



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**COSTOS EN LA SUPERVIVENCIA DE MACHOS DE
Agalychnis moreletii (ANURA: HYLIDAE) A LO LARGO
DE UNA TEMPORADA REPRODUCTIVA EN EL
ÁREA DE PROTECCIÓN DE FLORA Y FAUNA
NAHÁ.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

JORGE MANUEL ROMERO MARTÍNEZ



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. HIBRAIM ADAN PÉREZ MENDOZA**

**LOS REYES IZTACALA, ESTADO DE MÉXICO,
2018**



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.

*Todos los seres vivientes estamos relacionados, amarrados de la misma raíz.
Cuando Hachakium hizo las estrellas, las hizo de arena y piedras y las sembró. Las raíces de cada estrella son las raíces de un árbol; cuando se cae un árbol, una estrella cae del cielo.*

Chan Kin Viejo

DEDICATORIA

Con mucho amor y cariño para mis padres y hermano.

Agradecimientos

A mi madre a ella le debo prácticamente todo porque a pesar de las dificultades, los sacrificios y las penas que tuvo que pasar para sacarme adelante siempre se mantuvo firme y gracias a su esfuerzo, amor, cariño y apoyo he logrado llegar hasta esta aquí.

A mi padre por los valores y las enseñanzas que me compartió, por inculcarme el camino del estudio y el aprendizaje para poder superarme día con día y sobre todo por haber sido la gran bendición de su vida y por todo el amor que me brindó.

A mi hermano por ser el mejor amigo que he tendió, por confiar en mí, por escucharme, por no dejarme caer cuando me siento más vulnerable y sobre todo por todos los momentos que hemos pasado juntos. Lo que tu significas para mi es mucho más que estas palabras, sin ti mi vida no tendría sentido.

A mi tío Güero por enseñarme a hacer locuras, a tener una mente más abierta, a tener mi propio criterio y a pensar diferente, por todo su apoyo, sus consejos, por invertir en mi a pesar de las dificultades solo por querer verme triunfar. Y por ser un gran amigo.

A mi primo Robe que más que ser un primo ha sido como un hermano para mí, gracias por todo el apoyo incondicional, por todos los consejos, por estar conmigo en prácticamente todos los momentos más importantes de mi vida, por preocuparse por mí y sobre todo por esa confianza y la gran amistad que me ha brindado.

A mi primo Lalo por brindarme su apoyo en momentos complicados y por todas las cosas que hemos vivido juntos.

A mis tíos Robe y Mary y a mis primas Lupita y María por brindarme su apoyo en diferentes etapas de mi vida y por compartir tantos momentos juntos.

A mi tío Martin por abrirme las puertas de su casa cuando lo necesité para continuar con mi proceso académico, por todo el apoyo que me ha brindado cuando lo he necesitado y sobre todo por despertar mi interés sobre el maravilloso mundo de la biología.

A mi primo Toño por compartir platicas, experiencias y consejos sobre la carrera y por apoyarme en cuestiones académicas cuando lo necesité.

A mis amigos de toda la vida Lalo, Koke, Julio y Jovana por apoyarme en momentos difíciles de mi vida y por todas las malditas locuras que hemos hecho porque sin eso mi vida no tendría sentido.

Y en el maravilloso mundo de Iztaharvard primero quiero agradecer a mi tutor el Doctor profesor Hibraim por compartir su pasión y el gusto por la ecología, por aceptarme en su selecto grupo de alumnos que conforman el laboratorio, por confiar en mí y dirigir esta tesis que me ha dado experiencias inolvidables y sobre todo por ser un gran amigo, escucharme y darme consejos tanto académicos como personales.

A mis asesores Roberto Munguía, Beatriz Rubio, Sandra Arias y Asela Rodríguez por ayudarme a mejorar en cada instancia mi trabajo con sus observaciones y consejos, por ser muy profesionales, dedicados y entregados a lo que se dedican lo que demuestra que son un ejemplo a seguir.

A mis amigos con los que compartí la carrera Paloma, Anselmo, Brenda, Bruno y Dianita por todo lo que hemos vivido juntos, las peleas en los equipos, las risas en los salones, el apoyo y los consejos tanto académicos como personales, los proyectos realizados, todas las experiencias y locuras que vivimos en las prácticas de campo y sobre todo por su gran amistad y compañerismo sin ustedes nada de esto hubiera sido posible.

A mis amigos del laboratorio Cristian, Daniel, Jaramillo, Jovita, Brasil, Brian y Richie que me apoyaron brindándome su tiempo y conocimiento en diferentes temas, además de la obtención de algunos de mis datos en campo y por las experiencias que viví con algunos de ustedes en Nahá.

Y por último a mis amigos que relativamente acaban de aparecer en mi vida Áaron, Torres, Carolina y Ángel por las risas y las tonterías que hemos hecho, pero sobre todo por escucharme y apoyarme cuando lo he necesitado.

Índice

Resumen	8
Introducción	9
Antecedentes	14
Supervivencia	14
Condición corporal	15
Hipótesis y objetivos	17
Materiales y métodos	18
Área de estudio	18
Especie de estudio	20
Métodos de campo	22
Métodos analíticos	25
Resultados	29
Masa corporal y longitud hocico cloaca	29
Frecuencia de observación	30
Comparación de los índices de condición corporal	31
Estados energéticos	31
Covariables individuales	32
Probabilidad de supervivencia, recaptura y transición	35
Discusión	39
Conclusiones	48
Literatura citada	49

Resumen

La teoría de la evolución de historias de vida se basa en la idea de que la selección natural actúa sobre el éxito reproductivo de los individuos y con ello se modifican una serie de características que en su conjunto lo maximizan. Sin embargo, al existir conflictos en la asignación de recursos temporales y energéticos para maximizar más de un atributo de forma simultánea surgen disyuntivas entre el gasto reproductivo actual y el futuro, que determinan en gran medida los niveles óptimos de dicho gasto. Estas disyuntivas pueden influir en varias características del ciclo de vida dependiendo del esfuerzo puesto en la reproducción actual. Tales costos de reproducción pueden implicar disminuciones en las tasas de supervivencia o en las tasas de crecimiento posteriores. Los anuros en la reproducción pueden incurrir al agotamiento de las reservas de energía que ocasiona que los individuos no puedan mantener sus funciones corporales (crecimiento desarrollo y reproducción). Por lo cual en el presente estudio se evaluó la condición corporal de los machos de *Agalychnis moreletii* a través de una temporada reproductiva y su posible relación con la probabilidad de supervivencia utilizando modelos de captura-recaptura, realizados en el programa MARK. Se realizó un muestreo de captura marca recaptura semanalmente, con un total de 11 ocasiones. Se capturaron 278 individuos de los cuales se registró el peso y la longitud hocico cloaca. Los individuos mostraron un deterioro en la condición corporal y en la frecuencia de observación de la mitad al final de la temporada reproductiva. El índice de Fulton resultó ser el que mejor se ajusta al sistema de estudio. La probabilidad de supervivencia es alta (83%) para ambos estados energéticos lo que indica que los individuos adoptan estrategias reproductivas de bajo riesgo que incrementan sus probabilidades de sobrevivir durante la temporada reproductiva.

Introducción

El desarrollo de la vida de cualquier organismo implica la asignación de tiempo y energía a diferentes procesos vitales, por lo tanto, el estudio de la historia de vida de una especie se centra en la asignación de recursos en términos de materia, energía y tiempo para cada uno de los procesos fundamentales de su ciclo de vida, como el crecimiento, la supervivencia y la reproducción (Cody, 1966; Stearns 1992; Roff 1992). Debido a que los recursos disponibles para el organismo están limitados se pueden producir disyuntivas entre los atributos de historia de vida con el fin de maximizar la aptitud, es decir la energía asignada a la reproducción actual puede ocasionar una reducción en la supervivencia, crecimiento o en el éxito reproductivo residual (Stearns, 1992, Roff, 1992).

Una forma de cuantificar la energía que asigna un organismo a la reproducción durante un periodo de tiempo definido es el esfuerzo reproductivo (Gadgil & Bossert, 1970). Este puede estar asociado con diferentes aspectos, tales como la producción de descendientes, defensa de territorios, elección del sitio de anidación o puesta, atracción de parejas, entre otros (Salthe & Duellman, 1973; Wells, 2007).

Sin embargo, los costos reproductivos son diferentes entre individuos y más radicalmente entre sexos. Por un lado, se considera que el costo en producción de gametos es mucho mayor en hembras que en machos para la mayoría de las especies, dando origen a los roles sexuales convencionales (Lehtonen *et al.*, 2016). A pesar de que se considera que los costos reproductivos son mayores para las hembras, diferentes estudios han mostrado que los machos también incurren en costos reproductivos altos, sobre todo en el proceso de conseguir

cópulas, ya sea por los costos asociados de encontrar una pareja, o bien por los costos asociados con el cortejo o competencia con otros machos (Given, 1988; Lemckert & Shine, 1993). En consecuencia, numerosos estudios han reportado que distintos atributos morfológicos y de comportamiento influyen en el éxito reproductivo masculino (Höglund, 1987), como el tamaño (Wells, 1979) y la condición corporal (Cherry, 1993). Estos atributos reflejan cómo los machos pueden adquirir energía y la forma en que se asignan durante la época reproductiva (Meuche & Grafe, 2009).

La condición corporal se propuso como una herramienta de gestión en biología de la conservación (Anderson & Neumann, 1996) ya que se considera un indicador de estrés ambiental, disponibilidad de alimento y/o calidad del hábitat (Sztatecsny & Schabetsberger, 2005), inversión reproductiva (Castellano *et al.*, 2004), elección de pareja (Uetz *et al.*, 2002), supervivencia (Hoey & McCormick, 2004), vulnerabilidad a la depredación (Murray *et al.*, 2002), y/o capacidad de lucha (Bee *et al.*, 2000).

Lo anterior demuestra que la condición corporal es un referente del estado energético de los individuos (Schulte-Hostedde *et al.*, 2005) y al inicio de la temporada de reproducción es un factor crítico que puede influir sobre las decisiones de gasto energético y repercutir en el éxito reproductivo (Chastel *et al.*, 1995). Se sabe que en muchos de los casos un individuo con buena condición muestra mejor salud, resistencia y probabilidad de supervivencia que individuos con mala condición (Jakob *et al.*, 1996).

La mayoría de los estudios realizados con anfibios utilizan métodos destructivos para conocer la condición corporal de los individuos (Blackwell,

2002), por lo cual es recomendable utilizar índices de condición corporal basados en relaciones alométricas entre longitud y peso, como lo son los OLS, índices relacionados con los residuos de una regresión lineal de mínimos cuadrados ordinarios de la masa corporal frente a una medida lineal del tamaño y así evitar influir en la historia de vida de los individuos (Green, 2001).

Tradicionalmente, los estudios de los costos reproductivos han examinado los resultados obtenidos posteriores a la reproducción, incluido el crecimiento reproductivo del organismo y el rendimiento en la última temporada de reproducción. (Lee *et al.*, 2012). Sin embargo, los costos previos a la reproducción de la inversión parental como el comportamiento de apareamiento, la migración y la búsqueda de recursos son también un componente importante de la historia de vida de un organismo (Jonsson *et al.*, 1998).

El período previo a la reproducción puede tener una influencia crítica sobre la supervivencia de los animales ya que los gastos de las reservas energéticas pueden dejar al organismo reproductor más susceptible a depredación, debilidad física o enfermedad (Angilletta & Sears, 2000; Moore & Jessop, 2003). Los costos previos a la reproducción pueden incluir la pérdida de masa corporal o la disminución de la condición corporal (Ryser, 1989; Lemckert & Shine, 1993). Estos cambios pueden tener un efecto importante en los comportamientos reproductivos actuales y futuros y pueden influir en la evolución de la historia del ciclo de vida de un organismo.

Un caso de estudio interesante son los anuros, donde los "costos" energéticos incluyen los gastos para la defensa territorial, la producción de gametos y la

atracción y localización de parejas por medio del canto (Kluge, 1981). Los cantos de los anuros están sujetos a selección sexual, ya que son útiles porque pueden repeler a machos competidores y atraer hembras (Wells, 2007).

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). 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 y al 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).

Por otro lado, la presencia constante de los machos en las pozas de reproducción genera costos energéticos, debido a que los machos a menudo obtienen parejas mediante la búsqueda activa, se puede esperar que el éxito del apareamiento masculino esté relacionado con la movilidad o la actividad en el sitio de reproducción. Los machos que se mueven con más frecuencia e intentan amplexar a muchos otros individuos en su mayoría tienen buena condición corporal y deberían ser los más propensos a obtener pareja (Wells, 1977a; Ryser, 1989) por lo tanto la tasa de recaptura es mayor en individuos que tienen mejor condición corporal (Wells, 1977b; Gerhardt *et al.*, 1987).

Sin embargo, los organismos que gastan una mayor proporción de energía disponible en la reproducción pueden tener menos energía disponible para otras actividades que son importantes para la supervivencia (Ryan, 1988).

Por lo tanto, los anuros machos son un sistema de estudio de especial interés puesto que el gasto energético que utilizan para la reproducción puede ser muy

alto (Robertson, 1986; Given, 1988; Wells, 2001). La comprensión de los elementos que restringen la historia de vida y su relación con el comportamiento reproductivo son esenciales para comprender si existe retroalimentación en estos mecanismos. La relación entre los atributos de la historia de vida y el comportamiento pueden ayudar a comprender las consecuencias de la aptitud de las conductas reproductivas y la evolución de la historia del ciclo de vida y las conductas asociadas (Strickland *et al.*, 2015).

Es por ello que este trabajo se enfoca en evaluar los cambios de la condición corporal de los machos de *Agalychnis moreletii* a lo largo de una temporada reproductiva relacionándolos con el gasto energético invertido en la reproducción y a su vez saber si la condición corporal está asociada a la probabilidad de supervivencia, esperando que los individuos con mejor condición corporal tengan más probabilidad de sobrevivir.

Antecedentes

Supervivencia

Se han realizado estudios de supervivencia de diferentes especies de anuros y en diferentes sitios, por ejemplo: *Hyla arborea*, *Crinia signifera*, *Rana temporaria*, *Lithobates virgatipes*. Para el caso de los machos de la primera especie mencionada se reporta una tasa de supervivencia del 37% al sur de Alemania durante 2 años de estudio durante la temporada reproductiva (Thomas & Klump, 1997).

Para la segunda especie las tasas de supervivencia obtenidas a partir de 3 años de muestreo durante la temporada de reproducción demostraron ser bajas al igual que las tasas de recaptura, además de la pérdida de masa corporal dentro del sitio de reproducción debido principalmente a la actividad de llamada (Leckmert, 1993). Sin embargo, en la tercera especie mencionada se consideró el valor promedio de siete años de “tasas de retorno” (proporción de individuos que se encontraron vivos posterior a la primera ocasión de muestreo) (31%) como una buena estimación de la supervivencia anual mínima de los machos de *Rana temporaria* aislados en un estanque rodeado de áreas residenciales en Suecia (Elmberg, 1990).

De igual manera en otro estudio realizado con la tercera especie mencionada, se estimaron las tasas de supervivencia anual a partir de los tres años en 25% (varianza: 0.002) en una población de machos reproductivos en Gran Bretaña (Gibbons & McCarthy, 1984).

En cuanto a los machos de la cuarta especie mencionada en Nueva Jersey se demostró un intercambio directo entre el crecimiento y el esfuerzo vocal entre los jóvenes, los machos con bajos esfuerzos de llamada fueron más pequeños y mostraron mayores aumentos de masa que los de esfuerzo de llamada medio o alto. Todos los machos ganan masa a una tasa más alta (o tienen una tasa de disminución más baja), después de la temporada de reproducción. Así mismo la tasa de supervivencia fue baja donde solo 3 de los 26 machos (11.54%) en la cohorte de 1985 fueron vistos en 1986 (Given, 1988).

Condición corporal

En este caso se han realizado estudios de la condición corporal de los individuos en la reproducción en diferentes especies de anuros, cabe mencionar que algunas especies son las mismas que se utilizaron para los estudios de supervivencia: *Rana temporaria*, *Crinia signifera*, *Lithobates virgatipes*, *Eleutherodactylus coqui*.

Para el caso de la primera especie mencionada se realizó un estudio del costo de reproducción en donde se descubrió que las ranas machos perdieron peso durante su estancia en el sitio de reproducción y estas pérdidas de peso de los adultos son en gran medida consecuencia de la participación en la actividad de reproducción, potencialmente causando costos de reproducción (reducción de aptitud) (Ryser, 1989).

De igual manera para la segunda especie mencionada se realizó un estudio de los costos de reproducción donde se observó que la mayoría de las ranas machos perdieron masa corporal durante la temporada reproductiva en el área del estanque, pasando un período promedio de 68 días allí. También se

menciona que algunos machos perdieron masa rápidamente (hasta 20% de su masa corporal en 40 días) y que debido a la pérdida de masa corporal (y por lo tanto al gasto de energía inferido) los machos pudieron haber llamado sin parar durante ese periodo (40 días) (Lemckert & Shine, 1993).

En el caso de la tercera especie mencionada, las disminuciones en la masa corporal y las reservas de lípidos sugieren que el gasto de energía es mayor que su consumo durante la temporada de reproducción. Sin embargo, el aumento de la masa corporal durante agosto indica que los machos se liberaron de este estrés cuando cesó la actividad de llamada. También mencionan que los individuos pequeños tienen menos éxito en la competencia entre machos y tienen más probabilidades de adoptar tácticas de apareamiento de bajo riesgo (Given, 1998).

Por otro lado, en la cuarta especie mencionada se demostró que los machos más grandes tienen mayor éxito de sobrevivir a los ataques de sus depredadores. También se demostró que la proporción de ranas que escaparon después de ser capturadas por depredadores (arañas), varió significativamente entre el tamaño. Los individuos de mayor tamaño parecían escapar con más frecuencia después de ser capturados que los de menor tamaño (Formanowicz, 1981).

Hipótesis

- Las actividades reproductivas son energéticamente costosas y provocan un deterioro en la condición corporal de los machos a lo largo de la temporada de reproducción, por lo que se observará un decremento en la probabilidad de supervivencia a través de la temporada, asociada con una menor condición corporal.

Objetivo general

- Evaluar la condición corporal de los machos de *Agalychnis moreletii* a través de una temporada reproductiva y estimar si dicha condición está asociada con la probabilidad de supervivencia que presentan dichos individuos.

Objetivos particulares.

- Analizar la condición corporal a partir de tres diferentes índices y comparar su ajuste para estimar la supervivencia.
- Comparar la frecuencia de observación de los machos en la poza a lo largo de las ocasiones de muestreo y su relación con la condición corporal.

Materiales y métodos

Área de estudio

El Área de Protección de Flora y Fauna de Nahá se encuentra dentro de la región conocida como Selva Lacandona (Figura 1), la cual es considerada la región de mayor importancia biológica en todo Norteamérica (Vásquez & Ramos, 1992). Nahá ocupa una superficie de 3847.41595 ha y está ubicada entre los paralelos 16° 56' 41'' y 17° 00' 42'' de latitud Norte y a 91° 32' 52'' y 91° 37' 43'' de longitud Oeste. El clima que prevalece en la zona es cálido subhúmedo con lluvias en verano Aw2(w)(i') g. La precipitación total anual es de 1,862 mm. La temperatura media mensual es de 23.6 °C, con una oscilación térmica anual de 5.6°C; el mes más frío es enero, con un promedio de 20.9 °C, y los más cálidos son mayo y junio con un promedio mensual de 25.6 °C (CONANP, 2006).

Las condiciones fisiográficas y de humedad favorecen el desarrollo de exuberantes ecosistemas que van desde los bosques de pino y los pantanos hasta las selvas altas perennifolias. Se estima que, en esta zona, habitan más de 40,000 especies de flora y fauna. La riqueza biológica se hace evidente al considerar que aun cuando la región representa sólo el 0.4% del territorio nacional, concentra el 48% de las especies de aves, el 33% de murciélagos, el 11% de reptiles y el 25% de los mamíferos encontrados en todos los ecosistemas del país (Vásquez & Ramos, 1992).

La herpetofauna se compone de ocho familias de anfibios y 16 de reptiles. De las 22 especies de anfibios, cinco tienen Protección Especial y en cuanto a los reptiles, se han identificado 31 especies de las cuales cinco tienen Protección Especial y dos están Amenazadas.

Nahá es la segunda área lacustre más importante de la selva Lacandona. Este sistema lagunar está integrado por nueve lagunas, la mayoría de ellas interconectadas temporal o permanentemente entre sí formando un sistema de humedales cársticos rodeados de selva alta Perennifolia, Bosque Mesófilo y remanentes de pino encino (CONANP, 2006).

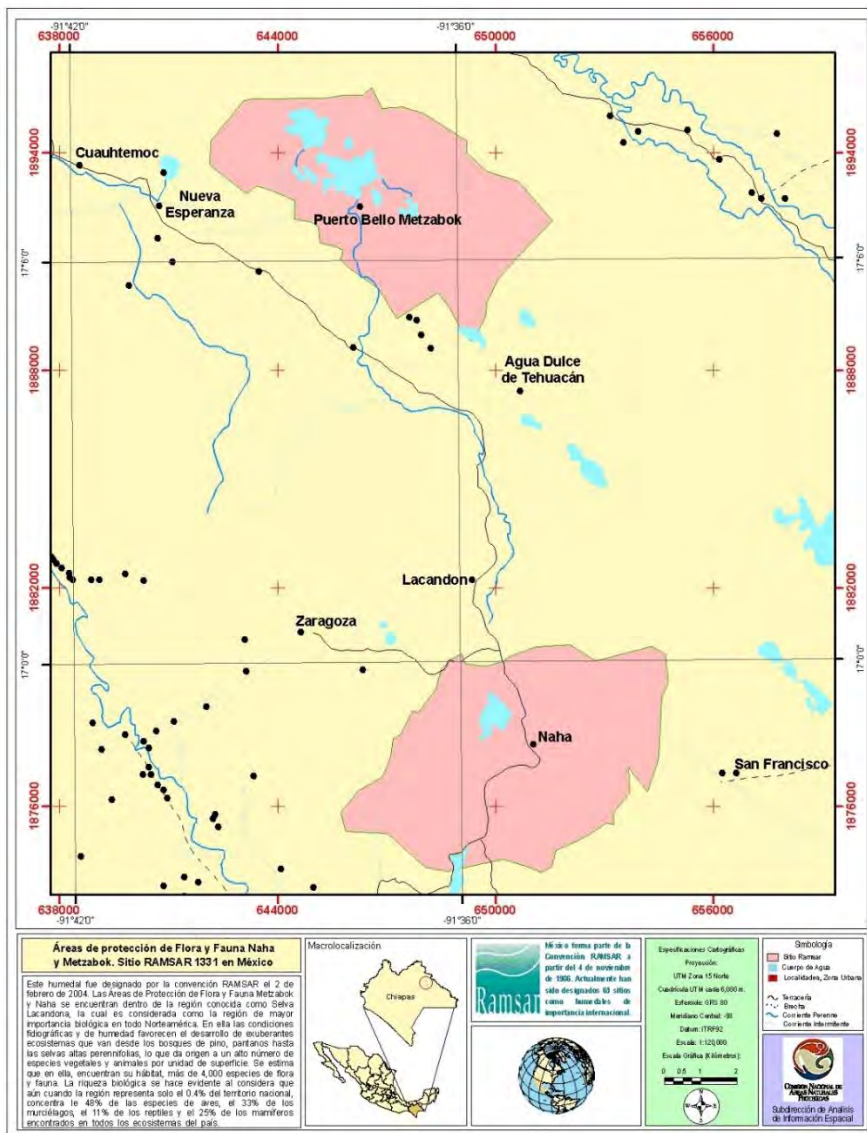


Figura 1: Sitio de estudio que pertenece al Área de protección de flora y fauna Nahá.

Especie de estudio

La especie de estudio es un anuro perteneciente a la familia Hylidae y a la subfamilia Phylomedusinae: *Agalychnis moreletii* (Dumeril, 1853; Figura 2) que se encuentra desde el noreste del Estado de Puebla y el centro-sur del Estado de Veracruz en México, al noroeste de Honduras (Atlántida, Cortés, e Intibucá) en la vertiente Atlántica y desde el sur-centro del Estado de Guerrero en México hasta el centro y la vertiente del Pacífico en El Salvador, a elevaciones entre los 300 y 1,500 msnm. Vive en bosques húmedos bajos, en las laderas de las montañas, en áreas tropicales y subtropicales. Se encuentra tanto en hábitat intacto como perturbado (Santos-Barrera *et al.*, 2004).

Los machos adultos alcanzan una longitud promedio de 60.6 las hembras 82.9 mm. El dorso es color verde claro u oscuro, a veces con puntos blancos. El vientre es amarillo con marcas anaranjadas. Los flancos, superficies anteriores y posteriores de los muslos, los tarsos y los antebrazos, los brazos superiores, los tres primeros dedos superiores y primeros cuatro dedos inferiores son anaranjados. Una ligera raya ancha en los flancos separa el dorso verde de los flancos anaranjados. La garganta y el vientre son amarillos. Las rayas de las orillas exteriores del antebrazo y tarsos son blancas. *A. moreletii* tiene ojos rojo oscuro o marrón, lo cual hace que aparenten ser negros y les da su nombre común (rana arborícola de ojos negros). Las manos y los pies son palmeados en tres cuartas partes (Duellman, 2001).

La reproducción de *Agalychnis moreletii* tiene lugar durante la temporada de lluvias, en cuerpos de agua temporales o permanentes (Santos-Barrera *et al.*, 2004). Los machos se vuelven activos con el inicio de la estación lluviosa y se congregan en coros, llamando desde la vegetación que rodea las pozas (Lee,

1996). Llaman a menudo durante muchas horas por noche durante una temporada de reproducción que puede durar desde unos pocos días hasta varios meses (Wells, 2007). La producción de tales señales parece ser la actividad más costosa realizada por anuros machos durante su vida (Pough *et al.*, 1992; Prestwich, 1994).



Figura 2: Individuo adulto de *Agalychnis moreletii* sobre hoja. En la imagen se observa el color anaranjado en las membranas interdigitales y los flancos.

Captura-marca-recaptura

Se realizó un muestreo de captura marca recaptura semanalmente del 1 de julio al 29 de septiembre del 2016, con un total de once ocasiones de captura. El sitio de muestreo se encuentra entre las coordenadas 16° 58' 8.9'' de latitud norte y 91° 35' 10.9'' de longitud oeste en la localidad de Nahá en el Estado de Chiapas. Cada muestreo se realizó de las 20:00 a las 22:00 horas ya que es el pico de actividad de *Agalychnis moreletii*.

Los organismos fueron capturados manualmente con bolsas de polietileno y transportados al laboratorio de campo donde fueron marcados con el método de implantes de elastómero visible (VIE por sus siglas en inglés). El cual ha probado ser un método eficiente de marcaje en anfibios, ya que el polímero empleado es inerte y no se elimina por vías metabólicas (Schmidt & Schwarzkopf, 2010). Además, otros métodos de marcaje como la remoción de discos adhesivos, puede tener efectos adversos sobre la supervivencia de los individuos, particularmente en especies arborícolas (Schmidt & Schwarzkopf, 2010; Sapsford, 2014). El material de elastómero de silicio de dos partes se mezcló y se cargó en jeringas de insulina de 0,3 cm³ con una aguja de calibre 29 (o 0,17 mm de diámetro interior) y se inyectó por vía subcutánea entre las membranas inetrdigitales (Schmidt & Schwarzkopf, 2010).

Para el marcaje se utilizaron 2 colores: un dominante, el cual fue amarillo y un subordinado, el cual fue azul. El dominante en la pata anterior derecha abarca las centenas del número 100 al 300 donde el 100 se marcó en la primera membrana interdigital de izquierda a derecha, el 200 en la segunda membrana y el 300 en la tercera membrana; en la pata posterior izquierda el color dominante abarca las decenas del número 10 al 40 donde el 10 se marcó en la

primera membrana interdigital de derecha a izquierda y los demás números en las siguientes membranas sucesivamente; en la pata posterior derecha el color dominante abarca las unidades del número 1 al 4 donde el 1 se marcó en la primera membrana interdigital de izquierda a derecha y los demás números en las siguientes membranas sucesivamente. El color subordinado en las decenas ocupó el número 50 el cual se marcó en la última membrana interdigital de derecha a izquierda, en las unidades ocupó el número 5 el cual se marcó en la última membrana interdigital de izquierda a derecha.

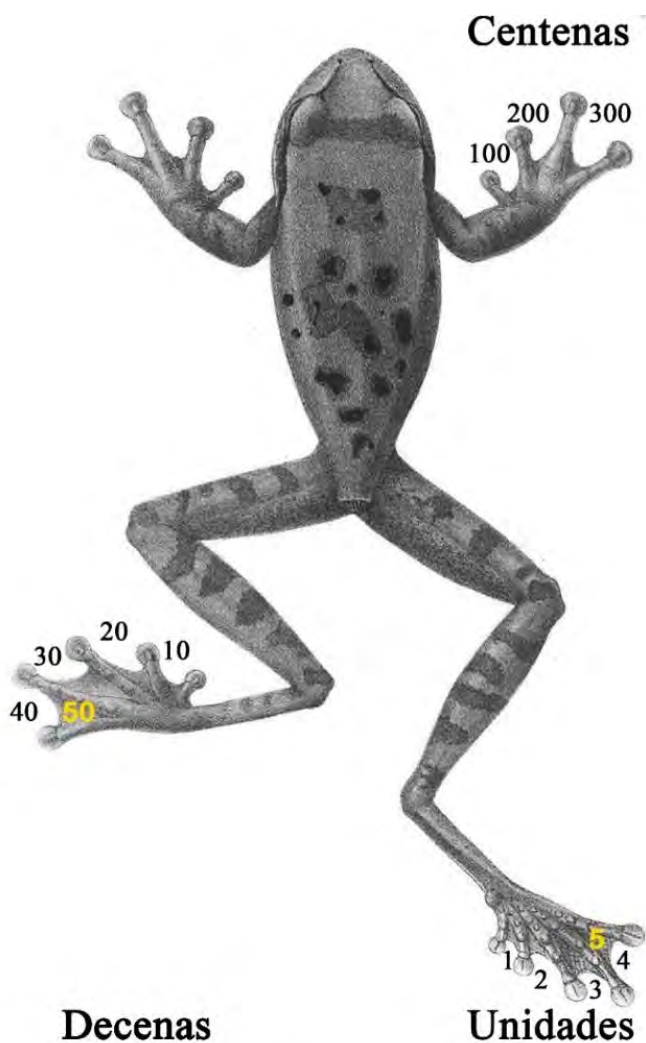


Figura 3: Modificación del método de marcaje de Schmidt & Schwarzkopf (2010).

Aunado a esto se le tomó una foto de la parte dorsal a cada individuo para que por medio del patrón de manchas blancas se pudiera comparar las recapturas y tener la certeza de que se trataba el mismo individuo ya que como los anfibios tienen piel móvil, en algunos casos la marca de elastómero se podía mover, provocando confusión al momento de interpretar la clave del marcaje.



Figura 4: Fotografías del mismo individuo en diferentes ocasiones de muestreo. Nótese que el patrón de manchas permite la identificación inequívoca del individuo.

Para todos los individuos se midió la longitud hocico-cloaca (LHC) con un calibrador vernier para tener mayor precisión en la medición (0.01 mm). La masa corporal (MC) se obtuvo utilizando una balanza digital modelo TAJTJ220 con precisión de 0.01 g. Posteriormente los individuos se liberaron en el lugar de captura.

Debido a la posible presencia de *Batrachochytrium dendrobatidis*, las bolsas utilizadas en cada captura se lavaron con hipoclorito de sodio diluido en agua para evitar dispersar la enfermedad entre individuos y después se reutilizaron.

Cálculo de los índices de condición corporal

El índice de condición corporal fue calculado mediante tres métodos distintos los cuales han sido empleados en estudios con anuros:

- Índice de Fulton: $K = \frac{W}{SVL^3} \times 10^5$ (Băncilă *et al.*, 2010)
- Índice de condición de masa relativa: $Wr = 100 \times \frac{W}{W_s}$ (Hansen, 2005; Sztatecsny & Schabetsberger, 2005)
- Índice residual: Residuos de regresión lineal (Denoël *et al.*, 2002)

Donde:

W= Masa corporal

SVL= Longitud hocico-cloaca

Ws= Masa corporal predicha de la regresión lineal de la masa corporal entre la longitud hocico-cloaca después de la transformación log10.

El estado energético del índice de Fulton y el de masa relativa se obtuvieron con base al promedio de la condición de todos los individuos durante el muestreo donde los valores por debajo de este se consideran como mala condición y los valores por encima se consideran buena condición y se compararon con el estado energético que se obtuvo con el índice residual en el cual se comparó la diferencia entre la masa esperada y la masa observada (condición corporal) para saber cuántos individuos estaban por debajo de la masa esperada para su talla (mala condición) y cuantos por encima de la misma (buena condición).

Análisis estadísticos

Se realizó un análisis en el programa MARK por medio de un modelo multiestado, para conocer la probabilidad de supervivencia (ϕ) y recaptura (p) además de la probabilidad de moverse entre estados en los cuales el individuo marcado puede potencialmente encontrarse, condicionado a estar vivo y en ese estado (Ψ). Para esto se construyeron historias de captura con los datos obtenidos del muestreo. Para el individuo capturado en una ocasión de muestreo que tiene un buen estado energético en relación con la masa esperada se usa $-B$, por el contrario, para el individuo capturado en una ocasión de muestreo que tiene un mal estado energético en relación con la masa esperada se usa $-M$, si el individuo no fue capturado en la ocasión de muestreo, se usa $-\theta$ (Nichols *et al.*, 1992; Cooch & White, 2017).

Las historias de captura se cargaron en el programa MARK para poner a prueba ocho modelos con todas las combinaciones biológicamente posibles junto con los tres parámetros que utiliza el programa: supervivencia (ϕ), recaptura (p) y transición (Ψ) de los individuos (Brownie *et al.*, 1993; White & Burnham, 1999). MARK usa rutinas de máxima verosimilitud para estimar dos parámetros (Lebreton *et al.*, 1992). MARK proporciona los valores de estos parámetros que maximizan la probabilidad de obtener las historias de captura (White & Burnham, 1999).

Para determinar cuál es el mejor modelo MARK utiliza el criterio de información de Akaike (AIC), (Akaike, 1974), donde el modelo con el valor más bajo de AIC es el que tiene un mejor ajuste a la variación observada en los datos penalizado por el número de parámetros que tiene cada modelo (AIC

= Devianza + 2k). Sin embargo, dado que el tamaño de muestra en el presente estudio es pequeño, se utilizó el AICc empleado cuando los tamaños de muestra son pequeños (Sugiura, 1978; Hurvich & Tsai, 1989). El AICc calcula la verosimilitud de cada modelo y penaliza la adición de parámetros (considerando que por azar incorporar cualquier regresor incrementa el ajuste del modelo) favoreciendo así modelos más parsimoniosos con un buen ajuste.

El valor de ΔAICc es la diferencia de AIC entre el mejor modelo (aquel con menor valor absoluto) y el resto. Si dicha diferencia es mayor que dos, nos indica que existe evidencia de una diferencia real entre estos dos modelos (Burnham & Anderson 2004). De los AIC de un conjunto de modelos se deriva un índice de peso relativo AIC W con el cual MARK puede calcular promedios ponderados de los parámetros de interés (Cooch & White, 2017).

Para la comparación de los índices de condición corporal, se realizó un análisis de covariables individuales en el cual uno o más factores pueden considerarse determinantes importantes de la variación entre los parámetros que tienen niveles naturales de clasificación. En este caso la supervivencia puede estar influenciada por las diferencias individuales en la condición corporal y por lo tanto se pusieron a prueba 40 modelos diferentes con los siguientes parámetros: Supervivencia (ϕ), recaptura (p), los cuales pueden ser constantes a través del tiempo (.) o temporales (t) y se utilizaron tres índices de condición corporal (Fulton, masa relativa, y residual) como covariables individuales para compararlos y así saber cuál de estos tiene mayor influencia en la probabilidad de supervivencia y por lo tanto cual se ajusta mejor al sistema de estudio.

Posterior de poner a prueba dichos modelos también se utilizaron los 3 diferentes índices de condición corporal como covariables para correr un análisis de función cuadrática. En este caso la historia de captura consiste en código binario con los datos obtenidos para cada individuo, donde '1' indica que un individuo fue recapturado (o se sabe que está vivo y en el área de muestreo) y '0' indica que no fue recapturado. Se agregaron en el mismo archivo los índices de condición corporal de cada individuo.

Resultados

Trabajo en campo

Durante el periodo de estudio fueron capturados un total de 278 individuos, se obtuvieron un total de 94 recapturas, correspondientes a 81 individuos recapturados (es decir, algunos individuos fueron recapturados en más de una ocasión). Solo un individuo fue capturado en cuatro ocasiones distintas siendo este el que más veces fue recapturado.

Masa corporal y Longitud hocico-cloaca

El promedio de la LHC para los 278 individuos fue de 62.94 mm \pm 4.58 mm. La LHC máxima fue de 75.50 mm y la mínima fue de 49.10 mm. La Masa corporal promedio fue de 9.75 g \pm 1.34 g, el peso máximo fue de 13.19 g y el mínimo fue de 6.1 g (Tabla 1). El promedio de la condición corporal con el índice de Fulton fue de 3.95 \pm 0.77 (3.18-4.72), índice de masa relativa de 1779.33 \pm 221.87 (1557.46-2001.2) y el índice residual de 0.05 \pm 1.15 (-1.1-1.2).

Tabla 1: Promedio, error estándar y el rango (min-max) de la masa corporal y la longitud hocico cloaca

Total de individuos	Total de recapturas	LHC promedio (mm) \pm Error estándar (min-max)	Masa corporal promedio (g) \pm Error estándar (min-max)
278	94	62.94 \pm 4.58 (58.36-67.52 mm)	9.75g \pm 1.34 (6.1-13.19)

La relación entre la masa corporal y los valores de LHC fue significativa, por lo tanto, existe una relación positiva entre la masa y la longitud hocico cloaca (Figura 5).

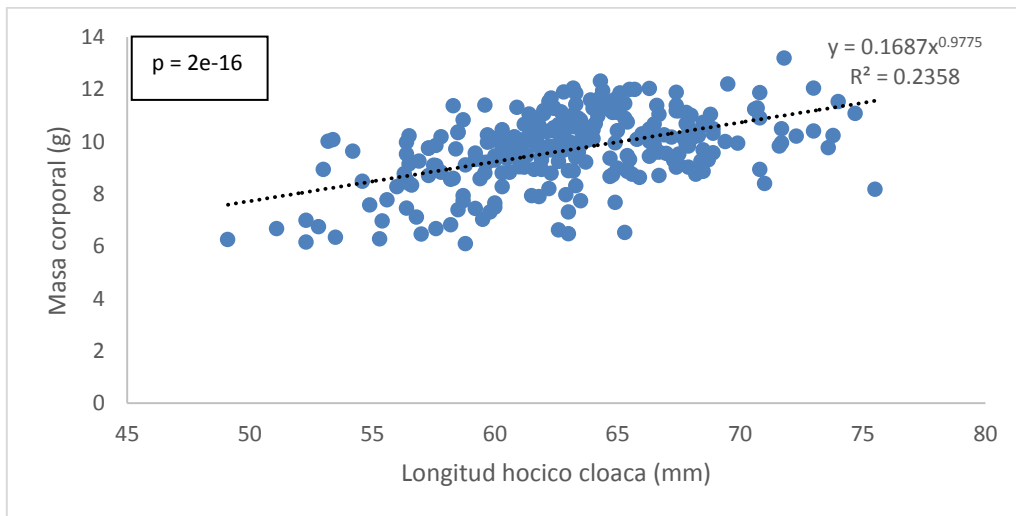


Figura 5. Longitud hocico-cloaca de los individuos en función de su peso.

Frecuencia de observación durante las ocasiones de muestreo

Los individuos fueron observados durante once ocasiones de muestreo que abarcan los meses de julio a septiembre. En las dos primeras ocasiones de muestreo la condición corporal se mantuvo relativamente constante, para la tercera ocasión la condición corporal disminuyó. A partir de la tercera ocasión a la sexta la condición corporal de los individuos tiende a aumentar, posteriormente a partir de la sexta a la onceava ocasión se observa que la condición corporal fue disminuyendo (Figura 6).

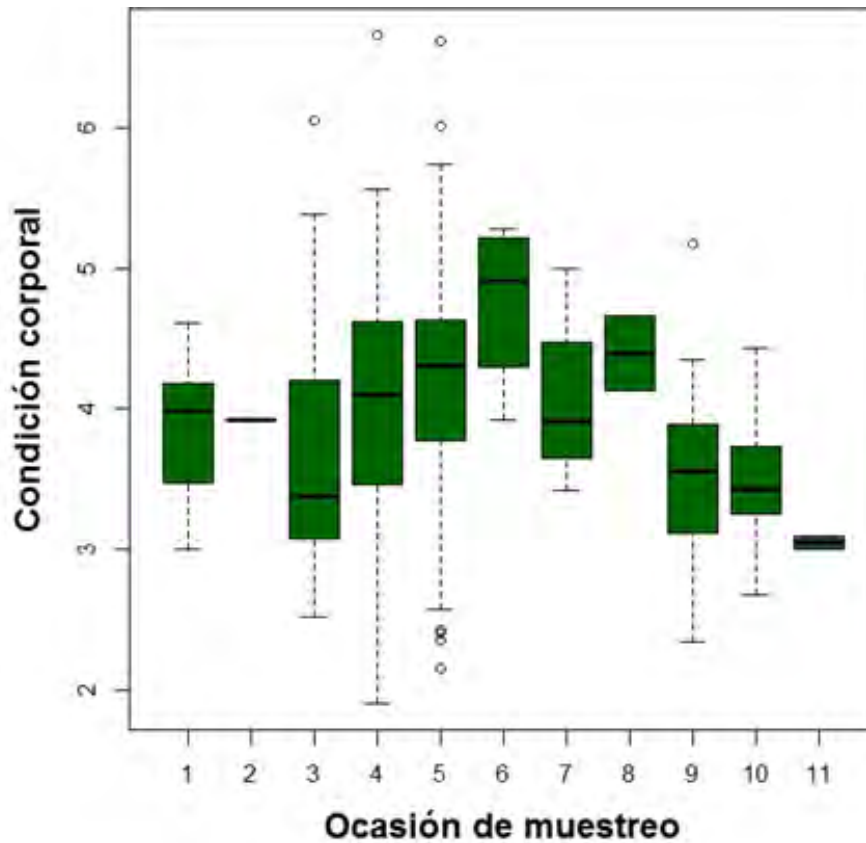


Figura 6: Diagrama de cajas (bloxpot) en la cual se observa la relación de la condición corporal con la frecuencia de observación de los individuos durante las ocasiones de muestreo. Las líneas intermedias representan la mediana y las líneas punteadas los intervalos de confianza. Los círculos fuera de las líneas punteadas representan valores atípicos.

Comparación de los índices de condición corporal

- **Estados energéticos**

Las comparaciones de los índices en cuanto a los estados energéticos nos muestran que el índice de masa relativa tiene 206 individuos con una buena condición corporal, siendo el valor más alto respecto a los demás índices y 166 individuos con mala condición: Con el índice residual se mostraron 204 individuos con buena condición corporal y 168 individuos con mala

condición. Y por último con el índice de Fulton se tiene que 193 individuos se encuentran en buena condición y 179 en mala condición (Figura 7).

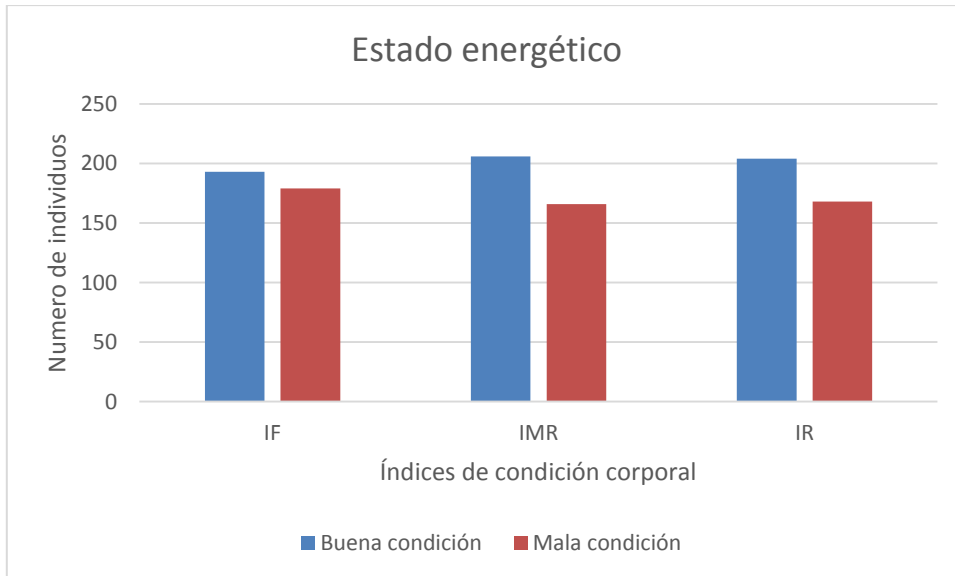


Figura 7: Comparación del estado energético de los individuos (buena o mala condición) con los 3 diferentes índices.

- **Covariables individuales**

Del análisis realizado en MARK los mejores siete modelos con AICc más bajo y con un AICc W superior a 0.01 se presentan en la tabla 2, donde se puede observar que la diferencia de AICc ($\Delta AICc$) del mejor modelo con respecto al siguiente es mayor que 2, lo que indica que existe una diferencia real en el ajuste de ambos. El mejor modelo indica que el índice de Fulton es el que se ajusta mejor a los datos, seguido del índice de masa relativa, y el índice residual.

El modelo más parsimonioso que corresponde al índice de Fulton nos muestra que la probabilidad de supervivencia predicha es más baja en individuos con una condición corporal intermedia que se encuentra entre los valores de 3 y 4 correspondientes a la escala del índice (Figura 8). De igual manera el tercer mejor modelo según el valor de AICc que corresponde al índice residual muestra una menor probabilidad de supervivencia en individuos con una condición corporal intermedia que se encuentra entre los valores de -1 y 0 correspondientes a la escala del índice (Figura 9).

El índice de condición de masa relativa se encuentra como el segundo mejor modelo según el criterio de información de AICc, sin embargo, la figura 10 muestra que los individuos que tienen valores de condición alrededor de 1500 tienen una supervivencia de 0, lo cual nos da un indicio de que este modelo tuvo un error de estimación (Figura 10).

Tabla 2: Estimación de la supervivencia (ϕ) y probabilidad de encuentro (p) en función de los 3 índices de condición corporal. Condición corporal de Fulton (CCF), condición corporal de masa relativa (CCMR), condición corporal residual (CCR), constante en el tiempo (\cdot), cambiante en el tiempo (t).

Modelos	AICc	Δ AICc	AICc W
ϕ [CCF(t)] p [(t)]	517.83	0.00	0.75
ϕ [CCF(\cdot)] p [(t)]	520.18	2.36	0.23
ϕ [(\cdot)] p [CCF(t)]	528.06	10.24	0.00
ϕ [(t)] p [CCF(t)]	528.56	10.73	0.00
ϕ [CCF(\cdot)] p [CCF(t)]	530.64	12.81	0.00
ϕ [CCMR(\cdot)] p [(t)]	532.55	14.72	0.00
ϕ [(t)] p [CCR(t)]	533.06	15.23	0.00

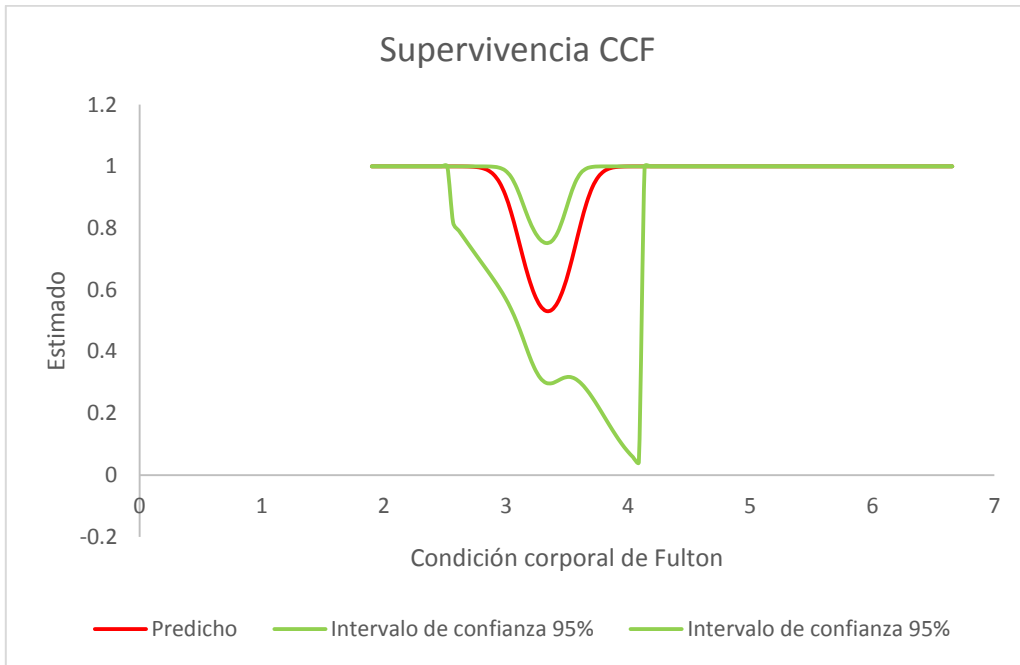


Figura 8: Relación entre la supervivencia semanal y el índice de condición corporal de Fulton como una función cuadrática.

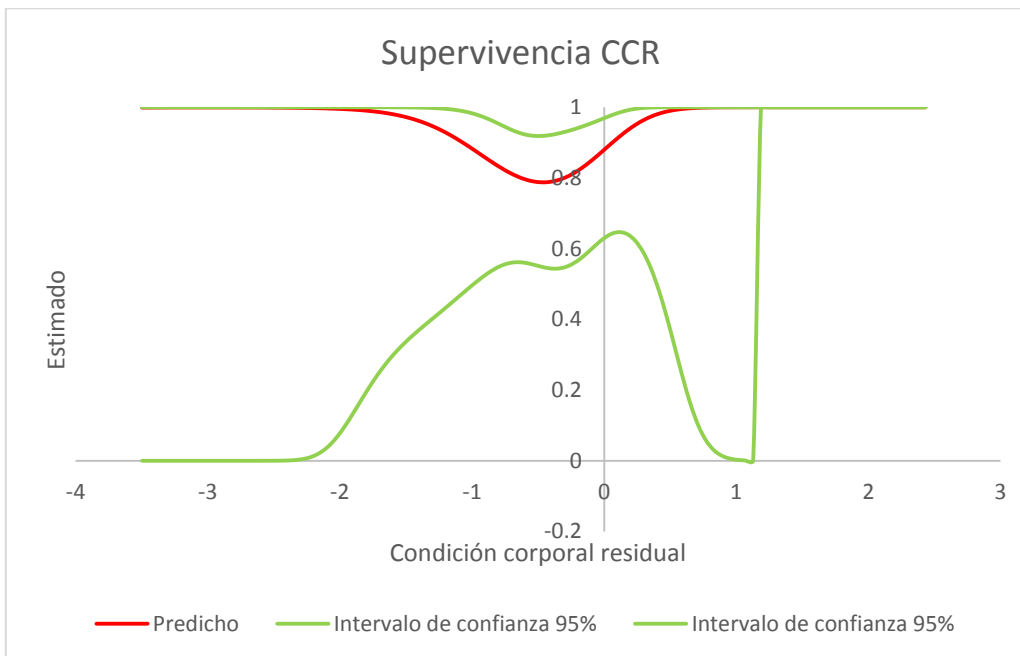


Figura 9: Relación entre la supervivencia semanal y el índice de condición corporal Residual como una función cuadrática.

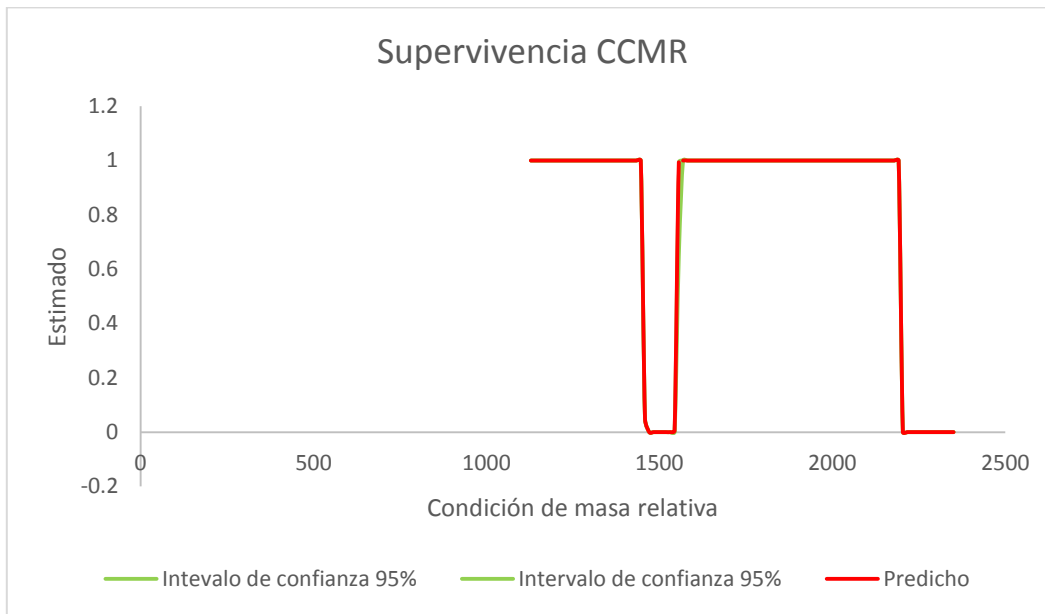


Figura 10: Relación entre la supervivencia semanal y el índice de condición de masa relativa como una función cuadrática.

Probabilidad de supervivencia, recaptura y transición

Se pusieron a prueba 64 modelos distintos de los cuales solo se tomaron en cuenta ocho con sentido biológico que fueron comparados y fue posible identificar el mejor según el criterio de información de akaike ($AICc$), $\Delta AICc$ y $AICc W$. Se presentan los ocho modelos con sus respectivos $\Delta AICc$ y $AICc W$, donde se observa que son muy diferentes entre sí debido a que el valor de $\Delta AICc$ a partir del segundo mejor modelo está muy por encima del valor de 2, el cual indica que existe una diferencia real entre el ajuste que tiene cada modelo a nuestros datos. El peso relativo del mejor modelo (99%) es muy

superior al resto. Para los últimos cuatro modelos, se observa que son muy poco verosímiles por lo que se les asigna un peso relativo nulo.

El mejor modelo nos indica que la probabilidad de supervivencia fue constante a través del tiempo en los 2 estados (Buen o Mal estado energético). La probabilidad de recaptura fue diferente a través del tiempo. La probabilidad de transitar de una categoría a otra fue constante a través del tiempo (Tabla 3).

Este modelo tiene un estimado de supervivencia de 1.0000 para los dos estados (Buena o mala condición corporal) con un error estándar muy bajo en los 2 casos ($0.12 \text{ E-}6$ y $0.65\text{E-}7$ respectivamente) (Tabla 4).

Por el contrario, la transición de estados energéticos tiene un mejor estimado, ya que para pasar de buena a mala condición corporal es de 0.49 con sus intervalos de confianza de 0.13, 0.86 y para pasar de mala a buena condición el estimado es de, 0.19, con sus intervalos de confianza de y 0.06, 0.48 y con un error estándar de 0.24, 0.11, lo que nos indica que es más probable que un individuo transite de una buena condición a una mala (Tabla 4).

Sin embargo, se tomó en cuenta un modelo extra, (el cual es el modelo más sencillo en cuanto al número de parámetros estimados ya que solo estima seis) debido a que a pesar de tener un AICc muy alto y ser el “peor modelo” según este criterio (Tabla 3), tiene una mejor estimación real en todos los parámetros en comparación con los demás modelos (Tabla 4).

Cabe mencionar que la probabilidad de supervivencia mostrada en la tabla 4 es semanal, pero para poder compararla con otros estudios se necesita la supervivencia anual por lo tanto se elevó a la potencia 12 debido a que son el número de semanas de lluvias durante el año y por lo tanto de actividad de los individuos dando como resultado 10.6%

Tabla 3: Análisis de los modelos multiestado con combinaciones biológicamente posibles de probabilidad de supervivencia (ϕ), encuentro (p) y transición (Ψ) en función del buen (B) o mal (M) estado energético de los individuos los cuales pueden ser constantes (.) a través del tiempo o temporales (t).

Modelos	AICc	ΔAICc	AICc W
$\phi[B(.)M(.)]p[B(t)M(t)]\Psi[B-M(.)M-B(.)]$	680.23	0.00	0.99
$\phi[B(.)M(t)]p[B(t)M(t)]\Psi[B-M(.)M-B(.)]$	691.34	11.10	0.00
$\phi[B(.)M(.)]p[B(t)M(t)]\Psi[B-M(.)M-B(t)]$	694.46	14.23	0.00
$\phi[B(.)M(.)]p[B(t)M(t)]\Psi[B-M(t)M-B(.)]$	697.86	17.63	0.00
$\phi[B(.)M(t)]p[B(t)M(t)]\Psi[B-M(t)M-B(.)]$	710.34	30.11	0.00
$\phi[B(.)M(t)]p[B(t)M(t)]\Psi[B-M(.)M-B(t)]$	710.66	30.43	0.00
$\phi[B(.)M(.)]p[B(t)M(t)]\Psi[B-M(t)M-B(t)]$	712.98	32.75	0.00
$\phi[B(.)M(t)]p[B(t)M(t)]\Psi[B-M(t)M-B(t)]$	731.60	51.37	0.00
$\phi[B(.)M(.)]p[B(.)M(.)]\Psi[B-M(.)M-B(.)]$	839.46	181.24	0.00

Tabla 4: Valores de los estimados del modelo uno y nueve según el AICc con sus respectivos errores estándar e intervalos de confianza, en las categorías de supervivencia con buena condición (ϕ_B), Supervivencia con mala condición (ϕ_M), transición de buena a mala condición (Ψ_{B-M}) y de mala a buena condición (Ψ_{M-B}).

Parámetro	Estimado	Error estándar	IC	
Modelo 1				
ϕ_B	1.00	<0.01	0.99	1.00
ϕ_M	1.00	< 0.01	0.99	1.00
Ψ_{B-M}	0.49	0.24	0.13	0.86
Ψ_{M-B}	0.19	0.11	0.06	0.48
Modelo 9				
ϕ_B	0.83	0.12	0.48	0.96
ϕ_M	0.83	0.05	0.71	0.91
ρ_B	0.34	0.21	0.08	0.77
ρ_M	0.06	0.02	0.03	0.10
Ψ_{B-M}	0.69	0.18	0.31	0.92
Ψ_{M-B}	0.08	0.05	0.02	0.23

Discusión

Número de individuos, masa corporal y longitud hocico cloaca

En este estudio los machos adultos alcanzan una longitud promedio de 62.94 ± 4.58 mm, la cual es superior a la reportada en una región de Alta Verapaz, Guatemala donde la longitud promedio fue de 60.6 (Duellman, 2001). Sin embargo, el error estándar abarca la media reportada por el estudio ya mencionado. La masa corporal promedio fue de $9.75 \pm$ g la cual no se puede comprar con otros estudios ya que no había sido reportada previamente.

Esta población parece ser grande en comparación con otros estudios, ya que en una población en la región del Distrito del Cayo en Belice se encontraron un total de 30 machos entre los meses de junio a agosto (Briggs, 2010), mientras que en el presente estudio se registraron un total de 278 individuos. Esto puede estar asociado con que la región de Nahá, México está mejor conservada y por ende existen mejores condiciones ambientales debido a que es un área de protección de flora y fauna (Santos-Barrera *et al.*, 2004). Sin embargo, la abundancia en la mayoría de especies de anfibios está fuertemente asociada con las condiciones ambientales, particularmente los patrones de precipitación, por lo que una comparación adecuada debería incorporar esta variable para ser mejor indicadora del tamaño poblacional. Además, se desconoce el área que fue muestreada en el estudio mencionado anteriormente.

Frecuencia de observación

En este estudio se observó que la condición corporal de los individuos al igual que la frecuencia con que visitan la poza durante la temporada reproductiva (asociada a la temporada de lluvias) varió con respecto a cada ocasión de muestreo.

Desde el inicio a la mitad de la temporada (sexta ocasión) la condición corporal fue aumentando, posteriormente de la mitad de la temporada al final la condición corporal fue disminuyendo. Esto puede atribuirse a que los individuos de esta especie se alimentan y reproducen en la estación cálida lluviosa por lo tanto la mayoría de los individuos al inicio de la temporada no estaban energéticamente preparados para las actividades reproductivas debido a que gastan sus reservas energéticas acumuladas en la temporada anterior para sobrevivir a la temporada de secas (Antoniazzi, *et al.*, 2013).

Al avanzar la temporada de lluvias los individuos comenzaron a alimentarse mejor y por lo tanto a tener más reservas energéticas lo cual se vio reflejado en el aumento de la condición corporal, llegando a su valor promedio más alto a mediados de la temporada, que prácticamente es la sexta ocasión de muestreo. Posterior a esta ocasión, debido a que los individuos emplearon más esfuerzo en diferentes actividades como el desplazamiento, canto y apareamiento lo cual genera fuertes gastos energéticos (Wells, 1977a; Leckmert, 1993) y menos en las actividades para la obtención de energía (Pröhl, 1997) su condición corporal fue disminuyendo al igual que la cantidad

de individuos observados en las pozas en comparación con lo observado durante la primera y sexta ocasión de muestreo (Leckmert, 1993).

Índices de condición corporal

- **Estados energéticos**

En este estudio se utilizaron tres diferentes índices de condición corporal para determinar y comparar el estado energético de los individuos. Estos índices han sido utilizados en diferentes estudios, con diferentes organismos y para diferentes fines (Stevenson & Woods, 2006), en el caso del índice de Fulton ha sido muy poco utilizado en estudios con anfibios, debido a que este índice se planteó originalmente para realizar estudios con peces (Cone, 1989; Nash *et al.*, 2006). Aunque, ha sido utilizado para comparar otros índices bajo ciertos supuestos (Băncilă *et al.*, 2010) y también se utilizó para comparar la condición corporal de ranas leopardo expuestas a un pesticida (Gendron, *et al.*, 2003).

De igual manera el índice de masa relativa se ha utilizado muy poco en estudios con anfibios. Pope & Matthews (2001), reportaron que los individuos de *R. mucosa* tienen condiciones corporales más altas en áreas con un alto número de presas en comparación con áreas con bajo número de presas; Sztatecsny & Schabetsberger (2005), compararon la condición corporal de sapos comunes (*Bufo bufo*) de tres diferentes sitios en una cuenca (norte, sur y este), siendo los individuos del este los que tuvieron una condición corporal más alta. Sin embargo, en ninguno de los casos antes mencionados se muestra un criterio para definir el estado energético, por lo cual se obtuvo el promedio de todos los individuos capturados durante el muestreo (donde los que tienen

valores por debajo son los que tienen una mala condición y los que tienen valores por encima tienen una buena condición).

En el caso del índice Residual ha sido utilizado en muchos estudios de anfibios (Lowe *et al.*, 2003; Welsh *et al.*, 2008, Băncilă *et al.*, 2010; Bodinof, 2012; Ayers, 2013) debido a que es el índice más confiable porque no varía con el tamaño corporal (Jakob *et al.*, 1996). Sin embargo, a diferencia de los índices anteriores, el estado energético de los individuos se obtuvo comparando la diferencia entre la masa esperada y la masa observada debido a que es el residuo de una regresión por mínimos cuadrados (Jakob *et al.*, 1996) y por lo tanto los valores negativos se consideran como mala condición y los valores positivos como buena condición.

En el caso del índice de Fulton como el de masa relativa, los estados energéticos se utilizaron para ser comparados con respecto a los valores obtenidos por el índice residual, mostrando que, el índice de Fulton tuvo una diferencia de 11 individuos y el índice de masa relativa de 2 individuos con respecto al residual. Debido a que la escala de los índices de condición es muy diferente entre cada uno, se considera que los resultados obtenidos en cuanto a los estados energéticos de los individuos varían poco con respecto al total de individuos, siendo también que con el índice de Fulton y con el de masa relativa los estados energéticos se obtuvieron por medio de un método diferente (promedio) al índice residual (masa esperada), por lo tanto se puede decir que el promedio total de la condición corporal, es una buena medida para estimar el estado energético de los individuos.

El índice residual fue utilizado para realizar los análisis de supervivencia en modelos multiestado debido a que es el mejor indicador de la condición

corporal. Cabe mencionar que el índice de Fulton está diseñado para conocer la condición corporal en organismos con crecimiento isométrico (Cone, 1989).

- **Covariables individuales**

Los resultados de la comparación de los índices de condición como covariables individuales en el programa MARK, mostraron que el índice de Fulton es el que mejor se ajusta al sistema de estudio, seguido del índice de masa relativa y por último el índice residual con respecto a los modelos mostrados con sus respectivos valores de AICc.

Sin embargo, realizando un análisis de los mismos modelos agregando funciones cuadráticas, muestra que tanto la condición corporal de los individuos estimada con el índice de Fulton así como con el índice residual, tienen un comportamiento similar respecto al estimado de supervivencia. En ambos casos los individuos que tienen una condición corporal media, tienen menos probabilidades de sobrevivir en comparación con los que tienen una baja y una alta condición corporal, esto en términos energéticos puede ser atribuido a que sería más factible cazar presas que tienen una condición corporal relativamente baja (Enders, 1975), pero debido a que estos individuos disminuyen la frecuencia con la que visitan las pozas y utilizan tácticas de apareamiento energéticamente baratas a causa de su situación energética (Given, 1988), tienen menos probabilidades de ser observados por los depredadores.

Existen casos donde los individuos que tienen una condición corporal promedio permanecen mucho tiempo en los estanques de reproducción (a diferencia de otros individuos) perdiendo masa corporal rápidamente (hasta 20% de su masa corporal en 40 días) y al no poder alimentarse de la manera adecuada para mantener su masa tienen como consecuencia la rápida pérdida de energía y por lo tanto, los individuos están más expuestos a ser capturados por sus depredadores (Ryser, 1989; Lemckert & Shine, 1993). Por último, los individuos que tienen una condición corporal alta pueden pasar más tiempo en los estanques de reproducción y tener un mayor éxito en eludir y combatir a los depredadores (Formanowicz *et al.*, 1981) y por lo tanto, tener mayores probabilidades de supervivencia.

Cabe mencionar que los anuros son presa de casi cualquier tipo de animal y en el caso de que sus depredadores sean invertebrados, cuanto mayor sea la condición corporal menor es el riesgo de depredación, de tal manera que los invertebrados podrían estar seleccionando sus presas debido a las restricciones energéticas involucradas en el proceso depredador (Toledo *et al.*, 2007).

La mayoría de los estudios relacionados con supervivencia tienen el supuesto de que, en una muestra de la población, el individuo con mayor peso es el que tiene una mejor condición corporal, pero este supuesto no se cumple en todos los casos y varía dependiendo del modelo de estudio. En anuros, por ejemplo, no siempre se cumple, siendo que en algunos casos los individuos que tienen una mejor condición corporal son los que pasan más tiempo en los estanques de reproducción, teniendo una masa corporal deficiente (bajo peso) a lo largo de la temporada reproductiva, lo cual indica una pérdida de energía causando que los machos sean más vulnerables (Ryser, 1989). Sin embargo, los individuos más grandes tienen mayor éxito de sobrevivir a los ataques de sus

depredadores (Formanowicz, 1981), siendo así que existe un equilibrio entre la masa corporal y el tamaño y por lo tanto los individuos más pesados no siempre son los que tienen una mejor condición corporal.

En cambio, los individuos con una condición corporal pobre (tamaño y masa corporal deficientes), utilizan tácticas de apareamiento energéticamente baratas e invierten en el crecimiento (Given, 1988).

Probabilidad de supervivencia

Según el análisis, el mejor modelo considerando lo más verosímil nos muestra una estimación de supervivencia de 1.0000 para los dos estados (Buena o Mala condición corporal) constantes en el tiempo, con un error estándar muy bajo en los dos casos ($0.12 \text{ E-}6$ y $0.65\text{E-}7$ respectivamente). Por lo anterior se afirma que la probabilidad de supervivencia del mejor modelo con base al AICc fue mal estimada por el programa MARK y además de la temporalidad, es posible que la elevada cantidad de parámetros estimados también tengan un efecto sobre la falta de precisión en las estimaciones ya que estos pueden confundirse con uno o más parámetros en el modelo o bien ya sea porque los datos son inadecuados, o porque un artefacto del parámetro está "mal estimado" cerca de los límites 0 o 1 (Cooch & White, 2017).

Por lo tanto, en este caso se tomó en cuenta el modelo más sencillo analizado en MARK el cual debido a la baja cantidad de parámetros que analiza, tiene una mejor estimación real. En el caso de la probabilidad de supervivencia anual para ambos estados energéticos fue prácticamente la misma (10%), además en esta población el estimado es bajo comparado con otros estudios donde la supervivencia anual tiene estimados más altos, como una población

de machos de *Hyla arborea* la cual tiene una supervivencia del 37 %, siendo el valor más alto (Thomas & Klump 1997), en una población de *Rana temporaria* se utilizó el valor promedio de siete años de recapturas las cuales mostraron una buena estimación anual de la supervivencia (31%) la cual se asemeja a la anterior (Elmberg, 1990), igualmente en otra población de machos de *Rana temporaria*, se estimaron las tasas de supervivencia anual mediante tres años de recapturas obteniendo 25% en la supervivencia (Gibbons & McCarthy, 1984) y por último los machos de *Rana virgatipes*, tuvieron una supervivencia anual de 11.54% siendo el valor más bajo (Given, 1988) con respecto a los estudios comparados.

En estos estudios la probabilidad de supervivencia es estimada mediante datos anuales y no se puede distinguir la supervivencia durante los periodos de actividad e inactividad, los cuales pueden diferir sensiblemente. En el caso de este estudio la supervivencia anual es muy baja (10%) debido a que solo se tiene el dato de 12 semanas de actividad (lluvias), con los datos del resto del año la supervivencia puede ser diferente pero no es estimable debido a que los organismos no son detectables.

Por otra parte, la probabilidad de recaptura difiere entre estados energéticos, mostrando un porcentaje más alto (34%) en individuos con buena condición y un porcentaje más bajo (6%) en individuos con mala condición. Esto va de la mano con el análisis de covariables individuales donde se menciona que los individuos con un buen estado energético pasan más tiempo en las pozas de reproducción y por lo tanto son más propensos a ser recapturados (Formanowicz *et al.*, 1981), en comparación con los individuos que presentan un mal estado energético los cuales debido a su situación disminuyen la frecuencia con que visitan las pozas (Given, 1988).

La probabilidad de transitar de una buena condición a una mala condición es más alta (69%) debido a que el gasto de energía es mayor que su consumo en la reproducción (Given, 1998), por lo cual recuperar esa energía para pasar de mala a buena condición (8%) se vuelve una tarea más complicada.

Todo lo anterior indica que a pesar de que las actividades reproductivas son energéticamente costosas y provocan un deterioro en la condición corporal a partir de la mitad de la temporada reproductiva al final de esta, la supervivencia no depende de dicha condición corporal ya que tanto los individuos con buena y mala condición tienen la misma probabilidad de sobrevivir.

Esto nos demuestra que los individuos adoptan estrategias reproductivas de bajo riesgo como lo observado en individuos pequeños de *Rana virgatipes* en el estudio realizado por Given, (1998) identificando perfectamente en que condición se encuentran y con base a esto decidir si salir a cantar a las pozas de reproducción para atraer a las hembras o en vez de esto comportarse como satélites y buscar reproducirse de una manera más sigilosa y oportunista (Gerhardt *et al.*, 1987)

Sin embargo, este tipo de estrategias podrían repercutir en el éxito de apareamiento debido a que los machos que son más constantes en las pozas de reproducción mediante la búsqueda activa tienen más posibilidades de obtener pareja y así lograr el éxito reproductivo (Wells, 1977a; Ryser, 1989) y los individuos con una mala condición corporal tienden a abandonar las pozas voluntariamente o son excluidos por machos más fuertes y sanos por lo cual, el éxito reproductivo disminuye (Wells, 1977b).

Conclusiones

- El tamaño poblacional en la región de Nahá es mayor en comparación con las de otros lugares.
- Los individuos muestran un deterioro en la condición corporal y en la frecuencia de observación de la mitad al final de la temporada reproductiva (mitad de agosto a finales de septiembre).
- El índice de Fulton resultó ser el que mejor se ajusta al sistema de estudio en función de la supervivencia. Por lo cual se recomienda para realizar futuros estudios con anuros.
- El promedio total de los individuos se puede utilizar como un buen estimador de los estados energéticos (buena o mala condición).
- La supervivencia disminuye en individuos con una condición corporal que se encuentra alrededor del promedio.
- El estimado de supervivencia de los estados energéticos del mejor modelo según el valor de AICc no es confiable debido a la errónea estimación de parámetros por la alta cantidad de los mismos.
- La probabilidad de supervivencia del modelo más sencillo (el que mejor estimo los parámetros) es baja (10%) para ambos estados energéticos.
- La probabilidad de recaptura es mayor en individuos con buena condición que en individuos con mala condición.
- Las probabilidades de transición entre estados energéticos muestran que existe una mayor probabilidad de transitar de buena a mala condición que de mala a buena condición corporal.
- Los individuos adoptan diferentes estrategias reproductivas dependiendo de la condición corporal en la que se encuentren.

Literatura citada

- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactionson Automatic Control*, 19(6), 716–723.
<https://doi.org/10.1109/TAC.1974.1100705>
- Anderson R.O., & Neumann, R.M. (1996): Length, weight, and associated structural indices. In: Fisheries Techniques, 2nd Edition, p. 447-482.
- Angilletta, M. J., & Sears, M. W. (2000). The metabolic cost of reproduction in an oviparous lizard. *Functional Ecology*, 14(1), 39–45.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2000.00387.x>
- Antoniazzi, C. E., López, J. A., Duré, M., & Falico, D. A. (2013). Alimentación de dos especies de anfibios (Anura: Hylidae) en la estación de bajas temperaturas y su relación con la acumulación de energía en Santa Fe, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 61(2), 875–886.
Retrieved from <http://www.scielo.sa.cr/pdf/rbt/v61n2/a30v61n2.pdf>
- Ayers, C. R., Belant, J. L., Bodinof, C. M., Briggler, J. T., & Millspaugh, J. J. (2013). Relating resource use to body condition and survival of Ozark hellbenders *Cryptobranchus alleganiensis bishopi*. *Endangered Species Research*, 21(3), 205–213. <https://doi.org/10.3354/esr00522>
- Băncilă, R. I., Hartel, T., Plăiașu, R., Smets, J., & Cogălniceanu, D. (2010). Comparing three body condition indices in amphibians: A case study of yellow-bellied toad *Bombina variegata*. *Amphibia Reptilia*, 31(4), 558–562. <https://doi.org/10.1163/017353710X518405>
- Bee, M. A. (2000). Male green frogs lower the pitch of acoustic signals in defense of territories: a possible dishonest signal of size? *Behavioral Ecology*, 11(2), 169–177. <https://doi.org/10.1093/beheco/11.2.169>
- Blackwell, G. L. (2002). A potential multivariate index of condition for small mammals. *New Zealand Journal of Zoology*, 29(3), 195–203.
<https://doi.org/10.1080/03014223.2002.9518303>
- Bodinof, C. M., Briggler, J. T., Junge, R. E., Mong, T., Beringer, J., Wanner, M. D., ... Millspaugh, J. J. (2012). Survival and Body Condition of Captive-Reared Juvenile Ozark Hellbenders (*Cryptobranchus*

- alleganiensis bishopi) Following Translocation to the Wild. *Copeia*, 2012(1), 150–159. <https://doi.org/10.1643/CH-11-024>
- Briggs, V. S. (2010). Call Trait Variation in Morelett's Tree Frog, *Agalychnis moreletii*, of Belize. *Herpetologica*, 66(3), 241–249. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-09-00011.1>
- Brownie, C., Hines, J. E., Nichols, J. D., Pollock, K. H., & Hestbeck, J. B. (1993). Capture-Recapture Studies for Multiple Strata Including non-Markovian Transitions. *Biometrics*, 49(1), 1173–1187. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00393.x>
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference: Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research*, 33(2), 261–304. <https://doi.org/10.1177/0049124104268644>
- Castellano, S., Cucco, M., & Giacoma, C. (2004). Reproductive Investment of Female Green Toads (*Bufo viridis*). *Copeia*, 3(2004), 659–664. <https://doi.org/10.1643/CE-03-182R2>
- Chastel, O., Weimerskirch, H., & Jouventin, P. (1995). Body condition and seabird reproductive performance a study of three petrel species. *Ecology*, 76(7), 2240–2246. <https://doi.org/10.2307/1941698>
- Cherry, M. I. (1993). Sexual selection in the raucous toad, *Bufo rangeri*. *Animal Behaviour*. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1041>
- Cody, M. L. (1966). A general theory of clutch size. *Evolution*, 20(2), 174–184. <https://doi.org/10.2307/2406571>
- CONANP-SEMARNAT. (2006). *Programa de conservación y manejo. Área de Protección de Flora y Fauna Nahá.*
- Cone, R. S. (1989). The need to reconsider the use of condition indices in fishery science. *American Fisheries Society*, 118, 510–514. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1993\)122<0001](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1993)122<0001)
- Cooch, E. G & White, G. C. (2017). Program MARK: A Gentle Introduction.

- Denoël, M., Hervant, F., Schabetsberger, R., & Joly, P. (2002). Short- and long-term advantages of an alternative ontogenetic pathway. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77, 105–112.
<https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00095.x>
- Duellman, W. E. (2001). *The hylid frogs of Middle America*. Vol. 2. Society for the study of amphibians and reptiles, Ithaca, New York.
- Elmberg, J. (1990). Long-term survival, length of breeding season, and operational sex ratio in a boreal population of common frogs, *Rana temporaria* L. *Canadian Journal of Zoology*, 68(1), 121–127.
<https://doi.org/10.1139/z90-017>
- Enders, F. (1975). The influence of hunting manner on prey size, particularly in spiders with long attack distances (Araneidae, Linyphiidae, and Salticidae). *American Naturalist*, 109(970), 737–763.
<https://doi.org/10.1086/283040>
- Formanowicz, D. R., Stewart, M. M., Townsend, K., Pough, F. H., & Brussard, P. F. (1981). Predation by giant crab spiders on the puerto rican frog *Eleutherodactylus coqui*. *Herpetologica*, 37(3), 125–129.
- Gadgil, M., & Bossert, W. H. (1970). The University of Chicago Press. *American Naturalist*, 104(935), 1–24. <https://doi.org/10.1086/521238>
- Gendron, A. D., Marcogliese, D. J., Barbeau, S., Christin, M. S., Brousseau, P., Ruby, S., ... Fournier, M. (2003). Exposure of leopard frogs to a pesticide mixture affects life history characteristics of the lungworm *Rhabdias ranae*. *Oecologia*, 135(3), 469–476.
<https://doi.org/10.1007/s00442-003-1210-y>
- Gerhardt, H. C., Daniel, R. E., Perrill, S. A., & Schramm, S. (1987). Mating behaviour and male mating success in the green treefrog. *Animal Behaviour*, 35(5), 1490–1503. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80021-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80021-0)
- Gibbons, M. M., & McCarthy, T. K. (1984). Growth, Maturation and Survival of Frogs *Rana temporaria* L., 7(4), 419–427.

- Given, M. F. (1988). Growth rate and the cost of calling activity in male carpenter frogs, *Rana virgatipes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 22(3), 153–160. <https://doi.org/10.1007/BF00300564>
- Green, A. J., Ecology, S., & May, N. (2001). Mass / Length Residuals : Measures of Body Condition or Generators of Spurious Results?, 82(5), 1473–1483.
- Hansen, M. J., & Nate, N. A. (2005). A Method for Correcting the Relative Weight (W r) Index for Seasonal Patterns in Relative Condition (K n) with Length as Applied to Walleye in Wisconsin. *North American Journal of Fisheries Management*, 25(4), 1256–1262. <https://doi.org/10.1577/M05-002.1>
- Hoey, A. S., & McCormick, M. I. (2004). Selective predation for low body condition at the larval-juvenile transition of a coral reef fish. *Oecologia*, 139(1), 23–29. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1489-3>
- Höglund, J., & Lunberg, A. (1987). Sexual selection in a monomorphic bird : correlates of male mating success in the great snipe *Galinago media*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21(4), 211–216.
- Hurvich, C. M., & Tsai, C.-L. (1989). Regression and Time Series Model Selection in Small Samples. *Biometrika*, 76(2), 297. <https://doi.org/10.2307/2336663>
- Jakob, E. M., Marshall, S. D., & Uetz, G. W. (1996). Estimating Fitness: A Comparison of Body Condition Indices. *Oikos*, 77(1), 61. <https://doi.org/10.2307/3545585>
- Jonsson, K. I., Tuomi, J., & Jaremo, J. (1998). Pre- and postbreeding costs of parental investment. *Oikos*, 83(3), 424–431. <https://doi.org/10.2307/3546670>
- Kluge, A. G. (1981). The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology of the University of Michigan*, 160(160), 1–170.
- Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J., & Anderson, D. R. (1992). Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked

Animals : A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Society of America*, 62(1), 67–118.

- Lee, D. E., Bettaso, J. B., Bond, M. L., Bradley, R. W., Tietz, J. R., & Warzybok, P. M. (2012). Growth, Age at Maturity, and Age-Specific Survival of the Arboreal Salamander (*Aneides lugubris*) on Southeast Farallon Island, California. *Journal of Herpetology*, 46(1), 64–71. <https://doi.org/10.1670/10-282>
- Lee, J. C. (1996) *The Amphibians and Reptiles of the Yucatan Peninsula*. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Lehtonen, J., Parker, G. A., & Schärer, L. (2016). Why anisogamy drives ancestral sex roles. *Evolution*, 70(5), 1129–1135. <https://doi.org/10.1111/evo.12926>
- Lemckert, F. L., & Shine, R. (1993). Costs of Reproduction in a Population of the Frog *Crinia signifera* (Anura : Myobatrachidae) from Southeastern Australia. *Journal of Herpetology*, 27(4), 420–425.
- Lowe, & H., W. (2003). Linking dispersal to local population dynamics: a case study using a headwater salamander system, 84(8), 2145–2154.
- Meuche, I., & Grafe, T. U. (2009). Supplementary feeding affects the breeding behaviour of male European treefrogs (*Hyla arborea*). *BMC Ecology*, 7, 1–7. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-9-1>
- Moore, I. T., & Jessop, T. S. (2003). Stress, reproduction, and adrenocortical modulation in amphibians and reptiles. *Hormones and Behavior*, 43(1), 39–47. [https://doi.org/10.1016/S0018-506X\(02\)00038-7](https://doi.org/10.1016/S0018-506X(02)00038-7)
- Murray, D. L. (2002). Differential bodycondition and vulnerability to predation in snowshoe hares. *Journal of Animal Ecology*, 71, 614–625.
- Nash, R. D. M., Valencia, A. H., Geffen, A. J., & Meek, A. (2006). The Origin of Fulton’s Condition Factor — Setting the Record Straight. *Fisheries*, 31(5), 236–238. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.04.024>
- Nichols, J. D., Sauer, J. R., & Pollock, K. H. (1992). Estimating Transition Probabilities for Stage-Based Population Projection Matrices Using Capture-Recapture Data Author (s): James D . Nichols , John R . Sauer ,

Kenneth H . Pollock , Jay B . Hestbeck Published by : Ecological Society of America Stable U. *America*, 73(1), 306–312.

Parris, K. M., Velik-Lord, M., & North, J. M. (2009). Frogs Call at a Higher Pitch in Traffic Noise. *Ecology and Society*, 14(1), 1–25.

Pope, K. L., & K. R. Matthews. (2001). Movement ecology and seasonal distribution of mountain Yellow-legged frogs, *Rana muscosa*, in a high-elevation Sierra Nevada basin. *Copeia* 2001:787–793

Pough, F. H., W. E. Magnusson, M. J. Ryan, K. D. Wells, & T. L. Taigen (1992). Magnusson, M. J. Ryan, K. D. Wells, & T. L. Taigen (1992). Behavioral energetics. In *Environmental physiology of the amphibians*. Chicago. ed. M. E. Feder and W. W. Burggren. Pp: 395–436.

Prestwich, K. N. (1994). The energetics of acoustic signaling in anurans and insects. *Integrative and Comparative Biology*, 34(6), 625–643.
<https://doi.org/10.1093/icb/34.6.625>

Pröhl, H. (1997). Patron reproductivo en *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae). *Revista de Biología Tropical*, 45(4), 1669–1674.

Robertson, J. G. M. (1986). Male territoriality, fighting and assessment of fighting ability in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Animal Behaviour*, 34(3), 763–772. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80060-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80060-4)

Roff, D. A. (1992). *The Evolution of life histories: Theory and analysis*. New York. ed. Chapman & Hall. 538 pp.

Ryan, M. J. (1998). Energy, calling and selection. *Amer. Zool.*, 28(1), 885–898.

Ryser, J. (1989). Weight loss , reproductive output , and the cost of reproduction in the common frog , *Rana temporaria*. *Oecologia*, 78(1), 264–268.

Santos-Barrera, G., Lee, J., Acevedo, M., & Wilson, L. D. (2004). *Agalychnis moreletii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004:
<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T55293A11275690.en>.

- Salthe, S. N. & W. E. Duellman. (1973). Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. In *Evolutionary Biology of the Anurans*. Vial, J.L. ed. Columbia: University of Missouri Press. Pp: 229-249.
- Sapsford, S. J., Roznik, E. A., Alford, R. A., & Schwarzkopf, L. (2014). Visible Implant Elastomer Marking Does Not Affect Short-term Movements or Survival Rates of the Treefrog *Litoria rheocola*. *Herpetologica*, 70(1), 23–33. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-13-0004>
- Schmidt, K., & Schwarzkopf, L. (2010). Visible implant elastomer tagging and toe-clipping: Effects of marking on locomotor performance of frogs and skinks. *Herpetological Journal*, 20(2), 99–105.
- Schulte-Hostedde, A. I., Zinner, B., Millar, J. S., & Hickling, G. J. (2005). Restitution of Mass – Size Residuals : Validating Body Condition Indices. *Ecology*, 86(1), 155–163. <https://doi.org/doi:10.1890/04-0232>
- Stearns, S. C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. New York. Ed. Oxford Univ. Press. 249pp.
- Stevenson, R. D., & Woods, W. A. (2006). Condition indices for conservation: New uses for evolving tools. *Integrative and Comparative Biology*, 46(6), 1169–1190. <https://doi.org/10.1093/icb/icl052>
- Strickland, J. C., Bahram, C. H., Harden, L. A., Pittman, S. E., Kern, M. M., & Dorcas, M. E. (2015). Life-history costs of reproductive behaviors in a wetland-breeding amphibian. *Journal of Freshwater Ecology*, 30(3), 435–444. <https://doi.org/10.1080/02705060.2014.982725>
- Sugiura, N. (1978). Further analysts of the data by akaike' s information criterion and the finite corrections. *Communications in Statistics - Theory and Methods*, 7(1), 13–26. <https://doi.org/10.1080/03610927808827599>
- Sztatecsny, M., & Schabetsberger, R. (2005). Into thin air: vertical migration, body condition, and quality of terrestrial habitats of alpine common toads, *Bufo bufo*. *Canadian Journal of Zoology*, 83(6), 788–796. <https://doi.org/10.1139/z05-071>

- Thomas, W. P. F., & Klump, G. M. (1997). Some Aspects of Population Biology in the European Treefrog, *Hyla arborea*. *Herpetologists' League*, 53(3), 321–330.
- Toledo, L. F., Ribeiro, R. S., & Haddad, C. F. B. (2007). Anurans as prey: An exploratory analysis and size relationships between predators and their prey. *Journal of Zoology*, 271(2), 170–177.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00195.x>
- Uetz, G. W., Papke, R., & Kilinc, B. (2002). Influence of Feeding Regime on Body Size, Body Condition and a Male Secondary Sexual Character in *Schizocosa Ocreata* Wolf Spiders (Araneae, Lycosidae): Condition-Dependence in a Visual Signaling Trait. *Journal of Arachnology*, 30(3), 461–469. [https://doi.org/10.1636/0161-8202\(2002\)030\[0461:IOFROB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1636/0161-8202(2002)030[0461:IOFROB]2.0.CO;2)
- Vásquez S. M.A. & M.A. Ramos. (1992). *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. Publicaciones especiales Ecosfera No. 1. México.
- Wells, K. D. (1977a). The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25(3), 666–693. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(77\)90118-X](https://doi.org/10.1016/0003-3472(77)90118-X)
- Wells, K. D. (1977b). Territoriality and male mating success in the green frog (*Rana clamitans*). *Ecology*, 58(4), 750–762.
- Wells K.D. (1979). Reproductive behavior and male mating success in a neotropical toad *Bufo typhonius*. *Bio*. 11: 301–307.
- Wells K.D. (2001). The energetics of calling in frogs. *In Anuran Communication*. Edited by: Ryan MJ. Washington, DC: Smithsonian Institution Press; Pp 45– 60.
- Wells, K. D. (2007). *The Ecology and Behavior of Amphibians*. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226893334.001.0001>
- Welsh, H. H., Pope, K. L., & Wheeler, C. A. (2008). Using multiple metrics to assess the effects of forest succession on population status: A comparative study of two terrestrial salamanders in the US Pacific Northwest.

Biological Conservation, 141(4), 1149–1160.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.02.014>

White, G. C., & Burnham, K. P. (1999). Program mark: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46, 120–139.
<https://doi.org/10.1080/00063659909477239>