



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**VARIACIONES MORFOMÉTRICAS Y ACÚSTICAS EN
DOS POBLACIONES DE *Hyla arenicolor* DEL CENTRO
DE MÉXICO.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A:

CRISTIAN IVÁN HERNÁNDEZ HERRERA



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA
LOS REYES IZTACALA, ESTADO DE MÉXICO, 2016**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A los que me motivaron y ayudaron a recorrer este camino, y a los que ya no están pero llevo conmigo Axel Hernández y Martín Hernández.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a mis padres por darme la vida para poder estudiarla. Por procurarme, apoyarme y motivarme a ser lo que soy. En especial a mi madre Martha Herrera por ser siempre un ejemplo de esfuerzo y trabajo duro, por brindarme su ayuda y apoyo incondicional en cada etapa y proyecto que he realizado a lo largo de mi vida.

A mi hermana Teresa Hernández y a mis sobrinos Karla González y Leonel González por ayudarme a madurar y ser mi compañía en todo momento, además de alegrarme todos los días.

A los Gómez Hernández porque en ellos he encontrado un segundo hogar lleno de cariño, motivaciones y ejemplos a seguir, y por brindarme todo su apoyo. Y a toda mi familia Hernández que me ha motivado a seguir adelante.

A mis mejores amigos Jesús Pérez, Enrique Morales, Marisol Arredondo y Félix Ramírez y mi primo Edgar Gómez que son como mis hermanos, por toda su compañía, las pláticas, experiencias, y momentos compartidos a lo largo de mi vida. Por todo el camino que hemos recorrido juntos y el que aún nos queda por recorrer.

A Deserts (Kass, Beto, Toto y Randy), porque con ellos pasé una gran experiencia musical que me hizo aprender muchísimas cosas, y por su amistad.

A mis compañeros de la universidad, con los que realicé proyectos porque siempre tuvieron algo que enseñarme, ideas que compartir o críticas que ayudaron a crecer. Mis compañeros de generación de los grupos 54 y 05, en especial a Adrián Sumano, Diana Ángeles, Xavier Sánchez, Gabriel Vargas, Claudia Pineda, Daniela Esparza, Manuel Díaz de León y Carolina Rodríguez, por todas las pláticas y experiencias inigualables que compartimos.

A Javier Consuelo y Marisol Zurita por su ayuda durante el trabajo de campo de este proyecto y su grata compañía en muchos momentos.

A Fernanda Ferrara por su cariño y amor incondicional, por apoyarme, motivarme y hacerme crecer como persona en muchos sentidos.

A mi tutor Hibraim Pérez por confiar en mí y darme la oportunidad de trabajar con él, por su paciencia y ayuda durante el desarrollo de este trabajo, y sobre todo por su excelente amistad y apoyo incondicional en situaciones académicas y personales.

A las personas encargadas de Sierra de Tepetzotlán que ayudaron en la logística y desarrollo del proyecto, así como a Marco por facilitar el trabajo de campo en Hidalgo.

A mis revisores por sus observaciones para mejorar este trabajo.

Y a los lectores, ojalá y este trabajo les sea útil.

Índice

1. Resumen.....	7
2. Introducción.....	8
2.1 Adaptación local y las fuerzas evolutivas que la generan.....	8
2.2 Los anuros como modelo de estudio para entender los procesos de adaptación local.....	11
2.3 Variaciones corporales y señales acústicas en anuros.....	13
2.4 La influencia de las condiciones ecológicas en la morfología y señales acústicas.....	14
3. Antecedentes.....	16
4. Planteamiento del problema y objetivos	18
5. Métodos	19
5.1 Descripción de la especie de estudio (<i>Hyla arenicolor</i>)	19
5.2 Descripción del área de estudio.....	19
5.3 Métodos de campo.....	23
5.4 Métodos analíticos.....	23
6. Resultados:	26
6.1 Condiciones fisicoquímicas de los cuerpos de agua.....	25
6.2 Proporciones sexuales y medidas corporales.....	25
6.3 Análisis de morfometría geométrica.....	27
6.4 Comparación de las características de los cantos.....	27
7. Discusión	33

7.1 Diferencias en la morfología de ambas poblaciones y sus posibles explicaciones.....	31
7.2 Diferencias en las propiedades de los cantos y sus posibles explicaciones.....	32
8. Conclusión	38
9. Literatura citada:	39

Resumen

Los distintos ambientes en los que se desarrollan las poblaciones de una misma especie pueden dar lugar a procesos de adaptación local, esto se debe, principalmente a las diferencias en las condiciones y recursos que cada sitio posee, las interacciones a las que los individuos de cada población están expuestos y distintas fuerzas evolutivas que actúan de manera simultánea (Selección natural, selección sexual, plasticidad fenotípica y deriva génica). Las adaptaciones locales pueden provocar cambios a nivel morfológico y/o conductual y los anuros son un buen modelo para estudiar procesos de adaptación local debido a su baja capacidad de dispersión y las características de su ciclo de vida, principalmente *Hyla arenicolor* por el amplio rango de distribución que posee. En este trabajo se analizaron dos poblaciones de *H. arenicolor* en distintas condiciones ecológicas y se encontraron diferencias en la forma del cuerpo, peso y longitud de la extremidad posterior, además de diferencias en distintas características del canto, principalmente las frecuencias y duraciones, estas propiedades de las llamadas acústicas difieren dependiendo si el canto es producido individualmente, en grupo o del sitio de estudio. Las diferencias morfológicas se atribuyen a las diferentes presiones selectivas que actúan en cada población, como la depredación, la competencia y la disponibilidad de recursos; mientras que las diferencias en los cantos se asocian a características del hábitat, como el ruido ambiental y la competencia inter e intraespecífica.

Introducción

Adaptación local y las fuerzas evolutivas que la generan

Las diferentes condiciones ecológicas en las que se desarrollan las poblaciones de una misma especie pueden dar lugar a fenómenos de adaptación local (Richter-Boix *et al*, 2010). Una condición ecológica se define como un componente abiótico del ambiente que influye en el funcionamiento de los organismos vivos, como la temperatura, la humedad relativa, pH, salinidad o cantidad de contaminantes (Begon *et al*, 2006). La heterogeneidad en la orografía del planeta provoca que exista gran variabilidad en las condiciones climáticas y ecológicas entre distintos sitios (Strahler y Strahler, 2006), esta variación en las condiciones ecológicas a su vez afecta la disponibilidad de recursos y, por tanto, las presiones selectivas a las que se encuentran sujetas las poblaciones.

Un recurso es cualquier elemento del ambiente que un organismo explota y por tanto que es susceptible de ser mermado para otros organismos (Tilman, 1982), sea alimento, sitios de protección, anidación, territorios o incluso las parejas pueden ser vistas como recursos reproductivos (Begon *et al*, 2006). La calidad y cantidad de los recursos determina la forma en la que interactúan los organismos, ya que cuando los recursos son abundantes, las poblaciones tienden a crecer de forma ilimitada, pero cuando los recursos están restringidos, la adquisición o monopolización de los recursos genera competencia (Woodward, 1982). Es por ello, que estas relaciones pueden moldear diferentes atributos de la población, reflejándose en adaptación local.

La selección natural y las presiones selectivas pueden ser variables en el espacio y el tiempo, y su acción sobre los individuos determina la adecuación de cada fenotipo. Así, aquellos fenotipos que posean alguna ventaja selectiva bajo las condiciones ecológicas en las que habitan, tendrán una mayor adecuación que los demás, modificando las frecuencias de los mismos dentro de la población, fenómeno conocido como adaptación (Calixto *et al*, 2004). Este proceso, al ocurrir de manera independiente en distintas poblaciones da como resultado que los genotipos residentes tengan una mayor adecuación en comparación de genotipos

provenientes de otras poblaciones, este proceso se conoce como adaptación local (Kawecki y Ebert, 2004).

Dentro de los procesos ecológicos que modifican las presiones selectivas, uno de los más importantes son las interacciones, tanto intra, como interespecíficas. Dentro de las interacciones, se ha considerado que la competencia es la más importante, debido a que sus efectos sobre la adecuación han sido probados en numerosos estudios (McDonald y Pizzari, 2015), ya que en ella, uno de los organismos explota un recurso que por tanto deja de estar disponible para el otro y como consecuencia puede tener una reducción en su supervivencia, crecimiento y/o reproducción (Begon *et al*, 2006). En individuos de especies diferentes usualmente ocurre el desplazamiento de caracteres en el cual las especies que coexisten evolucionan de manera que pueden explotar distintos recursos y así reducir los efectos negativos de la competencia (Dayan y Simberloff, 2005). Mientras que en individuos de la misma especie se favorecen los atributos conductuales que permitan la coexistencia (Svanbäck y Bolnick, 2006), gran parte de la competencia entre individuos de la misma especie se da durante la obtención de cópulas.

Otra de las interacciones que tiene importancia preponderante es la depredación, ya que modula la variación fenotípica entre poblaciones y especies. Los depredadores alteran la adecuación de sus presas por medio de interacciones letales y no letales, dando lugar a cambios evolutivos y/o plasticidad fenotípica. La evolución de la conducta, coloración, fisiología y morfología de las presas (Vega-Trejo *et al*, 2014). De esta forma, las condiciones del ambiente y las interacciones entre especies determinan el ambiente selectivo al que se encuentran sujetas las poblaciones naturales. Sin embargo, existen otras fuerzas evolutivas actuando de forma simultánea además de la selección natural.

La selección sexual se diferencia de la selección natural, porque se considera que los atributos responden únicamente a la presión que ejerce el sexo que elige a la pareja. En la mayoría de los casos, se considera que las hembras pueden modular la contribución genética de los machos a la siguiente generación mediante

apareamiento selectivo (Forester y Czarnowsky, 1984) y que la proporción de los atributos que confieren ventajas reproductivas a los individuos aumentará a lo largo de las generaciones (Martín-Vivaldi y Cabrero, 2002). Este proceso involucra mecanismos de comunicación en los que distintos tipos de señales (acústicas, visuales, químicas) son producidas, recibidas, codificadas y seleccionadas (Ryan, 1990).

Sin embargo, tanto la selección natural, como la selección sexual son fuerzas variables en el tiempo, ya que dependen de la disponibilidad de condiciones y recursos como se mencionó anteriormente. Esta variabilidad puede tener diferentes efectos, el primero es que aquellos atributos que son adaptativos en un lugar y tiempo determinados no lo sean en otros lugares y tiempos, y que por lo tanto, los atributos fluctúen de forma indeterminada a través del tiempo (Potti, 2004) O bien, que los atributos den lugar a la evolución de diferentes normas de reacción, lo que se conoce comúnmente como plasticidad fenotípica (Pigliucci, 2005)

La plasticidad fenotípica resulta de la interacción del genotipo con las diferencias ambientales entre hábitats, por lo que puede ser concebida como las diferentes formas fenotípicas que puede producir un genotipo en función del hábitat (Buckley *et al*, 2010). La plasticidad es un factor evolutivo que casi no se toma en cuenta al hacer estudios de adaptación local y diversificación fenotípica y es de suma importancia ya que puede modificar la relación entre selección natural, deriva génica y flujo génico (Richter-Boix *et al*, 2010), además de reconocerse como un fenómeno que brinda ventajas adaptativas y que por lo tanto se encuentra sujeto a la selección natural (Pigliucci, 2005). Aunque los primeros estudios de plasticidad estaban enfocados a plantas por la facilidad que representa trabajar con estos organismos (ya que es posible tener múltiples individuos con el mismo genotipo y caracterizar las normas de reacción), en la actualidad se ha ampliado el estudio de la plasticidad y las interacciones genotipo/ambiente en animales (Miner, 2005). Los estudios de plasticidad en animales han arrojado que, si bien existen pocos atributos morfológicos que sean plásticos una vez que los organismos alcanzan la

talla a la madurez, existe plasticidad en atributos fisiológicos y sobre todo conductuales (Kingsolver y Huey, 1998).

Finalmente los atributos fenotípicos locales, podrían no ser producto de la selección natural, sino ser resultado de la divergencia genética por eventos azarosos. El cambio aleatorio en la composición del acervo genético de las poblaciones se denomina deriva génica. La deriva génica es una de las fuerzas evolutivas de mayor importancia para la evolución de las poblaciones, siendo en aquellas de tamaño reducido donde sus efectos pueden ser mayores, y observados en escalas temporales más cortas, debido a que la probabilidad de que ciertos alelos se fijen en una población es inversamente proporcional al tamaño de la misma (Curtis *et al*, 2008).

Los anuros como modelo de estudio para entender los fenómenos de adaptación local

Los anuros son un buen modelo para estudiar los procesos de adaptación local debido a que son organismos generalmente filopátricos y con baja capacidad de dispersión (Jang *et al*, 2011). La complejidad de su ciclo de vida, que generalmente consta de larvas que se desarrollan en un ambiente acuático hasta que alcanzan la metamorfosis en la que cambia completamente el patrón corporal para dar origen a un metamorfo terrestre (Wassersug, 1975) se asocia con respuestas plásticas a las condiciones ecológicas durante el desarrollo larval (Van Buskirk, 1998). Además, los anuros son uno de los grupos más diversos en el grupo de los vertebrados (Wells, 2007), por lo que se puede suponer que responden de manera rápida a las modificaciones del ambiente.

Prueba de la forma en la que los anuros responden a las condiciones locales pueden encontrarse en diferentes atributos. La capacidad de salto utilizada por los anuros para huir de sus depredadores está influenciada por factores morfológicos como la forma de la cadera, las extremidades posteriores y la cantidad de músculos extensores y factores fisiológicos como la cantidad de energía disponible para realizar el salto (Emerson, 1978). También existen casos de variación conductual en respuesta a la depredación, como ocurre en *Smilisca sila*,

en esta especie los machos modulan y sincronizan sus cantos con los de los vecinos y prefieren cantar en zonas con ruido ambiental, como caídas de agua, para disminuir su detectabilidad a los murciélagos que los depredan (Tuttle y Ryan, 1982). En algunas especies de anuros, se ha encontrado que las diferencias en las características del canto y las distancias genéticas están altamente correlacionadas con las distancias geográficas entre las poblaciones de una misma ladera y existe diferenciación genética y bioacústica entre poblaciones de laderas opuestas (Bernal *et al*, 2005). El fenómeno de aislamiento por distancia provoca que exista una correlación negativa entre la similitud genética y la distancia geográfica de distintas poblaciones (Jang *et al*, 2011). La selección natural divergente mediante la cual se producen fenómenos de adaptación local en respuesta a distintos hábitats es de suma importancia, ya que gracias a la adaptación local se producen aislamientos reproductivos y consecuentemente especiación (Butlin *et al*, 2013).

Los cantos de los anuros están sujetos a selección sexual, ya que son útiles para repeler a machos competidores y para atraer hembras. La adecuación de los machos depende de la elección de las hembras, por lo que los machos deben invertir mucha energía en producir llamadas que sean efectivas para obtener cópulas (Briggs, 2010). Además, algunos tipos de frecuencias en los que los machos cantan están correlacionadas con el tamaño corporal, y esto puede provocar que ciertos fenotipos se seleccionen sobre otros. Si la preferencia femenina está enfocada a machos cuyos cantos tienen frecuencias dominantes más bajas, los machos más exitosos reproductivamente serán los de mayor talla (Sullivan *et al*, 1995). Las hembras sólo pueden evaluar a una pequeña fracción de machos en un gran coro, el evaluar a un mayor número de machos implicaría que las hembras se muevan en el sitio del coro y eso implica gastos energéticos y riesgos de depredación. Por ello las hembras recurren a un sistema de “el mejor de N”, en el que reducen esos costos (Gerhardt y Klump, 1987). Las hembras suelen elegir machos que producen llamadas que son energéticamente costosas, es decir, que tienen mayor intensidad, duración y/o mayores tasas de repetición, ya el producir este tipo de llamadas indica que los machos tienen reservas

energéticas, lo cual está asociado a salud, vigor y acceso a recursos alimenticios (Parris *et al*, 2009).

Variaciones corporales y señales acústicas en anuros

Las diferencias observadas en los rasgos morfológicos están influenciadas por el acervo genético de las poblaciones y la intensidad de las presiones selectivas a las que están sujetas (Caumul & Polly, 2005). Existen también variaciones corporales inducidas por plasticidad fenotípica, esta plasticidad puede ser inducida como respuesta a distintos factores como dieta, temperatura y asignación de recursos; en el grupo de los anfibios 4 factores principales a los que son expuestas las larvas pueden modificar la morfología: Temperatura, recursos alimenticios, permanencia del hábitat (dsecación de los cuerpos de agua) y depredación (Tejedo *et al*, 2010).

Se ha encontrado divergencia fenotípica en distintos atributos como la conducta de los renacuajos, la forma del cuerpo y cola y el tamaño corporal al analizar renacuajos provenientes de distintas poblaciones. Estas diferencias se atribuyen a las características del hábitat y son producto del proceso adaptativo que las poblaciones tienen a diferentes presiones selectivas (Van Buskirk y Arioli, 2005).

Se han realizado estudios que demuestran que los machos más grandes pueden producir cantos con mayor intensidad (Bishop *et al*, 1995), lo cual también les confiere ventajas en términos de adecuación al hacerlos más detectables y preferidos por las hembras. El ser de mayor tamaño y poseer un cráneo más grande aumenta la capacidad de obtener presas (Emerson, 1985), la longitud de las extremidades está relacionada con la capacidad de dispersión (Phillips *et al*, 2006), y la capacidad de salto que puede ser ventajosa para escapar de depredadores (Tejedo. 2000). Por lo anterior, la preferencia femenina representa un factor importante en las características de los fenotipos que se seleccionan, reproducen y a su vez aumentan en proporción en las poblaciones.

En ocasiones la variación morfológica encontrada entre poblaciones es tanta que se necesitan caracteres complementarios para la identificación de especies, por lo

que el estudio de las señales acústicas es de suma importancia. Existen especies crípticas que son muy similares entre sí morfológicamente, pero poseen diferencias conductuales que dan como resultado aislamiento reproductivo y ayudan a la taxonomía a separar especies (Almeida y Angulo, 2006).

Además de las diferencias morfológicas, el fenotipo también puede exhibir variación conductual en condiciones ecológicas distintas, como la transmisión y recepción de señales acústicas utilizadas en contextos sociales y sexuales (Rodríguez-Tejeda *et al*, 2014). En el grupo de los anuros las señales acústicas ayudan al reconocimiento inter e intraespecífico y proveen información acerca del estatus reproductivo y la localización de los organismos que las emiten. Estas llamadas (de apareamiento o agonísticas) son altamente variables entre poblaciones y están relacionadas con características morfológicas, fisiológicas y ambientales (Pröhl *et al*, 2007; Shen *et al*, 2015).

Varios autores clasifican las propiedades de los cantos de diferentes maneras. Bosch y De la Riva (2004) proponen que las llamadas acústicas poseen 2 tipos de propiedades: las propiedades espectrales y las propiedades físicas, ambas relacionadas con características morfológicas y fisiológicas de los individuos que producen las señales. Briggs (2010) menciona que los rasgos pueden ser divididos en rasgos estáticos (con baja variación en el individuo) y dinámicos (con alta variación en el individuo). Entre los rasgos estáticos se encuentra la frecuencia dominante que depende del tamaño del macho y los rasgos dinámicos que son el ritmo y la duración de los cantos que dependen de diversos factores bióticos y abióticos. Shen *et al* (2015) proponen que las características de los cantos son espectrales y temporales; mencionan que las características espectrales están relacionadas con el tamaño y forma de la faringe o el tamaño del cuerpo, mientras que las temporales varían dependiendo de la temperatura, fotoperiodo y densidad poblacional.

La influencia de las condiciones ecológicas en la morfología y señales acústicas

De acuerdo a la hipótesis de “Selección ambiental”, las diferencias en las características del hábitat que afectan de distintas maneras las propiedades acústicas de una señal pueden dar como resultado variaciones inter e intraespecíficas. Algunas características intrínsecas de los emisores como el tamaño corporal o restricciones filogenéticas pueden enmascarar o prevenir este proceso y el ambiente puede afectar en la amplitud y la fidelidad de un canto, lo cual puede reducir la efectividad de la señal o hacerla irreconocible para el receptor (Bosch y De la Riva, 2004).

Las características del hábitat también pueden producir atenuación o reverberación en las propiedades temporales y las frecuencias de las señales acústicas, la composición del ambiente puede generar que los cantos se atenúen o degraden durante la transmisión, cuando los cantos se alteran demasiado se complica la percepción de las señales y da como resultado una comunicación ineficiente durante la adquisición y/o defensa de parejas (Doutrelant *et al*, 1999). La reproducción exitosa es un reto al que se tienen que enfrentar las hembras, ya que tienen que detectar, reconocer y localizar las vocalizaciones de los machos óptimos entre vocalizaciones de conoespecíficos o heteroespecíficos, esto puede dar lugar a elecciones de machos no óptimos (Nityananda y Bee, 2011).

Otro reto al que se enfrentan los anuros es que suelen habitar en sitios con altos niveles de ruido ambiental. Los machos producen sus llamadas para atraer hembras, pero en el ambiente cercano existe ruido de otros machos de la misma o diferente especie (Wollerman y Wiley, 2000). El ruido puede provenir de otras fuentes naturales como caídas de agua u otros animales (Tuttle y Ryan, 1982), o incluso puede ser producto de las actividades humanas como las carreteras (Parris *et al*, 2009). Los sonidos producidos por el hombre pueden afectar directa o indirectamente la conducta del canto, modificando directamente la tasa de canto de los participantes de un coro o inhibiendo completamente la conducta de canto de los individuos de una especie (Sun y Narins, 2004). Además, el ruido ambiental afecta tanto la manera de cantar de los machos como las preferencias de las hembras (Wells y Shwartz, 1984); esto podría dar como resultado divergencias en

las características del canto a partir de los contextos de ruido a los que cada población se somete.

Antecedentes

Jang *et al*, (2011), realizaron un estudio con *H. japonica* y encontraron variación geográfica en las características del canto, además de una correlación con la estructura genética de las poblaciones, siendo más distintas genética y conductualmente aquellas poblaciones separadas por barreras geográficas como sierras y mares. Algo parecido fue encontrado por Shen *et al* (2015), quienes analizaron 6 poblaciones de *Paa spinosa* y encontraron que la duración de los cantos, el número de notas y diferentes frecuencias diferían significativamente entre poblaciones, tan diferentes como entre *P. yunnanensis* lo cual demuestra la existencia de especies crípticas.

Platz y Forester (1988), realizaron un análisis de la variación de los cantos en 4 subespecies de *Pseudacris triseriata* y propusieron que debían elevarse a nivel de especie por los grados de diferencia entre ellas. Además, mencionan que la duración de los cantos y especialmente la tasa de pulsos son claves para el reconocimiento específico.

Rodríguez-Tejeda *et al* (2014), realizaron un estudio acerca de la variación geográfica de los cantos de *H. eximia* y encontraron baja variabilidad a nivel de localidad, así mismo y sugieren que probablemente el efecto de variación es más notorio a nivel de cuenca.

Barber (1999a) realizó un estudio acerca de los patrones de flujo génico y la estructura genética de varias poblaciones de *H. arenicolor* y concluyó que los individuos poseen moderadas capacidades de dispersión y el patrón filogeográfico que se encontró es resultado de las barreras físicas que evitan la dispersión entre regiones filogeográficas, además menciona que las poblaciones aisladas pueden ser lo suficientemente grandes para minimizar los efectos de la deriva génica. En otro estudio publicado el mismo año (Barber, 1999b) realizado con secuencias de DNA mitocondrial, se propone que en realidad *H. arenicolor* es un complejo de especies crípticas.

Klymus y Gerhardt (2012) realizaron un estudio acerca de la diferenciación genética de varias poblaciones de *H. arenicolor* en los Estados Unidos de América y concluyeron que, aunque históricamente ha habido eventos de aislamiento genético y/o geográfico, posteriormente han ocurrido eventos de recombinación entre los linajes, además de hibridación interespecífica, por lo cual es muy complicado hacer inferencias acerca de la historia evolutiva de esta especie.

Klymus *et al* (2012) realizaron un estudio acerca de las variaciones en los cantos de los machos de *H. arenicolor*. Encontraron diferencias entre 3 linajes de Estados Unidos, pero estas diferencias fueron pocas al compararlos con un linaje mexicano. Por lo que propusieron que las diferencias son tales que podría haber aislamiento reproductivo entre los linajes de Estados Unidos y los linajes más distantes de México.

Planteamiento del problema y objetivos

Dada la amplia distribución que posee *H. arenicolor* y la gran variedad de hábitats en las que se han establecido poblaciones de esta especie, se espera que existan respuestas adaptativas a las condiciones específicas a las que están sujetas las poblaciones, estas adaptaciones se expresarán tanto en la morfología como en la conducta.

Aunque se han realizado estudios acerca de la variación genética en las poblaciones de Estados Unidos (Barber, 1999a; Barber, 1999b; Klymus & Gerhart, 2012) y otros enfocados a la variación en los cantos (Klymus *et al*, 2012), sin embargo, no han sido enfocados a la morfología y bioacústica de poblaciones del centro de México y las diferencias que puedan existir entre ellas, por lo que el objetivo de este trabajo fue comparar las variaciones fenotípicas, morfológicas, así como acústicas de dos poblaciones de *Hyla arenicolor* en diferentes condiciones ecológicas.

Métodos

Especie de estudio.

H arenicolor (Cope 1866), es una rana que mide de 32-57 mm de LHC, posee una piel gruesa y rugosa para prevenir la desecación, sus membranas interdigitales y los discos adhesivos están considerablemente agrandados, la coloración ventral es crema o amarilla, el dorso puede presentar colores verdes, cafés o grises, con patrones de puntos al azar lo que les otorga habilidades de camuflaje. Cuando los individuos de esta especie se exponen al sol su coloración dorsal cambia a gris muy claro (Stebbins, 2003). Durante la temporada reproductiva los machos se congregan en grupos y emiten señales acústicas con la finalidad de atraer hembras, esto es importante porque estas señales son especie-específicas y la variación en éstas juega un papel importante como barrera de aislamiento precigótico (Klymus & Gerhart, 2012). *H. arenicolor* es un buen modelo para estudiar los procesos de adaptación local debido a su amplia distribución desde el sur de Utah en Estados Unidos de Norteamérica hasta Oaxaca en México (figura 1) y las distintas condiciones ecológicas en las que se desarrollan (Degenhardt *et al*, 1996).

Área de estudio

Se trabajó en dos sitios de estudio con características ambientales distintas: **Sierra de Tepetzotlán (TEP)**: Se localiza en la parte norte del Estado de México, el clima de esta zona corresponde a Templado Subhúmedo con lluvias en verano, las variaciones de altitud de la zona van de los 2350 hasta los 2980 msnm, los tipos de vegetación predominantes son bosque de encino, matorral xerófilo y pastizales (Romero-Barrera y Morales-Vázquez, 2000). **San Agustín Tlaxiaca (HGO)**: Se localiza a 19 km de la ciudad de Pachuca, Hidalgo, a una altitud de 2340 msnm. El clima de la zona es semidesértico con lluvias en los meses de septiembre y octubre. La vegetación de la zona está conformada por pirules (*Schinus molle*), mezquites (*Prosopis sp.*), fresnos (*Fraxinus sp.*), huizaches y cactáceas (principalmente *Stenocactus crispatus*, *Opuntia sp.* y *Mammillaria magnimamma*), aunque la mayoría del territorio de la zona se utiliza para

actividades agrícolas y/o ganaderas (INAFED, 2015). Una característica importante es que en este sitio *H. arenicolor* coexiste con *H. eximia*, lo cual se espera tenga influencia en las propiedades acústicas de los cantos de esta población.

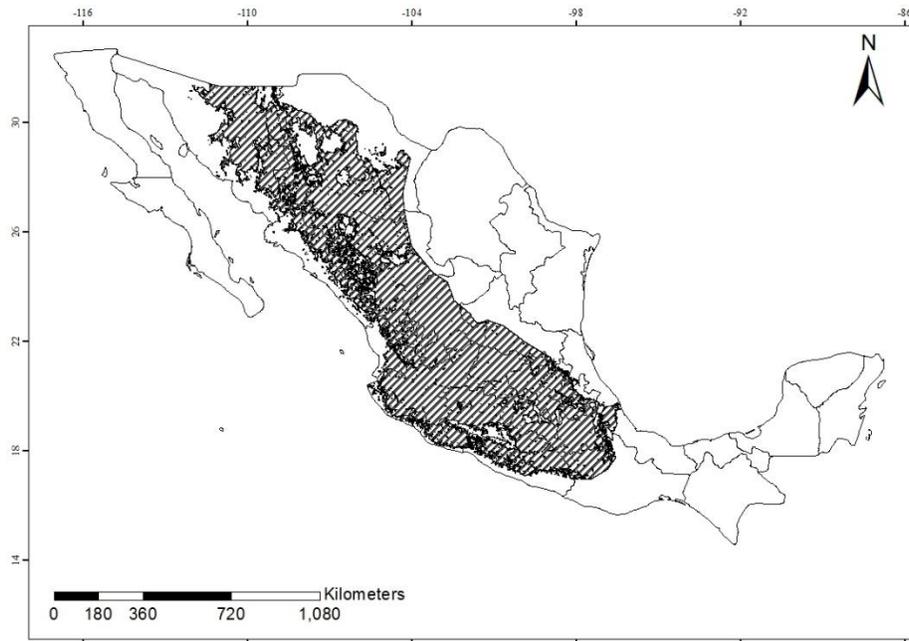


Figura 1. Distribución potencial de *H. arenicolor* en el territorio mexicano con información de CONABIO.

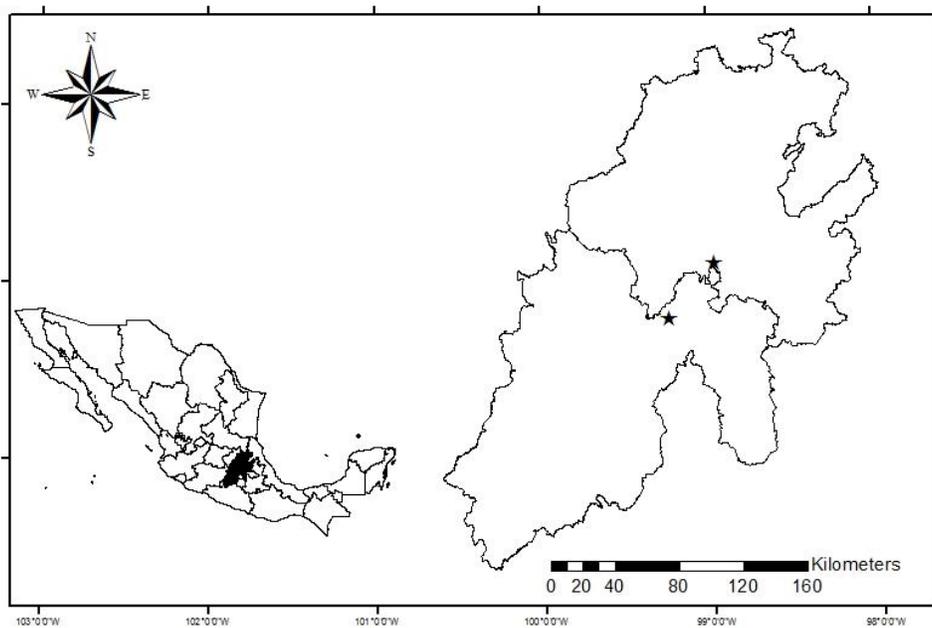


Figura 2. Ubicación de los sitios de estudio en Hidalgo y Estado de México.



Figura 3. Sitio de estudio Tepetzotlán, Estado de México. Se puede observar que junto al cuerpo de agua existen grandes paredes de roca en donde se pueden encontrar a los individuos de *H. arenicolor*



Figura 4. Sitio de estudio Tepetzotlán, Estado de México. Se puede observar que la vegetación está compuesta predominantemente por pastos, chaparrales y cactáceas.



Figura 5. Sitio de estudio en San Agustín, Hidalgo. Se observa que el sitio es más árido que el sitio 1, y los individuos se encuentran principalmente en las oquedades producidas por la erosión del paso del agua.



Figura 6. Sitio de estudio en San Agustín Hidalgo. En este sitio la conexión entre pozas sólo se observa cuando las lluvias son muy intensas.

Métodos de campo

Se midieron las variables fisicoquímicas del cuerpo de agua (Temperatura, conductividad, oxígeno disuelto). Se capturaron individuos adultos y a cada uno se le midió la longitud hocico-cloaca (LHC), longitud de la extremidad anterior (LEA) y longitud de la extremidad posterior (LEP) y se registró su masa con una precisión de 0.01 g. Una vez obtenidas las medidas, los organismos se colocaron en una pecera con referencia de medida para la toma de una fotografía a la que se le agregaron 34 landmarks que con el programa tpsDig264 (ver. 2.19) (Figura 7), para hacer el análisis de la forma del cuerpo, ya que no existen estructuras estrictas para hacer este tipo de análisis en anuros se tomó en cuenta el contorno del cuerpo, para comparar los datos entre sitios se realizó una prueba de ANOVA con el programa MorphoJ (ver.1.6d).

Los individuos fueron marcados por el método de remoción de discos adhesivos siguiendo la clave propuesta por Martof (1953) (Figura 8). La herida causada del corte de falanges fue cauterizada con tintura de yodo. Una vez terminado el registro los individuos fueron liberados en el sitio donde fueron capturados.

Para el análisis de las señales acústicas se grabaron los cantos de ambas poblaciones con un micrófono unidireccional Audio-Technica ATR6250 acoplado a una grabadora digital Sony ICD-PX333D, esto durante las noches y sin manipular a los individuos, y después de 5 minutos de llegar al sitio, para evitar efectos del observador en las características del canto.

Métodos analíticos

Se realizó una prueba de X^2 para determinar si la proporción sexual era diferente a 1:1. Dado que se tomaron tres diferentes medidas por cada organismo se obtuvieron los residuos de la regresión entre la LHC y la LEA o LEP, para poder analizarlas como datos independientes mediante pruebas de t entre los dos sitios de estudio. Posteriormente se realizó el análisis de la forma, que considera todos los atributos morfológicos de forma simultánea para evitar los problemas

asociados con el incremento de probabilidad de cometer error tipo I al comparar el mismo set de datos de forma repetida.

Los cantos obtenidos se analizaron con los programas SoundRuler (ver. 0.9.6.0) y Audacity (ver. 2.1.1) para obtener la duración de los cantos (DC), duración entre cantos (DEC), periodo de los cantos (PC), número de pulsos (NP), duración de los pulsos (DP), duración entre pulsos (DEP), amplitud de los pulsos (AP), pico de frecuencia máximo (PF), frecuencia fundamental (FF) y frecuencia dominante (FD). Se realizaron pruebas de ANOVA para comparar las variables entre poblaciones y entre las condiciones cantos individuales y coros, además los datos se analizaron con GLMs para analizar el efecto de la cantidad de competidores en las características del canto.

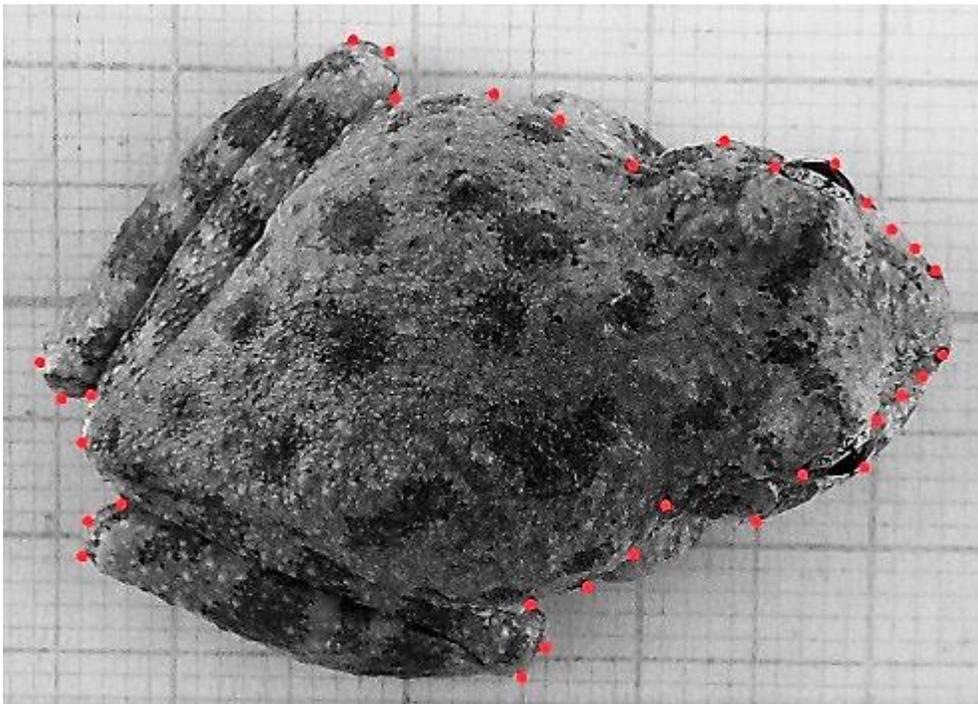


Figura 7. Posición de los 34 landmarks en una imagen utilizada para el análisis de la forma del cuerpo.

VISTA DORSAL

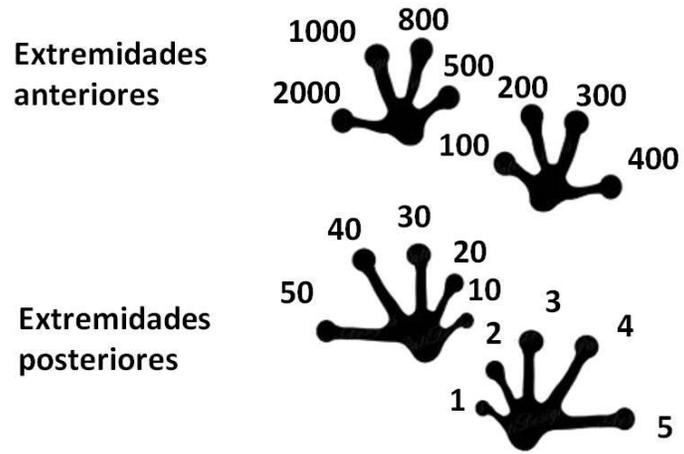


Figura 8. Código utilizado para el marcaje de los organismos.

Resultados

Condiciones fisicoquímicas de los cuerpos de agua

Ambos cuerpos de agua presentaron un pH superior a 7, lo que indica que son básicos, sin embargo, en el sitio de HGO el pH fue más básico. Respecto a la cantidad de oxígeno disuelto, en HGO nuevamente fue superior, este resultado contrasta con la temperatura del cuerpo de agua que también fue mayor en HGO (Tabla 1).

Tabla 1. Condiciones fisicoquímicas de los cuerpos de agua de cada población.

Sitio	pH	Oxígeno disuelto	Conductividad	Temperatura (°C)
HGO	8.60 ± 0.44	6.72 ± 1.21	0.20 ± 0.00	22.42 ± 1.70
TEP	7.38 ± 0.16	5.90 ± 0.99	0.10 ± 0.03	19.58 ± 0.60

Proporciones sexuales y variables morfométricas

Se capturaron un total de 104 individuos, 72 pertenecientes al sitio de Tepotzotlán y 32 a San Agustín con las proporciones sexuales sesgadas hacia los machos en TEP y similares a una proporción 1:1 en HGO (Figura 9). Los resultados de la prueba de χ^2 mostraron que en Tepotzotlán hay un sesgo hacia los machos ($\chi^2 = 21.83$ gl = 1 $p < 0.01$) y que en el sitio de Hidalgo las proporciones no son estadísticamente diferentes de 1:1 ($\chi^2 = 0.07$ GL=1 $p=0.79$).

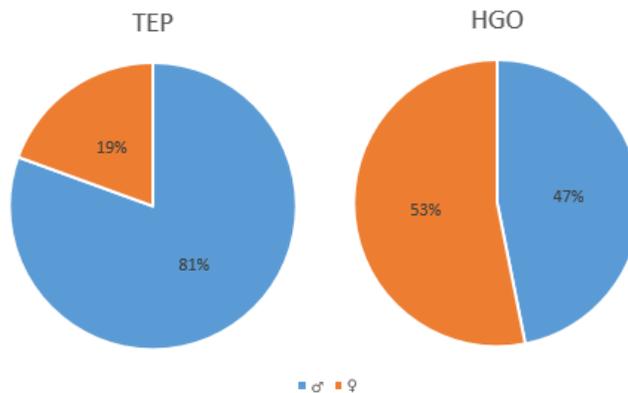


Figura 9. Proporciones sexuales de *H. arenicolor* en cada sitio de estudio.

Los valores de las variables morfológicas promedio se muestran en las figuras 10 y 11. Se observó que la talla fue mayor en los individuos de la población de San Agustín Tlaxiaca, el análisis de los residuos de las medidas corporales demostró que existen diferencias significativas en las variables peso ($t = 2.24$, $gl = 56$, $p = 0.03$) y LEP ($t = 3.01$, $gl = 63.242$, $p < 0.01$).

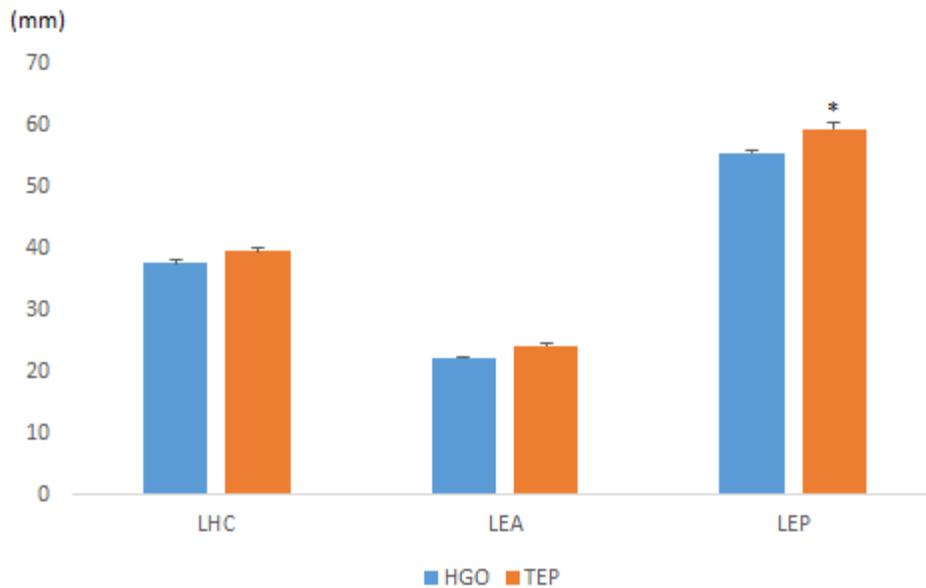


Figura 10. Medias y error estándar de las variables morfológicas analizadas. Se encontraron diferencias significativas en LEP. Sea LHC: Longitud hocico-cloaca, LEA: Longitud extremidad anterior y LEP: Longitud extremidad posterior.

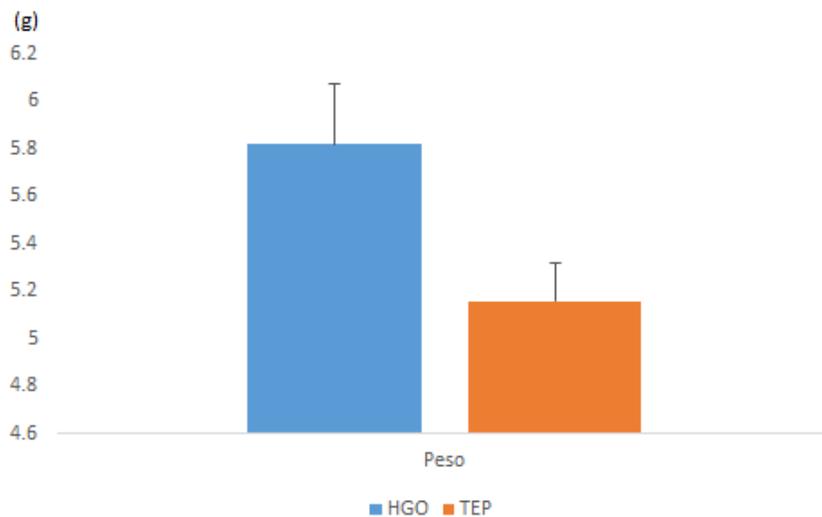


Figura 11. Medias y error estándar de los pesos promedio de los individuos provenientes de ambas poblaciones.

Morfometría geométrica.

La prueba de ANOVA realizada en el programa MorphoJ demostró que existen diferencias significativas en la forma del cuerpo entre los individuos de las poblaciones estudiadas ($F = 1.82$, $gl = 64$, $p < 0.01$). Además, indica que existen diferencias en la posición del centroide, por lo que las diferencias en la forma no sólo se deben a un mayor tamaño sino a una diferencia en las proporciones corporales ($F = 5.29$, $gl = 1$, $p = 0.02$).

Comparación de las características de los cantos

Se obtuvieron un total de 545 cantos (110 cantos individuales y 435 cantos en coro), y al analizarse los datos individuales se encontró que DC varía significativamente a nivel individual. También se encontró que las variables PC, NP, DP, AP, PF, FD, y FF difieren significativamente entre sitios. El periodo de los cantos, el número de pulsos y su duración es mayor en HGO y todas las frecuencias son mayores en TEP (Tabla 3). Además se encontró que la duración del canto no difiere entre sitios, pero sí entre individuos del mismo sitio ($F = 4.45$, $gl = 17$, $p < 0.01$), así como la duración del pulso ($F = 12.26$, $gl = 17$ y $p = <0.01$) y el periodo de los pulsos ($F = 6.96$, $gl = 17$ y $p < 0.01$)

Tabla 3. Resultados de análisis de cantos individuales entre sitios. En negritas se muestran las variables en las que existen diferencias estadísticamente significativas. DC: Duración del canto, DIC: Duración entre cantos, PC: Periodo de cantos, NP: Número de pulsos, DP: Duración de pulsos, DIP: Duración entre pulsos, PP: Periodo de pulsos, AP: Amplitud del pulso, FD: Frecuencia dominante, FF: Frecuencia fundamental, PF: Pico de frecuencia.

Variable	TEP		HGO		Estadístico de prueba (F)	GL	P
	Media	desvest	Media	desvest			
DC (s)	0.62	0.17	0.66	0.21	1.26	1	0.26
DIC (s)	1.63	0.65	1.85	0.57	2.994	1	0.08
PC (s)	2.22	0.72	2.51	0.64	3.99	1	0.04
NP	13.87	2.46	16.38	3.69	10.56	1	<0.01
DP (s)	0.01	<0.01	0.01	0.03	4.61	1	0.03
DIP (ms)	31.94	15.33	27.46	21.35	20.5	1	<0.01
PP (ms)	48.49	15.70	45.60	22	7.89	1	0.01
AP (V)	0.47	0.24	0.45	0.23	3.984	1	0.04
FD (Hz)	2167.01	703.67	1310.68	669.23	617.4	1	<0.01
FF (Hz)	1084.37	352.02	655.37	334.98	618.3	1	<0.01
PF (Hz)	2292.25	710.32	1440.47	650.85	616.1	1	<0.01

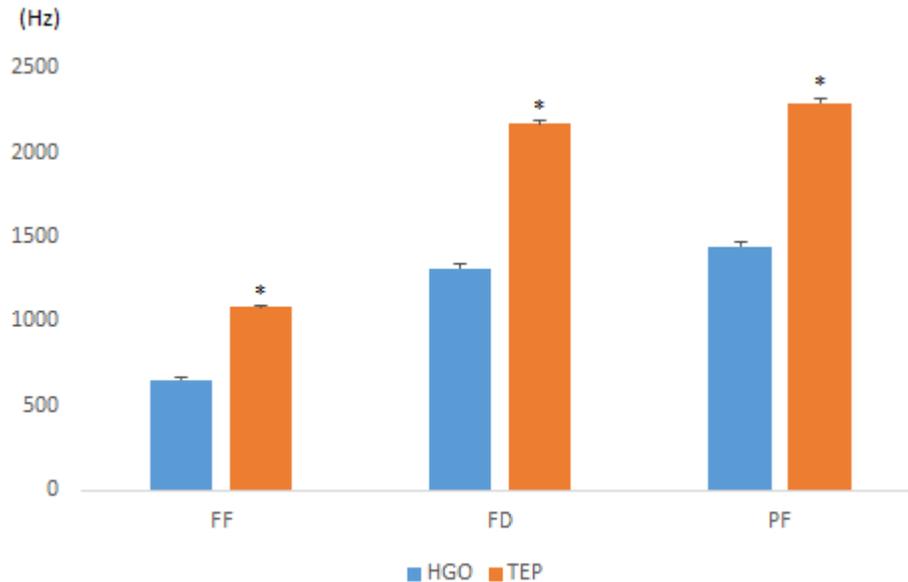


Figura 12. Medias y error estándar de las propiedades espectrales de los cantos individuales al compararlos entre sitios. Las 3 variables mostraron diferencias significativas. FF: Frecuencia fundamental, FD: Frecuencia dominante y PF: Pico de frecuencia.

Por otra parte, los análisis de los cantos en grupo muestran que DC, NP, AP y DP tienen diferencias significativas a nivel individual, así como PF, FD, y FF (Tabla 4). Cuando se compararon las variables entre sitios se encontró que todas excepto FD y FF difieren significativamente (Tabla 5). La duración de los cantos, la amplitud de los pulsos y los picos de frecuencia tienen valores mayores en HGO, mientras que el número de pulsos y su duración es mayor en TEP. Al analizar con MLGs el efecto que tiene la cantidad de individuos de un coro en las características del canto se encontró que la FD, FF, PF, NP, DEP y PP varían significativamente en función de la cantidad de individuos que se encuentran participando en el coro (Tabla 6).

Al comparar las variables de los cantos individuales contra cantos grupales se encontraron diferencias significativas en DC, AP, DP, FD, FF y PF. La duración de los cantos, la duración y amplitud de los pulsos, la frecuencia dominante, fundamental y el pico de frecuencia son mayores cuando los individuos cantan en coros (Tabla 7).

Finalmente, al analizar la interacción entre el sitio y el tipo de canto (individual o en coro), se encontraron diferencias significativas en NP ($F = 435.67$, $gl = 8060$, $p < 0.01$), PD ($F = 18.56$, $gl = 7877$, $p < 0.01$), AP ($F = 117.13$, $gl = 8057$, $p < 0.01$), PF ($F = 760.11$, $gl = 8029$, $p < 0.01$), FD ($F = 726.80$, $gl = 8030$, $p < 0.01$) y FF ($F = 713.62$, $gl = 8029$, $p = <0.01$).

Tabla 4. Comparación de los cantos individuales contra cantos gregarios. En las variables marcadas en negritas existen diferencias estadísticamente significativas. DC: Duración de canto, NP: Número de pulsos, DP: Duración de pulsos, DIP: Duración entre pulsos, PP: Periodo de pulsos, AP: Amplitud de los pulsos, FD: Frecuencia dominante. FF: Frecuencia fundamental y PF: Pico de frecuencia.

Variable	Estadístico de prueba (F)	GL	P
DC (s)	40.97	73	<0.01
NP	36.07	73	<0.01
DP (s)	3.01	73	<0.01
DIP (ms)	14.09	73	<0.01
PP (ms)	6.78	73	<0.01
AP (V)	256.3	73	<0.01
FD (Hz)	130.3	73	<0.01
FF (Hz)	124.8	73	<0.01
PF (Hz)	123.4	73	<0.01

Tabla 5. Comparación de los cantos gregarios entre sitios, en negritas se marcan las variables en las que existen diferencias significativas. DC: Duración de canto, NP: Número de pulsos, DP: Duración de pulsos, DIP: Duración entre pulsos, PP: Periodo de pulsos, AP: Amplitud de los pulsos, FD: Frecuencia dominante. FF: Frecuencia fundamental y PF: Pico de frecuencia.

Variable	TEP		HGO		Estadístico de prueba (F)	GL	P
	Media	desvest	Media	desvest			
CD (s)	0.72	0.17	0.76	0.13	114.2	1	<0.01
NP	15.80	3.73	14.89	2.28	135.5	1	<0.01
DP (s)	0.01	0.01	0.01	0.004	18.72	1	<0.01
DIP (ms)	34.68	13.28	42.10	11.57	517.1	1	<0.01
PP (ms)	48.46	17.53	54.43	11.83	228.9	1	<0.01
AP (V)	0.59	0.20	0.69	0.15	427.6	1	<0.01
FD (Hz)	2319.81	700.60	2311.61	183.63	0.38	1	0.53
FF (Hz)	1161.46	353.94	1156.64	96.69	0.52	1	0.47
PF (Hz)	2440.63	728.90	2481.67	201.45	8.25	1	<0.01

Tabla 6. Análisis del efecto de la cantidad de competidores en un ensamble mediante GLM. En las variables marcadas en negritas existen diferencias estadísticamente significativas. DC: Duración de canto, NP: Número de pulsos, DP: Duración de pulsos, DIP: Duración entre pulsos, PP: Periodo de pulsos, AP: Amplitud de los pulsos, FD: Frecuencia dominante. FF: Frecuencia fundamental y PF: Pico de frecuencia.

Variable	Estadístico de prueba (z)	GL	P
DC (s)	1.43	6407	0.15
NP	-5.94	6407	<0.01
DP (s)	-0.60	6358	0.54
DIP (ms)	-130.7	5891	<0.01
PP (ms)	-130.6	5893	<0.01
AP (V)	0.73	6405	<0.01
FD (Hz)	96.91	6381	<0.01
FF (Hz)	71.28	6381	<0.01
PF (Hz)	133.3	6381	<0.01

Tabla 7. Resultados de análisis de comparación entre cantos individuales y en coro, en negritas se marcan las variables en las que existen diferencias estadísticamente significativas. DC: Duración de canto, NP: Número de pulsos, DP: Duración de pulsos, DIP: Duración entre pulsos, PP: Periodo de pulsos, AP: Amplitud de los pulsos, FD: Frecuencia dominante. FF: Frecuencia fundamental y PF: Pico de frecuencia.

Variable	Individual		Coro		Estadístico de prueba (F)	GL	P
	Media	desvest	Media	desvest			
CD (s)	0.66	0.21	0.74	0.15	287.5	1	<0.01
NP	15.49	3.96	15.37	3.16	135.5	1	<0.01
DP (ms)	17.98	21.88	13.25	14.45	105	1	<0.01
DIP (s)	29.99	18.33	38.19	13.04	372.7	1	<0.01
PP (s)	47.21	18.82	51.29	15.39	70.6	1	<0.01
AP (V)	0.46	0.24	0.64	0.18	984.8	1	<0.01
FD (Hz)	1813.49	808.21	2315.94	524.82	938.3	1	<0.01
FF (Hz)	907.42	404.53	1159.19	265.80	926.4	1	<0.01
PF (Hz)	1940.91	804.25	2459.96	548.15	8.25	1	<0.01

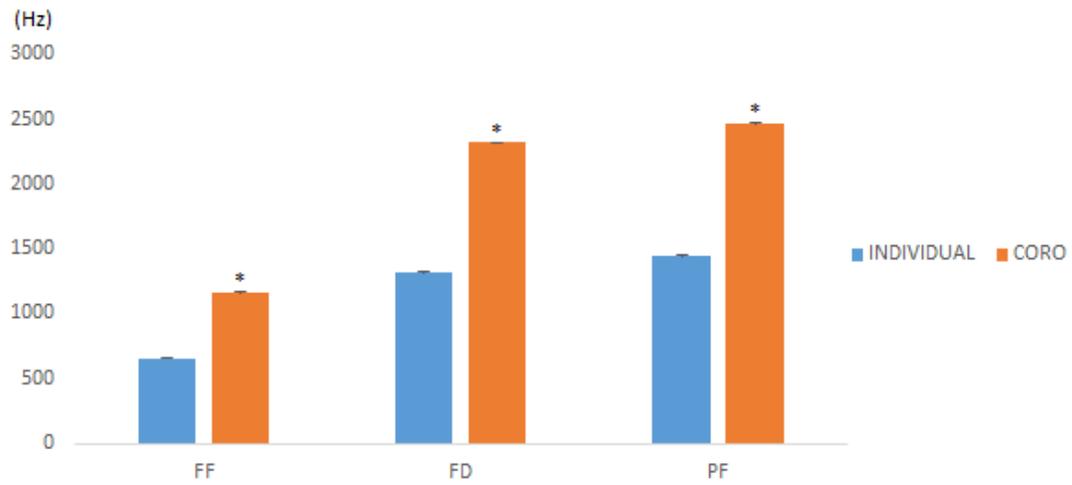


Figura 13. Medias y error estándar de las variables espectrales al compararse cuando los machos cantan individualmente y cuando lo hacen en coro. En las 3 variables existen diferencias significativas. FF: Frecuencia fundamental, FD: Frecuencia dominante y PF: Pico de frecuencia.

Discusión

Diferencias en morfología y morfometría y sus posibles explicaciones

Se ha demostrado que las características fenotípicas de las poblaciones pueden estar correlacionadas con algunas características del hábitat, además de que algunas variaciones entre poblaciones pueden ser resultado de la evolución en respuesta a las presiones selectivas de hábitats específicos (Van Buskirk & Arioli, 2005). Diversos procesos macro y microevolutivos se han propuesto como moduladores de la variación en la talla y la forma del cuerpo como selección en respuesta a los tipos de presa y depredadores, efectos climáticos y otros factores ambientales en tasas de crecimiento, variación en el nivel de selección sexual y dimorfismo sexual y factores genéticos no selectivos como deriva génica y efectos fundadores (Schäuble, 2004).

Las condiciones ecológicas en las que se desarrollan los anfibios durante su estado larval influyen en su desarrollo y morfología en el estadio juvenil. Se ha demostrado que las altas temperaturas promueven un desarrollo más rápido de las larvas, que la cantidad de recursos aumenta el crecimiento y la longitud de la extremidad posterior y en ambientes con mayor riesgo de depredación existe una reducción en las tasas de crecimiento y desarrollo, así como una disminución relativa de la longitud de la extremidad posterior (Tejedo *et al*, 2010). Esos datos concuerdan con el presente estudio en el sentido de que la temperatura de los cuerpos de agua de la zona de San Agustín es mayor y los individuos son de mayor tamaño y los cuerpos de agua en Sierra de Tepetzotlán contenían gran cantidad de artrópodos (chinches de agua de la familia Belostomatidae, náyades de odonatos, entre otros) y vertebrados (particularmente serpientes del género *Thamnophis*) que pueden ser depredadores para las larvas e incluso los individuos adultos, lo cual se puede ver reflejado en el menor tamaño de los organismos. Aunque respecto a la cantidad de recursos se podría pensar que esos resultados no coinciden, ya que en San Agustín la cantidad de recursos debería ser menor debido a las condiciones de aridez, la poca cantidad de organismos y la larga temporada de sequía de la zona.

En poblaciones de *Rana temporaria* (Van Buskirk & Arioli, 2005) y en *Rhinella marina* (Vega-Trejo *et al*, 2014), el principal factor al que se le atribuyen los cambios en la morfología de diferentes poblaciones es la depredación, siendo una de las variaciones directas la longitud de la extremidad posterior que se ha relacionado en varios estudios con la capacidad de saltar y escapar de sus depredadores (Vega-Trejo *et al*, 2014; Tejedo *et al*, 2010; Hall *et al.*, 2013). Aunque en el presente estudio no se midieron los índices de depredación o supervivencia esto nos puede indicar la variación del tamaño de la extremidad posterior, aunque esta característica puede estar relacionada con otras características ambientales como la competencia por recursos o algunos factores abióticos (Vega-Trejo *et al*, 2014). En el estudio realizado con *Acris blanchardi* (otra especie de la familia Hylidae) Hall *et al* (2013), demostraron que la capacidad de salto y la longitud de la extremidad posterior era mayor en sitios con mayor cantidad de artrópodos, lo cual contrasta con lo observado en el presente estudio, lo cual genera la necesidad de evaluar la densidad de artrópodos y analizar si los resultados son consistentes con lo obtenido hasta ahora o si bien, en otros estudios las relaciones pueden corresponder con correlaciones espurias.

Diferencias en las propiedades del canto y sus posibles explicaciones

Existe una hipótesis llamada “De adaptación acústica”, ésta propone que las propiedades físicas del hábitat y otras señales acústicas que difunden por el mismo canal de emisión y percepción simultáneamente modifican los patrones de evolución de los cantos (Hansen, 1979). Esta hipótesis predice que los cantos con frecuencias bajas, pocas modulaciones de frecuencia, elementos largos e intervalos de interelementos deberían prevalecer en ambientes con alta atenuación (Ziegler *et al*, 2011). Este fenómeno puede observarse al comparar las frecuencias entre poblaciones, en HGO todos los tipos de frecuencias son significativamente más bajas, probablemente a razón de la coexistencia con *H. eximia*. La existencia de ambas especies utilizando el mismo canal de transmisión al mismo tiempo explica que estas llamadas hayan evolucionado de esta manera.

En el presente estudio no se encontraron diferencias en el tamaño corporal de los machos provenientes de las dos poblaciones de estudio, pero sí en las frecuencias de los cantos individuales y los cantos en coro. Aunque en varios grupos de anuros se han encontrado correlaciones negativas entre el tamaño corporal y la frecuencia dominante (Márquez *et al*, 2015; Briggs, 2010); los resultados aquí mostrados muestran que quizá otros factores ambientales influyen en las propiedades espectrales de los individuos.

Al comparar los cantos individuales con los cantos grupales, se encontró un aumento en la duración de los cantos y los pulsos. En otros estudios esto se ha atribuido a la competencia con otros machos (Wagner, 1989). Una investigación realizada con *H. nana* y *H. sanborni* demostró que cuando los machos están en coro aumenta significativamente la emisión de llamadas a diferencia de cuando son unos pocos individuos (Martins y Jim, 2003). En coros densos y en respuesta a grabaciones los machos tienden a incrementar la duración de sus cantos, con lo que además se aumenta el número de pulsos por canto, sin embargo, algunos machos producen llamadas más largas en el mismo contexto acústico que otros y se ha demostrado que su descendencia es de mayor “calidad” que la de machos que producen llamadas cortas (Welch *et al*, 1998). La amplitud de los pulsos es significativamente mayor cuando los individuos se encuentran en coro, aunque la amplitud es una variable que cambia en función de la distancia a la que se reciba el sonido al micrófono, por lo que no se puede aseverar esta diferencia, ya que en algunas grabaciones muchos machos estaban a diferentes distancias.

Nuestros análisis acerca de los cantos individuales mostraron que las propiedades de los cantos en *H. arenicolor* son muy variables, incluso entre individuos de una misma población. Esto puede ser de gran importancia en contextos sociales, ya que se ha propuesto que la existencia de diferencias tan amplias en los machos a nivel individual probablemente tenga la función de dar identidad a cada individuo, por lo que hipotéticamente cada macho sería capaz de reconocerse y distinguirse del resto de la población. Este patrón se ha encontrado en otras especies de la familia Hylidae como *Agallychnis moreletti* (Briggs, 2010).

Se encontró que existen diferencias significativas en distintas propiedades del canto entre las poblaciones, este tipo de variaciones geográficas ha sido descrita en otros modelos de estudio (Baranquet *et al*, 2015), demostrando que algunas propiedades temporales del canto varían entre distintas zonas de estudio. En otros estudios las diferencias en las características del canto se atribuyen a las características ambientales (Ryan & Wilczynski, 2008). En el presente estudio las principales diferencias ambientales son la presencia de *Hyla eximia* en el sitio de HGO, la mayor proporción de machos en TPO y el ruido de la corriente del río producida en este sitio. Las diferencias entre sitios pueden favorecer la detectabilidad de los individuos en sus contextos ambientales específicos, aunque también pueden existir modulaciones de los cantos por acción de la selección natural o selección sexual.

Por otro lado, los tres tipos de frecuencias analizadas aumentan significativamente en contextos de competencia. Estudios mencionan que el ruido ambiental influye en los cantos, provocando que los machos canten a frecuencias más altas cuando hay niveles altos de ruido causado por el tráfico de las carreteras (Parris *et al*, 2009). Aunque se han hecho estudios que demuestran que algunas propiedades del canto varían en función de las características del hábitat en algunos anuros (Ziegler *et al*, 2002), no se ha hecho énfasis en las características espectrales y cómo estas cambian en contextos tanto de ruido ambiental como de competencia.

Otro de nuestros análisis mostró que las características de los cantos varían tanto a nivel individual, poblacional e interpoblacional, por lo que podemos inferir que los individuos modulan su canto dependiendo de las condiciones de competencia y del sitio en el que se encuentran. Factores como la cantidad de competidores, la distancia a ellos, la competencia social, o las características del ensamble pueden influir en las propiedades acústicas de los cantos, por lo que también debe ser tomado en cuenta (Wagner, 2010). Lo cual coincide con el estudio realizado con *Pseudophryne bibronii* en el cual se encontró que los machos pueden modificar sus cantos (principalmente el número de repeticiones) en presencia de machos competidores o hembras (Byrne, 2008).

Aunque en este estudio no se analizó la preferencia femenina es probable que sea diferente en cada sitio, por las características del hábitat, los ruidos de interferencia distintos (tanto ambientales como producto de la competencia). Wollerman y Wiley en 2002 demostraron que el sonido ambiental en un coro afecta la capacidad de las hembras para discriminar entre las llamadas de los machos de su misma especie, y que incluso en condiciones de mucho ruido las hembras prefieren esperar condiciones acústicas más favorables en vez de elegir un macho. En *H. chrysoscelis* las hembras se basan en las frecuencias para hacer la elección de los machos cuando existe un coro que contiene tanto cantos de machos de su especie como de otras (Nityananda y Bee, 2011).

Además de estudiar la variación en las características de los cantos es importante analizar las preferencias de las hembras, ya que tanto la variación como la preferencia demuestran cómo estos caracteres evolucionan, y/o como los cambios en ambos atributos pueden dar lugar a aislamiento reproductivo y por ende a procesos de especiación (Ryan *et al*, 1996). No podemos hacer conclusiones acerca de si existe o no aislamiento reproductivo entre ambas poblaciones, debido a la falta de experimentación para probarlo. Es importante realizar estudios a futuro en los que se analice la preferencia femenina y se hagan trasplantes recíprocos en individuos provenientes de distintas poblaciones, ya que esa información sería crucial para conocer si la amplia distribución de *H. arenicolor* no es en realidad un complejo de especies crípticas como lo propuso Barber (1999b), lo cual tiene consecuencias ecológicas, evolutivas taxonómicas y de conservación.

Conclusión

Los atributos morfológicos (talla y longitud de las extremidades), la morfología del cuerpo y los cantos de *Hyla arenicolor* son estadísticamente distintos entre ambas poblaciones, los cantos varían individualmente y entre poblaciones, por lo que se ha encontrado un patrón de adaptación divergente a las condiciones específicas de cada sitio. Estas divergencias adaptativas se deben a la acción simultánea de distintas fuerzas evolutivas como las interacciones (competencia, y depredación), plasticidad fenotípica, deriva génica, selección natural y selección sexual. Además, el canto resultó ser un rasgo muy plástico, por lo que podemos inferir, que los individuos modulan diferentes aspectos del mismo, en función de las características ambientales (como el ruido de fondo que produce el mismo cuerpo de agua) y la cantidad de competidores con los que se encuentren (ya sea de su misma o diferente especie). Un patrón novedoso encontrado en este estudio es la modulación de las características espectrales de los cantos, lo cual se había reportado muy poco en todo el grupo de los anuros.

Literatura citada

Almeida A. de P. y Angulo A. 2006. A new species of *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the state of Espírito Santo, Brazil, with remarks on the systematics of associated populations. *Zootaxa*. 1334: 1-25.

Barber P. H. 1999a. Patterns of gene flow and population genetic structure in the canyon treefrog, *Hyla arenicolor* (Cope). *Mol. Ecol.* 8: 563-576.

Barber P. H. 1999b. Phylogeography of the canyon treefrog, *Hyla arenicolor* (Cope) based on mitochondrial DNA sequence data. *Mol. Ecol.* 8: 547-562.

Begon M., Townsend C. R. y Harper J. L. 2006. *Ecology: From individuals to ecosystems*. 4th Edition. United Kingdom. Backwell publishing.

Bernal X. E., Guarnizo C. y Lüddecke H. 2005. Geographic variation in advertisement call and genetic structure of *Colostethus palmatus* (Anura, Dendrobatidae) from de Colombian Andes. *Herpetologica*. 61(4): 395-408.

Bishop P. J., Jennions M. D. y Passmore N. I. 1995. Chorus size and call intensity: female choice in the painted reed frog, *Hyperolius marmoratus*. *Behaviour*. 132(9/10): 721-731.

Bosch J. y De la Riva I. 2004. Are frog calls modulated by environment? An analysis with anuran species from Bolivia. *Can. J. Zool.* 82. 880-888.

Briggs V. S. 2010. Call trait variation in Morelett's tree frog, *Agallychnis moreletii*, of Belize. *Herpetologica*. 66(3):241-249.

Buckley C. R., Irschick D. J. & Adolph S. C. 2010. The contributions of evolutionary divergence and phenotypic plasticity to geographic variation in the western fence lizard, *Sceloporus occidentalis*. *Biol. J. Linn. Soc.* 99. 84-98.

Butlin R. K., Saura M., Charrier G., Jackson B., André C., Caballero A., Coyne J. A., Galindo J., Grahame J. W., Hollander J., Kempainen P., Martínez-Fernández M., Panova M., Quesada H., Johanneson K. y Rolán-Alvarez E. 2013. Parallel evolution of local adaptation and reproductive isolation in the face of gene flow. *Int. J. Org. Evol.* 68-4: 935 – 949.

Byrne P. G. 2008. Strategic male calling behavior in an Australian terrestrial toadlet (*Pseudophryne bibronii*). *Copeia*. 1: 57-63.

Calixto F. R., Herrera R. L. y Hernández G. V. D. 2004. *Biología 1*. Editorial Progreso. México. 273 pags.

Caumul R. y Polly P. D. 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: Skull, mandible, and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution*. 59(11), pp 2460-2472.

Curtis H., Barnes N. S., Schnek A. y Massarini A. 2008. *Biología 7ª edición*. Editorial Médica Panamericana. Hong Kong.

Dayan T. y Simberloff D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology letters*. 8: 875-894.

Degenhart W. G., C. W. Painter & A. H. Price. 1996. *Amphibians and reptiles of New Mexico*. First edition. University of New Mexico Press. pp 67-68.

Doutrelant C., Leitaó A., Giorgi M. y Lambrechts M. M. 1999. Geographical variation in blue tit song, the result of an adjustment to vegetation type? *Behaviour*. 136: 481-493.

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

Emerson S. B. 1985. Skull shape in frogs: correlations with diet. *Herpetologica*. 41:177-188.

Forester D. C. y Czarnowsky R. 1984. Sexual selection in the spring peeper, *Hyla crucifer* (Amphibia, Anura): Role of the advertisement call. *Behaviour*. 92(1): 112-127.

Gerhardt H. C. y Klump H. C. 1987. Masking of acoustic signals by the chorus background noise in the green tree frog. *Animal Behaviour*. 36(3): 1247-1249.

Hall T. L., Saenz D. y Kwiatkouski M. A. 2013. Differential jumping performance in newly metamorphosed Blanchard's cricket frogs, *Acris blanchardi* (Anura: Hylidae), from fish- and invertebrate-dominated ponds. *Phyllomedusa* 12(2). 89-96.

Hansen P. 1979. Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation, and a hypothesis on its evolution. *Anim Behav.* 27: 1270-1271.

INAFED. 2015. Enciclopedia de los Municipios y Delegaciones de México. Estado de Hidalgo. San Agustín Tlaxiaca. Recuperado el 20 de agosto de 2015, de <http://inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM13hidalgo/municipios/13052a.html>.

Jang Y., Hahm E.H., Lee H-J., Park S. y Won Y-J., *et al.* 2011. Geographic variation in advertisement calls in a treefrog species: Gene flow and selection hypotheses. *PLoS ONE.* 6(8): e23297.

Kawecki T. J. y Ebert D. 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology letters.* 7: 1225-1241.

Kingsolver J. G. y Huey R. B. 1998. Evolutionary analyses of morphological and physiological plasticity in thermally variable environments. *Amer. Zool.* 38: 545-560.

Klymus K. E. y Gerhardt H. C. 2012. AFPL markers resolve intra-specific relationships and infer genetic structure among lineages of the canyon treefrog, *Hyla arenicolor*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 65: 654-667.

Klymus K. E., Humfeld S. C. y Gerhardt H. C. 2012. Geographical variation in male advertisement calls and female preference of the wide-ranging canyon treefrog, *Hyla arenicolor*. *Biol. J. Linn. Soc.* 107: 219-232.

Márquez, R., De la Riva I. y Bosch J. 1995. Advertisement calls of Bolivian species of Leptodactylidae. *J. Zool. Lond.* 237: 313-336.

Martín-Vivaldi M. y Cabrero J. 2002. Selección sexual. En *Evolución: la base de la biología*. Proyecto sur de ediciones. S. L. España. 235-259.

Martins, I. A. y Jim, J. 2003. Bioacoustic analysis of advertisement call in *Hyla nana* and *Hyla sanborni* (Anura, Hylidae) in Botucatu, Sao Paulo, Brazil. *Braz. J. Biol.* 63(3): 507-516.

Martof B.S. 1953. Territoriality in the green frog, *Rana clamitans*. *Ecology*. 34. 165-174.

McDonald, G. and Pizzari, T. 2015. Mating behaviour: sexual networks and sexual selection. En: *Animal social networks*, 1st ed. United Kingdom: Krause J., James R., Franks D. W. y Croft D. P. pp.24-37.

Miner B. G., Sultan S. E., Morgan S. G., Padilla D. K. y Relyea R. A. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*. 20(12): 685-692.

Nityananda V. y Bee M. A. 2011. Finding your mate at a cocktail party: Frequency separation promotes auditory stream segregation of concurrent voices in multi-species frog choruses. *PLoS ONE* 6(6): e21191.

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

Phillips B. L., Brown G. P., Webb J. K. y Shine R. 2006. Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature*. 439:803.

Pigliucci M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends Ecol. Evol.* 20(8): 481-486.

Platz J. E. y Forester D. C. 1988. Geographic variation in mating call among the four subspecies of the chorus frog: *Pseudacris triseriata*. *Copeia*. 1988(4): 1062-1066.

Potti J. 2004. Pájaros, genes, madres y parásitos: una incursión por estudios microevolutivos con poblaciones de aves. En: *La ornitología hoy. Homenaje al profesor Francisco Bernis Madrazo*. Madrid Tellería J. L. Ed. pp. 73-108

Pröhl H., Hagemann S., Karsch J. y Höbel G. 2007. Geographic variation in male sexual signals in strawberry poison frogs (*Dendrobates pumilio*). *Ethology*. 113. 825-837.

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

Rodríguez-Tejeda R. E., Méndez-Cárdenas M. G., Islas-Villanueva V. y Macías-García C. 2014. Geographic variation in the advertisement calls of *Hyla eximia* and its posible explanations. *PeerJ*. DOI 10.7717/peerj.420.

Romero-Barrera M. de los A. y Morales-Vázquez J. M. 2000. *Inventario de la fauna silvestre en el Parque estatal Sierra de Tepetzotlán, Estado de México*. Tesis como requisito parcial para obtener el título de Ingeniero forestal. Universidad Autónoma de Chapingo. pp. 34-39.

Ryan, M. J. 1990. Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. *Oxford surveys in evolutionary biology*, 7, 157-195.

Ryan M. J., Rand A. S. y Weigt L. A. 1996. Allozyme and advertisement call variation in the túngara frog, *Physalaemus pustulosus*. *Evolution*. 50: 2435-2453.

Schäuble C. S. 2004. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii*. *Biological Journal of the Linnean Society*. 82: 39-56.

Shen B., P. Chen, R. Q. Zheng, J. J. Min, B. J. Dong y M. M. Zhao. 2015. Geographic variation in the advertisement calls of the giant spiny frog (*Paa spinosa*). *Acta Ecol. Sin.* 35. 39-45.

Stebbins R. C. 2003. *Western Reptiles and amphibians*, Third Edition. Houghton Mifflin, Boston.

Strahler A. H. y Strahler A. N. 2006. *Introducing physical geography*. J. Wiley, Hoboken, NJ. 728 pp.

Sullivan B. K., Ryan M. J. y Verrell P. 1995. Female choice and mating structure. Pp. 469-517. En H. Heatwole y B. K. Sullivan (Eds.), *Amphibian Biology, Social Behavior, Vol 2*. Surrey Betty and Sons, Chipping Norton, Reino Unido.

Sun J. W. C. y Narins P. M. 2004. Anthropogenic sounds differentially affect amphibian call rate. *Biological conservation*. 121: 419-427.

Svanbäck R. y Bolnick D. I. 2006. Intraespecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proc. R. Soc. B*. 274: 839-844.

Tilman D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

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

Tejedo M., Marangoni F., Pertoldi C., Richter-Boix A., Laurila A., Orizaola G., Nicienza A. G., Álvarez D. y Gomez-Mestre I. 2010. Contrasting effects of environmental factors during larval stage on morphological plasticity in posmetamorphic frogs. *Clim Res*. 43. 31-39.

Tuttle M. D. y Ryan M. J. 1982. The role of synchronized calling, ambient light, and ambient noise, in anti-bat-predator behavior of a treefrog. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11: 125-131.

Van Buskirk J. & Arioli. M. 2005 Habitat specialization and adaptative phenotypic divergence of anuran populations. *J. Evol. Biol.* 18. 596-608.

Van Buskirk J. y Relyea R. A. 1998. Selection for phenotypic plasticity in *Rana sylvatica* tadpoles. *Biological Journal of the Linnean Society*. 65: 301-328.

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

Baranquet M., Grenat P. R., Salas N. E. y Martino A. L. 2015. Geographic variation in the advertisement call of *Hypsiboas cordobae* (Anura, Hylidae). *Acta ethol.* 18: 79-86.

Ryan M. J. & Wilczynski W. 2008. Evolution of intraespecific variation in the advertisement call of a cricket frog (*Acris crepitans*, Hylidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 44(3):249-271.

Wagner W. E. Jr. 1989. Graded aggressive signals in Blanchard's cricket frog: vocal responses to opponent proximity and size. *Anim. Behav.* 38:1025-1038.

Wagner W. E. Jr. 2010. Social Correlates of Variation in Male Calling Behavior in Blanchard's Cricket Frog, *Acris crepitans blanchardi*. *Ethology.* 82(1):27-45.

Wassersug R. J. 1975. The adaptative significance of the tadpole stage with comments on the maintenance of complex life cycles in anurans. *Amer. Zool.* 15: 405-417.

Welch A. M., Semlitsch R. D. y Gerhardt H. C. 1998. Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. *Science.* 280:1928-1930.

Wells K. D. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. The University of Chicago Press. USA.

Wells K. D. y Schwartz J. J. 1984 Vocal communication in a neotropical treefrog, *Hyla ebraccata*: advertisement calls, *Anim, Behav.* 32:405-420.

Woodward B. D. 1982. Tadpole competition in a desert anuran community. *Oecologia.* 54: 96-100.

Wollerman L. y Wiley R. H. 2000. Background noise from a natural chorus alters female discrimination of male calls in Neotropical frog. *Anim. Behav.* 63: 15-22.

Ziegler L., Arim M. y Narins P. M. 2011. Linking amphibian call structure to the environment: the interplay between phenotypic flexibility and individual attributes. *Behavioral Ecology*. Doi: 10.1093/beheco/arr011.