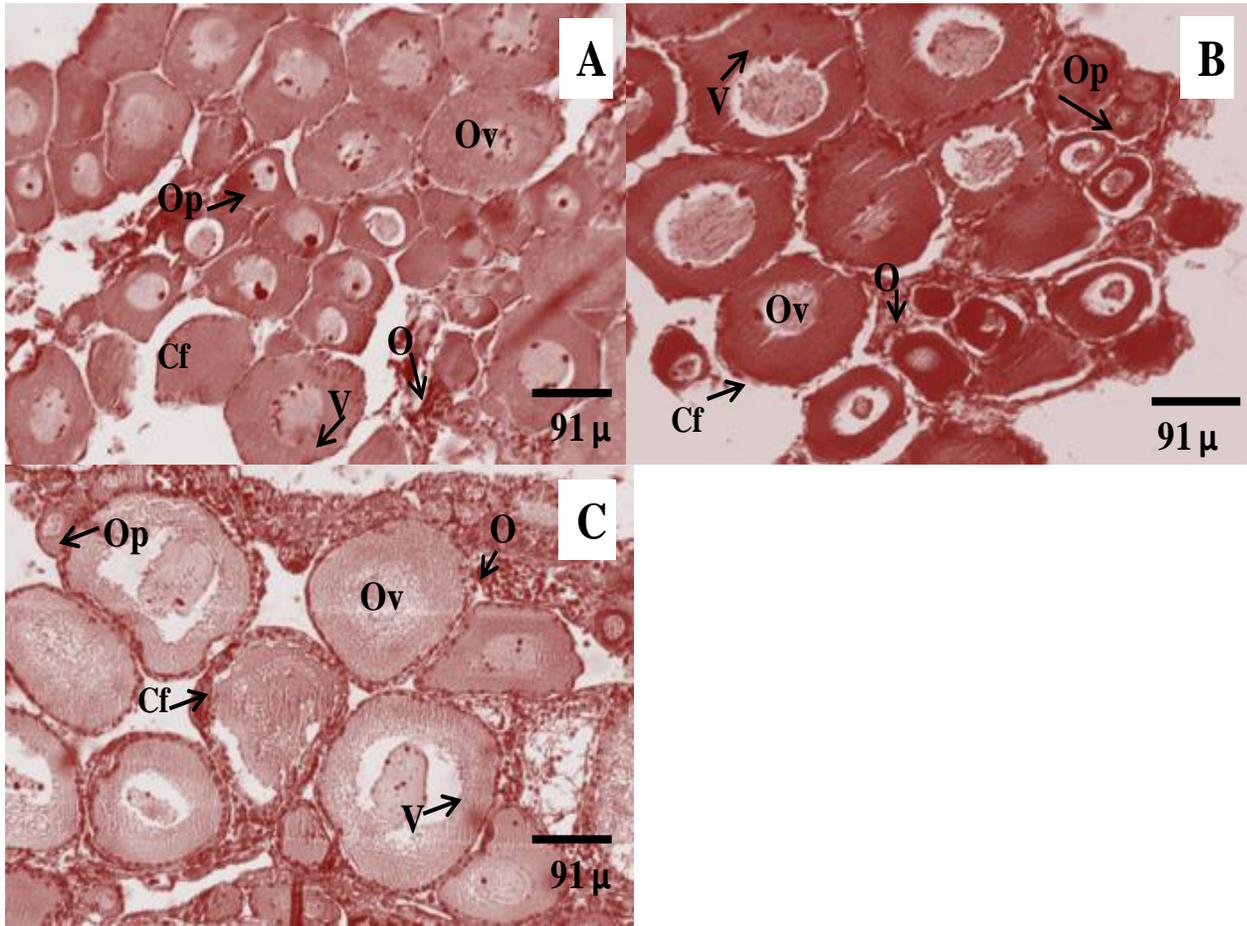


Figura 11. Observación de distintos cortes histológicos a 10x en diferentes estadios de las gónadas femeninas en *Rhinella marina*. A y B – Estadio VIII y IX, ovocitos vitelogénicos entre 60 y 100 μ de diámetro con células foliculares (CF) y vitelo (V). Ovogonias (Ov) desplazadas a las orillas y ovocitos previtelogénicos (Op). C – Estadio X, se observan diferentes tallas de ovocitos vitelogénicos (Ov) envueltos en células foliculares desarrolladas con diámetros entre 120 y 257 μ . Se observan también ovocitos previtelogénicos (Op) y ovogonias (Ov) desplazadas a las orillas.

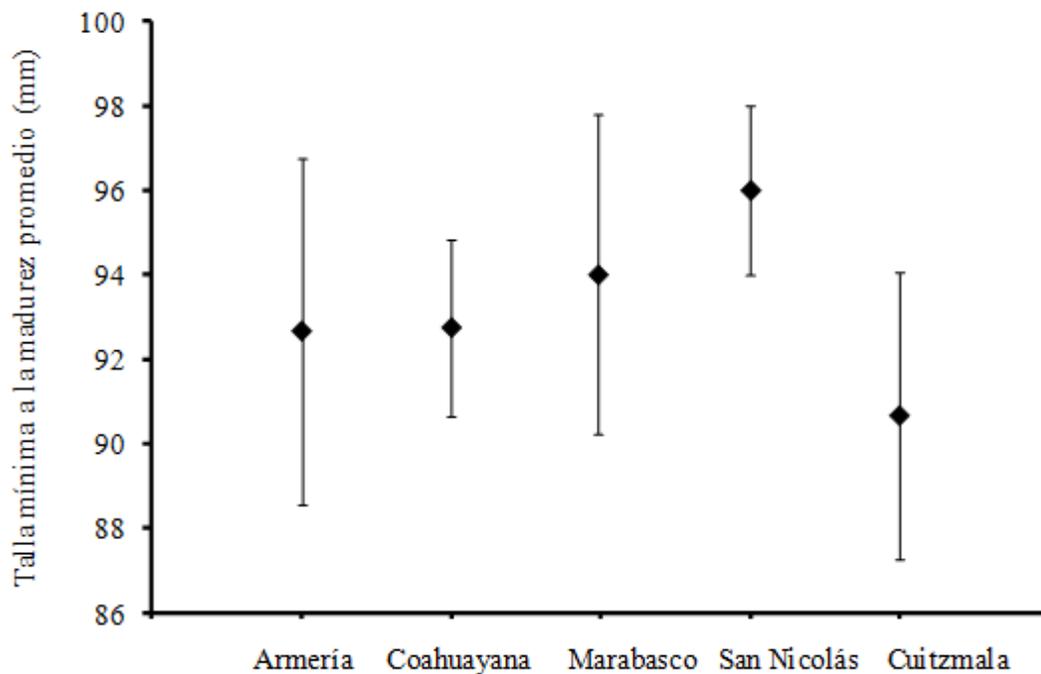


Figura 12. Tamaño mínimo a la madurez para cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Las barras denotas \pm EE.

Los resultados muestran que la talla mínima a la madurez es similar entre las poblaciones de Armería, Coahuayana y Marabasco (93 mm, 93 mm y 94 mm, respectivamente). En la población de San Nicolás se observó una talla relativamente más grande (LHC = 96 mm), mientras que en Cuitzmala se observó una menor talla mínima a la madurez (LHC = 90 mm; Cuadro 9; Figura 12).

Sin embargo, estas diferencias no fueron significativas ya que cinco diferentes modelos mostraron un buen ajuste en los datos ($\Delta AIC < 2$; Cuadro 10). El mejor modelo con el menor valor de AIC ($1 = 2 = 3 = 4 = 5$) muestra que no existen diferencias en la talla mínima a la madurez entre poblaciones, mientras que los siguientes cuatro modelos muestran posibles diferencias entre las poblaciones 2, 4 y 5. Estos resultados indican que no es claro si existen

diferencias y cuáles son las poblaciones que difieren entre sí en relación a la talla mínima a la madurez.

Cuadro 10. Resultado de los modelos con mejor ajuste para la determinación de diferencias entre poblaciones de *Rhinella marina* en la talla mínima a la madurez. Estos modelos representan todas las posibles comparaciones entre poblaciones en relación al tamaño de puesta. Los números de la primera columna representan las poblaciones de estudio de la siguiente manera: 1 = Armería, 2 = Coahuayana, 3 = Marabasco, 4 = San Nicolás y 5 = Cuitzmala.

Modelo	<i>AICc</i>	$\Delta AICc$	<i>Devianza</i>
1 = 2 = 3 = 4 = 5	17.66	1.09	811.10
4 vs. 1, 2, 3, 5	16.57	1.11	1114.71
3 vs. 1, 2, 4, 5	16.55	1.84	1558.56
5 vs. 1, 2, 3, 4	15.82	1.98	1586.29
1 vs. 2, 3, 4, 5	15.68	1.99	1632.76
2 vs. 1, 3, 4, 5	15.67	2.47	2179.44

Relación entre mortalidad juvenil y caracteres de historias de vida

A partir de los resultados obtenidos se puede sugerir que las poblaciones siguen una tendencia hacia alguno de los escenarios que resultarían de distintas intensidades de mortalidad. Por un lado, cuando la mortalidad juvenil es alta (escenario 1), se puede favorecer un crecimiento corporal rápido, madurez temprana, tallas corporales pequeñas y un alto esfuerzo reproductivo (o viceversa). Por otro lado, también es posible que cuando la mortalidad juvenil es alta (escenario 2), se favorezca el patrón opuesto: un crecimiento corporal lento, madurez tardía, tallas corporales grandes y bajo esfuerzo reproductivo (o viceversa).

En el caso de las poblaciones de Armería y Cuitzmala, se observa una supervivencia relativamente alta (baja mortalidad) con una tendencia hacia el primer escenario. Donde, a menor mortalidad en los jóvenes, se favorece una tasa de crecimiento lento, un tamaño de puesta pequeño y una madurez tardía (aunque este último atributo no parece seguir dicho patrón en estas dos poblaciones; Cuadro 11). En el caso de las poblaciones de Coahuayana y Marabasco, también se observa una tendencia hacia el escenario 1 donde, a mayor mortalidad juvenil, se observa una tasa de crecimiento rápido, un alto esfuerzo reproductivo (tamaño de puesta grande) y una madurez tardía. Sin embargo, este último atributo en la población de Marabasco no sigue dicho patrón (Cuadro 11). En el caso particular de la población de San Nicolás con una tasa de supervivencia relativamente baja (alta mortalidad) presentó una tendencia hacia el escenario 2. Donde, a mayor mortalidad en los jóvenes se observa un crecimiento lento y madurez tardía. Solo el tamaño de puesta no parece seguir esta tendencia (Cuadro 11).

Cuadro 11. Tendencias de cinco poblaciones de *Rhinella marina* sobre dos escenarios de estrategias de historia de vida cuando la mortalidad juvenil es alta. Escenario 1: a mayor mortalidad juvenil se favorecen tasas de crecimiento corporal rápido (+), madurez temprana (-) y tamaños de puesta grandes (+; o viceversa). Escenario 2: a mayor mortalidad juvenil se favorecen tasas de crecimiento corporal lento (-), madurez tardía (+) y tamaños de puesta bajos (-; o viceversa).

Población	Mortalidad	Crecimiento	Puesta	Madurez	Escenario
Armería	-	-	-	-	1
Cuiztmala	-	-	-	-	1
Coahuayana	+	+	+	-	1
Marabasco	+	+	+	+	1
San Nicolás	+	-	+	+	2

Sin embargo, los resultados muestran que no existe una relación entre los atributos de historia de vida estimados (la tasa de crecimiento corporal, el tamaño de puesta promedio y la talla mínima a la madurez) y la tasa de supervivencia (mortalidad) de los individuos post-metamórficos. Los modelos donde se consideraron relaciones de la supervivencia con alguno de los caracteres de historia de vida o con la combinación de distintos de estos atributos presentaron valores de $\Delta AIC > 2$ respecto al modelo con el mejor ajuste ($\varphi(s \times \text{talla}^2) p(s)$; Cuadro 4) y además tuvieron en general bajo soporte en los datos ($wAIC \leq 0.05$). De manera que, no existe una relación entre la supervivencia con estos atributos y por lo tanto, la mortalidad en individuos post-metamórficos en estas cinco poblaciones no parece ser un factor selectivo de los atributos de historia de vida.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Relación entre la mortalidad y atributos de historia de vida

De acuerdo con la hipótesis de este trabajo, la mortalidad en los individuos jóvenes es un factor selectivo de los atributos de historia de vida. Existen dos diferentes patrones que resultarían de los efectos de distintas intensidades de mortalidad en los jóvenes. Por un lado, cuando la mortalidad juvenil es alta, se puede favorecer un crecimiento corporal rápido, madurez temprana, tallas corporales pequeñas y un esfuerzo reproductivo alto. Este escenario ha sido documentado en aves (Martin 2002), peces (Campana 1996), invertebrados marinos (Gosselin y Qian 1997) y arácnidos (Vollrath y Parker 1992), entre otros. Por otro lado, es posible que cuando la mortalidad juvenil es alta, se favorezca el patrón opuesto: un crecimiento corporal lento, madurez tardía, tallas corporales grandes y bajo esfuerzo reproductivo. Este otro escenario se ha documentado en cladóceros (Lynch 1980), caracoles (Crowl 1990), en dafnias (Stibor y Lüning 1994) y peces (Reznick et al. 1990), entre otros. Sin embargo, en las poblaciones estudiadas de *R. marina*, la variación entre poblaciones en la mortalidad juvenil no muestra un efecto significativo en los atributos de historia de vida estimados: la tasa de crecimiento, el tamaño mínimo a la madurez y el tamaño de puesta. Por lo tanto, la mortalidad juvenil no parece ser un factor selectivo de estrategias de historias de vida en estas poblaciones.

De los atributos de historia de vida estimados, el único carácter que varió entre poblaciones fue la tasa de crecimiento corporal. A pesar de que la tasa de mortalidad en los individuos post-metamórficos no fue un factor selectivo, otros factores pueden ser la consecuencia de dicha variación: en las poblaciones de Marabasco y Cuitzmala donde los individuos post-metamórficos presentan una tasa de crecimiento corporal más alta, es probable que *R. marina* experimente una mayor mortalidad adulta. Esto se debe a que la mortalidad adulta, independientemente de las

causas (Charnov 1990; Promislow y Harvey 1990), puede ser un factor selectivo de atributos de historia de vida. En el caso particular del crecimiento corporal, en individuos que experimentan alta mortalidad adulta se favorece un crecimiento rápido en comparación con individuos con menor mortalidad (Promislow y Harvey 1990; Franco y Silvertown 1996; Oli 2004; Johnson y Zúñiga-Vega 2009). Por lo tanto, las dos poblaciones de *R. marina* con las tasas de crecimiento corporal más altas podrían estar experimentando una mortalidad adulta mayor en comparación con las otras poblaciones de estudio. Sin embargo, también las diferencias genéticas entre sitios podrían ser las responsables de que los individuos en estas poblaciones crezcan más rápido (Turner 1962).

En el caso de los otros dos caracteres de historia de vida (tamaño mínimo a la madurez y tamaño de puesta) que no presentaron variación entre sitios, cabe la posibilidad de que estos dos caracteres en estas poblaciones se encuentran fijos genéticamente (Stearns 1992). De modo que, estos caracteres sin variabilidad genética reflejarían una fuerte selección estabilizadora durante la historia evolutiva en esta especie (Sandercock 1997). Estos dos atributos reproductivos se han observado como caracteres fijos en otros taxones (i. e., reptiles, aves, mamíferos; Fitzhugh y Taylor 1971; Gibbons et al. 1981; Doughty 1997). Sin embargo, todas estas últimas hipótesis requieren de estudios comparativos y experimentales futuros.

Otra gran diversidad de factores puede determinar la variación (o la falta de variación) en los atributos de historias de vida que se estudiaron. A continuación se discute la relevancia de las características demográficas y de historias de vida que documentamos en este trabajo, así como sus posibles fuentes de variación.

Tasas de supervivencia

En *Rhinella marina* la supervivencia en los individuos post-metamórficos varió como una función cuadrática de la talla y esta función fue diferente entre poblaciones. En estas poblaciones, los individuos de tallas intermedias presentaron una mayor supervivencia en comparación con individuos de tallas más pequeñas o más grandes. En las poblaciones de Coahuayana y Cuitzmala esta relación cuadrática entre talla y supervivencia fue marcada, mientras que en las restantes tres poblaciones el cambio en la probabilidad de sobrevivir con respecto a individuos pequeños o grandes no fue tan drástico. Estos resultados demuestran que en *R. marina* existe selección estabilizadora sobre el tamaño corporal (Manly 1973; Scheiring 1977). En este tipo de selección, se favorecería la supervivencia en fenotipos de tallas intermedias mientras que fenotipos de tallas pequeñas o grandes experimentarían selección en contra con una supervivencia menor (Freeman y Herron 2007). En otros estudios se han encontrado diferencias en la mortalidad dependiendo de la talla. Por ejemplo, individuos de tallas pequeñas (generalmente asociadas a individuos jóvenes) experimentan tasas de supervivencia más bajas en comparación con individuos de tallas grandes. Este patrón se ha observado en diferentes taxones tales como: renacuajos de anuros, ratones, peces, dafnias, entre otros (Nussbaum et al. 1983; Reynolds y Geddes 1984; Dickman et al. 1991; Holmes y McCormick 2006). En contraste, se ha observado que individuos de tallas grandes experimentan tasas de supervivencia menores en comparación con individuos de tallas pequeñas. Estas observaciones se han presentado en anuros, peces, zooplancton, cladóceros, entre otros (Zaret y Kerfoot 1975; Dodson 1974; Trexler 1994; Wood et al. 1998). De estas observaciones se ha propuesto que la mortalidad en tallas específicas es una consecuencia de la depredación selectiva (i.e., los depredadores prefieren alimentarse de individuos con tallas muy particulares; Litvak y Leggett 1992; Mascaro y Seed 2000). Por ejemplo, los depredadores pueden seleccionar individuos con tallas pequeñas como es el caso del estadio juvenil los cuales suelen presentar

tallas corporales relativamente más pequeñas que los individuos adultos. Existen otros factores como la variación ambiental y la competencia por recursos (i.e., por pareja, por espacio, por alimento; Ferguson y Fox 1984; Schwinnig y Weiner 1998; Schultz et al., 1998) que generan diferentes tasas de mortalidad dependiendo de la talla. En el caso particular de *R. marina*, la depredación en los individuos post-metamórficos por arañas de la familia Lycosidae y por algunas especies de aves como el zanate mexicano (*Quiscalus mexicanus*) pueden ser los responsables de que los organismos muy pequeños o muy grandes tengan mayor probabilidad de morir.

En cuanto a las tasas de supervivencia promedio, se observó que en las poblaciones de Armería y Cuitzmala los individuos post-metamórficos sobrevivieron más del 50% durante el periodo de muestreo. En contraste, los individuos de las poblaciones de Coahuayana, Marabasco y San Nicolás presentaron una supervivencia menor (Fig.7). En general, estas tasas de supervivencia son mayores en comparación con las que se han observado en este estadio de desarrollo y para esta especie en regiones como Brasil ($\phi = 0.02 - 0.05$; Bayliss 1995) y Australia ($\phi = 0.03 - 0.07$; Lampo y De Leo 1998). Además, estas poblaciones muestran tasas de supervivencia mayores en contraste con otras especies de anuros: *Bufo boreas* ($\phi = 0.26$), *Rana aurora* ($\phi = 0.26$), *Rana temporaria* ($\phi = 0.25$; Biek et al. 2002) y *Rana catesbeiana* ($\phi = 0.12$; Govindarajulu et al. 2005). La tasa de supervivencia más alta en las poblaciones de estudio puede ser consecuencia de una baja depredación, disponibilidad de recursos alta y el uso de toxinas como defensas que se encuentran presentes en los individuos post-metamórficos. (Turner 1960; Lampo y De Leo 1998; Shine 2010).

Tasas de crecimiento

Las tasas de crecimiento corporal en *R. marina* mostraron que en las poblaciones de Marabasco y Cuitzmala el crecimiento en los individuos jóvenes es mayor en comparación con las poblaciones de Armería, Coahuayana y San Nicolás (Fig. 8). Las tasas de crecimiento observadas en este estudio (ΔLHC entre 0.11 y 0.22 mm/día) son más bajas en relación a las reportadas por Cohen y Alford (1993) para individuos post-metamórficos de *R. marina* ($\Delta LHC = 0.27$ mm/día). Pemberton (1934) también encontró tasas de crecimiento mayores a las que se observaron en este estudio ($\Delta LHC = 0.43$ mm/día).

En el caso de los anfibios, factores como la depredación en los estadios juveniles pueden favorecer distintas tasas de crecimiento corporal. En respuesta a alta depredación los organismos crecen más rápido alcanzando tallas más grandes evitando la depredación (Werner 1986; Boone 2005). Además, la disponibilidad de alimento es un factor determinante en el crecimiento pues es en el periodo posterior a la metamorfosis en el que toda la energía es dirigida al crecimiento (Dunham 1978; Zug y Zug 1979; Bayliss 1995; Morey y Reznick 2001). Debido a que durante el periodo post-metamórfico el costo metabólico del crecimiento es relativamente alto (Jørgensen 1988), la temperatura también juega un factor importante ya que al ser organismos ectotermos, la variación en la temperatura determina la síntesis de moléculas (i.e., proteínas) asociadas con el crecimiento (Lillywhite et al. 1973). Además, se ha observado que la contaminación ambiental, así como las enfermedades y parásitos que atacan a los anfibios pueden afectar negativamente las tasas de crecimiento corporal (Lefcort et al. 1998, Schuytema y Nebeker 1999). Por otro lado, las tasas de crecimiento corporal en anfibios pueden ser una función del tamaño corporal: organismos más pequeños crecen más rápido (Werner 1986). Sin embargo, en el caso de *R. marina* no se observó esta relación con la talla.

Los resultados de esta investigación permiten enunciar algunas hipótesis que expliquen el porqué en dos de las cinco poblaciones estudiadas (Marabasco y Cuitzmala) los organismos post-metamórficos crecen significativamente más rápido. 1) La mortalidad ocasionada por depredación es significativamente más alta en estas dos poblaciones. 2) Las condiciones ambientales (alimento, temperatura, mortalidad, etc.) que experimentaron los renacuajos en estas dos poblaciones son distintas en comparaciones con las otras tres. 3) La cantidad de alimento disponible en Marabasco y Cuitzmala es más alta y por lo tanto pueden crecer más rápido. 4) El ambiente térmico es más favorable en estas dos poblaciones.

Los resultados obtenidos del análisis de selección de este atributo de historia de vida demuestran que en las cinco poblaciones la tasa de crecimiento corporal en los individuos post-metamórficos no es un atributo que se encuentre aparentemente bajo selección. En este sentido, el crecer a una velocidad específica en los individuos de estas poblaciones no se ve favorecido con una mayor o menor probabilidad de supervivencia. Sin embargo, debido al periodo corto de tiempo de monitoreo (dos meses), serían necesario estudios futuros que examinen la relación entre la supervivencia y la tasa de crecimiento corporal durante varias generaciones (Altwegg y Reyer 2003; Blasco et al. 2003).

Tamaño de puesta

El tamaño de puesta observado fue similar en las cinco poblaciones de *R. marina* (entre 10,000 y 17,000; Cuadro 9). En comparación con otras poblaciones, el tamaño de puesta se encuentra entre lo que se ha registrado previamente: entre los 3,000 y 20,000 huevos en Panamá (Zug y Zug 1979), entre los 32,000 y 84,000 huevos en Venezuela (Lampo y Medialdea 1996) y entre los 7,000 y 20,000 huevos en Australia (Hearnden 1991). Sin embargo, la posible variación entre individuos en el número de huevos puede deberse a que en algunos anfibios, como en otros taxones, existe una relación entre el tamaño corporal y el tamaño de puesta (Congdon y van Loben Sels 1991; Hearnden 1991; Honek 1993). Sin embargo, en estas cinco poblaciones de estudio se puede descartar un efecto del tamaño en los resultados obtenidos con respecto a la falta de diferencias entre poblaciones en el tamaño de puesta.

La disponibilidad de alimento es un factor importante que puede afectar el tamaño de puesta debido a que el desarrollo de cuerpos grasos que determinan la producción y desarrollo de ovocitos depende de la condición alimenticia de las hembras (Jørgensen y Wind-Larsen 1987; Grafe et al. 1992; Castellano et al. 2004; Ogielska 2009). También el tamaño de puesta puede depender de la temperatura puesto que el proceso metabólico en estos organismos es dependiente de este factor (Bullock 1955). También la humedad y los periodos de lluvia, de los cuales depende la actividad de los anfibios para su alimentación, pueden influir en el número de huevos (Berven 1982). Ya que no se encontraron diferencias significativas entre poblaciones en el tamaño de puesta, es posible que factores como la temperatura, precipitación y disponibilidad de alimento sean similares en todos los sitios.

En comparación con otras especies de sapos, el tamaño de puesta es relativamente alto (e.g., 8,900 huevos en *Bufo viridis* y 12,000 huevos en *Bufo boreas*; Nussbaum et al. 1983; Castellano et al. 2004). Los tamaños de puesta grandes en esta especie puede ser una consecuencia de que la

mortalidad es alta en los huevos y en las larvas (Zug y Zug 1979; Duellman y Trueb 1994; Toledo 2007). A pesar de que existen diferencias en la mortalidad de individuos post-metamórficos entre los sitios de estudio, estas variaciones en la mortalidad no parecen afectar el tamaño de puesta que simplemente es similar entre sitios.

Tamaño mínimo a la madurez

El tamaño mínimo a la madurez observado en *R. marina* fue similar entre las cinco poblaciones. La talla mínima a la madurez en estas poblaciones es relativamente mayor en comparación con las registradas en otras localidades. En Brasil se han encontrado tallas que oscilan entre los 70 y 80 mm LHC (Zug et al. 1975), en Panamá entre 90 y 100 mm LHC (Zug y Zug 1979), en Australia individuos con tallas menores a 65 mm LHC ya muestran actividad reproductiva (Cohen y Alford 1993). Algunos individuos también se han registrado con tallas a la madurez mayores a los 100 mm LHC (Bowcock et al. 2009). En general para esta especie, la talla mínima a la madurez varía tanto a nivel interpoblacional como intrapoblacional (Zug y Zug 1979). Esta variación puede ser causada por la disponibilidad de alimento. Se ha observado que el grado de alimentación determina el desarrollo de cuerpos grasos los cuales están asociados con el desarrollo gonadal (Zug y Zug 1979; Lampo y Medialdea 1996; Ogielska 2009). Por otro lado, se ha observado que en anfibios la maduración sexual puede depender de la talla y el tiempo a la metamorfosis (Smith 1987). En este sentido, individuos que experimentan la metamorfosis más temprano alcanzan la madurez sexual también tempranamente (Werner 1986). En otros estudios se ha documentado que anfibios de ambientes templados pueden presentar madurez sexual temprana en comparación con anfibios de ambientes cálidos porque en sitios templados y relativamente fríos tienen menos tiempo para crecer antes de que se presenten temperaturas bajas y, en consecuencia, se favorece acelerar el crecimiento y adelantar la madurez (Turner 1960; Morrison y Hero 2000). Por lo que la temperatura y el periodo estacional pueden estar determinado la madurez sexual de los anfibios. También diferentes intensidades de depredación pueden determinar la talla a la madurez, en individuos que experimentan alta depredación se pueden favorecer tamaños a la madurez pequeños debido a que al madurar tempranamente se compensa el alto riesgo de morir sin dejar descendencia (Abrahams y Rowe 1996). Además, en

individuos que experimentan alta depredación también se pueden favorecer tamaños grandes a la madurez debido a que el madurar tardíamente se ve compensado con una mayor fecundidad (Peckarsky 2001).

Debido a que no se encontraron diferencias significativas entre poblaciones en la talla a la madurez sexual, es muy probable que los factores que podrían afectar a este atributo, sean similares entre las localidades. Alternativamente, este carácter, en esta región del occidente de México puede encontrarse bajo selección estabilizadora. Este resultado es muy notable dado que las tasas de mortalidad y, particularmente, la relación entre talla y mortalidad son muy diferentes entre poblaciones. Esto sugeriría que la mortalidad en esta especie no determina la variación intraespecífica en la talla a la madurez. Sin embargo, existe la posibilidad de que en otros años las poblaciones experimenten variaciones en el tamaño mínimo a la madurez como consecuencia de la variación ambiental, la disponibilidad de alimento, características genéticas, entre otras. Por lo cual, se sugieren estudios futuros enfocados en este carácter.

Finalmente, se reconoce que el periodo de estudio se limitó a cinco semanas de la temporada seca de un año en particular (2011) y que la mortalidad y la expresión de los atributos de historias de vida pueden variar año con año. Sin embargo, nuestro estudio parte del supuesto de que la variación entre poblaciones en la supervivencia y las historias de vida es mayor que aquella que ocurre de manera temporal dentro de poblaciones. Resulta necesario corroborar este supuesto a través de estudios futuros con *R. marina* en los que se examine la importancia de la variación interanual en la historia de vida de este anfibio.

REFERENCIAS

Abrahams, P. A., y L. Rowe. 1996. The effects of predation on the age and size of maturity of prey. *Evolution* 50:1052-1061.

Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle, in: B.N. Petrov and F. Csaki, eds., 2nd International Symposium on Information Theory (Akademiai Kiado, Budapest).

Bayliss, P. 1995. The ecology of post-metamorphic *Bufo marinus* in Central Amazonian Savanna, Brazil. Tesis de Doctorado. University of Queensland, Brisbane, Australia.

Berven, K. A. 1982. Genetic basis of altitudinal variation in the Wood Frog *Rana sylvatica*. I. An experimental analysis of life history traits. *Evolution* 36:962-983.

Biek, R., W. C. Funk, B. A. Maxell, y L. S. Mills. 2002. What is missing in amphibian decline research: insights from ecological sensitivity analysis. *Conservation Biology* 16: 728-734.

Blackburn, T. M. 1991. Evidence for a “fast-slow” continuum of life-history traits among parasitoid Hymenoptera. *Functional Ecology* 5:65-74.

Boone, M. D. 2005. Juvenile frogs compensate for small metamorph size with terrestrial growth: overcoming the effects of larval density and insecticide exposure. *Journal of Herpetology* 39:416-423.

Bowcock, H., G. P. Brown, y R. Shine. 2009. Beastly bondage: the costs of amplexus in cane toads (*Bufo marinus*). *Copeia* 2009:29-36.

Bullock, T. H. 1955. Compensation for temperature in the metabolism and the activity of poikilotherms. *Biological Reviews* 30:311-342.

Burnham, K. P., y D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. Second edition. Springer-Verlag Press. 488 pp

- Campana, S. E. 1996. Year-class strength and growth rate in young Atlantic cod *Gadus morhua*. Marine ecology progress series 135:21-26.
- Castellano, S., M Cucco, y C. Giacoma. 2004. Reproductive investment of female green toads (*Bufo viridis*). Copeia 3:659-664.
- Chapleau, F., P. H. Johansen, y M. Williamson. 1988. The distinction between pattern and process in evolutionary biology: the use and abuse of the term 'strategy'. Oikos 53:136-138.
- Charnov, E. L. 1990. On evolution of age at maturity and the adult lifespan. Journal of Evolutionary Biology 3:139-144.
- Charnov, E. L. 1991. Evolution of life history variation in female mammals. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 88:1134-1137.
- Child, T., B. L. Phillips, G. P. Brown, y R. Shine. 2008. The spatial ecology of cane toads (*Bufo marinus*) in tropical Australia: why do metamorph toads stay near the water? Austral Ecology 33:630-640.
- Cohen, M. P., y R. A. Alford. 1993. Growth, survival and activity patterns of recently metamorphosed *Bufo marinus*. Wildlife Research 20:1-13
- Cole, L. C. 1954. The population consequences of life history phenomena. Quarterly Review of Biology 29:103-137.
- Congdon, J. D., R. C. van Loben Sels. 1991. Growth and body size in Blanding's turtles (*Emydoidea blandingi*): relationships to reproduction. Canadian Journal of Zoology 69:239-245.
- Crowl, T. A. 1990. Life-history strategies of a freshwater snail in response to stream permanence and predation: balancing conflicting demands. Oecologia 84:238-243.
- Dickman, C. R., M. Predavec, y A. J. Lynam. 1991. Differential predation of size and sex classes of mice by the barn owl, *Tyto alba*. Oikos 62:67-76.
- Dodson, S. I. 1974. Zooplankton Competition and Predation: An Experimental Test of the Size-Efficiency Hypothesis. Ecology 55:605-613.

Doughty, P. 1997. The Effects of "Fixed" Clutch Sizes on Lizard Life-Histories: Reproduction in the Australian Velvet Gecko, *Oedura lesueuri*. *Journal of Herpetology* 31:266-272.

Duellman, W. E., y N. Trueb. 1994. *Biology of amphibians*. The Johns Hopkins University Press. 670 pp.

Dunham, A. E. 1978. Food availability as a proximate influencing individual growth rates in iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59:770-778.

Ferguson, G. W., y S. F. Fox. 1984. Annual variation of survival advantage of large juvenile side-blotched lizards, *Uta stansburiana*: its causes and evolutionary significance. *Evolution* 38:342-34.

Fitzhugh, H. A. Jr., y St. C. S. Taylor. 1971. Genetic analysis of degree of maturity. *Journal of Animal Science* 33:717-725.

Franco, M., y J. Silvertown. 1996. Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 351:1341-1348.

Freeland, W. J., y S. H. Kerin. 1991. Ontogenetic alteration of activity and habitat selection by *Bufo marinus*. *Wildlife Research* 18:431-443.

Freeman, S., y J. C. Herron. 2007. *Evolutionary Analysis*. Fourth edition. Pearson Prentice Hall press. 834 pp.

Gadgil, M., y W. Bossert. 1970. Life history consequences of natural selection. *American Naturalist* 104:1-24.

Garrido-Fariña, G. I., y M. A. Cornejo-Cortés. 2000. Método de inclusión en parafina para diagnóstico rápido por medio de microondas. *Veterinaria México* 31:375-379.

Gibbons, J. W., R. D. Semlitsch, J. L. Greene, y J. P. Schubauer. 1981. Variation in Age and Size at Maturity of the Slider Turtle (*Pseudemys scripta*). *The American Naturalist* 117:841-845.

- Gosselin, L. A., y Pei-Yuan Qian. 1997. Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 146:265-282.
- Govindarajulu, P., R. Altwegg, y B. R. Anholt. 2005. Matrix model investigation of invasive species control: bullfrogs on Vancouver Island. *Ecological Applications* 15:2161-2170.
- Grafe, T. U., R. Schmuck, y K. E. Linsenmair. 1992. Reproductive energetics of the African Reed frogs, *Hyperolius viridiflavus* and *Hyperolius marmoratus*. *Physiological Zoology* 65:153-171.
- Hagman, M., y R. Shine 2009. Species-specific communication systems in an introduced toad compared with native frogs in Australia. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 19:724-728.
- Hearnden, M. N. 1991. The reproductive and larval ecology of *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae). Tesis de Doctorado. James Cook University of North Queensland, Townsville, Australia. 245 p.
- Heyer, W.R., M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, y M. S. Foster. 1994. Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press. 364pp.
- Hirshfield, M. F., y D. W. Tinkle. 1975. Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 72:2227-2231.
- Holmes, T. H., y M. I. McCormick. 2006. Location influences size-selective predation on newly-settled reef fish. *Marine Ecology Progress Series* 317:203-209.
- Honek, A. 1993. Intraspecific Variation in Body Size and Fecundity in Insects: A General Relationship. *Oikos* 66:483-492.
- Johnson, J. B. 2002. Divergent life histories among populations of the fish *Brachyrhaphis rhabdophora*: detecting putative agents of selection by candidate model analysis. *Oikos* 96:82-91.

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.

Johnson, J. B., y K. S. Omland 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19:101-108.

Jørgensen, C. B. 1988. Metabolic costs of growth and maintenance in the toad *Bufo bufo*. *Journal of Experimental Biology* 138:319-331.

Jørgensen, C. B., y H. Wind-Larsen. 1987. Energetics of growth in a temperate zone toad, *Bufo bufo*: effects of growth hormone. *Acta Zoologica* 68:107-113.

Kaplan, H. S., y S. W. Gangestad. 2004. Life history theory and evolutionary psychology. Pp. 68-95. *En* D. M. Buss (Ed.) *The handbook of evolutionary psychology*. John Wiley & Sons Press.

Lampo, M., y V. Medialdea. 1996. Energy allocation patterns in *Bufo marinus* from two habitats in Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 12:321-331.

Lampo, M., y G. A. De Leo. 1998. The invasion ecology of the toad *Bufo marinus*: from South America to Australia. *Ecological Applications* 8:388-96.

Law, R. 1979. Optimal life histories under age-specific predation, *American Naturalist* 114:399-417.

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 whit case studies. *Ecological Monographs* 62:67-118.

Lefcort, H., R. A. Meguire, L. H. Wilson, y W. F. Ettinger. 1998. Heavy metals alter the survival, growth, metamorphosis, and antipredatory behavior of Columbia spotted frog (*Rana luteiventris*) tadpoles. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 35:447-456.

Lillywhite, H. B., P. Licht, y P. Chelgren. 1973. The role of behavioral hermoregulation in the growth and energetics of the toad, *Bufo boreas*. *Ecology* 54:375-383.

Litvak, M. K., y W. C. Leggett. 1992. Age and size-selective predation on larval fishes: the bigger-is-better hypothesis revisited. *Marine Ecology Progress Series* 81:13-24.

López, L. O., G. A. Woolrich-Piña, y J. A. Lemos-Espinal. 2009. La familia Bufonidae en México. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y el Uso de la Biodiversidad. México. 139 pp.

Luna, L. G. 1968. Manual of histologic staining methods of the armed forces institute of pathology. Third edition. McGraw-Hill Company Press. 247 pp.

Lynch, M. 1980. The evolution of cladoceran life histories. *Quarterly Review of Biology* 55:23-42.

Manly, B. F. J. 1973. A lineal model for frequency-dependent selection by predators. *Researches on Population Ecology* 14:1937-1950.

Martin, T. E. 2002. A new view of avian life-history evolution tested on an incubation paradox. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 269:309-316.

Mascaro, M., y R. Seed. 200. Foraging behavior of *Carcinus maenas* (L.): Comparisons of size-selective predation on four species of bivalve prey. *Journal of Shellfish Research* 19:283-291.

McGraw, J. B., y H. Caswell. 1996. Estimation of individual fitness from life-history data. *The American Naturalist* 147:47-64.

Menin, M., F. Waldez, y A. P. Lima. 2008. Temporal variation in the abundance and number of species of frogs in 10,000 ha of a forest in Central Amazonia, Brazil. *South American Journal of Herpetology* 3:68-81.

Michod, R. E. 1979. Evolution of life histories in response to ages specific mortality factors. *American Naturalist* 113:531-550.

Morey, S., y D. Reznick. 2001. Effects of larval density on postmetamorphic spadefoot toads (*Spea hammondi*). *Ecology* 82:510-522.

Morris, D. W. 1992. Environmental networks, compensating life histories and habitat selection by white-footed mice. *Evolutionary Ecology* 6:1-14.

Morrison, C., y J. M. Hero. 2003. Geographical variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology* 72:270-279.

Murphy, G. I. 1968. Pattern in life history and the environment. *American Naturalist* 102:391-403.

Nussbaum, R. A., E. D. Brodie, y R. M. Storm. 1983. *Amphibians and reptiles of the Northwest*. University of Idaho Press. 332 pp

Ogielska, M. 2009. *Reproduction of amphibians*. Science Publishers Press. 436 pp.

Ogielska, M., y A. Kotusz. 2004. Pattern and rate of ovary differentiation with reference to somatic development in anuran amphibians. *Journal of Morphology* 259:41-54.

Oli, M. K. 2004. The fast-slow continuum and mammalian life-history patterns: an empirical evaluation. *Basic and Applied Ecology* 5:449-463.

Peckarsky, B. L., B. W. Taylor, A. R. McIntosh, M. A. McPeck, y D. A. Lytle. 2001. Variation in mayfly size at metamorphosis as a developmental response to risk of predation. *Ecology* 82:740-757.

Pemberton, C. E. 1934. Local investigations on the introduced tropical American toad *Bufo marinus*. *Hawaiian Planters' Record* 38:186-192.

Promislow, D. E. L., y P. H. Harvey. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life history variation among mammals. *Journal of Zoology* 220:417-437.

Reynolds, J. G., y M. C. Geddes. 1984. Functional response analysis of size-selective predation by the notonectid predator *Anisops deanei* (Brooks) on *Daphnia thomsoni* (Sars). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 35:725-733.

Reznick, D. N., y J. A. Endler. 1982. The impact of predation on life history evolution in Trindadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* 36:160-177.

Reznick, D. N., H. Bryga, y J. A. Endler. 1990. Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature* 346:357-359.

Reznick, D. N., M. J. Butler IV, F. H. Rodd, y P. Ross. 1996. Life history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*). Differential mortality as a mechanism for natural selection. *Evolution*, 50:1651-1660.

Roff, D. A. 2002. *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Inc. 527 pp.

Sand, H. 1996: Life history patterns in female moose (*Alces alces*): The relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions. *Oecologia* 106:212-220.

Sandercock, B. K. 1997. Incubation capacity and clutch size determination in two calidrine sandpipers: a test of four-egg threshold. *Oecologia* 110:50-59.

Schaffer, W. M. 1974a. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *American Naturalist*. 108:783-790.

Schaffer, W. M. 1974b. Selection for optimal life histories: the effects of age structure. *Ecology* 55: 291-303.

Scheiring, J. F. 1977. Stabilizing selection for size as related to mating fitness in Tetraopes. *Evolution* 31:447-449.

Schoener, T. W., y A Schoener. 1978. Estimating and interpreting bodysize growth in some *Anolis* lizards. *Copeia* 1978:390-405.

Schultz, E. T., D. O. Conover, y A. Ehtisham. 1998. The dead of winter: size-dependent variation and genetic differences in seasonal mortality among Atlantic silverside (*Atherinidae*: *Menidia menidia*) from different latitudes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55:1149-1157.

Schuytema, G. S., y A. V. Nebeker. 1999. Comparative toxicity of ammonium and nitrate compounds to Pacific treefrog and African clawed frog tadpoles. *Environmental Toxicology and Chemistry* 18:2251-2257.

Schwinning, S., y J. Weiner. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113:447-455.

Shine, R. 2010. The ecological impact of invasive cane toads (*Bufo marinus*) in Australia. *Quarterly Review of Biology* 85:253-291.

Smith, D. C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. *Ecology* 68:344-350.

Solís, F., R. Ibáñez, G. Hammerson, B. Hedges, A. Diesmos, M. Matsui, J. M. Hero, S. Richards, L. Coloma, S. Ron, E. La Marca, J. Hardy, R. Powell, F. Bolaños, G. Chaves, y P. Ponce 2008. *Rhinella marina*. En: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. <www.iucnredlist.org>. Consultado el 19 de noviembre de 2010.

Stearns, S. C. 1977. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8:145-171.

Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. 262 pp.

Stearns, S. C., y J. C. Koella. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution* 40:893-913.

Stearns, S. C., y R. E. Crandall. 1981. Quantitative predictions of delayed maturity *Evolution* 35:455-463.

Stibor, H., y L. Lünig. 1994. Predator-induced phenotypic variation in the pattern of growth and reproduction in *Daphnia hyalina* (Crustacea: Cladocera). *Functional Ecology* 8:97-101.

Toledo, L. F. 2007. *Predação e defesa em anuros: revisão, descrição e evolução*. Tesis de Doctorado. Rio Claro. Estado de São Paulo, Brasil. 237 p.

Trexler, J. C., R. C. Tempe, y J. Travis. 1994. Size-selective predation of sailfin mollies by two species of heron. *Oikos* 69:250-258.

Turner, F. B. 1960. Postmetamorphic growth in anurans. *American Midland Naturalist* 64:327-338.

Turner, F. B. 1962. The demography of frogs and toads. *The Quarterly Review of Biology* 37:303-314.

Vollrath, F., y G. A. Parker. 1992. Sexual dimorphism and distorted sex ratios in spiders. *Nature* 360:156-159.

Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biology* 10:181-243.

Werner, E. E. 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. *The American Naturalist* 128:319-341.

White, G. C., y K. P. Burnham 1999. Program MARK survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120-138.

Wilbur, H. M., D. W. Tinkle, y J. P. Collins. 1974. Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. *American Naturalist*, 108:805-817.

Wood, K. V., J. D. Nichols, H. F. Percival, y J. E. Hines. 1998. size-sex variation in survival rates and abundance of pig frogs, *Rana grylio*, in northern Florida wetlands. *Journal of Herpetology* 32:527-535.

Zaret, T. M., y W. C. Kerfoot. 1975. Fish Predation on *Bosmina longirostris*: Body-Size Selection Versus Visibility Selection. *Ecology* 56:232-237.

Zug, G. R., y P. B. Zug. 1979. The marine toad *Bufo marinus*: a natural history resume of native populations. *Smithsonian Contributions to Zoology* 284:1-58.

Zug, G. R., E. Lindgren, y J. R. Pippet. 1975. Distribution and ecology of the marine toad, *Bufo marinus*, in Papua New Guinea. *Pacific Science* 29:31-50.

Anexo1. Resultados de los 96 modelos ajustados en el programa MARK para los datos de marca y recaptura de cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Se presenta para cada modelo: el criterio de información de Akaike (*AIC*), la diferencia en los valores del *AIC* entre cada modelo y el modelo con el menor *AIC* (ΔAIC) y el peso de cada modelo (*wAIC*). Los modelos ajustados en MARK consideran que ϕ y p (probabilidad de supervivencia y captura) pueden ser constantes (c) y variar entre poblaciones (s). Adicionalmente ϕ puede tener también una relación lineal con la talla (talla), la tasa de crecimiento corporal (crecimiento), el tamaño de puesta promedio (puesta), la talla mínima a la madurez (madurez) o una relación cuadrática con la talla (talla²). Los modelos se presentan ordenados de acuerdo con su valor de *AIC*, del más pequeño al mayor. En otras palabras, los modelos están ordenados de acuerdo a su ajuste a los datos, de ajuste alto a ajuste débil.

Modelo	<i>AIC</i>	ΔAIC	<i>wAIC</i>
$\phi (s \times \text{talla}^2) p(s)$	4350.56	0.00	0.40
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{puesta } p(s)$	4352.49	2.03	0.14
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{madurez } p(s)$	4352.49	2.03	0.14
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{crecimiento} + \text{puesta } p(s)$	4352.49	2.03	0.14
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{crecimiento} + \text{madurez } p(s)$	4354.62	4.06	0.052
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{madurez} + \text{puesta } p(s)$	4354.62	4.06	0.052
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{crecimiento } p(s)$	4356.36	5.08	0.021
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{crecimiento} + \text{puesta} + \text{madurez } p(s)$	4356.66	6.09	0.018
$\phi (s \times \text{talla}^2) p(c)$	4358.15	7.60	0.0089
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{madurez } p(c)$	4360.18	9.60	0.003
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{puesta } p(c)$	4360.18	9.60	0.003
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{crecimiento } p(c)$	4360.18	9.60	0.003
$\phi (s \times \text{talla}) p(s)$	4362.12	11.57	0.001
$\phi (s \times \text{talla}) + \text{puesta } p(s)$	4362.12	11.57	0.001
$\phi (s \times \text{talla}) + \text{madurez } p(s)$	4362.12	11.57	0.001
$\phi (s \times \text{talla}) + \text{crecimiento } p(s)$	4362.12	11.57	0.001
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{crecimiento} + \text{puesta } p(c)$	4362.21	11.65	0.001
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{madurez} + \text{puesta } p(c)$	4362.21	11.65	0.001
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{crecimiento} + \text{madurez } p(c)$	4362.21	11.65	0.001
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{crecimiento} + \text{puesta } p(s)$	4364.16	13.06	0.0004
$\phi (s \times \text{talla}) + \text{madurez} + \text{puesta } p(s)$	4364.16	13.06	0.0004
$\phi (s \times \text{talla}) + \text{crecimiento} + \text{madurez } p(s)$	4364.16	13.06	0.0004
$\phi (s \times \text{talla}^2) + \text{crecimiento} + \text{puesta} + \text{madurez } p(c)$	4364.24	13.68	0.0004
$\phi (\text{talla}^2) + \text{crecimiento} + \text{madurez } p(s)$	4365.44	14.88	0.0002

$\varphi (s \times \text{talla}) + \text{crecimiento} + \text{puesta} + \text{madurez } p(s)$	4366.19	15.63	0.0001
$\varphi (\text{talla}^2) + \text{crecimiento} + \text{puesta} + \text{madurez } p(s)$	4366.75	16.19	0.0001
$\varphi (s \times \text{talla}) p(c)$	4369.98	19.42	< 0.0001
$\varphi (s \times \text{talla}) + \text{puesta } p(c)$	4369.98	19.42	< 0.0001
$\varphi (s \times \text{talla}) + \text{madurez } p(c)$	4369.98	19.42	< 0.0001
$\varphi (s \times \text{talla}) + \text{crecimiento } p(c)$	4369.98	19.42	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}^2) + \text{madurez } p(s)$	4370.39	19.83	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}^2) + \text{puesta} + \text{madurez } p(s)$	4370.44	19.88	< 0.0001
$\varphi (s \times \text{talla}) + \text{puesta} + \text{madurez } p(c)$	4371.99	21.44	< 0.0001
$\varphi (s \times \text{talla}) + \text{crecimiento} + \text{madurez } p(c)$	4371.99	21.44	< 0.0001
$\varphi (s \times \text{talla}) + \text{crecimiento} + \text{puesta } p(c)$	4371.99	21.44	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}^2) + \text{crecimiento} + \text{madurez } p(c)$	4372.29	21.72	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}^2) + \text{puesta } p(s)$	4373.43	22.88	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}^2) + \text{crecimiento} + \text{puesta} + \text{madurez } p(c)$	4373.84	23.28	< 0.0001
$\varphi (s \times \text{talla}) + \text{crecimiento} + \text{puesta} + \text{madurez } p(c)$	4374.02	23.46	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}^2) + \text{crecimiento} + \text{puesta } p(s)$	4375.34	24.78	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}^2) p(s)$	4375.66	25.11	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}^2) + \text{crecimiento } p(s)$	4377.19	26.62	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}) + \text{crecimiento} + \text{madurez } p(s)$	4388.37	37.81	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}) + \text{madurez } p(s)$	4389.74	39.18	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}) + \text{crecimiento} + \text{puesta} + \text{madurez } p(s)$	4390.08	39.51	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}) + \text{puesta} + \text{madurez } p(s)$	4390.75	40.19	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}) + \text{puesta } p(s)$	4394.30	43.74	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}^2) + \text{madurez} + \text{puesta } p(c)$	4394.93	44.37	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}) p(s)$	4395.17	44.61	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}) + \text{crecimiento} + \text{puesta } p(s)$	4395.53	44.97	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}) + \text{crecimiento } p(s)$	4397.18	46.62	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}) + \text{crecimiento} + \text{madurez } p(c)$	4397.35	46.79	< 0.0001
$\varphi (c) + \text{crecimiento} + \text{madurez } p(s)$	4397.54	46.98	< 0.0001
$\varphi (c) + \text{madurez } p(s)$	4398.31	47.75	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}) + \text{crecimiento} + \text{puesta} + \text{madurez } p(s)$	4399.07	48.51	< 0.0001
$\varphi (c) + \text{crecimiento} + \text{puesta} + \text{madurez } p(s)$	4399.42	48.86	< 0.0001
$\varphi (c) + \text{puesta} + \text{madurez } p(s)$	4399.45	48.90	< 0.0001
$\varphi (\text{talla}^2) + \text{madurez } p(c)$	4400.38	49.82	< 0.0001
$\varphi (s) p(s)$	4401.39	50.83	< 0.0001
$\varphi (c) + \text{puesta } p(s)$	4402.54	51.98	< 0.0001
$\varphi (c) p(s)$	4403.30	52.74	< 0.0001
$\varphi (s) + \text{madurez } p(s)$	4403.41	52.85	< 0.0001
$\varphi (s) + \text{crecimiento } p(s)$	4403.41	52.85	< 0.0001
$\varphi (s) + \text{puesta } p(s)$	4403.41	52.85	< 0.0001
$\varphi (c) + \text{crecimiento} + \text{puesta } p(s)$	4403.41	52.85	< 0.0001

$\varphi(c) + \text{crecimiento } p(s)$	4405.30	53.43	< 0.0001
$\varphi(s) + \text{crecimiento} + \text{puesta } p(s)$	4405.42	54.86	< 0.0001
$\varphi(s) + \text{puesta} + \text{madurez } p(s)$	4405.42	54.86	< 0.0001
$\varphi(s) + \text{crecimiento} + \text{madurez } p(s)$	4405.42	54.86	< 0.0001
$\varphi(c) + \text{crecimiento} + \text{madurez } p(c)$	4405.42	54.86	< 0.0001
$\varphi(s) + \text{crecimiento} + \text{puesta} + \text{madurez } p(s)$	4407.44	56.88	< 0.0001
$\varphi(c) + \text{crecimiento} + \text{puesta} + \text{madurez } p(c)$	4407.95	57.39	< 0.0001
$\varphi(s) p(c)$	4409.78	59.22	< 0.0001
$\varphi(\text{talla}) + \text{puesta} + \text{madurez } p(c)$	4411.16	60.61	< 0.0001
$\varphi(s) + \text{madurez } p(c)$	4411.80	61.24	< 0.0001
$\varphi(s) + \text{crecimiento } p(c)$	4411.80	61.24	< 0.0001
$\varphi(s) + \text{puesta } p(c)$	4411.80	61.24	< 0.0001
$\varphi(c) + \text{puesta} + \text{madurez } p(c)$	4412.83	62.27	< 0.0001
$\varphi(s) + \text{crecimiento} + \text{puesta } p(c)$	4413.81	63.25	< 0.0001
$\varphi(s) + \text{crecimiento} + \text{madurez } p(c)$	4413.81	63.25	< 0.0001
$\varphi(s) + \text{puesta} + \text{madurez } p(c)$	4413.81	63.25	< 0.0001
$\varphi(\text{talla}) + \text{madurez } p(c)$	4413.81	63.25	< 0.0001
$\varphi(c) + \text{madurez } p(s)$	4414.76	64.19	< 0.0001
$\varphi(s) + \text{crecimiento} + \text{puesta} + \text{madurez } p(c)$	4415.82	65.26	< 0.0001
$\varphi(\text{talla}^2) + \text{puesta } p(c)$	4444.88	94.32	< 0.0001
$\varphi(\text{talla}^2) + \text{crecimiento} + \text{puesta } p(c)$	4446.32	95.76	< 0.0001
$\varphi(c) + \text{crecimiento} + \text{puesta } p(c)$	4465.31	114.75	< 0.0001
$\varphi(\text{talla}) + \text{crecimiento} + \text{puesta } p(c)$	4466.07	115.51	< 0.0001
$\varphi(\text{talla}) + \text{puesta } p(c)$	4467.58	117.02	< 0.0001
$\varphi(c) + \text{puesta } p(c)$	4468.87	118.31	< 0.0001
$\varphi(\text{talla}^2) + \text{crecimiento } p(c)$	4492.53	141.97	< 0.0001
$\varphi(\text{talla}^2) p(c)$	4493.95	143.39	< 0.0001
$\varphi(c) + p(c)$	4510.95	160.40	< 0.0001
$\varphi(\text{talla}) p(c)$	4511.73	161.17	< 0.0001
$\varphi(c) + \text{crecimiento } p(c)$	4512.86	162.30	< 0.0001
$\varphi(\text{talla}) + \text{crecimiento } p(c)$	4513.73	163.17	< 0.0001

Anexo2. Resultados de los 12 modelos ajustados en el programa MARK para examinar la relación entre las tasas de crecimiento corporal y las tasas de supervivencia en cinco poblaciones de *Rhinella marina*. Se presenta para cada modelo: el criterio de información de Akaike (*AIC*), la diferencia en los valores del *AIC* entre cada modelo y el modelo con el menor *AIC* (ΔAIC) y el peso de cada modelo (*wAIC*). Los modelos ajustados en MARK consideran que ϕ y p (probabilidad de supervivencia y captura, respectivamente) pueden ser constantes (c) y variar entre poblaciones (s). Adicionalmente ϕ puede tener también una relación lineal con las tasas de crecimiento corporal (crecimiento) o una relación cuadrática con las tasas de crecimiento (crecimiento²). Los modelos se presentan ordenados de acuerdo con su valor de *AIC*, del más pequeño al mayor. En otras palabras, los modelos están ordenados de acuerdo a su ajuste a los datos, de ajuste alto a ajuste débil.

Modelo	<i>AIC</i>	ΔAIC	<i>wAIC</i>
$\phi (s) p(c)$	1979.99	0	0.92
$\phi (s) p(s)$	1985.74	5.75	0.05
$\phi (\text{crecimiento}^2) p(s)$	1988.28	8.3	0.01
$\phi (c) p(s)$	1989.97	9.98	0.006
$\phi (\text{crecimiento}) p(s)$	1990.70	10.71	0.004
$\phi (\text{crecimiento}^2) p(c)$	1996.70	16.71	0.0002
$\phi (s \times \text{crecimiento}^2) p(c)$	1997.85	17.86	0.0001
$\phi (c) p(c)$	1998.62	18.63	<0.00001
$\phi (\text{crecimiento}) p(c)$	1999.42	19.43	<0.00001
$\phi (s \times \text{crecimiento}) p(s)$	2003.02	23.03	<0.00001
$\phi (s \times \text{crecimiento}^2) p(s)$	2009.31	29.32	<0.00001
$\phi (s \times \text{crecimiento}) p(c)$	2014.70	34.71	<0.00001

Anexo 3. Resultado de 26 modelos puestos a prueba para la determinación de diferencias entre poblaciones de *Rhinella marina* en el tamaño de puesta. Estos modelos representan todas las posibles comparaciones entre poblaciones en relación al tamaño de puesta. Los números de la primera columna representan las poblaciones de estudio de la siguiente manera: 1) Armería, 2) Coahuayana, 3) Marabasco, 4) San Nicolás y 5) Cuitzmala. Los modelos se presentan ordenados de acuerdo con su valor de *AIC*, del más pequeño al mayor. En otras palabras, los modelos están ordenados de acuerdo a su ajuste a los datos, de alto ajuste a débil ajuste. ΔAIC indica la diferencia entre los valores de *AIC* de los modelos con respecto al modelo con el mejor ajuste. Se muestra también la devianza de cada modelo.

Modelo	<i>AICc</i>	$\Delta AICc$	<i>Devianza</i>
1 = 2 = 3 = 4 = 5	815.10	1.10	-21.66
4 vs. 1, 2, 3, 5	816.20	1.37	-22.57
3 vs. 1, 2, 4, 5	816.47	1.91	-22.55
5 vs. 1, 2, 3, 4	817.01	1.94	-21.82
1 vs. 2, 3, 4, 5	817.04	2.00	-21.68
2 vs. 1, 3, 4, 5	817.10	2.67	-21.67
3 vs. 4 vs. 1, 2, 5	817.77	2.75	-23.19
1 vs. 4 vs. 5 vs. 2, 3	817.85	2.86	-23.01
4 vs. 5 vs. 1, 2, 3	817.96	2.87	-22.95
2 vs. 3 vs. 1, 4, 5	817.97	3.06	-22.74
1 vs. 3 vs. 2, 4, 5	818.16	3.06	-22.70
3 vs. 5 vs. 1, 2, 4	818.16	3.09	-22.58
2 vs. 4 vs. 1, 3, 5	818.19	3.30	-22.58
1 vs. 4 vs. 2, 3, 5	818.40	3.36	-22.57
1 vs. 5 vs. 2, 3, 4	818.46	3.88	-21.82
2 vs. 5 vs. 1, 3, 4	818.98	3.94	-21.82
1 vs. 2 vs. 3, 4, 5	819.04	4.66	-21.71
1 vs. 3 vs. 4 vs. 2, 5	819.76	4.75	-23.23

2 vs. 3 vs. 4 vs. 1, 5	819.85	4.84	-23.23
1 vs. 2 vs. 3 vs. 4, 5	819.94	4.86	-23.13
2 vs. 4 vs. 5 vs. 1, 3	819.96	5.06	-23.08
2 vs. 3 vs. 5 vs. 1, 4	820.16	5.08	-22.74
1 vs. 3 vs. 5 vs. 2, 4	820.18	5.87	-22.70
1 vs. 2 vs. 4 vs. 3, 5	820.97	5.89	-22.59
1 vs. 2 vs. 5 vs. 3, 4	820.99	6.63	-21.82
1 vs. 2 vs. 3 vs. 4 vs. 5	821.73	7.00	-23.36

Anexo 4. Resultado de 26 modelos puestos a prueba para la determinación de diferencias entre poblaciones de *Rhinella marina* en la talla mínima a la madurez. Estos modelos representan todas las posibles comparaciones entre poblaciones en relación a la talla mínima a la madurez. Los números de la primera columna representan las poblaciones de estudio de la siguiente manera: 1) Armería, 2) Coahuayana, 3) Marabasco, 4) San Nicolás y 5) Cuitzmala. Los modelos se presentan ordenados de acuerdo con su valor de *AICc*, del más pequeño al mayor. En otras palabras, los modelos están ordenados de acuerdo a su ajuste a los datos, de alto ajuste a débil ajuste. $\Delta AICc$ indica la diferencia entre los valores de *AICc* de los modelos con respecto al modelo con el mejor ajuste. Se muestra también la devianza de cada modelo.

Modelo	<i>AICc</i>	$\Delta AICc$	<i>Devianza</i>
1 = 2 = 3 = 4 = 5	17.66	1.09	811.10
4 vs. 1, 2, 3, 5	16.57	1.11	1114.71
3 vs. 1, 2, 4, 5	16.55	1.84	1558.56
5 vs. 1, 2, 3, 4	15.82	1.98	1586.29
1 vs. 2, 3, 4, 5	15.68	1.99	1632.76
2 vs. 1, 3, 4, 5	15.67	2.47	2179.44
3 vs. 4 vs. 1, 2, 5	15.19	2.65	2251.89
1 vs. 4 vs. 5 vs. 2, 3	15.01	2.71	2342.07
4 vs. 5 vs. 1,2,3	14.95	2.92	2348.25
2 vs. 3 vs. 1,4,5	14.74	2.96	2500.45
1 vs. 3 vs. 2,4,5	14.70	3.08	2501.03
3 vs. 5 vs. 1,2,4	14.58	3.08	2529.69
2 vs. 4 vs. 1,3,5	14.58	3.09	2697.88
1 vs. 4 vs. 2, 3, 5	14.57	3.84	2752.60
1 vs. 5 vs. 2, 3, 4	13.82	3.84	3174.82
2 vs. 5 vs. 1, 3, 4	13.82	3.95	3227.75

1 vs. 2 vs. 3, 4, 5	13.71	4.43	3817.22
1 vs. 3 vs. 4 vs. 2, 5	13.23	4.43	3896.89
2 vs. 3 vs. 4 vs. 1, 5	13.23	4.53	3968.24
1 vs. 2 vs. 3 vs. 4, 5	13.13	4.58	3987.92
2 vs. 4 vs. 5 vs. 1, 3	13.08	4.92	4149.03
2 vs. 3 vs. 5 vs. 1, 4	12.74	4.96	4165.63
1 vs. 3 vs. 5 vs. 2, 4	12.70	5.07	4817.69
1 vs. 2 vs. 4 vs. 3, 5	12.59	5.84	4838.31
1 vs. 2 vs. 5 vs. 3, 4	11.82	6.30	5445.40
1 vs. 2 vs. 3 vs. 4 vs. 5	11.36	17.66	5752.13
